

15936

*À mon excellent ami Fabre  
Souvenir affectueux*

Série A, n° 146.  
N° d'ordre :  
704.

*J. Pagnier*

E020  
LAG  
R

# THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR LE GRADE

DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

**E. LAGUESSE**

Docteur en médecine,  
Lauréat de la Faculté de médecine de Paris (méd. d'arg.)



PREMIÈRE THÈSE :

*Recherches sur le développement de la rate chez les Poissons.*

DEUXIÈME THÈSE :

*Propositions données par la Faculté.*

Soutenues le *Décembre 1890* devant la Commission d'examen :

MM. BONNIER, *Président.*  
DASTRE, } *Examinateurs.*  
VÉLAIN, }

PARIS

ANCIENNE LIBRAIRIE GERMER BAILLIÈRE ET C<sup>o</sup>

FÉLIX ALCAN, ÉDITEUR

108, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 108

1890



# ACADÉMIE DE PARIS

---

## FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

---

### Doyen.

M. DARBOUX, professeur... Géométrie supérieure.

### Professeurs honoraires.

MM. PASTEUR.  
DUCHARTRE.

### Professeurs.

MM. DE LACAZE-DUTHIERS.	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
HERMITE .....	Algèbre supérieure.
TROOST.....	Chimie.
FRIEDEL.....	Chimie organique.
O. BONNET.....	Astronomie.
TISSERAND.....	Astronomie.
LIPPMANN .....	Physique.
HAUTEFEUILLE.....	Minéralogie.
BOUTY.....	Physique.
APPELL.....	Mécanique rationnelle.
DUCLAUX.....	Chimie biologique.
BOUSSINESQ.....	Mécanique physique et expérimentale.
PICARD.....	Calcul différentiel et calcul intégral.
POINCARRÉ.....	Calcul des probabilités. Physique mathém.
YVES DELAGE.....	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
BONNIER.....	Botanique.
DASTRE .....	Physiologie.
DITTE .....	Chimie.
N.....	Géologie.

### Professeurs adjoints.

MM. WOLF.....	Physique céleste.
CHATIN.....	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
JOLY.....	Chimie.

### Secrétaire.

M. PHILIPPON.

A MON MAITRE

M. GEORGES POUCHET

Professeur au Muséum d'histoire naturelle,

qui, tout en me laissant l'indépendance la plus complète, m'a encouragé, conseillé, guidé par ses travaux antérieurs, et donné depuis longtemps la plus large hospitalité dans ses laboratoires de Paris et de Concarneau, qu'il me soit permis de dédier ce travail.

J'ai dû pendant ces recherches avoir recours à bien des obligations. Je tiens à remercier tout particulièrement **M. Jousset de Bellesme**, directeur de l'Aquarium du Trocadéro, et **M. Henneguy**, préparateur au Collège de France, qui m'ont, pendant trois années, fourni tous les œufs et alevins de truite nécessaires. J'adresserai les mêmes remerciements à **M. Sauvage**, ancien aide-naturaliste au Muséum, directeur de la Station aquicole de Boulogne-sur-Mer, qui a mis à ma disposition son laboratoire; j'ai pu ainsi, grâce à lui, et aussi au **D<sup>r</sup> Ovion** et à mon excellent ami **Henri Martin**, ramasser une collection suffisante d'embryons d'Acanthias.

RECHERCHES  
SUR LE  
**DÉVELOPPEMENT DE LA RATE**  
CHEZ LES POISSONS



INTRODUCTION

Galien disait en parlant de la rate : C'est un organe plein de mystère (*organum mysterii plenum*). Grâce aux recherches nombreuses dont cet organe a été l'objet, depuis la fin du xvii<sup>e</sup> siècle (Malpighi) jusqu'à nos jours, et surtout dans les quarante dernières années, grâce notamment à des travaux s'étendant à l'ensemble des vertébrés, comme ceux de Henry Gray et de Wilhelm Müller, le mystère a commencé à s'éclaircir. Pourtant, malgré des centaines de mémoires écrits sur le sujet, les fonctions de la rate nous sont encore bien peu connues, et sa structure même donne encore lieu à de nombreuses controverses.

Mon sujet est trop limité pour que je croie devoir faire l'histoire de ces travaux, je renvoie pour cela à quelques-uns d'entre eux qui résument tout ce qui a été fait et donnent les sources bibliographiques<sup>1</sup>. Je rappelle seulement ici en quelques mots les principales divergences qui divisent maintenant encore les auteurs, simple mise au point de la question dans son état actuel.

Si, dans ses grandes lignes, l'anatomie de la rate est parfaite-

1. H. Gray (22), W. Müller (49), Milne-Edwards (46), Robin (63) et, depuis, les périodiques.

Voir pour l'indication exacte au numéro correspondant de l'Index bibliographique.

ment connue, la structure élémentaire du tissu splénique et ses rapports avec les vaisseaux sont encore en discussion. On sait qu'à l'intérieur de la capsule enveloppante, l'organe se réduit, en dernière analyse (et sans tenir compte des trabécules, qui n'existent pas chez tous les animaux), à une masse spongieuse, formée par un réseau excessivement fin, contenant dans ses mailles des éléments libres plus ou moins semblables à ceux du sang, et traversé par de nombreux vaisseaux. Le réticulum, qui paraît avoir été vu pour la première fois par Tigri (1847), est considéré généralement comme du tissu conjonctif réticulé. Il a donc partagé les destinées de ce tissu dans l'opinion des histologistes. Pour Billroth, Robin, et aujourd'hui encore pour Frey, Köelliker, Gegenbaur, etc., le tissu réticulé est là, comme ailleurs, formé de cellules étoilées anastomosées par leurs prolongements. Généralement au contraire, surtout en France, on étend à cet organe la description donnée par M. Ranvier pour les ganglions lymphatiques, c'est-à-dire qu'on y voit des fibres conjonctives, sur lesquelles viennent s'appliquer des cellules plates. Beaucoup d'auteurs se contentent de décrire le réseau sans se prononcer sur sa nature, qui leur semble douteuse.

Mêmes incertitudes pour la circulation. Köelliker admet encore que le sang passe directement des artères aux veines par un système de capillaires clos. Au contraire, d'après la majorité des descriptions, il s'épanche dans les mailles du tissu réticulé, où s'ouvrent librement les terminaisons artérielles et veineuses, comme les vaisseaux lymphatiques dans le tissu similaire des ganglions (Frey, Müller, Pouchet...). Mais ce serait là un fait tellement anormal dans le système circulatoire sanguin, que quelques auteurs se sont efforcés de démontrer la présence d'un endothélium à la surface des travées du réseau (Robin et Legros, Cadiat, Denys).

Il est à peine besoin de rappeler que les fonctions de la rate sont encore plus discutées. Pour ne parler que de son rôle dans la régénération des éléments figurés du sang, le seul qui nous occupe ici, il est absolument nié par les uns, défendu par les autres. Pour Köelliker, Ecker, Béclard, Denys, ... elle détruit les globules rouges; pour Gray, Funke, Picard et Malassez, Phisalix, ... elle en forme; d'aucuns admettent les deux rôles. Flemming et Mœbius ont montré qu'elle était certainement une des sources de globules blancs.

En présence de ces incertitudes, il semble étonnant qu'on n'ait

pas eu recours dans une plus large mesure à l'embryologie, qui a déjà expliqué tant de choses. S'il appartient à la physiologie de juger en dernier ressort quand il s'agit des fonctions d'un organe, au moins est-il permis de croire que l'étude de la structure et surtout du développement peuvent lui fournir des indications précieuses, principalement sur un sujet comme celui-ci. A démonter une machine, à disséquer un organe, on ne s'explique pas toujours son fonctionnement; à voir fabriquer pièce par pièce cette machine, cet organe, et essayer chaque rouage, à assister à la mise en train de l'ensemble, on ne peut manquer de glaner des faits intéressants, et propres à en donner une idée plus exacte. C'est ce qui m'a décidé à entreprendre l'étude du développement de la rate.

La tâche est assez longue pour que j'aie dû me limiter. L'étude du tissu splénique est assez malaisée chez l'adulte, plus encore chez l'embryon; mais on peut la simplifier en choisissant ses sujets. Il semble qu'en s'adressant directement aux mammifères et à l'homme pour se faire une idée nette de la signification et du rôle de l'organe, on ait voulu suivre la voie la plus courte; mais jusqu'ici on s'est heurté à des obstacles considérables. Il y avait dès lors avantage à prendre une voie plus longue assurément, mais plus sûre; à s'adresser d'abord à des animaux plus inférieurs, mais plus simples et pourvus d'éléments anatomiques assez beaux pour qu'une étude minutieuse en fût possible. On pouvait de là remonter jusqu'à l'homme, en généralisant, après vérification, les faits acquis. Je n'ai pu exécuter pour cette fois que la première partie de ce plan, me limitant aux poissons. Pourtant je me suis déjà assuré que certains des résultats acquis pouvaient s'étendre aux vertébrés en général. La rate est en effet un organe propre aux vertébrés et qui se retrouve chez tous, sauf chez l'Amphioxus; partout elle offre les mêmes caractères dans ses rapports les plus importants, dans sa structure générale, et aussi dans son mode de développement.

Je disais que ce développement a été à peine étudié jusqu'ici. Il n'existe, à proprement parler, sur ce sujet qu'un petit mémoire de Péremeschko, relatif aux mammifères (52), fort précieux du reste, et sur lequel j'aurai à revenir; quelques pages de M. Phisalix, faisant suite à une étude sur la rate des Sélaciens (53); quelques pages de Gray sur le poulet (23). Les autres auteurs ne citent guère la rate qu'en passant.

Tous sont d'accord sur ce point, dans toutes les classes de vertébrés : c'est qu'elle se développe tardivement, après que le foie et l'estomac peuvent être reconnus comme tels, et que son ébauche est en connexion avec le bourgeon pancréatique.

Pour Arnold, Bischoff, elle provenait d'un blastème dérivé des parois intestinales et commun à la rate et au pancréas. Bientôt on a reconnu que ce dernier organe était d'origine endodermique, tandis que la rate provenait du mésoderme; il faut rappeler pourtant que tout récemment M. Retterer (62) a avancé que des glandes dites vasculaires sanguines, telles que les amygdales, la bourse de Fabricius, pouvaient venir d'un tissu résultant de l'enchevêtrement des deux feuillets <sup>1</sup>.

On s'accorde fort généralement à la faire naître dans le mésentère : tantôt dans le mésentère duodénal, tantôt dans le mésogastre. Chez l'homme, Robin (63) la signale au trente-huitième jour (17-18 mm.), non dans le mésogastre, mais comme un soulèvement au côté gauche du renflement stomacal; Meckel, Kœlliker (31) l'ont vue au deuxième mois, ce dernier dans le mésogastre, tout près de l'estomac.

Chez les autres mammifères, pour Kœlliker (31), Péremeschko (50), W. Müller (52), elle se développe dans le mésogastre; chez le poulet, pour Balfour (2), Müller, au même point; au contraire pour His (23), Gray (27) (114<sup>e</sup> heure), dans le mésentère duodénal. M. Matthias Duval (14) la figure aussi dans cette région, coiffant le bourgeon du pancréas et la veine omphalo-mésentérique, vers le milieu du sixième jour; à la quatre-vingt-seizième heure, sa place est déjà indiquée par une légère saillie. Gœtte (21) la signale vers le même point chez le Bombinator; pour Müller, il en est de même chez les grenouilles et les tortues, mais le mésogastre est encore le point d'origine chez les salamandres et chez les sauriens.

Chez les poissons, Rathke (60) a vu apparaître la rate sur le *Blenius viviparus* peu avant l'éclosion; Lereboullet (37) croit la reconnaître chez la Truite dans un petit corps situé entre l'estomac et le foie, et qui est plutôt le pancréas; Müller la fait dériver du mésentère duodénal; enfin M. Phisalix (53) a montré que chez les Séla-ciens elle en provenait également.

Sur la différenciation du tissu splénique, fort peu de chose, sauf

1. Tout récemment Maurer (45) assigne à la rate une origine endodermique.

dans les mémoires cités. Tout récemment Toldt (66) a soutenu qu'il provenait en majeure partie de l'épithélium péritonéal; généralement au contraire on le considère comme dérivé du mésoderme sous-jacent. Mais pour Remack, Gray, Koelliker, Müller, il est d'abord privé de vaisseaux, tandis que pour Rathke, Arnold, Bischoff, Péremeschko, Robin, il est riche en vaisseaux dès l'origine. Enfin, Péremeschko, Müller, Robin, y signalent bientôt un réseau de cellules pâles tranchant sur le reste.

Il résulte de cet exposé rapide, que les rapports de l'ébauche splénique ne sont pas établis d'une façon certaine et paraissent différer un peu suivant les animaux. Quant à l'édification du tissu spécial de la rate, à sa mise en rapport avec les vaisseaux, au premier fonctionnement de l'organe, autant de questions passées sous silence ou seulement effleurées, sauf dans les mémoires de Péremeschko et de Phisalix, où nous les retrouverons.

C'est particulièrement sur l'histogénie de l'organe, et surtout sur les points qui peuvent mieux faire connaître son rôle, que j'ai fait porter mes efforts.

Par la simplicité de leur rate et la beauté de leurs éléments les poissons m'ont attiré. J'ai dû, dans une première période de tâtonnements, chercher des animaux propres à l'étude. La truite m'ayant offert des données très nettes sur les rapports de l'ébauche splénique et son premier développement, c'est par elle que je commencerai; les Sélaciens m'ont surtout permis de suivre l'évolution du tissu. Je conduirai chaque fois cette étude jusque chez l'adulte, où les résultats acquis par l'embryologie me permettront d'ajouter un peu aux descriptions existantes. Enfin, j'ai pu chez la truite, vu les conditions d'existence du jeune alevin et la facilité avec laquelle on peut l'élever, suivre la formation des éléments du sang en général, ainsi que leur régénération après saignée, et chercher dans quelle mesure y contribue la rate.

Ce travail sera donc naturellement divisé en deux parties: la première traitant des Téléostéens, et presque uniquement, de la Truite, la seconde des Sélaciens et particulièrement de l'Acanthias. Dans chacune, après avoir signalé les rapports de la rate chez l'adulte, j'exposerai l'état du mésenchyme, du sang, et de la circulation intestinale avant la formation de l'organe, puis le développement général de celui-ci, enfin la différenciation et l'évolution du tissu splénique. Je réserverai pour un chapitre terminal le

résumé comparatif des faits observés dans les deux parties, leur discussion et les conclusions qui en découlent.

La technique employée étant naturellement variée, je l'indiquerai à propos de chaque cas particulier. Je dirai seulement ici que pour l'étude des jeunes embryons, j'ai employé de préférence les coupes en série à la paraffine, après fixation au liquide de Kleinenberg, de Fol, ou au mélange chromo-acétique<sup>1</sup>.

### Première partie. — RATE DES TÉLÉOSTÉENS.

#### I. — *La rate chez la Truite adulte. — Le mésenchyme, la circulation intestinale, et le sang avant l'apparition de la rate.*

Parmi les poissons osseux, il m'a paru préférable de prendre pour type un animal à viscères peu compliqués, ayant des œufs et des embryons d'un certain volume, faciles à manier, et au besoin à disséquer.

Dans ce but, je me suis adressé aux Salmonés qui ont des œufs relativement gros. J'ai choisi ceux de la truite commune (*Trutta fario*), ayant eu grande facilité pour m'en procurer.

*La rate chez l'adulte.* — Je rappelle en quelques mots la disposition des viscères et les rapports de la rate chez l'animal adulte (voyez fig. 5, Pl. I, représentant un alevin âgé).

La truite a le grand avantage d'avoir, à l'inverse d'autres poissons communs, des Cyprinides par exemple, un tube digestif très simple et dont toutes les parties sont bien séparées. Sur une truite jeune, de 18 à 20 centimètres, dont les viscères ne sont pas encore trop envahis par la graisse, on voit que le tube digestif dans son ensemble représente une sorte d' $\infty$  majuscule couché. Le premier jambage est formé par un œsophage droit se continuant avec un estomac à courbure très accentuée, en forme d'U; le 2<sup>o</sup> jambage décrit une courbe inverse, formée par la région duodénale de l'intestin où s'insèrent des rangées d'appendices pyloriques, puis par

1. Eau, 1000; acide chromique, 2,5; acide acétique, 1. Après le liquide de Kleinenberg ou le mélange chromo-acétique, les embryons ont été colorés en masse au carmin boracique, décolorés à l'alcool acidulé; après le liquide de Fol, les coupes étaient surcolorées sur la lame à l'hématoxyline de Bœhmer, et décolorées de même. — Les fixations ont été faites avec les précautions recommandées par M. Henneguy (ouverture de l'œuf dans l'acide acétique au 10°, etc.).

l'intestin descendant, qui se continue en droite ligne jusqu'à l'anus ou quelquefois décrit une circonvolution. Entre l'œsophage et le duodénum, tout en avant de la cavité abdominale, est situé le foie; le canal cholédoque et le canal pancréatique accolés viennent se jeter dans le duodénum immédiatement en arrière du pylore, et entre les insertions des deux premiers appendices pyloriques. Le pancréas est diffus. Le mésentère est réduit à quelques brides, pourtant il existe généralement une toile épiploïque tendue à travers le second jambage de l'S intestinal, entre l'estomac, le duodénum et l'intestin. C'est par l'intermédiaire de cette toile que la rate est accolée au-dessous du cul-de-sac stomacal. Elle est généralement prismatique triangulaire, allongée, taillée en pointe aux extrémités, d'une couleur brun rouge sombre. Elle peut être multiple, je l'ai trouvée quelquefois double, et même divisée en quatre segments placés bout à bout; cette multiplicité, exceptionnelle chez la truite, est, d'après Agassiz et Vogt, la règle chez la Palée.

La circulation intestinale n'est pas toujours identique à elle-même dans les détails. Toujours pourtant on trouve une artère coeliaco-mésentérique, se détachant de l'aorte dans la partie antérieure de la cavité abdominale. Sa branche terminale est une artère intestinale bientôt divisée en deux rameaux suivant, l'un le bord supérieur, l'autre le bord inférieur de l'intestin; elle donne en outre deux collatérales principales venant à la rate, l'une suivant la petite courbure de l'estomac et envoyant des branches au foie, aux appendices pyloriques, au pancréas et à l'estomac (gastro-splénique), l'autre suivant la grande courbure, et se distribuant surtout au pancréas (pancréatico-splénique); elles viennent s'anastomoser au niveau de la rate, formant, appendue à la grande courbure stomacale, une arcade d'où partent plusieurs spléniques.

La veine intestinale principale (veine sous-intestinale) commence en avant de l'anus, au bord inférieur de l'intestin, puis se place à son côté gauche. Elle le suit à peu près régulièrement jusque vers le foie, au niveau duquel elle devient veine porte, après avoir reçu une veine sus-intestinale, la veine pancréatico-splénique principale, et des rameaux venus de la région stomacale qui accompagnent les artères.

Cette courte description est suffisante, je crois, pour suivre l'histoire du développement que nous aborderons immédiatement.

Le but de cette étude étant de rassembler tous les faits embryogéniques de nature à jeter quelque lumière sur la signification et le rôle de la rate, je me suis proposé, non seulement de suivre l'évolution de l'organe et de son tissu une fois individualisés, mais encore de remonter le plus loin possible jusqu'à leurs premières origines. D'autre part, nous verrons qu'aussitôt constituée la rate commence à former des globules sanguins; il nous sera impossible de tenir à l'écart ce phénomène indissolublement lié au développement du tissu. J'ai donc cru indispensable de suivre également, depuis leur origine, l'évolution des éléments du sang, afin de pouvoir jeter plus tard un coup d'œil d'ensemble sur leur formation, et déterminer quelle est la part du nouvel organe dans la régénération constante à laquelle ils sont soumis.

Avant d'aborder la rate même, nous suivrons donc rapidement dans leur développement le mésenchyme et la circulation de l'intestin, puis les éléments du sang.

La durée de l'incubation étant fort variable, l'indication de l'âge des embryons ou des alevins manque absolument de précision; la taille même est différente chez des embryons dont les organes sont arrivés au même degré de développement. J'indiquerai donc l'âge des embryons, à l'exemple de Balfour, pour les Elasmobranches, d'Oellacher et d'Hennequy pour la truite, par des lettres correspondant à un certain nombre de stades, déterminés d'après le développement des organes mêmes. Dans les périodes qui précèdent la fermeture du blastopore, j'emploie les désignations créées par M. Hennequy (25) (du stade A au stade H); pour tout ce qui concerne ces périodes, je ne puis du reste que renvoyer à son excellent mémoire. Pour les périodes suivantes j'ai dû établir à la suite un certain nombre de stades provisoires jusqu'à l'achèvement du développement (stades I à P). Je donne en note la diagnose de ces stades <sup>1</sup>.

1. M. Hennequy s'est arrêté au stade H. Le début du *stade I* est marqué par la fermeture du blastopore vitellin. A partir de cette époque, l'extrémité postérieure du corps se détache du vitellus sous forme d'un petit bourgeon conique qui croît rapidement.

*Stade K.* — Son début est caractérisé par la *formation du rein céphalique* (ébauche du double glomérule) et l'*apparition nette des bourgeons hépatique et pancréatique*.

Le cristallin, jusque-là uni à l'épiderme, s'en sépare. Formation des veines cardinales et des hématies par dislocation de la masse intermédiaire. Ebauche des nageoires pectorales se détachant aux côtés du tronc sous forme de deux éminences de coupe triangulaire. La partie postérieure du corps, détachée du vitellus, grandit très rapidement et atteint bientôt 3 et 4 millimètres.

*Stade L.* — Caractérisé par l'*apparition du pigment oculaire*. L'œuf est dit dès

*Mésenchyme intestinal.* — J'emploierai le mot de mésenchyme dans le sens que lui donne Hertwig (26), mais en faisant toutes réserves sur l'origine extra-embryonnaire et parablastique qui lui est assignée par cet auteur. On trouve dans le feuillet moyen, après la différenciation des plaques musculaires et de l'épithélium du cœlome, un reliquat de cellules mésodermiques d'origine probablement variée, qui se glissent dans tous les interstices entre les feuillets épithéliaux, et d'où dérivent plus tard les tissus de soutien et de charpente, les vaisseaux et le sang. Ces éléments ont une parenté bien reconnue, et forment un ensemble assez homogène que le nom de mésenchyme ou feuillet intermédiaire (*Zwischenblatt*) a l'avantage de bien désigner. Nous verrons que cette conception du mésenchyme est d'un grand secours pour bien comprendre la rate,

lors embryonné par les pisciculteurs. La queue s'aplatit et se munit d'une petite expansion. Longueur totale : 8 à 9 millimètres.

*Stade M.* — Son début est indiqué par la formation du bourgeon de la vessie nata-toire. La paroi de la veine sous-intestinale commence à s'épaissir au point où va se montrer la rate. Bientôt des anses vasculaires et des aiguilles ostéoïdes se dévelop-pent dans la queue, des cellules à pigment noir apparaissent sur la tête. Longueur : 10 à 12 millimètres.

*M.* — Ne se sépare pas nettement du précédent, les changements sont lents et graduels. Néanmoins on peut le faire commencer au moment où la rate se montre nettement comme un organe distinct, moment qui ne précède l'éclosion que de quel-ques jours (6 à 12). Le pigment envahit le corps entier; un bouquet terminal vas-culaire se développe dans la queue; les nageoires dorsale, ventrale et adipeuse font saillie sur l'expansion. C'est alors que le jeune sort de l'œuf; l'éclosion a lieu sur les pontes que j'ai observées, du soixantième au quatre-vingt-dixième jour après la fécondation, la taille a oscillé entre 13 et 16 millimètres.

L'éclosion ne représente pas le terme du développement embryonnaire, il ne sera véritablement achevé qu'après la perte de la vésicule.

*Stade N.* — L'alevin nouvellement éclos est comme accolé à une très large poche du jaune, ovoïde, qui gêne ses mouvements; les nageoires font à peine une légère saillie, la tête est courte, arrondie. Dans le cours du premier mois environ, il perd rapide-ment sa transparence, le pigment augmente, et commence par empiéter sur la vési-cule; les nageoires se détachent, des rayons osseux (pièces en tuiles) apparaissent dans la caudale; l'estomac se sépare de l'intestin par un rétrécissement; 20 à 25 milli-mètres environ.

*Stade O.* — Vésicule diminuée, moins haute que le corps, appointie, envahie dans sa moitié supérieure par le pigment; l'expansion membraneuse continue de la queue a disparu. Corps pigmenté foncé. Vessie nata-toire sous forme d'un cœcum allongé dont l'extrémité dépasse le pylore. L'estomac s'est courbé, à angle droit. La vésicule va diminuant, la courbure stomacale s'accroissant; le tube digestif prend la forme en S.

*Stade P.* — Vésicule entièrement rentrée dans l'abdomen, qu'elle gonfle un peu laté-ralement et recouverte par le pigment, sauf une mince ligne ventrale. Corps nette-ment pisciforme, couvert de taches noires, appendices pyloriques apparaissant comme des saillies hémisphériques creuses.

Durant ce stade, la vésicule achève de se résorber, les appendices pyloriques se déve-loppent, l'S intestinal s'allonge; finalement l'alevin d'environ deux mois et demi à trois mois et de 30 à 35 millimètres de longueur, peut être considéré comme ayant perdu ses annexes embryonnaires, et ayant acquis les organes et la forme caracté-ristique de l'espèce jeune.

car nous y trouverons ces tissus parents, non seulement côte à côte, mais formant un tout indivisible jusque chez l'adulte.

Le mésenchyme est d'abord formé partout de cellules isolées et amiboïdes, ou plus généralement fixes, étoilées et réunies en un réseau. On peut s'en faire une idée très nette en suivant son développement chez la truite dans l'expansion caudale. La queue, d'abord conique, s'aplatit dès le stade L et se munit tout à l'entour d'une expansion membraneuse semblable à celle des têtards. Cette expansion, dans sa partie ventrale qui est la plus développée, est d'abord constituée uniquement par les deux couches épidermiques de ses deux faces, formant un angle dièdre très aigu, presque en contact vers le bord libre, séparées plus haut par une mince couche de matière gélatineuse amorphe qui va en augmentant d'épaisseur jusqu'à la veine caudale en arrière de l'anus, jusqu'à l'intestin en avant de lui. Du mésenchyme déjà formé qui entoure ces deux organes, on voit se détacher un élégant réseau qui, de jour en jour, par croissance et multiplication de ses éléments, et aussi, semble-t-il, par adjonction d'éléments migrateurs nouveaux, s'avance en envoyant vers le bord libre des arcades, des pointes, des pendentifs de l'aspect le plus varié. Ce réseau est transparent et réfringent comme du verre sur le vivant; l'addition d'acide acétique y fait apparaître des granulations et des noyaux. Par places, là où sans doute la multiplication est plus active, les cellules sont largement anastomosées, fusionnées entre elles; quelquefois on trouve quatre ou cinq noyaux dans le même nœud, et l'ensemble tend à prendre un aspect de plasmodie. Plus tard les éléments se séparent, ne restent plus unis que par de fins prolongements ramifiés; le réseau s'est étendu à ce moment dans toute la largeur de l'expansion. En certains points, là où plus tard notamment se développeront des pièces cartilagineuses, il reste si serré qu'on aperçoit avec peine, sur le vivant, de petites fentes entre les cellules, et qu'après action de l'acide acétique, on n'y distingue plus qu'une masse protoplasmique parsemée de nombreux noyaux. Enfin il paraît y avoir des points où les cellules du mésenchyme arrivent au contact, offrant la même apparence qu'une masse épithéliale à éléments sans contours distincts.

Le mésenchyme se retrouve avec ces différents aspects dans l'intestin, il s'y glisse d'une façon analogue. Au stade I l'endoderme, primitivement étalé à la surface du vitellus, vient d'achever de se

condenser vers la ligne médiane et, par une sorte d'invagination, de se convertir en un tube ou, par places, en un cordon solide ; il représente dès lors l'épithélium intestinal. Il adhère en bas au vitellus, dans sa région moyenne au moins, en haut au tronc ou plus exactement à une masse de mésenchyme lâche, située au-dessous de la corde dorsale et des lames musculaires ; sur les côtés il est tapissé par l'épithélium du cœlome, épais, cylindrique. Le tube digestif est donc uniquement formé à cette époque par ces deux couches épithéliales, intestinale et péritonéale, séparées par une ligne nette. On voit pourtant, sur la coupe transversale, ces deux couches s'écarter en haut, et le mésenchyme à cellules étoilées y pénétrer en resserrant ses mailles. Plus tard il s'y glisse en assez grande quantité, formant en coupe un croissant, et s'entasse à la partie supérieure de l'intestin, en même temps que le point d'attache se rétrécit pour former le mésentère.

Même dans les régions où ces phénomènes sont le plus nets, ils sont bientôt masqués par un autre processus. L'épithélium du cœlome devient moins haut, perd ses limites et se confond plus ou moins complètement avec le mésenchyme sous-jacent. L'épithélium intestinal paraît alors entouré d'un tissu peu épais, mais très dense, où l'on ne voit pas d'éléments à contour distinct, mais seulement des noyaux petits, serrés et disposés concentriquement. On sait qu'à un stade antérieur (Henneguy) des cellules se détachent des lames latérales pour former la masse de mésenchyme sous-cordale ; il est probable que maintenant, de nouveau, des cellules se séparent de l'épithélium péritonéal (lames latérales des stades antérieurs) pour venir prendre part à la formation du mésenchyme intestinal. (Ziegler (56) paraît partager cette opinion.)

Dès le stade K l'intestin, dans sa portion moyenne qui seule nous intéresse, est donc formé, en dehors de l'endoderme, d'une couche mésodermique peu épaisse représentant le mésenchyme et l'épithélium péritonéal plus ou moins confondus. Mais plus tard (vers la fin du stade L), et avant l'apparition de la rate, ce dernier se sépare de nouveau et constitue une assise distincte.

Pendant que se forme le mésenchyme, se creusent dans son épaisseur des canaux vasculaires et s'établit la circulation intestinale. Je m'arrête un instant sur ce point, qui va nous offrir le rapport anatomique le plus important pour la rate en voie de formation.

*Circulation intestinale primitive.* — Balfour a montré que la circulation primitive des Élasmobranches et de tous les poissons en général tend à rappeler celle de l'amphioxus : un vaisseau dorsal ou aorte, parcourant toute la longueur de l'embryon, se continue à la queue avec un vaisseau ventral qui revient vers le cœur et qu'il appelle veine sous-intestinale. Sur son trajet se développe le foie; en arrière du foie, sa portion la plus antérieure devient veine porte, puis veine intestinale, tandis que la postérieure (au delà de l'anus) s'en sépare, devient veine caudale et se met en rapport avec les veines cardinales formées plus tardivement. Il est facile de retrouver ces détails sur la truite et de constater de plus que le vaisseau veineux fait sa première apparition au voisinage immédiat de l'anus <sup>1</sup>.

Plus tard, lorsque l'intestin se sépare complètement du vitellus, la veine sous-intestinale le suit et se prolonge en avant dans sa paroi. En arrière, elle cesse d'être en connexion avec la caudale qui vient s'aboucher dans les cardinales; en revanche elle reçoit du sang de 2 ou 3 petites branches venues de l'aorte. Ziegler (68), qui les appelle les artères anales, a décrit chez le saumon et chez la perche une première circulation très analogue à celle-ci. Lereboullet (57) avait déjà vu et nommé la veine sous-intestinale.

Laissant de côté les détails de développement de cette circulation, je voudrais en donner l'aspect au moment où va apparaître la rate, c'est-à-dire tout au début du stade M (fig. 1, Pl. I). Du cœur <sup>2</sup>, le sang passe presque immédiatement dans les vaisseaux branchiaux; ceux-ci forment deux racines aortiques qui bientôt se réunissent et se placent sous la corde dorsale. A son extrémité postérieure, l'aorte se recourbant vient se continuer avec la veine caudale; en avant,

1. Dès la fin du stade I, alors qu'il n'existe encore du système vasculaire que le cœur et une partie de l'aorte, on voit un large vaisseau, formé par une simple paroi endothéliale, apparaître entre le tube endodermique intestinal encore tangent au vitellus, et ce dernier : c'est la veine sous-intestinale. Elle n'existe que dans la région qui précède immédiatement l'anus, et se perd en avant; en arrière, au contraire, elle se divise en deux branches qui passent de chaque côté de l'intestin anal qu'elles entourent comme une boutonnière, et se réunissant forment une amorce encore très courte pour le tronc de la veine caudale. Dès le stade K, l'aorte rejoint l'extrémité de cette dernière; la circulation peut alors suivre le chemin indiqué par Balfour, la sous-intestinale venant en avant se perdre dans les trajets sans parois propres continues qui existent à la surface du vitellus, et rejoindre le cœur.

2. Ceci a été établi par l'étude de la circulation sur le vivant, complétée, pour les points où l'observation directe est impossible, par la reconstitution à l'aide des coupes en séries.

celle-ci devient la veine du tronc (Stammvene de Ziegler; Vena vertebralis de Wenckeback (67) par fusion presque complète des deux cardinales postérieures; c'est seulement en arrière du rein céphalique qu'elles se reconstituent, la droite restant prédominante. Elles reçoivent les cardinales antérieures, forment les canaux de Cuvier, et se réunissent dans le sinus veineux; là afflue aussi une grosse veine, rapportant le sang de la vésicule vitelline. La circulation intestinale est simple. En arrière du rein céphalique et au niveau du bourgeon de la vessie natatoire, l'artère cœliaco-mésentérique (*cm*) se détache de l'aorte: elle donne deux branches principales, l'une (cœliaque) vient se répandre dans la masse pancréatique en un réseau capillaire (un de ses rameaux au moins allant directement rejoindre la sous-intestinale), l'autre, artère intestinale, se place au point d'insertion du mésentère sur l'intestin, et descend le long de son bord supérieur jusqu'au voisinage de l'anus; elle y est renforcée par les artères anales venant directement de l'aorte. Son extrémité se recourbe, se place au bord inférieur de l'intestin, et, remontant en avant, forme l'origine définitive de la sous-intestinale. Celle-ci (*SI*), arrivée au voisinage du foie, se place au côté gauche de l'intestin, et décrivant un tour de spire très allongé dans sa première moitié, passe au-dessus de l'intestin, redescend rapidement à son côté droit, se place aux côtés du canal cholédoque et pénètre dans le foie où elle se divise pour se répandre sur le vitellus. A son point culminant (fig. 1), elle reçoit une veine sus-intestinale, beaucoup moins importante, et une autre, à direction rétrograde (future gastro-splénique). A partir de ce double confluent, elle peut déjà recevoir le nom de veine porte: c'est en ce point précis que sa paroi va se différencier pour donner naissance à l'organe que nous étudions.

A ce moment, les embryons ont 8 à 10 millimètres de long; un bourgeon dorsal hémisphérique de l'endoderme apparaît en avant, ébauche de la vessie natatoire, et marquant le début du stade M. Au niveau du futur estomac la paroi intestinale commence à s'épaissir, l'épithélium forme des plis. La veine sous-intestinale, qui jusque-là était simplement creusée dans une saillie du mésoderme, tend à se soulever, à se séparer de l'intestin, à lui devenir simplement tangente. Nous y reviendrons bientôt.

*Origine et évolution des globules du sang avant l'apparition de la rate.* — Les embryogénistes sont loin d'être d'accord sur l'origine

des éléments du sang chez les poissons osseux <sup>1</sup>. On admet généralement qu'il y a d'abord une simple circulation de plasma, et cela peut persister chez certaines espèces jusqu'à l'éclosion, ainsi que cela a été montré, par exemple chez l'Engraulis (Wenckeback), le Labrax (Ziegler), l'Alose (Pouchet et Biétrix) (58).

Les éléments figurés apparaissent plus tard. Pour les premiers auteurs, Vogt, Aubert (37), Lereboullet, ils se forment à la surface du vitellus et pénètrent de là dans le corps de l'embryon. Kupffer (32), Gensch, Götte adoptent une manière de voir analogue, mais ils précisent, et les font dériver des noyaux du parablaste. Pour Hertwig (26), le mésenchyme tout entier, chez les vertébrés ovipares, dériverait de cellules qu'il nomme mérocytes, issues de ces noyaux vitellins. Je ne crois pas devoir m'arrêter sur ce rôle du parablaste dans la formation des globules du sang. Hoffmann a montré qu'il devait être considéré comme un organe de nutrition, dont les éléments, se répandant dans le corps de l'embryon, remplissent le rôle d'une sorte de sang provisoire en y portant les matériaux élaborés dans le vitellus. Wenckeback (67), Ziegler (68), ont limité également là sa fonction, et M. Henneguy (25) a suivi tout particulièrement chez la truite le sort des globules issus de la fragmentation des gros noyaux parablásticos. Il a montré comment ils se répandent dans tout l'embryon, restant facilement reconnaissables à un ou deux gros corpuscules réfringents qu'ils contiennent, et finissent par se résorber sans prendre part à la formation des organes. Il paraît évident que, tout au moins, ils ne sont pas une source importante de cellules de mésenchyme chez les Téléostéens, et l'on ne trouve de véritables cellules sanguines en nombre qu'au stade I, après que la *masse intermédiaire* a commencé à en fournir.

Le cœur pourtant en montre quelques-uns avant cette époque; d'après Oellacher (51), Ziegler, Henneguy, il se forme au stade G ou H, aux dépens d'un groupe de cellules analogues à celles du mésenchyme, et dérivant comme elles des lames latérales. Les unes s'ordonnent en une couche continue pour former l'endothélium, les autres restent libres ou le deviennent par prolifération du revêtement déjà formé. Aubert, Hoffman, Henneguy les ont vues se détacher ainsi de l'endothélium. J'ai pu observer aussi ce mode de

1. Pour l'histoire plus complète de ce développement je renvoie à l'historique donné par Ziegler (68) et par M. Henneguy (25).

formation ; il paraît se continuer jusqu'à des stades beaucoup plus avancés. Mais ces premières cellules, rares, ne peuvent guère être considérées comme différentes des cellules mobiles du mésenchyme, et représentent avec elles des sortes de cellules sanguines primitives non spécialisées en hématies, ni même en leucocytes ; elles affectent les allures de ceux-ci, mais s'en distinguent par un noyau simplement arrondi. C'est seulement maintenant que nous allons voir apparaître assez brusquement, et en nombre considérable tout d'abord, des éléments comparables aux hématies.

*Masse intermédiaire.* — Oellacher a nommé lame ou masse intermédiaire deux cordons cellulaires pleins s'étendant de la région anale jusqu'en avant du rein céphalique, et détachés de chaque côté de la partie proximale de la lame latérale ; ils viennent se réunir sous la corde dorsale, se limitant assez nettement du mésenchyme environnant, quoiqu'ils ne représentent, comme le fait remarquer Ziegler, qu'une modalité de ce mésenchyme, issu en grande partie des mêmes lames latérales. D'après Wenckebach et Ziegler, qui l'ont bien étudiée, le premier chez la Perche, l'Orphie, le second chez le Saumon et le Brochet, la masse intermédiaire peut être considérée comme un vaisseau plein dont les cellules périphériques formeront la paroi endothéliale, les centrales des globules du sang. Ce vaisseau correspond aux veines cardinales, généralement réunies sur une grande partie de leur parcours en un tronc unique (Stammvene). L'aorte se forme d'une façon analogue aux dépens de la masse intermédiaire, et antérieurement aux cardinales <sup>1</sup>.

1. L'aorte, qui chez la saumon, d'après Ziegler, se forme directement aux dépens du mésenchyme, dériverait aussi, chez le brochet, de la masse intermédiaire dans une petite partie en arrière du rein céphalique ; ou tout au moins des globules sanguins venus de la masse intermédiaire pénétreraient dans l'aorte à travers la paroi incomplète. « *Man muss annehmen dass die Blutkörperchen aus den intermediären Zellmassen in die Aorta übertreten* », et plus loin : *die Wanderzellen durch die Wand der Aorta hindurchdringen und als Blutkörperchen weggeschwemmt werden.*

J'ai pu voir, chez la truite, l'aorte se former en grande partie aux dépens de la masse intermédiaire, et de la façon suivante. Au moment de la fermeture du blastopore vitellin et un peu après (commencement du stade I), la masse intermédiaire examinée sur des coupes transversales, forme un tout compact remplissant à peu près l'espace hexagonal compris entre l'intestin, les canaux de Wolf, les masses musculaires et la corde ; elle s'avance jusqu'au contact de celle-ci, dont elle n'est séparée que sur la ligne médiane par la tige subnotocordale. Elle est formée de belles cellules polyédriques à noyau arrondi renfermant un ou plusieurs amas irréguliers de chromatine. On voit bientôt, en certains points des deux masses plus ou moins complètement fusionnées, des cellules périphériques s'aplatir et leur constituer un revêtement partiel, tandis qu'en d'autres elles sont mal limitées du mésenchyme environnant. Mais en

De la dissociation de cette masse, après formation des deux vaisseaux, résulte la mise en liberté d'un grand nombre de cellules, qui sont considérées comme les hématies primitives. Chez l'Engraulis et le Labrax, où les hématies manquent à une période avancée du développement, on a constaté également l'absence d'une masse intermédiaire. Elle doit donc être considérée chez les poissons qui possèdent des hématies de bonne heure, comme l'origine première de la majeure partie de ces éléments. Mais ils sont bien différents encore de ceux de l'adulte et nous devons maintenant les suivre dans leur évolution, et voir quelles sont les sources successives aux dépens desquelles ils augmenteront de nombre et se renouvelleront.

*Évolution des hématies.* — Examinées dans les vaisseaux, sur l'embryon vivant, ou sans addition de réactif en dehors du corps de l'embryon, les premières hématies se présentent sous l'aspect décrit par Lereboullet (38), dès leur mise en liberté, dès le commencement

même temps, de pareilles cellules aplaties apparaissent par files dans l'intérieur de la masse, et la divisent par places en deux moitiés symétriques (dans la région antérieure au rein céphalique où il y aura deux cardinales, et aussi en quelques parties limitées de leur trajet dans le tronc), mais plus généralement en quatre parties inégales, les inférieures beaucoup plus considérables (cardinales), les supérieures destinées à la formation de l'aorte. La ligne de séparation horizontale est irrégulière, incomplète; ici elle entame beaucoup la masse de cellules polyédriques, là, au contraire, elle passe au-dessus d'elle, s'appliquant directement contre le revêtement endothélial extérieur. Les cellules polyédriques ainsi isolées dans la partie supérieure de la masse, se dissocient alors, s'arrondissent et forment des hématies primitives, libres dans la lumière du vaisseau aortique, limité par une couche de cellules plates qui n'est pas toujours continue. Quelques cellules polyédriques entrent dans la constitution de la paroi et s'en détachent successivement plus tard. Cette parenté étroite des éléments de revêtement avec les éléments libres, et avec ceux du mésenchyme environnant, est un fait bien connu, mais sur lequel on ne saurait trop insister, puisqu'il se reproduit à l'origine des organes hématopoïétiques. (M. Pouchet a signalé, il y a longtemps déjà, chez le macropode des cellules se détachant des parois vasculaires pour tomber dans le sang.) Elle rend la description ingrate, puisque le même vaisseau paraît sur une coupe dériver de la masse intermédiaire et sur la suivante du mésenchyme, mais on s'en rendra compte en n'oubliant pas, comme Ziegler le montre, que mésenchyme et masse intermédiaire ne sont que deux modalités point toujours nettement séparées d'un même tissu, que cellules étoilées fixes, endothéliales, sanguines ne font qu'un; c'est seulement à partir de la mise en liberté des éléments de la masse, qu'elles vont commencer à se différencier. Chez la truite donc, et plus nettement que ne l'a vu Ziegler ailleurs, l'aorte se développe au stade I, à la limite supérieure de la masse intermédiaire, et en grande partie à ses dépens. J'ajouterai que, peut-être à cause de la présence de la tige subnotocordale, son ébauche est sur beaucoup de points du parcours nettement double à l'origine, fait commun chez les vertébrés en général. Sur des embryons plus âgés, on voit encore parfois son calibre divisé par des brides, dernières traces de cette division.

C'est seulement ensuite, au commencement du stade K, qu'une dissociation analogue de la masse a lieu dans le tronc unique ou double des cardinales, de la même façon que pour l'aorte.

du stade K. Ce sont, dit-il, des corpuscules irréguliers, se rapprochant de la forme sphérique, « de grosseur inégale, et brillants comme des perles ». Elles sont presque incolores, d'une très légère teinte plutôt verdâtre que jaune, réfringentes, avec un éclat cireux. (Pl. II, fig. 17, *h*, *h'*.) Lereboullet les considère comme dépourvues de noyau ; on constate pourtant assez facilement au centre une tache plus claire qui finit par se limiter par un contour légèrement indiqué ; puis de grosses gouttelettes sarcodiques se produisent en différents points de la surface, et le globule se déforme. Sur les pièces fixées, dans les coupes, les hématies sont un peu contractées, elles ont un corps cellulaire presque homogène prenant vivement la matière colorante. (Pl. II, fig. 13.) Le noyau sphérique offre un ou plusieurs amas irréguliers de nucléine qui paraissent parfois les points d'épaississement d'un réseau délicat difficile à voir. Un grand nombre de ces noyaux, un sur vingt environ, sont aux différents stades de la karyokinèse ; ils se multiplient donc d'une façon très active (*k*, *k'*). Cette multiplication avait déjà commencé sur les cellules polyédriques de la masse intermédiaire, qui ont gardé lors de la dissociation leurs caractères primitifs, sauf que le corps, plus homogène, s'est un peu contracté et arrondi autour du noyau. Le diamètre de ces éléments sur le vivant est de 10 à 12  $\mu$  et de 8 à 10 sur les pièces fixées ; celui du noyau de 6 à 7 1/2  $\mu$  sur les unes et les autres. A côté de ces hématies, on rencontre quelques leucocytes, plus gros, à corps plus réfringent, grisâtre, qui se déplacent en émettant de courts pseudopodes. La figure 17, *l*, en représente un saisi en marche, et mesurant 15  $\mu$ , ce qui est leur taille moyenne.

Les perles sphériques incolores issues de la masse intermédiaire sont bien les premières hématies ; pourtant on peut hésiter à leur accorder ce nom, tellement elles diffèrent des hématies de l'adulte. L'absence d'une quantité appréciable d'hémoglobine, le corps cellulaire formé d'un protoplasme finement granuleux, presque homogène, assez réfringent pour masquer le noyau, et se teignant vivement par le carmin et l'hématoxyline, les éloignent des hématies pour les rapprocher d'une variété de cellules sanguines jeunes ou d'hématoblastes que nous retrouverons plus tard dans d'autres organes (*rate*, *rein*).

Ces hématies primitives, relativement peu nombreuses, se multiplient avec rapidité par division indirecte et subissent des transfor-

mations graduelles qui les rapprochent des hématies adultes<sup>1</sup>.

Graduellement, leur noyau diminue de volume, le corps perd son affinité pour les matières colorantes, un peu de sa réfringence, se charge d'hémoglobine et s'aplatit.

Dans le cours du stade L ces modifications commencent à se montrer nettement. Les vaisseaux ont une teinte générale jaune orangé pâle. Les hématies contenues sont encore très peu colorées, jaune ambré; leur réfringence est diminuée, on aperçoit le contour du noyau; les dimensions et la forme sont très variables; en général elles sont un peu aplaties suivant un de leurs diamètres, lenticulaires subglobuleuses. Le corps est limité par une ligne plus nette et ne prend que très peu le carmin; les noyaux paraissent plus granuleux, surtout les petits; ces granules paraissent souvent faire partie d'un réseau de plus en plus serré (fig. 14 et 18, h).

Au stade M, la transformation est plus accentuée (fig. 19). Les hématies ont acquis leur couleur caractéristique; elles sont aplaties, lenticulaires, quelques-unes allongées; le noyau toujours sphérique fait une légère saillie au milieu. Elles ont de 12 jusqu'à 15 et 17  $\mu$  dans leur plus grand diamètre, le noyau est réduit au contraire à 5 ou 6  $\mu$ . On remarque parmi elles (b, c) quelques formes beaucoup plus petites (7-12  $\mu$ ), ovoïdes, un peu aplaties ou en larmes, plus colorées, plus réfringentes, dans lesquelles le noyau n'apparaît pas d'abord; il se montre à la longue plus petit, mais plus nettement limité que dans les autres. En faisant agir du vert de méthyle formique sur le sang examiné d'abord dans le sérum, on se rend compte que ce sont des éléments jeunes produits au moins en partie par karyokinèse; on en trouve en effet quelques-uns encore attachés 2 à 2; ou des formes en 8 ayant une réaction analogue, où apparaissent les figures caractéristiques. On retrouve toutes ces formes dans les coupes; le corps des hématies ne s'y colore plus, mais se ratatine un peu et tend à devenir globuleux; le réseau nucléaire est de plus en plus serré et foncé.

C'est vers cette époque qu'apparaissent les premiers rudiments de la rate. Mais c'est seulement un peu plus tard, à peu près à l'éclosion, que les hématies achèvent leur transformation. Pour cela elles s'aplatissent encore, le noyau également déprimé fait saillie au milieu, et donne à l'ensemble vu de trois quarts l'aspect bien connu de la planète Saturne. Mais de nouveau les contours de ce noyau, devenu sénile, s'estompent, il ne paraît

1. Il est assez difficile chez l'embryon de recueillir une quantité de sang pur suffisante pour l'examen. Les éléments ont été observés (4-10 homogène Verick) soit sur le vivant au moment où la circulation se ralentit, soit dans le sang qui s'écoule après section de la queue et qui peut être examiné tel, ou additionné d'une certaine quantité de sérum très faiblement iodé. L'examen ne peut durer que quelques minutes, des altérations se produisant assez rapidement. Les figures 17 à 19 (Pl. II) ont été prises sur des globules ainsi étudiés. — Je donne comme terme de comparaison et pour les détails du noyau, des corpuscules sanguins pris dans les vaisseaux sur des pièces fixées au liquide de Foj, surcolorées à Phématoxyline et décolorées à l'alcool acidulé. Les éléments y conservent à peu près leur forme, ils tendent pourtant à diminuer un peu de diamètre et à devenir légèrement globuleux (fig. 13 à 15, Pl. II).

plus que comme une tache sombre mal limitée. Les hématies atteignent définitivement leur état adulte, ou plutôt cet état sénile qui est, comme l'a bien montré M. Pouchet (54) (57), caractérisé par une sorte de dégénérescence hémoglobique avec commencement de régression du noyau. On trouve pourtant parmi elles encore un certain nombre de formes plus jeunes, véritablement adultes, qui ont conservé les caractères du stade précédent (M) et où le noyau reste visible et limité par une ligne nette; enfin quelques-uns des tout jeunes éléments précédemment signalés.

Comme l'on devait s'y attendre, plus les globules rouges du sang se rapprochent du terme de leur évolution, et plus diminue en eux la faculté de se reproduire par division indirecte. Au stade K, le nombre des hématies aux différents stades de la karyokinèse était en moyenne, comme nous l'avons vu, de 1 sur 20. Il descend d'abord lentement au stade L, puis tombe très rapidement pendant le suivant. Je relève, pour la fin du premier, le chiffre de 1 sur 30; pour le second, ceux de 1 sur 45, puis 1 sur 100, puis 1 sur 5 à 600. Au commencement du stade M' leur recherche devient très difficile; il arrive de compter 2000 globules sans trouver une seule karyokinèse<sup>1</sup>; pourtant on en rencontre encore quelques-unes très rares. Flemming, Bizzozero, Péremeschko, Löwit, Denys, Phisalix, ont montré d'ailleurs que ces divisions se retrouvent chez tous les vertébrés ovipares adultes, peu abondantes en particulier chez les poissons d'après le second de ces auteurs. Chez le triton M. Pouchet refuse aux globules rouges la faculté de se segmenter, sauf « tout au début de l'existence de l'hématie comme élément distinct ». On voit qu'ici les karyokinèses se retrouvent à la vérité sur des hématies déjà chargées d'hémoglobine, mais qu'elles deviennent de plus en plus rares. Il est bien probable que les globules rouges à noyau représenté par une tache sombre mal limitée sur le vivant, et paraissant, sur les fixations, formés d'un réseau à travées épaissies serrées et plus ou moins confondues (amas mûriforme se colorant en masse après certains réactifs, non colorable après l'action prolongée de l'acide picrique, chromique, du bichromate), globules qui sont la presque totalité à partir de l'éclosion, sont en effet incapables de se diviser. C'est la période d'état fonctionnel, de spécialisation à

1. Ces relevés ont été faits sur des coupes fixées et colorées de la même façon (liqu. de Fol, hématoxyline), en comptant sur des coupes successives du cœur et de l'aorte un grand nombre de globules (de 500 pour les premières, de 2000 à 3000 pour les dernières). Il n'a été tenu compte que des stades de la karyokinèse, s'étendant entre la disparition et la reconstitution de la membrane nucléaire.

la fonction respiratoire, que les auteurs nomment généralement l'état adulte. Pour réserver le nom de jeunes à d'autres formes, et pour bien marquer cet état sénile caractérisé par l'impuissance à se reproduire, j'appellerai de préférence ces éléments : hématies vieilles ; les hématies adultes seront celles qui, quoique chargées d'hémoglobine, identiques de forme, possèdent un noyau plus petit bien limité et encore colorable. Ce sont vraisemblablement ces formes et les plus jeunes dérivées de transformation d'un autre élément qui gardent seules la propriété de se diviser, et, comme il s'en produit constamment, il n'est pas étonnant qu'on trouve jusque chez l'adulte et surtout dans les organes hématopoiétiques, un certain nombre de karyokinèses.

Je dois, avant d'aller plus loin, signaler une de ces sources de rajeunissement qui fonctionne bien avant la rate : je veux parler des veines cardinales, et du tissu d'aspect lymphoïde qui se développe autour d'elles dans l'épaisseur du rein <sup>1</sup>.

1. Dans le cours du stade L, tandis que les hématies commencent à subir leurs transformations, on continue à trouver dans le sang quelques rares éléments, qui, par leurs caractères, continuent à représenter les premières cellules issues de la masse intermédiaire, et surtout les premières cellules errantes dans le sang avant cette époque, cellules que nous retrouvons également à l'origine de la différenciation du tissu splénique. Sur le vivant, elles sont incolores, arrondies, réfringentes ; après l'action des réactifs on y voit un noyau généralement sphérique, beaucoup plus rarement lobé ; le corps, presque homogène, se teint vivement par le carmin. Sur le vivant, comme sur les coupes, j'ai pu constater qu'elles étaient accumulées dans les veines cardinales, où elles formaient la majorité. Leur origine est facile à voir. On se rappelle comment les cardinales dérivent de la masse intermédiaire : les cellules centrales se détachant pour former des hématies, les périphériques s'aplatissant pour constituer la paroi. Pourtant on a déjà vu qu'en certains points, des groupes de cellules globuleuses pouvaient rester adhérentes à cette paroi, en faire partie intégrante pendant un certain temps, puis se détacher. Ce processus se continue longtemps encore. Les cardinales, s'élargissant, tendent à entourer les canaux de Wolf ; sur leur tronc se développent de larges veinules, ou de véritables dilatations ampullaires. C'est principalement au fond de ces culs-de-sac que des cellules continuent à se détacher de la paroi bourgeonnante, et aussi, semble-t-il, du mésenchyme sous-jacent, dont la paroi endothéliale est mal limitée. C'est aux dépens de ce mésenchyme, très réduit maintenant, que se développera, après l'éclosion surtout, le parenchyme d'aspect lymphoïde interposé aux éléments propres du rein, comme l'ont vu Ziegler (68) et Emery (16), et qui est soupçonné de donner aussi naissance à des globules du sang chez l'adulte. Ziegler, sans en donner de preuves précises, considérait déjà comme possible, qu'avant la formation du tissu lymphoïde, le mésenchyme pût fournir des globules sanguins à la veine voisine. Il fait remarquer avec justesse, que cette veine étant la source première de ces éléments au moment où elle dérive de la masse intermédiaire, cette région garderait pendant toute la vie la fonction hématopoiétique. (*Da die Stammvene selbst den ersten Blutkörperchen den Ursprung gibt, so würde daraus resultieren dass die Blutkörperchen, im Embryo, an einem Orte entstehen, der zeitlebens diese Function beibehält.*) Emery est également porté à admettre que le sang et les vaisseaux se forment sur place aux dépens du « blastème cellulaire du rein » (mésenchyme). Il ne rentre pas dans mon sujet de suivre le développement de cet organe ; je voulais seule-

## II. — *Apparition et développement général de la rate.*

En disséquant sous la loupe une truite qui vient d'éclorre, on trouve, après avoir ouvert avec précaution la cavité abdominale sur le côté et écarté la vésicule vitelline, un tube digestif encore rectiligne, dans lequel l'estomac est déjà reconnaissable à un léger renflement. A son côté supérieur, la vessie natatoire se détache de l'œsophage sous forme d'un court appendice en doigt de gant. Le foie et la vésicule biliaire se reconnaissent facilement. Au côté gauche et dorsal de l'intestin, et immédiatement en arrière de l'estomac, on peut déjà apercevoir une petite crête longitudinale saillante, transparente, incolore, très délicate (fig. 2, Pl. I) : c'est l'ébauche de la rate, comme on peut s'en convaincre en répétant la dissection les jours suivants, jusqu'à ce que l'organe ait pris sa forme, sa couleur et ses rapports définitifs.

On peut remonter beaucoup plus loin et assister à la formation de cette ébauche. Pour cela, il faut revenir en arrière jusqu'au début du stade M, immédiatement après l'apparition du bourgeon de la vessie natatoire. Prenons un œuf arrivé à ce stade, entre le 50<sup>e</sup> et le 60<sup>e</sup> jour après la fécondation environ, ou 15 jours à 3 semaines avant l'éclosion, sur les pontes que j'ai étudiées; déchirons sa coque à l'aide d'une pince, d'un coup de ciseau fendons la vésicule dans le sérum très faiblement iodé, le vitellus s'y mêle sans précipiter, et, avec un pinceau fin, on peut en débarrasser complètement l'embryon. Portons-le sur une lame dans une goutte de sérum<sup>1</sup>, coupons la tête en arrière de la région branchiale : nous pourrons à la loupe, à l'aide d'une aiguille, isoler tout le tube digestif rectiligne, en rompant la fine lame de mésentère qui l'attache à la colonne vertébrale, et en le coupant au voisinage de l'anus. Si on l'examine au microscope, l'intestin se montre alors comme formé essentiellement d'un tube à paroi épaisse, très réfringente, striée transversalement, constitué par l'épithélium intestinal; il est entouré par une très mince couche transparente, plus épaisse dans la région

ment prendre acte de la formation continue de globules du sang dans cette région, bien avant l'époque du développement de la rate. Nous connaissons maintenant l'évolution du sang jusqu'à ce moment, et d'autre part l'état de la circulation et du mésenchyme intestinal : le terrain est prêt pour aborder l'étude de cet organe.

1. On peut également la fixer préalablement par l'exposition pendant quelques minutes aux vapeurs osmiques.

stomacale, représentant le mésoderme. Dans cette même région, la lumière est virtuelle; plus en arrière elle s'élargit et est remplie par un liquide jaune verdâtre, probablement d'origine biliaire. La veine sous-intestinale apparaît nettement, remplie de sang, simplement tangente en arrière au côté ventral de l'intestin, puis décrivant un demi-tour de spire autour de lui, d'abord pour se placer à son côté gauche, ensuite au supérieur; arrivée là, elle se réfléchit assez brusquement au côté droit pour se diriger en bas vers le foie en formant un coude <sup>1</sup>. Dans son trajet aux faces gauche et supérieure de l'intestin, sa paroi externe est épaissie, particulièrement au sommet du coude, blanchâtre et réfringente comme l'épithélium intestinal et ne partageant qu'avec lui ce caractère, de sorte que la chose frapperait de suite l'œil le moins exercé. En outre, sa surface interne n'est plus lisse, mais mamelonnée, tomenteuse. (J'ai pu, dans quelques cas, revoir tous ces détails par transparence sur l'embryon vivant, en écartant quelque peu le sac vitellin.) Ces derniers caractères vont s'accroissant, tendent à se localiser au coude même de la veine et, quelques jours plus tard (stade M') (fig. 3, Pl. I), en répétant l'observation, on trouve à cette place l'épaississement augmenté et formant une sorte de crête arrondie, ou de boudin, d'environ trois dixièmes de millimètre de long, sur un demi de large; en avant il se termine assez brusquement par une tête arrondie, en arrière il diminue et se continue par une queue allongée, portion de paroi encore tomenteuse, mais faiblement épaissie, qui se prolonge au delà sur une longueur au moins égale, mais qui cessera de croître et s'affaiblira même plus tard; ce petit corps blanchâtre, très réfringent, peut dès maintenant être considéré comme la rate. Son extrémité antérieure est toujours éloignée de deux à trois dixièmes de millimètre du point où se déversent côte à côte les canaux cholédoque et pancréatique, faciles à reconnaître tous deux; elle naît donc ici tout en arrière de la région duodénale et d'abord sans connexions avec l'estomac.

Sur la plupart des sujets examinés, la rate se présente sous cet aspect; il y a pourtant quelques légères variations. Au confluent même des veines sus et sous-intestinales, une petite veine à trajet rétrograde vient également se jeter (veine gastro-splénique); la tête

1. Je supposerai toujours, dans les descriptions, l'animal dans sa position naturelle, le ventre en bas, la tête en avant.

de la rate se prolonge généralement jusque sur la première portion de cette veine, et semble aussi n'être qu'un renflement de sa paroi. J'ai même vu plusieurs fois une rate sur la sous-intestinale, et plus avant une petite rate accessoire complètement détachée, sur la veine descendante. Les rates multiples peuvent donc apparaître dès l'origine comme des ébauches séparées.

Quelques coupes d'ensemble à travers la région serviront à préciser les rapports. Les figures ci-après représentent quatre coupes transversales intéressant un renflement splénique tout récent, mais assez limité; une coupe optique longitudinale indique les niveaux auxquels ont été faites les sections, la partie du trajet des veines cachée derrière l'intestin y est marquée par un pointillé. Les rapports de la rate avec ces veines sont fort nets; mais on voit de plus que l'organe, dans sa région antérieure, est étroitement accolé contre un gros renflement du mésenchyme intestinal qui, outre les vaisseaux nommés, renferme des lobules glandulaires. Ce sont les ramifications du pancréas : un de ces cordons est en contact immédiat avec la rate. Chez les Téléostéens donc existe aussi dès l'origine le rapport étroit avec le pancréas, signalé par les auteurs chez les autres vertébrés.

Jusqu'à l'éclosion et au delà, la rate conserve une forme et une position analogues, tout en faisant une saillie de plus en plus accentuée et en augmentant lentement de volume. C'est à ce moment qu'on peut, comme je l'ai signalé tout d'abord, l'apercevoir parfaitement dans de simples dissections faites sous la loupe. Profitons-en pour suivre rapidement ses changements de forme et de rapports.

Vers la fin du stade N, le tube digestif croissant plus rapidement que les parties voisines, commence à s'incurver dans la région stomacale pour former l'S dont j'ai parlé chez l'adulte. La partie postérieure de l'estomac et l'antérieure du duodénum, pivotant autour d'un axe transversal passant par le pylore, viennent s'étendre en travers dans la cavité abdominale (fig. 4, Pl. I); puis le mouvement continue et chacune de ces deux parties croît de façon à former un coude de plus en plus prononcé et finalement un U stomacal, auquel fait suite un U duodéal renversé, l'ensemble formant la figure d'un  $\infty$  couché, dans lequel le point de réunion des deux jambages représente le pylore (fig. 5).

La position de la rate est, de ce fait, absolument modifiée. Pen-

tant que le tube digestif était encore rectiligne, elle s'est déjà peu à peu déplacée le long de l'intestin, et son extrémité antérieure a remonté jusqu'à la région postérieure de l'estomac encore droit. Fortement attachée à cet organe au point qui sera le sommet même

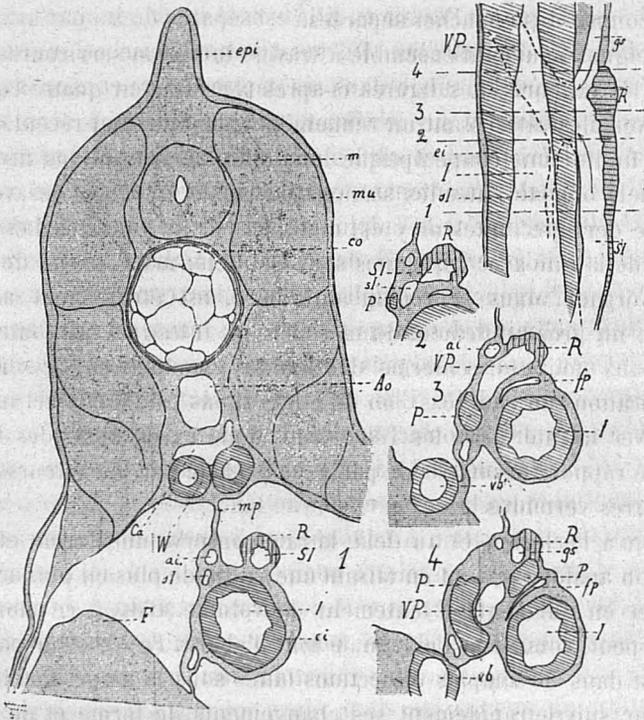


Fig. 1. — Sur un tube digestif d'embryon de truite au stade M, représenté en coupe optique longitudinale en haut et à droite, 4 coupes transversales ont été dessinées, intéressant l'ébauche de la Rate (R). Les niveaux de ces coupes ont été marqués par des lignes interrompues portant les numéros des figures correspondantes; dans la postérieure seule tout le corps a été dessiné. — *Epi*, épiderme; *m*, moelle épinière; *mu*, masses musculaires; *co*, corde dorsale; *Ao*, aorte; *Ca*, tronc commun des veines cardinales; *W*, canaux de Wolf; *mp*, mésentère primitif; *I*, intestin; *ei*, épithélium intestinal; *R*, rate; *P*, pancréas; *SI*, veine sous-intestinale; *VP*, veine porte; *ai*, artère intestinale; *gs*, veine gastro-splénique; *fp*, fente péritonéale; *vb*, vésicule biliaire; *F*, foie. — La rate se présente comme un épaississement de la paroi de la veine sous-intestinale en arrière, de la gastro-splénique en avant. Grossi environ 30 fois en diamètre.

de sa grande courbure, la tête de la rate le suit dans ses déplacements, est refoulée en arrière, et l'organe entier devient d'abord transversal, puis se renverse, s'éloignant peu à peu de l'intestin, auquel il n'adhère d'abord plus que par sa partie postérieure, puis dont il se détache complètement (fig. 2, 4, 5 et 6, Pl. I). Il finit ainsi,

quand la courbure stomacale est terminée, par avoir exécuté un mouvement de bascule complet. Son extrémité antérieure, sa tête globuleuse, est devenue postérieure; sa queue au contraire, toujours plus mince, mais nettement limitée, est maintenant antérieure; l'ensemble a la forme en virgule renversée, accolée le long de la branche pylorique de l'estomac. Elle est séparée de lui par une portion adjacente du pancréas (P), aussi volumineuse et souvent de même forme, qui l'a suivie dans ses déplacements et avec laquelle on peut la confondre sur le vivant, tant qu'elle n'a pas acquis sa couleur caractéristique, et sur les pièces fixées. En s'éloignant de la région duodénale, maintenant courbée en crosse, la rate lui est restée reliée par une toile épiploïque de plus en plus saillante, qui finit par s'étendre en travers de tout le 2<sup>e</sup> jambage de l'S (fig. 5). Pendant que l'organe a accompli ce mouvement (stade O) et a achevé de se bien délimiter des tissus voisins, de transparent et incolore il est devenu jaune rosé, puis rougeâtre; sa couleur sera bientôt aussi foncée que l'adulte. Chez la jeune truite, souvent il s'éloigne ensuite un peu de l'estomac, auquel il ne reste plus attaché que par ses vaisseaux; rarement il s'aplatit et envoie une pointe en arrière, de façon à prendre la forme en fer de lance <sup>1</sup>.

La simple observation à la loupe ou à un faible grossissement, est insuffisante pour se rendre compte exactement des connexions successives de l'organe, avec les vaisseaux surtout, et avec le mésentère. C'est pourtant un point de première importance; le rapport primitif avec la veine intestinale est, comme nous le verrons, capital dans l'histoire de la rate chez tous les vertébrés, mais il n'est nulle part aussi net que chez les Téléostéens, à cause de la disposition du mésentère et du pancréas. Il importe donc de suivre en détail, en comparant des coupes en séries, le procédé par lequel, chez ces animaux eux-mêmes, la rate perd ses premiers rapports pour en contracter de nouveaux.

Le mésentère des poissons adultes échappe à toute description,

1. Si cette description s'applique à la grande majorité des cas, il se présente d'assez fréquentes exceptions de détail qui peuvent devenir des causes d'erreur, surtout quand il s'agit d'isoler l'organe pour les dissociations. Il arrive assez souvent que la rate est formée de deux moitiés complètement séparées ou réunies par un pont très mince de substance, c'est dans ces cas surtout qu'on peut prendre pour elle l'amas pancréatique voisin qui simule par sa forme la rate normale. Plus rarement elle s'éloigne plus ou moins de sa place habituelle; j'en ai vu quelquefois qui, par des adhérences secondaires, s'étaient détachées du cul-de-sac stomacal pour venir se fixer solidement en face, contre l'intestin.

tellement il est percé de trous, réduit à des brides ou à des franges surchargées de graisse, état souvent compliqué par des adhérences secondaires. Chez l'embryon, il est beaucoup plus simple, mais manifeste bientôt cette tendance à la dissociation. Le mésentère primitif est une simple toile, très mince et courte, rattachant dans toute sa longueur le tube digestif à la colonne vertébrale. A son insertion sur le premier, et dans sa région moyenne (fig. 1 du texte) le mésenchyme intestinal s'épaissit de bonne heure, de façon à constituer un large empâtement (4) dont les lobules du pancréas diffus viennent occuper la majeure partie<sup>1</sup>. Bientôt, dès le stade K, une fente triangulaire (*fp*) apparaît sur les coupes dans le renflement (arrière-cavité des épiploons) (*fp*, fig. 1 et 2 du texte), et progresse d'avant en arrière, le divisant en deux lames qui vont l'une à l'estomac, puis à l'intestin, l'autre au foie et plus loin à l'intestin aussi. C'est la seconde surtout, la droite, qui est envahie par le pancréas; elle se confond à son insertion hépatique avec le mésoderme qui entoure le canal cholédoque, jouant le rôle de ligament hépatico-duodéal ou petit épiploon. C'est elle qui représente avec le mésentère primitif la partie capitale du mésentère définitif, et contient l'artère coeliaco-mésentérique, plus loin l'artère intestinale qui y fait suite. Peu de temps après l'éclosion, les deux vaisseaux sont accompagnés sur tout leur parcours par une traînée de tissu adipeux qui permet de les retrouver facilement. (Fig. 2 du texte, *a*.)

La lame gauche, beaucoup moins importante, représente le mésogastre définitif (*msg*). Elle soutient l'œsophage et l'estomac, puis le duodénum, mais en ce point, et bien avant la formation de la courbure stomacale, elle finit par se déchirer et disparaître. La partie antérieure de la rate y est d'abord comprise, puis simplement tangente. Cette lame se continue enfin avec une sorte de petite frange épiploïque plus tard graisseuse, qui renferme la veine sous-intestinale et la suit dans son tour de spire. C'est également sur cette frange que se continuent la rate et un lobule pancréatique. La veine sous-intestinale, suivie d'arrière en avant, passe donc de là, presque directement, dans la lame droite (où elle reçoit la veine sus-intestinale), puis se dirige dans son épaisseur vers le foie. J'insiste peu

1. Dans une note à la *Société de Biologie* (18 mai 1889) j'ai appelé l'attention sur le développement de ce pancréas, dont bientôt les lobules s'irradient en larges traînées dans l'épaisseur de la paroi mésodermique de l'intestin, jusqu'au foie d'une part, jusque près de l'anus de l'autre.

ici sur ces dispositions du mésentère, bien plus faciles à comprendre chez les Sélaciens; on pourra néanmoins s'en rendre compte en comparant les fig. 1 et 2 du texte.

Pendant la dernière période du stade N, auquel répond cette description, une légère modification a commencé dans les rapports de la rate, qui semble remonter en avant le long de l'intestin, atteint le niveau de l'embouchure du cholédoque, le dépasse et arrive en contact avec l'estomac. La figure 2 du texte montre l'état des choses vers cette époque, et l'on peut y voir la même

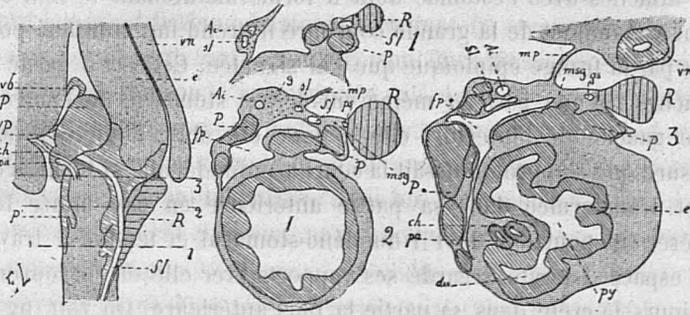


Fig. 2. — La région moyenne du tube digestif, chez une truite éclosée depuis quelques jours, est représentée à gauche; *e*, estomac commençant à s'incurver; *vn*, vessie natatoire; *R*, rate; *P*, masse pancréatique principale; *P*, lobules pancréatiques s'irradiant en nappe autour de l'intestin; *vb*, vésicule biliaire; *ch*, canal cholédoque; *pa*, canal pancréatique; *VP*, veine porte, continuant la veine sous-intestinale (*SI*). — Trois coupes transversales, dont les niveaux sont indiqués par des chiffres correspondants, ont été dessinées à un plus fort grossissement. Sur la première et la plus postérieure (1), la queue de la rate, 2 lobules pancréatiques, et la veine sous-intestinale sont saillants à la surface de l'intestin dans une frange épiploïque. Sur les 2 suivantes le mésentère primitif (*mp*) s'insère sur un épaississement du mésoderme intestinal divisé en 2 lames par une fente péritonéale (*fp*) (arrière-cavité des épiploons); la Rate (*R*) étant adhérente à la lame gauche ou mésogastre (*msg*); *py*, pylore; *du*, duodénum; *vn*, vessie natatoire; *gs*, veine gastro-splénique; *SI*, veine sous-intestinale; *sI*, sus-intestinale; *g*, graisse.

coupe transversale (3) intéresser à la fois l'extrémité de la rate, celle de la vessie natatoire, le pylore et les canaux cholédoque et pancréatique.

La même coupe montre qu'à partir de ce moment, et de ce moment seulement, à cause de l'extension à la surface de l'estomac d'une masse pancréatique voisine, la rate est fortement adhérente à cet organe, à lui seul, et obligée de le suivre dans ses mouvements; au contraire la lame droite du mésentère n'a plus de rapports avec lui. Par conséquent, si dans la courbure en S que va subir la région stomaco-duodénale du tube digestif, le pylore reste fixe, comme cela se produit en effet, l'estomac et le duodénum pourront se

recourber en glissant, sans l'entraîner, au-devant de cette lame droite (mésentère définitif) et des organes qu'elle renferme, tandis que la rate sera forcée de suivre l'estomac. C'est en effet ce qui se produit durant la durée du stade O, pendant que se forme la courbure stomacale. Il en résulte quelques nouveaux rapports. Le mésentère définitif doit se détacher un peu du duodénum pour lui permettre de former sa crosse, cela lui est d'autant plus facile qu'il est déjà criblé de trous, et réduit par places à de simples brides. Le mésogastre s'en est de plus en plus éloigné en gardant ses attaches avec l'estomac dont il forme maintenant le seul soutien. Au sommet de la grande courbure il prend fin, continué pourtant par la frange épiploïque que j'ai signalée. Celle-ci a gardé ses attaches : d'une part au même cul-dé-sac stomacal, de l'autre au côté gauche de l'intestin; elle a donc été obligée de s'élever à mesure que s'approfondissait la courbure duodénale, si bien qu'elle s'est transformée dans sa partie antérieure en une mince toile insérée au pourtour de l' $\Omega$  duodéno-stomacal et tendue à travers cet espace. La rate a gardé ses rapports avec elle et en couronne toujours la crête dans sa partie la plus antérieure. On voit (fig. 5, Pl. I) cette toile mise en évidence par écartement de l'intestin.

Que sont devenus dans ces déplacements les vaisseaux et notamment la veine sous-intestinale, dont les connexions avec la rate sont si intéressantes? J'ai essayé de le représenter en quelques figures schématiques (fig. 7, Pl. I). A l'époque de son apparition, la rate semblait due à un épaissement même de la paroi de cette veine; son extrémité antérieure seule s'en détachait dans une petite portion, mais pour s'accoler immédiatement à un affluent direct de ce vaisseau, affluent à direction rétrograde, et que nous pouvons nommer dès maintenant veine gastro-splénique.

Par suite du changement de position des organes, la veine intestinale, solidement reliée au foie, reste à peu près fixe, et la rate tend à s'en écarter de plus en plus; à mesure qu'elle se rapproche du pylore, elle s'en détache d'avant en arrière. De petites veinules s'étaient formées (nous verrons comment) reliant le tissu splénique à la veine; plus les deux organes s'éloignent et plus s'allonge leur tronc d'abord très court; elles tendent à se fusionner les unes avec les autres. Dès l'éclosion (B) nous en voyons deux allant de la rate, l'un à la veine sous-intestinale, l'autre à la gastro-splénique. Plus tard (C) elles deviennent plus nombreuses. Quand la rate commence

à exécuter son mouvement de bascule, elle achève rapidement de se détacher de la veine, et n'y reste bientôt plus adhérente que par son extrémité postérieure; l'angle d'abord aigu qu'elle forme alors avec elle s'ouvre de plus en plus, devient droit, puis obtus (D, E). On voit à ce moment trois veinules sortir de la rate : l'antérieure allant toujours à la veine gastro-splénique; la moyenne et la postérieure se dirigeant directement vers la sous-intestinale; ces trois troncs sont le long du bord adhérent de la rate reliés l'un à l'autre par de petites anastomoses. Les deux derniers finissent par se confondre, car on ne voit plus bientôt qu'un tronc unique longeant ce bord adhérent (le long duquel il remplace la sous-intestinale) et la masse pancréatique voisine, et recevant des affluents des deux côtés; c'est lui qui ramène le sang veineux splénique, sauf celui de la partie tout antérieure; on peut donc le désigner sous le nom de veine pancréatico-splénique. A l'extrémité de la rate, il se jette immédiatement dans la veine sous-intestinale; mais les deux organes continuant à s'éloigner perdent ce dernier point de contact, le tronc pancréatico-splénique s'allonge, et, la courbure stomacale terminée, nous le trouvons sous forme d'un vaisseau ascendant, allant rejoindre la veine; vaisseau qui s'étire avec les progrès de la croissance et qu'on retrouve chez l'adulte, très long, accolé contre la paroi de la région pylorique de l'estomac, entrant bientôt dans la masse des appendices pyloriques où il retrouve la veine principale (fig. 6, Pl. I, ps).

Celle-ci n'ayant pas participé aux déplacements de l'estomac, a très peu varié dans son trajet, seulement, vu la courbure qu'a prise le duodénum, elle le croise à angle droit au voisinage immédiat du pylore. C'est vers ce point seulement qu'elle reçoit comme précédemment la veine sus-intestinale; c'est là qu'on devrait encore trouver la rate, si elle n'avait été entraînée. Plus loin, elle reçoit quelques affluents gastriques, après quoi, devenue veine porte, elle traverse la masse pancréatique principale pour entrer dans le foie aux côtés du canal cholédoque. Avant de croiser le duodénum, elle se trouve placée, dès que la courbure stomacale est achevée, au milieu des appendices pyloriques qui commencent à se développer.

Quant à la petite veine gastro-splénique, elle reçoit toujours un affluent de la tête de la rate (splénique accessoire), mais, suivant l'estomac, elle se trouve éloignée de plus en plus de la veine intestinale, et ne la rejoint qu'après avoir ramené le sang d'une partie des

parois stomacales; chez le jeune on la voit former un tronc qui remonte le long de la portion cardiaque de l'estomac. Anastomosée comme nous l'avons vu à la pancréatico-splénique, elle forme avec elle une anse qui suit à peu près la grande courbure de l'estomac et au-dessous de laquelle se trouve suspendue la rate par une série de petites veines.

Peu de chose à ajouter pour les artères. Tant par l'observation directe qu'en reconstituant les vaisseaux de la région à l'aide de coupes en série, il est relativement aisé de s'assurer qu'aucune branche artérielle ne pénètre dans la rate avant l'éclosion ni pendant les jours qui suivent. On a vu que, tout à l'origine, la circulation de l'intestin était exclusivement veineuse, ses vaisseaux formaient l'unique voie de retour de toute la partie postérieure de l'embryon vers le foie, puis le cœur. Cet état ne se modifie que lentement. A l'époque de l'éclosion il n'y a encore qu'une petite artère intestinale au point d'insertion du mésentère. En maintenant vivant sur la lame de verre, dans une petite cellule de paraffine, un alevin dont on a avec beaucoup de soin ouvert sur le côté la paroi abdominale, et écarté la vésicule, on peut voir la circulation intestinale continuer pendant un certain temps dans ce vaisseau, dans la veine, et dans le réseau capillaire interposé. C'est seulement vers la fin du stade qu'on aperçoit, aux côtés de la veine, le sang circulant dans une seconde petite artère (artère sous-intestinale), qui, la suivant dans sa spire, vient rejoindre l'artère intestinale principale ou sus-intestinale <sup>1</sup> en avant du pylore seulement.

A l'époque correspondant à la première de ces observations, les coupes en série examinées avec le plus grand soin ne montrent aucune branche artérielle pénétrant dans la rate. A l'époque correspondant à la seconde, l'examen devient plus difficile, pourtant on peut reconnaître une ou deux petites branches pénétrantes. Quand la veine s'éloigne de la rate, l'artère sous-intestinale reste aux côtés de la première, et il se forme, par le même procédé que pour les veines, une ou deux petites artères pancréatico-spléniques parallèles à la veine du même nom, et plus tard une splénique accessoire.

1. Pendant toute la vie l'artère principale de l'intestin est à son bord dorsal (A. sus-intestinale), la veine principale (V. sous-intestinale) au bord ventral; l'artère sous-intestinale, la veine sus-intestinale sont des formations secondaires et restent toujours moins importantes.

### III. — Développement du tissu splénique.

Si le tissu de la rate adulte présente quelques difficultés à l'étude et nécessite pour être bien compris l'emploi de méthodes spéciales, telles que les injections variées, le pinceutage ou le secouage des coupes, etc., on se trouve tout d'abord bien autrement embarrassé en face du même tissu à l'état embryonnaire. On le comprendra surtout si l'on se rappelle qu'à l'époque où il subit les modifications les plus intéressantes, l'organe entier mesure environ 1 dixième de millimètre de largeur sur 3 dixièmes de longueur; que l'alevin est encore dans l'œuf ou vient d'en sortir, et qu'on est gêné par la présence d'une volumineuse poche vitelline. On y trouve par contre quelque avantage, l'extrême transparence de l'embryon permet souvent l'examen des tissus vivants à un fort grossissement. Après de nombreux et pénibles tâtonnements, après avoir à peu près complètement échoué dans des tentatives d'injection, je me suis arrêté aux méthodes suivantes : 1° Autant que possible examiner sur le vivant, c'est-à-dire en agissant comme je l'ai indiqué précédemment, pour voir la position de la rate; détachant le tube digestif et l'observant dans du sérum très faiblement iodé, en évitant l'écrasement à l'aide de tasseaux. On peut employer de cette façon jusqu'aux objectifs à immersion, et faire agir différents réactifs dont on dépose une goutte au bord de la lamelle. — 2° En seconde ligne, je placerai les coupes en série à la paraffine. Quoiqu'il soit indispensable d'en avoir de plus épaisses, on ne peut suivre les détails que sur de très fines coupes faites au 1/200 de millimètre (microtome à bascule). L'embryon est tué dans le mélange chromo-acétique ou le liquide de Fol; le premier m'a semblé préférable dans le cas particulier. Immédiatement après la mort, la vésicule est tranchée d'un coup de ciseau, et le vitellus enlevé au pinceau dans le liquide de Muller, où il se dissout. Puis l'embryon est remis à fixer dans le mélange chromo-acétique, maintenant que les viscères pourront être directement en contact avec le liquide. Sur les alevins plus gros il est bon de les détacher complètement du tronc. Après vingt-quatre heures, quarante-huit pour les plus gros, la pièce est lavée et portée dans l'alcool à 70°. La coloration se fait en masse au carmin boracique; après le liquide de Fol, j'ai préféré le carmin aluné ou l'hématoxyline. — 3° Enfin, en

troisième lieu, les dissociations montreront les éléments isolés et permettront de se rendre compte de leur forme exacte. L'isolement est, à l'origine surtout, très difficile sur l'organe frais; on écrase les éléments sans pouvoir les séparer; un seul réactif a pu me les montrer un peu nettement, c'est le liquide de Muller. L'alevin y est fixé avec les mêmes précautions que précédemment; après trois semaines environ de macération, le tube digestif est enlevé, porté sous la loupe, où la rate est détachée avec les aiguilles. Il importe de la séparer avec grand soin surtout du tissu pancréatique voisin dont il reste souvent quelques lobules adhérents. La dissociation est faite dans une goutte de picro-carmin étendu, auquel on ajoute presque immédiatement de la glycérine.

L'examen à plat dans le sérum pouvant donner une sorte de vue d'ensemble du tissu, peu précise dans les détails, je commencerai par en indiquer les résultats.

Reprenons à un fort grossissement le tube digestif représenté Fig. 1 du texte. Prise un peu en arrière, sur l'intestin, la veine sous-intestinale, vue en coupe optique, paraît limitée extérieurement par une paroi<sup>1</sup> assez épaisse, réfringente, et comprenant toute l'épaisseur du mésenchyme, tapissé en dehors par l'endothélium péritonéal, en dedans par l'endothélium vasculaire dont on aperçoit par places les noyaux allongés et légèrement saillants au milieu d'une cellule aplatie. La paroi ainsi composée augmente graduellement d'épaisseur, devient plus en avant le renflement splénique; très nettement ce renflement n'est que cette paroi épaissie. On y reconnaît en dehors l'endothélium péritonéal, mais en dedans, l'endothélium vasculaire a disparu; il est pourtant bien visible sur la paroi opposée. Dans toute son épaisseur, cette bosselure est formée d'un tissu très réfringent dans lequel on finit par apercevoir vaguement de gros noyaux clairs. En approchant de la surface de la veine, on distingue un peu mieux, et l'aspect est celui que donnerait un amas de petits leucocytes arrondis, serrés les uns contre les autres; les plus superficiels font saillie dans la veine, quelques-uns sont plus dégagés encore. D'autres ne tiennent plus

1. C'est par extension que j'emploie ce mot, car la paroi *propre* de la veine est à cette époque réduite à la couche endothéliale; la veine étant un tube tangent au tube intestinal, tout le mésenchyme qui l'entoure lui forme une paroi apparente dont une petite partie seulement prendra part à la constitution des tuniques définitives du vaisseau.

que par un point, ou paraissent simplement posés, pour ainsi dire, sur la paroi; enfin on en trouve libres dans la veine, mélangés à des hématies, parfois très nombreux. Il en résulte une paroi d'un aspect tomenteux, framboisé, singulier pour un vaisseau, et qui ne peut être dû qu'à un arrêt en ce point d'éléments charriés par le sang, ou au contraire à une prolifération de la paroi elle-même dont les cellules se détachent. L'absence de l'endothélium rend dès maintenant plus vraisemblable la deuxième hypothèse. Les éléments superficiels, seuls bien visibles, sont de petits globules un peu irréguliers, mais sans véritables pseudopodes, très réfringents, et dont le noyau n'apparaît nettement qu'à la mort de la cellule. On voit alors qu'il en remplit une grande partie, et que, sur quelques-unes même (mais ceci plus tard surtout), le corps cellulaire est réduit à une mince enveloppe. A mesure qu'agit le réactif, on voit aussi les cellules superficielles se gonfler et devenir de plus en plus saillantes. Au bout de quelques jours, et dès que l'épaississement, mieux localisé, prend la forme de la rate embryonnaire (fig. 3, pl. I), (stade M), la partie postérieure, qui reste amincie et constitue à l'organe une sorte de queue, conserve les mêmes caractères, reste en retard de développement, mais la tête et le corps commencent à se modifier, et, en les suivant jusqu'à l'époque de l'éclosion à peu près, on les voit se différencier de la façon suivante. La paroi veineuse se régularise de nouveau, et bientôt on peut distinguer à sa surface, par places au moins, certaines cellules plus aplaties qui reconstituent un endothélium. Dans l'intérieur du tissu, on remarque simplement une tendance de certains éléments plus foncés à en entourer d'autres, plus clairs et à gros noyau. Mais si l'on ajoute sur le bord de la lamelle une goutte d'acide osmique, on voit, à mesure qu'elle pénètre, se dessiner entre ces éléments arrondis, une sorte de réseau brun clair, réfringent, cristallin, formé de travées anastomosées dans tous les sens, et analogue à celui qu'on obtient en traitant de même le réseau cellulaire du mésenchyme dans l'expansion caudale. Dans chaque maille, on aperçoit parfois un ou plusieurs gros noyaux appartenant à des cellules plus claires qui y sont contenues, et dont les contours n'apparaissent pas nettement. L'action de l'acide continuant, les préparations noircissent et ne peuvent se conserver; c'est une image un peu fugitive, nette en certains points seulement, et qui, non comparée avec les coupes, aurait d'autant moins de valeur, que,

vu sa réfringence, ce réseau ne laisse pas voir ses noyaux propres.

Outre l'aspect réticulé mis en relief par l'acide osmique, le simple examen dans le sérum montre dès cette époque quelques rares hématies isolées dans l'intérieur du tissu. Elles paraissent étoilées, déformées, moulées dans un espace vide entre les éléments voisins. Elles possèdent d'ailleurs les caractères des hématies vieilles; il n'y a donc aucune raison pour qu'elles se soient formées sur place, il est probable qu'au contraire elles se sont insinuées à travers les cellules lâchement unies de la paroi dépourvue d'endothélium. Un ou deux jours après l'éclosion, nouvelles modifications importantes. L'endothélium est nettement reformé sur la veine, mais, par places, on voit s'enfoncer dans le tissu splénique, de petits vaisseaux pénétrants bordés à leur entrée par l'endothélium réfléchi. Ces veinules, très courtes, semblent un peu plus loin perdre bien vite toute paroi propre et se trouvent ainsi vis-à-vis du tissu splénique dans la situation où était la veine elle-même à l'origine. Les hématies disséminées dans l'organe apparaissent plus nombreuses, quelquefois en amas irréguliers ou par files; elles remplissent souvent les troncles veineux et se répandent irrégulièrement de là dans le tissu. Elles deviennent de plus en plus abondantes, et vers le milieu du stade N (une quinzaine de jours après l'éclosion), elles commencent à donner à la rate une teinte jaune rosé qui va s'accroissant, et qui, limitée d'abord à des îlots, s'étend peu à peu à l'organe tout entier. En même temps les veinules y pénètrent plus profondément, et s'y différencient à partir de leur embouchure. Mais vers cette époque l'organe s'est peu à peu nettement limité des tissus voisins, il atteint quelquefois déjà un millimètre de longueur et deux dixièmes de millimètre d'épaisseur; sa transparence diminuée ne permet pas de continuer les observations d'une façon utile. Je noterai seulement que les noyaux à mince couche protoplasmique enveloppante, qui tranchaient sur le tissu par leur plus grande réfringence, sont devenus plus nombreux (noyaux d'origine) et que, tout à fait vers la fin, j'ai pu constater la présence de quelques rares cellules contenant soit du pigment, soit de petites gouttelettes réfringentes.

*Examen des coupes.* — La différenciation presque complète du tissu splénique a lieu dans une période qui s'étend un peu avant et un peu après l'éclosion, durant le stade M' et la première partie du stade N. C'est surtout sur les coupes faites chaque jour pendant

cette période et comparées aux observations précédentes, qu'on peut la suivre pas à pas. Pour la commodité de l'étude, on peut pendant la durée de cette évolution distinguer quatre phases, quatre aspects successifs et caractéristiques du tissu. Il est presque inutile d'ajouter que cette division est un peu artificielle, et que certains points de l'organe sont encore au premier de ces stades, alors que d'autres ont atteint le dernier.

I. — La première phase correspond au premier examen que nous avons fait sur l'organe frais, alors qu'il existe un simple épaississement mal limité de la paroi veineuse (commencement du stade M). On se rappelle qu'un peu avant (fin du stade L), la veine intestinale apparaissait sur les coupes comme un simple trou bordé d'endothélium, creusé au milieu d'un renflement du mésenchyme intestinal, renflement encore peu dégagé des parties voisines. La figure 1 (Pl. II) montre une coupe de la future région splénique à cette époque. Le mésenchyme intestinal, peu épais, y est constitué par un tissu dense dont les cellules sont difficiles à distinguer, les noyaux petits et serrés; la couche profonde plus sombre, et à noyaux allongés, paraît déjà se différencier en fibres musculaires. L'endothélium péritonéal se sépare assez nettement du tissu sous-jacent; il est formé, sur les faces latérales de l'intestin, de petites cellules cylindriques pressées, en palissade, qui vont s'aplatissant et s'espacant sur la face supérieure. Trois vaisseaux de quelque importance : l'artère intestinale (*ai*), à son côté la petite veine sus-intestinale (*sI*), à gauche la veine sous-intestinale (*SI*); elle possède comme les autres un endothélium assez net, moins marqué sur celle de ses parois qui est distale relativement à l'intestin.

Au commencement du stade M au contraire, la veine est devenue saillante, tangente à la surface de l'intestin (fig. 2, Pl. II), sa paroi distale épaissie se modifie. Les cellules de l'endothélium péritonéal se sont encore aplaties, et, prenant plus fortement le carmin, se distinguent presque toujours d'une façon absolument nette du tissu sous-jacent. Dans tous les cas, leur différenciation fonctionnelle est plus accentuée que précédemment, et il est hors de doute qu'elles sont incapables de fournir un appoint au tissu propre du renflement splénique. J'insiste sur cette remarque, parce que tout récemment (décembre 1889) Toldt (66) a émis l'opinion que la rate se développe surtout aux dépens de l'épithélium du coelome. Si, chez les Mam-

mifères notamment, la grande épaisseur de cet épithélium et sa limitation un peu vague peuvent justifier cette manière de voir, du moins paraît-il impossible de l'appliquer à la truite. A partir de ce moment d'ailleurs l'épithélium s'aplatira et se délimitera de plus en plus nettement, comme on peut s'en assurer sur les coupes d'embryons plus âgés (fig. 5 à 9).

Mais au-dessous de l'épithélium, tout autre est l'activité cellulaire. L'endothélium de la veine n'est reconnaissable que sur sa face proximale (fig. 2, *en*); sur l'autre, issu tardivement du mésenchyme, il s'est de nouveau confondu avec lui, et toute la paroi épaissie est en voie de bourgeonnement (*R*). Son aspect est le même ici que vue à plat; elle est irrégulière, festonnée, les cellules superficielles faisant saillie; d'autres paraissent simplement adhérentes, d'autres sont libres dans la lumière du vaisseau et mêlées aux hématies. Il est intéressant de comparer des embryons fixés avec différents réactifs. Après la fixation par le liquide de Kleinenberg et le liquide de Müller qui gonflent les éléments, l'aspect tomenteux est exagéré comme il le paraissait sur le tissu frais au bout de quelque temps; après fixation par le mélange chromo-acétique ou le mélange de Fol, qui au contraire rétractent un peu, la saillie des cellules est moins marquée. Sur toutes, il est quelques coupes où la surface interne de la veine apparaît un peu déchiquetée, mais la chose est plus nette sur les dernières. En certains points en effet, elle prend l'aspect d'une sorte de dentelle; ces points, quoique plus rares, sont particulièrement favorables pour l'étude. Les cellules arrondies, saillantes, semblent avoir été détachées, et la dentelle ainsi dégagée est formée par des cellules étoilées unies par leurs prolongements (fig. 5, *cr*). En avançant dans l'intérieur de la paroi, les mailles se rétrécissent, sont remplies par d'autres éléments plus clairs, à limites peu nettes (*cs*), et le tissu reprend l'aspect de mésenchyme à éléments serrés. Pourtant, en certains points, on retrouve des cellules arrangées en réseau, faisant suite aux premières. Mais, quelques jours plus tard, quand la saillie est un peu plus accentuée, l'apparence réticulée devient plus nette, bien qu'elle ne soit pas visible partout. La figure 7, Pl. I, en montre un exemple, on la retrouvera çà et là ensuite dans les coupes d'embryons plus avancés; s'il est impossible de la mettre partout en évidence, il faut remarquer qu'il s'agit d'éléments jeunes encore très semblables les uns aux autres, et que les mailles du réseau ne peu-

vent être dégagées. L'action de l'acide osmique sur les pièces fraîches nous a d'ailleurs déjà montré ce réseau sous un autre jour. Le mésenchyme à cellules serrées, indistinctes avant, est donc, dans ce premier état, *caractérisé en ce point par la mise en réseau d'une partie de ses cellules, une autre partie restant contenue dans les mailles*. L'ensemble forme un tout encore indissolublement lié (sauf à la surface), mais dès maintenant les cellules enveloppantes représentent, comme nous le verrons, le réticulum splénique définitif, les cellules enveloppées représentent les éléments libres, ou susceptibles de le devenir. Il y a entre ce tissu et le mésenchyme tel que nous l'avons vu dans la queue par exemple, cette différence, c'est que dans le second on n'apercevait qu'un certain nombre de cellules migratrices cheminant entre les mailles, tandis qu'ici ces mailles sont remplies par des éléments de ce genre que depuis la disparition de l'endothélium rien ne sépare du sang contenu dans la veine <sup>1</sup>

II. — Le second état du tissu est caractérisé par l'apparition d'un certain nombre de petits espaces arrondis très clairs, contenant un noyau lobé, qui, vus à un faible grossissement, semblent être autant de trous creusés à l'emporte-pièce dans le tissu (fig. 2, 2 bis et suivantes, l, l', l'', Pl. II). Il y en a parfois dès le moment où l'on commence à distinguer la structure réticulée, mais ils ne deviennent abondants et n'attirent l'attention que lorsque la tête de la rate se détache en coupe sur la veine comme un épaissement bien localisé, semi-circulaire (fig. 2 bis, Pl. II), la queue gardant les caractéristiques

1. Avant d'aller plus loin, il importe de remarquer les modifications des noyaux. Avant l'épaississement ils étaient en général petits, la coloration n'y montrait sur un fond clair qu'un ou deux nucléoles vers le centre; quelquefois ce nucléole paraissait suspendu par quelques fils d'un réticulum nucléinien à larges mailles et à travées très déliées; maintenant de tels noyaux sont toujours prédominants ailleurs, rares dans l'épaississement splénique. Les noyaux de l'éminence sont pour la plupart plus gros, ovalaires ou un peu irréguliers, ils mesurent de 6 à 10  $\mu$ . dans leur plus grand diamètre. Le nucléole est encore parfois distinct, mais généralement toute l'étendue du noyau apparaît finement granuleuse et, avec un bon objectif à immersion, montre par places les traces d'une disposition réticulée; chez les uns, ces granules ou ces travées de réticulum sont peu serrées, d'où un aspect pâle, chez d'autres au contraire très serrées, et le noyau paraît foncé. Par les réactifs contenant de l'acide osmique le fond du noyau redevient presque homogène, le nucléole au contraire, quand il existe, gagne en netteté. Enfin, les cellules rondes saillantes à la surface, celles qui plus loin remplissent les mailles, se distinguent souvent par un noyau sphérique, à contour plus marqué, et où la nucléine forme plusieurs amas irréguliers, comme dans les premières hématies. D'autres ont un noyau analogue, mais bi- ou quadrilobé. Les figures karyokinétiques sont plus nombreuses que dans les organes voisins, signe de la prolifération rapide du tissu.

tères du stade précédent. A un fort grossissement chacun de ces espaces clairs apparaît nettement limité par des éléments du réticulum anastomosés (fig. 6, *cr*). Dans les uns (*e*) c'est une simple cellule contenue, beaucoup plus pâle et moins granuleuse que les voisines, dont le noyau fortement coloré est divisé par de profondes incisures en 2 ou 4 lobes, si bien qu'on dirait souvent un groupe de 4 très petits noyaux juxtaposés, mesurant chacun de 2 à 4  $\mu$  en moyenne. Dans les autres (*e'*) même noyau et même corps cellulaire, mais celui-ci ne remplit plus toute la maille, il est rétracté contre une des parois, laissant un véritable espace vide, de sorte que le noyau paraît logé dans une petite cavité arrondie et reposant contre la paroi dans un lit de protoplasma clair, floconneux, mal limité du côté libre. Il semble donc qu'il y ait eu soit retrait, soit dissolution d'une partie du corps cellulaire, consécutif à la forme spéciale prise par le noyau. Enfin, il existe d'autres espaces clairs plus rares, formés d'une façon un peu différente (*e''*). Ici, comme dans les cellules végétales qui se chargent de vacuoles, la masse du protoplasma se condense autour du noyau appliqué contre une des parois de la maille, et reste reliée au moins temporairement au reste de son pourtour par des brides délicates. Si l'on se rappelle que le réseau n'est distinct que grâce à l'aspect plus clair des cellules contenues, si l'on trouve en outre (comme en fig. 9) des formes de transition et notamment des noyaux, *n*, *n'*, en train de se loper, on admettra sans difficulté que nous assistons à une simple transformation des cellules contenues de la phase précédente, transformation consistant à les isoler chacune au milieu d'une maille et accompagnée fort généralement d'une division incomplète du noyau.

III. — Pendant ces premières modifications nous sommes arrivés à l'époque de l'éclosion. La rate n'a cessé d'augmenter de volume, s'est éloignée un peu de la veine en avant (fig. 3, Pl. II) et, en arrière, forme sur elle un bourrelet considérable localisé seulement à une portion de la paroi distale (fig. 3 *bis*). Le reste de la paroi et aussi toute la partie postérieure de l'épaississement tendent à perdre leurs caractères primitifs, et à revenir à l'état de mésenchyme ordinaire pour former du tissu conjonctif. Il y a donc une partie du tissu préalablement transformé, qui reste inutilisée; mais le reste évolue de plus en plus franchement vers l'état définitif du parenchyme splénique.

Peu à peu au cours de la période précédente on constatait ici, comme dans la première série d'observations, que, une partie des cellules saillantes dans la veine tombant dans le courant sanguin, l'autre s'aplatissant de nouveau, il se reforme un endothélium, dont les cellules sont pourtant plus épaisses et plus saillantes qu'ailleurs. Mais avant que cet endothélium soit partout reformé, une partie des petites cavités creusées dans l'organe entrent en communication avec la veine. Il faut se rappeler que chacune d'entre elles n'est pas close de toutes parts, mais représente simplement une maille du réseau dégagée par le retrait de l'élément libre contenu. Il en résulte que, lorsque deux de ces logettes d'abord pleines, puis transformées en véritables cavités par le procédé que nous avons vu, sont au contact, elles entrent naturellement en communication l'une avec l'autre. Or la figure 2 *bis* (*e'''*) montre déjà un large espace vide, formé de cette façon par ouverture l'une dans l'autre de deux ou plusieurs des cavités primitives; la figure 8 (*e'''*) montre une de ces cavités qui, de la même façon, est entrée en communication avec la veine dépourvue d'endothélium en ce point. On retrouve dans l'intérieur les petits noyaux quadrilobés dans leur lit de protoplasma. Au moment de l'éclosion ce processus se généralise; les cavités primitives se multipliant, celles au contact ouvrant les unes dans les autres et les plus voisines de la veine dans celle-ci, il en résulte un système très irrégulier, ramifié, de lacunes intercellulaires (*v, v*), rétrécies aux points d'abouchement des cavités primitives, communiquant avec la veine, et par où le plasma sanguin et les hématies peuvent entrer dans la rate, par où aussi les cellules à noyaux lobés (leucocytes) et quelques autres, mises en liberté, et complètement détachées, s'échappent dans la veine, puisqu'on les aperçoit nombreuses dans celle-ci et rares maintenant contre les parois des lacunes (Pl. II, fig. 3, 3 *bis* et 9) <sup>1</sup>.

Il suffit de se rappeler la disposition du réseau pour comprendre que les parois des lacunes ne sont autres que celles des logettes préexistantes, ou les travées lamelleuses irrégulières du réticulum primitif; ce sont par conséquent les cellules de ce réseau qui jouent le rôle d'endothélium. Si en beaucoup de points elles gardent leurs premiers caractères, séparant la lacune d'une logette pleine voisine

1. On ne voit bien ces lacunes que quand elles sont vides, ce qui arrive quelquefois sur l'organe entier par un hasard de préparation, souvent dans les fixations au liquide de Fol, surtout si l'on a soin de saigner d'abord l'animal.

(*cr*), en d'autres (et c'est généralement au voisinage de la veine) elles sont plus aplaties (*en*), prennent plus fortement les colorants et deviennent un véritable endothélium, en continuité avec celui de la veine. Le calibre des lacunes se régularise à partir de leur embouchure vers la profondeur de l'organe; à mesure, la différenciation endothéliale gagne dans le même sens. Sur la première partie de leur trajet, ce deviennent des veinules de 8 à 15  $\mu$ . de diamètre en moyenne (c'est également la mesure des mailles du réseau); tandis qu'à l'extrémité des ramifications, qui conservent le caractère lacuneux, viennent sans cesse s'ouvrir de nouvelles cavités.

Ainsi donc, comparant les résultats donnés par ces coupes et par les observations sur le tissu frais, on voit que la formation d'un tissu splénique spécial avec ses veines, son réseau, et les éléments contenus, peut se résumer ainsi : en un point de la veine intestinale l'endothélium cesse d'exister comme formation à part, et, issu autrefois du mésenchyme sous-jacent, se confond de nouveau avec lui. Les cellules de celui-ci se divisent en deux groupes, les unes restant étroitement unies par de larges prolongements ou même corps à corps, enveloppent les autres, isolées, de façon à les enserrer comme dans autant de logettes incomplètes dont les parois forment les mailles d'un réseau à travées irrégulières, lamelleuses; les éléments enveloppés ont dès l'origine tendance à devenir libres <sup>1</sup>; les plus superficiels relativement à la sous-intestinale, sortent de leur maille et tombent dans le courant sanguin, mais ce mouvement ne peut pas s'étendre dans la profondeur; la portion superficielle du réseau se régularise et reforme endothélium; le processus arrêté à la surface de la grosse veine se continue sur des veinules qui en partent et s'avancent de plus en plus dans l'intérieur du tissu; nous venons de voir comment elles se forment; à mesure qu'elles pénètrent plus profondément, elles subissent la même transformation à partir de leur point d'aboutement, les cellules en réseau reformant un endothélium, et la mise en liberté de cellules nouvelles se limite à leurs extrémités ramifiées qui gardent le caractère lacuneux. Il en résulte ainsi une sorte de sinus veineux cloisonné, en communication avec la veine sous-intestinale, et placé sur elle en diverticule, sinus dont les mailles les plus reculées restent remplies d'éléments spéciaux, mis en réserve,

1. Je rapprocherai dès maintenant ce processus de celui par lequel se différencient les îlots de Wolff, la masse intermédiaire, etc.

se multipliant, et entrant peu à peu dans les veines efférentes. Je rappelle qu'à cette époque aucune artériole n'a pénétré dans la rate.

Ainsi donc, la troisième phase est caractérisée par la *formation d'espaces lacuneux qui, à partir de la veine, se convertissent en veinules par régularisation de leurs parois*. Les figures montrent combien ces espaces sont énormes relativement au volume de la rate, dont la largeur atteint à peine un dixième de millimètre. Quand les coupes sont à la fois un peu épaisses et bien dégagées, il en résulte un aspect spongieux très caractéristique du tissu. Quand, au contraire, la veine est pleine de sang, on retrouve des hématies par files, ou par groupes dans les espaces veineux ; ce sont elles que l'on apercevait dans les examens à plat. Quelques-unes, plus rares, grâce à leur plasticité se fauflent plus loin dans des mailles encore pleines, où on les retrouve déformées et comme moulées dans les interstices irréguliers entre les cellules voisines.

A mesure que la tête de la rate tend à s'éloigner de la veine intestinale, les veinules s'allongent pour continuer à les relier (voy. fig. 7, Pl. I, et 3, Pl. II) ; à mesure aussi qu'augmente le volume de l'organe, veinules, espaces lacuneux et logettes creuses s'y multiplient. Pourtant il semble que le tissu intermédiaire croît plus vite encore, car la superficie des espaces vasculaires diminue relativement à ce tissu. Il est en effet le siège de très nombreuses karyokinèses, on en trouve à ce moment au moins une sur chacune de ces petites et minces coupes. Mais à peine les veines sont-elles formées, qu'un nouveau changement d'aspect, qui se précise 8 à 15 jours après l'éclosion, commence à attirer l'attention.

IV. — La quatrième et dernière phase est caractérisée par l'*apparition dans le tissu splénique d'un grand nombre de noyaux sphériques sombres* et répondant au type que Robin désignait sous le nom d'épithélium nucléaire, c'est-à-dire ayant l'air de noyaux libres, mais pourvus en réalité d'un corps cellulaire réduit au minimum. On voit sur la figure 4, *no*, ces petits noyaux, réunis en certaines régions, trancher sur le fond moins coloré de l'organe, qui n'a d'ailleurs subi aucune autre modification que l'extension déjà signalée du tissu dense relativement aux vaisseaux, et une augmentation de volume très notable. C'est à ce moment du développement que j'ai trouvé dans la rate le plus grand nombre de figures karyokinétiques.

Quelques noyaux de cet ordre avaient déjà apparu depuis longtemps, et il faut remonter assez loin en arrière pour en trouver l'origine. Au moment de la différenciation du réseau, la majorité des cellules contenues se distinguait peu des enveloppantes; en général pourtant, elles étaient plus claires. Elles possédaient un noyau arrondi, à nucléine plus abondante, et d'un aspect grossièrement granuleux et plus sombre. Les premières cellules qui quittent les mailles du tissu splénique en voie de différenciation sont donc comparables par leurs caractères aux cellules filles de la masse intermédiaire, et surtout à celles que nous avons vues plus tard continuer à se détacher des parois des cardinales ou de leurs affluents directs. Avant l'éclosion, quelques-unes d'entre elles tranchaient sur les autres par un corps très réduit, en même temps plus réfringent, plus coloré sur les coupes : ce sont elles que nous allons voir devenir plus nombreuses, sous le nom de noyaux d'origine. Au moment de la formation des espaces lacuneux, c'est surtout sous forme de cellules à noyau quadrilobé, à corps analogue à celui des premières, mais plus pâle, plus irrégulier, plus granuleux, que les éléments contenus sont mis en liberté, ils ont franchement des caractères de leucocytes. On voit dans tous les cas que ces trois sortes d'éléments dérivent des cellules enveloppées dans les mailles, cellules mères des éléments libres de la pulpe, et constituent une triple modalité dans leur évolution.

A l'époque où nous sommes arrivés, les premiers de ces éléments sont devenus rares dans la rate, et surtout dans ses veinules efférentes, les leucocytes à noyau lobé sont aussi plus rares en proportion; au contraire les noyaux d'aspect libre tendent à dominer. Pour exprimer la chose autrement, je puis dire qu'à partir de maintenant les éléments contenus ne sortent plus guère de la rate que sous la forme de leucocytes à noyaux lobés, et surtout de *noyaux d'origine* ou de leurs dérivés immédiats. Je les désignerai dès maintenant par ce nom, qui leur a été donné par M. Pouchet, dans ses études sur le sang des vertébrés en général et en particulier du Triton (54 à 57).

Je signalerai encore quelques particularités dans leur mode de formation. Depuis l'époque de l'éclosion surtout, les cellules emprisonnées dans les mailles du réseau, outre les divisions indirectes que j'ai signalées, et qui paraissent porter aussi bien sur elles que sur les cellules enveloppantes, ont une grande tendance à la division

directe, et un grand nombre de leurs noyaux paraissent plus granuleux, irréguliers, en bissac ou lobés ; souvent enfin, sur les dissociations, on trouve deux petits noyaux dans une même cellule. Si un certain nombre d'éléments s'échappent à l'état de leucocytes à noyaux simplement lobés, il en est donc qui se divisent complètement, et il résulte de leurs bipartitions successives une accumulation de quelquefois une douzaine de petits éléments dans une même maille du réseau, qui à l'origine en contenait un seul gros. Les figures 10 à 12 (Pl. II) (*no*) montrent des amas de ce genre un peu moins considérables, et des éléments en division. Dans ce cas les cellules filles revêtent surtout les caractères de noyaux d'origine. Il est pourtant d'autres points (fig. 12, *no*) où chacun d'eux est au contraire isolé dans une petite maille dont il paraît se détacher par retrait, condensation de son protoplasma autour du noyau. Dans tous les cas, si l'on en trouve de nombreux dans toute l'étendue de la rate, tranchant sur le reste du tissu, par la façon dont ils se comportent avec les réactifs colorants, c'est surtout par petites régions, par petits groupes, qu'ils subissent d'abord ce genre d'évolution qui tend à en faire des noyaux d'origine absolument nets. Nous verrons bientôt qu'ils ne sortent pas tous de la rate dans cet état.

Mais j'ai hâte d'en finir avec cette description d'ensemble des états successifs du tissu ; la rate a maintenant acquis les particularités de structure les plus caractéristiques, réseau, veines, noyaux de la pulpe, nous n'avons plus qu'à suivre quelque peu l'évolution de ces différentes parties. J'insisterai d'ailleurs peu sur ce sujet : les embryons de Téléostéens, si favorables à étudier quand il s'agit des premières phases du développement, le deviennent beaucoup moins plus tard ; les éléments tendent à être plus petits et moins nets, si nombreux sur les coupes qu'ils sont très difficiles à délimiter ; en outre, les hématies envahissent de plus en plus les nouveaux espaces lacuneux formés, se glissent partout, empâtant les détails pendant que l'organe prend une couleur rosée, puis rouge. Il reste d'autre part trop petit pour être accessible à d'autres modes d'investigation ; sur des truites écloses, de 5 à 6 mois et de plus de 5 centimètres de long, il n'atteint souvent encore que 2 à 3 mm. de longueur. Les squalés, au contraire, sont très favorables pour ce genre d'études, et c'est sur cette partie surtout du développement de leur rate que j'insisterai.

*Évolution du réseau et formation de la capsule.* — Je n'ai pas à revenir sur l'origine du réseau, qui nous est connue, mais aux coupes on peut après l'éclosion ajouter les dissociations, qui nous le montreront sous un autre aspect et permettront de suivre ses transformations.

Dans les jours qui suivent l'éclosion, les cellules du réseau sont si délicates, si largement et si intimement unies, qu'il est presque impossible de les isoler, et qu'on dirait une sorte de plasmodie ajourée et réticulée<sup>1</sup>. C'est à peine si l'on peut obtenir quelques petits groupes d'éléments, presque confondus, formant une pâte protoplasmique granuleuse qui contient dans son épaisseur des noyaux pâles, dans les cavités dont elle est criblée des noyaux d'origine, ou plus souvent les cellules arrondies, moins foncées, qui les précèdent. Sur les bords de ces amas, on trouve parfois saillants des corps cellulaires à contours granuleux mal arrêtés et déchiquetés.

Il faut aller jusque vers le commencement du stade P, après l'achèvement de la courbure stomacale, pour trouver un changement appréciable. Les éléments du réseau ne se retrouvent encore presque jamais à l'état libre, mais il y a dans les préparations de grandes plaques, lisses sur une face (comme on peut s'en convaincre quand elles sont repliées), hérissées sur l'autre d'aspérités, de lamelles et de travées fragmentées, qui délimitent des mailles incomplètes, vides ou contenant encore des noyaux d'origine et autres éléments libres : ce sont des portions de la surface de l'organe, plus résistantes, qui ont déchiré et entraîné avec elles une partie du réseau voisin; du côté de la surface, les travées s'élargissent en lamelles qui, fermant complètement les mailles de ce côté, les convertissent en véritables alvéoles. Il en résulte ainsi une couche enveloppante, formée simplement par une différenciation des cellules du réseau plus largement unies entre elles; les noyaux pâles qu'on y voit sont généralement plus larges que ceux du réseau et aplatis.

C'est seulement après la perte complète de la vésicule, et sur de petites truites de 4 mois, déjà longues de trois à cinq centimètres, que j'ai pu isoler facilement les cellules du réseau plus solides, et adhérentes sur de moins larges surfaces. Elles sont très irrégulières, étoilées, rameuses; quelques-unes (fig. 23, *cr''*) sont à ce point hérissées de prolongements ramifiés, brisés, que leur aspect

1. Le mésenchyme se comportait déjà ainsi par places dans l'expansion membraneuse de la queue.

rappelle un peu celui des cellules araignées, et que les contours du noyau sont difficiles à voir. Celui-ci, ovalaire, pâle, faiblement granuleux, mesure en moyenne de 8 à 12  $\mu$ , et remplit presque complètement le corps cellulaire proprement dit, autour duquel rayonnent les prolongements minces, bien limités, et formés d'une substance vaguement granulo-striée prenant peu le carmin. Quelques cellules ramifiées aussi, mais semblables à de petites plaquettes et avec des noyaux plus larges, doivent, d'après ce que nous avons vu plus haut, appartenir à la couche limitante (*cr'*).

J'ai retrouvé des cellules du réseau analogues, mais moins nombreuses, chez de jeunes saumons âgés de près d'un an. Mais sur des truites déjà adultes, longues de 20 centimètres et plus, le réseau est tout différent. Si les mailles, très irrégulières de forme et de taille (fig. 24), sont toujours constituées par des lamelles et de minces travées entrecroisées (quelquefois à peine 1  $\mu$  d'épaisseur), on ne trouve plus trace de noyaux dans les points nodaux. Travées et lamelles sont d'ailleurs réfringentes et n'ont ni la striation des fibres conjonctives ni le granulé des cellules, mais cet état intermédiaire, qu'à défaut d'autre, définit assez bien le mot de granulo-strié (*körnig-streifig*), si bien que W. Müller, auquel j'emprunte ce mot, et qui nous a laissé de la rate des Téléostéens une excellente description, considère le réseau comme formé d'une substance intercellulaire disposée en fibres et en membranes<sup>1</sup>. M. Phisalix en a donné de bons dessins chez l'anguille, où la forme lamelleuse domine. Les Sélaciens nous montreront comment ce réseau définitif sans apparence de cellules dérive du réseau cellulaire primitif. Sur les truites de 20 centimètres, la capsule, quoique très résistante, était encore excessivement mince (moins de 3  $\mu$ ) et ne montrait pas de disposition fibrillaire bien nette. On sait que, généralement peu épaisse, elle est uniquement constituée, chez les poissons adultes, par des fibres lamineuses, mêlées à quelques fibres élastiques, et réunies par une substance vaguement granuleuse.

*Vaisseaux* — Au point où nous avons quitté la rate embryonnaire, elle ne contenait aucune artère, mais seulement un certain nombre de veinules à paroi constituée uniquement par l'endothélium; je les ai peu suivies au delà. Vers le milieu du stade N le

1. W. Müller, *Ueber den feineren Bau der Milz*, p. 10 : « eine feinkörnige hie und da fädige Intercellularsubstanz... »; et plus loin, p. 16 : « eine Zwischensubstanz... die erscheint als ein Netz zarter Fäden und Membranen. »

calibre des plus grosses est très régulier et leurs cellules endothéliales forment une couche continue à noyaux orientés dans le sens de la direction du vaisseau. C'est bien plus tard qu'elles acquièrent une paroi conjonctive, toujours très mince. Vers la même époque pour la première fois, j'ai noté de petites branches se détachant de l'artère sus-intestinale pour pénétrer dans le tissu splénique. Tous les vaisseaux sont du reste relativement plus petits et plus perdus dans les tissus qu'aux stades précédents, et il devient moins facile de les suivre. C'est seulement pendant le stade O, cinq à six semaines après l'éclosion, que l'artère pancréatico-splénique est facile à reconnaître; longeant le bord adhérent de la rate, elle envoie dans son intérieur des branches très petites qui ne tardent pas à s'y perdre. Elles mesurent à peine 8  $\mu$  de diamètre, à leur origine; l'artère pancréatico-splénique en a 12 à 15, tandis que la veine correspondante en a 50 à 60.

C'est beaucoup plus tard aussi qu'elles acquièrent les épaisses gaines conjonctives qui les caractérisent; gaines qui sont loin d'être aussi développées chez la truite que chez le congre ou l'anguille par exemple. On sait que les capillaires artériels vont s'ouvrir chez l'adulte dans les mailles du réseau; d'après leur développement tardif il est probable que les artères s'accroissent à l'aide de pointes, de cellules vaso-formatives qui viennent rejoindre les cavités vasculaires déjà formées dans la rate, et se creusent ensuite. Je n'ai vu au hile de la rate aucun vaisseau lymphatique, à l'époque où les deux autres ordres de vaisseaux existent déjà.

*Evolution des éléments libres de la pulpe.* — A partir de la poussée de noyaux d'origine dont nous avons été témoins, les éléments libres de la rate sont constitués comme chez l'adulte. Je signale de suite pour en finir deux dernières modifications qui surviennent dans le cours du stade O : c'est d'abord la diminution énorme dans le nombre des figures karyokinétiques, qui disparaissent à peu près complètement; c'est enfin l'apparition de cellules assez volumineuses contenant les unes de fines gouttelettes réfringentes (leucocytes de Semmer), les autres des grains de pigment. Ces dernières, très rares chez la jeune truite, augmentent de nombre avec l'âge et tendent à se grouper. D'autre part, le sang envahissant de plus en plus l'organe, s'y répand en plages irrégulières (pulpe rouge) et tend à en respecter certaines autres (pulpe blanche) qui restent des points de prolifération.

Dans les dissociations entreprises à partir du stade O, les éléments libres se présentent très nombreux et sont faciles à étudier. La figure 23 (pl. II) représente leurs différentes variétés prises sur une jeune truite qui vient de perdre sa vésicule : *cs*, *cs'*, sont des éléments primitifs non modifiés, *l* est un leucocyte à noyau quadripartit, enfin *no*, *no'*, des noyaux d'origine. Ceux-ci dominant, deviennent l'élément caractéristique du tissu, aussi je m'y arrêterai un instant. Ils sont plus réguliers que n'étaient les premiers, à peu près sphériques, le noyau est un peu plus gros (entre 6 et 8  $\mu$ ), mais le corps cellulaire est réduit à une couche mince souvent inférieure à  $1/2 \mu$  (n'excédant pas 2  $\mu$ ), d'une substance homogène et prenant très fortement le carmin, qui semble n'être quelquefois qu'une membrane nucléaire épaisse. Presque toujours pourtant elle se renfle en un ou plusieurs points, formant autant de petites calottes sombres qui coiffent le noyau, granulé mais moins coloré. Il en résulte qu'en le faisant rouler, il change continuellement d'aspect, paraît tantôt nu, tantôt entouré d'un petit corps presque complet, suivant que ces épaisissements sont cachés ou vus en coupe optique.

Parmi les noyaux d'origine, on en trouve quelques-uns, relativement peu nombreux, dont les caractères sont un peu différents. Ce sont des noyaux sur lesquels le protoplasma, un peu plus abondant, se ramasse en un point, plus souvent en deux points diamétralement opposés, leur formant un ou deux petits chapeaux coniques. Sur ceux où cette disposition est le plus accentuée, ces amas protoplasmiques se teignent un peu moins vivement par le carmin, quelques-uns même d'une nuance légèrement orangée. (Fig. 23, *no''*.) Il n'est pas rare que, dans ce dernier cas, le corps cellulaire ne soit un peu plus développé et n'entoure manifestement tout le noyau. Enfin, et sans qu'il soit possible d'établir une limite nette entre ces formes, tellement il y a d'intermédiaires, on arrive à des éléments à corps complètement rebelle au carmin, franchement colorés en jaune, moins réfringents, et vaguement granuleux, d'une forme ovoïde un peu aplatie, plus ou moins régulière, et mesurant 10 à 15  $\mu$  dans leur grand diamètre (*hb*, *hb'*). Leur noyau, un peu plus petit que celui des noyaux d'origine, contient un plus grand nombre de granulations, il tranche moins sur le corps environnant; sur les uns il prend encore une teinte rosée, sur d'autres il reste jaunâtre comme celui des hématies, qui s'en distinguent seulement

par leur taille, leur forme plus aplatie, leur résistance absolue à l'action du carmin. Tout porte à reconnaître dans ces cellules, les hémato blasts (au sens de MM. Hayem, Pouchet, etc.) intermédiaires entre les noyaux d'origine et les hématies, et analogues à ceux qu'a signalés M. Phisalix chez les Sélaciens. Si tel est l'aspect des hémato blasts et noyaux d'origine, après dissociation de la rate dans le liquide de Müller, on peut déjà sur l'alevin peu âgé, en dilacérant et écrasant l'organe pris sur le vivant, sans addition de liquide ou dans une goutte de sérum, retrouver en assez grand nombre les mêmes éléments. Les noyaux d'origine, dominants, roulent dans la préparation ; au bout d'un certain temps, on peut distinguer autour soit un petit corps complet, soit une calotte de protoplasma très réfringente ; on n'y remarque pas de mouvements amiboïdes. Quelques-uns sont jaunâtres, déjà imprégnés d'hémoglobine, et prennent la forme des hémato blasts précédemment décrits. Enfin on voit en outre un grand nombre d'hématies, et de plus rares noyaux simples ou lobés entourés d'un corps plus considérable, finement granuleux, appartenant à des leucocytes.

J'ai décrit ici tous ces éléments de passage sur une truite déjà un peu âgée, venant de perdre sa vésicule, parce qu'ils sont plus abondants et qu'on peut contrôler les dissociations par l'observation sur le vivant, mais on les retrouve bien au delà. Nous avons vu quelques hémato blasts apparaître dans le tissu après l'éclosion ; sur les coupes on en voyait quelques-uns (et aussi des hématies jeunes dont il est peu facile de distinguer les plus âgés d'entre eux), à l'époque où les noyaux d'origine ont fait leur apparition en masse (milieu du stade N, huit à quinze jours après l'éclosion). Les hématies apparaissent sur ces coupes, un peu déformées, homogènes, jaunâtres, à noyau petit, et ne prenant plus le carmin (fig. 11 et 12, *h*). On voit par places dans les mailles, mêlés aux groupes de noyaux d'origine et à des formes de transition, des hémato blasts se rapprochant plus ou moins par l'aspect de leur corps, leur forme et leur coloration, des hématies, mais possédant un noyau bien coloré (*hb*).

Depuis l'époque de la perte de la vésicule, les éléments libres ne diffèrent pas sensiblement de ce qu'ils sont chez l'adulte ; je ne les suivrai donc pas plus loin.

IV. — *Modifications du sang depuis l'apparition de la rate, et sa régénération après saignée.*

Nous venons de voir que, dès l'origine, du tissu splénique des éléments se sont détachés pour tomber dans le sang veineux ; j'ai omis jusqu'ici de les y suivre, me réservant de reprendre l'étude du sang au point où je l'avais laissée, c'est-à-dire vers l'époque de l'éclosion, pour examiner les modifications qui pourraient y être apportées par la formation d'un organe réputé hématopoiétique <sup>1</sup>.

Nous avons suivi depuis l'origine l'évolution des premières hématies, et vu comment, par degrés, elles arrivaient à cet état de sénilité, à cette sorte de dégénérescence hémoglobique, qui caractérise l'hématie de l'adulte. Mais, issues en grande majorité au moins des cellules de la masse intermédiaire, elles avaient jusqu'ici vieilli toutes en bloc, devenant, après un certain nombre de divisions, et à mesure qu'augmentait leur richesse en hémoglobine, de moins en moins capables de se reproduire ; à tel point que les figures karyokinétiques y sont maintenant exceptionnelles. Au moment où la truite éclôt, où la respiration devient plus active, tandis que le volume du corps augmente rapidement, il était vraisemblable que ces hématies vieilles seraient insuffisantes, et qu'il deviendrait

1. L'alevin est déjà assez maniable, et le sang assez abondant pour qu'on puisse le recueillir directement et l'examiner par les procédés habituels. Un des réactifs qui m'ont donné les meilleurs résultats est l'acide osmique concentré. M. Pouchet a montré comment il saisit et fixe admirablement dans leur forme les globules sanguins et permet, quand on le remplace immédiatement par le picro-carmin, de bien voir aussi le noyau, qui se gonfle en se colorant. Le gonflement a pourtant le désavantage d'en masquer certains détails de structure interne, notamment le réticulum quand il existe : les figures de division sont moins bien définies. Aussi, je n'ai pas cru devoir m'en tenir à l'emploi d'un seul réactif, et j'ai contrôlé les résultats donnés par l'examen dans le sérum faible ou sans liquide additionnel, par l'emploi de l'acide osmique, du liquide A de Hayem (eau 200, chlorure sodium 4, sulfate soude 5, sublimé 0,50), et l'examen des coupes. Une goutte de vert de méthyle formique, déposée au bord de la lamelle dans une préparation examinée sans liquide additionnel, m'a donné également de bons résultats pour la structure des noyaux et la recherche des figures de division. Pour chaque examen, une jeune truite bien vivante a été placée sur une bande de papier à filtrer, la queue, essuyée pour se débarrasser du mucus, est tranchée net d'un coup de ciseau, et la section du tronc immédiatement agitée dans une goutte du réactif tout préparé sur une lame. Dans l'examen du sang pur, une lamelle est, suivant le procédé ordinaire (Hayem), fixée à la paraffine sur la lame, la section du tronc mise au contact de l'un des bords, et le sang, rapidement attiré dans l'espace capillaire ainsi formé et préalablement mis au point, peut être examiné à sa sortie même du vaisseau. Toutes les observations ont été faites avec les objectifs 40 homog. Verick ou Zeiss (apert. 1,40).

nécessaire pour le sang d'avoir d'autres sources de rajeunissement; c'est en effet ce qui arrive.

Nous avons déjà depuis longtemps trouvé dans le sang un très petit nombre de formes jeunes, semblables aux hématies primitives, et qui venaient à l'origine des cardinales; des formes analogues, mais mieux différenciées, se présentent de plus en plus nombreuses chez l'alevin; nous allons d'abord les étudier dans le sang, et chercher ensuite d'où elles viennent; l'étude du tissu splénique le laisse déjà soupçonner, leur richesse relative dans les différents vaisseaux à l'état normal et après saignée, nous donnera des renseignements plus précis.

Examinant d'abord le sang de jeunes truites écloses depuis quelques jours, nous y retrouvons les variétés d'hématies déjà signalées un peu avant l'éclosion; mais les formes jeunes et adultes sont beaucoup plus fréquentes et vont en augmentant encore de nombre à partir de ce moment. Les divisions étant très rares, cette seule constatation pourrait déjà conduire à admettre un autre mode de renouvellement; de plus, les hématies jeunes des stades précédents étaient de préférence très petites et à petits noyaux, résultant de fractionnements répétés; maintenant au contraire, on en trouve un assez grand nombre de très allongées, plus grandes que les hématies vieilles, à noyau gros, nettement granuleux et bien limité, qui ne sauraient provenir de ces fractionnements.

Voici du reste la description des éléments du sang après l'éclosion d'après des examens répétés.

Les *hématies vieilles* dominent, très plates, à corps discoïde ou un peu allongé, pâle, se décolorant, se plissant et se crénelant rapidement dans le sérum ambré, contenant souvent une ou plusieurs petites gouttelettes réfringentes claires et incolores; le noyau n'apparaît que comme une tache centrale plus sombre, sans contour net, d'aspect presque homogène; ce contour se précise pourtant un peu à la longue. Dans le sang pur, elles se montrent d'une plasticité et d'une élasticité remarquables, quand, entraînées par les courants, elles ont quelque obstacle à contourner; elles pâlissent assez rapidement par dissolution de l'hémoglobine, et des plis apparaissent sur les bords. Ajoute-t-on sous la lamelle une goutte de vert de méthyle formique, le corps achève de se décolorer, se limite par un contour net, le noyau apparaît petit, régulièrement arrondi et non mûriforme, comme chez le Triton après même traitement; il se

colore moins vivement que le réseau de nucléine des cellules voisines; il semble formé d'une masse verte homogène ou creusée de lacunes irrégulières incolores, comme s'il était constitué par les travées d'un réseau fortement gonflées et en train de se fusionner.

Après fixation à l'acide osmique concentré et coloration au picricarmin, le corps est bien fixé dans sa forme, d'un jaune brunâtre; le noyau souvent un peu irrégulier se colore faiblement en rose, paraît très vaguement granuleux.

Les *hématies adultes*, bien plus rares, souvent un peu moins larges, s'en distinguent dans le sérum par leur corps un peu plus épais, un peu plus foncé, se décolorant moins rapidement, leur noyau plus petit, régulièrement arrondi, limité par un contour net. Dans les préparations par l'acide osmique, on les retrouve moins plates que les autres, souvent même bombées et plus colorées, leur noyau plus petit est d'un rose plus foncé.

Les *hématies jeunes*, petites, globuleuses ou ovoïdes, que nous avons vues provenir des divisions indirectes, sont très rares. Dans le sérum, elles paraissent vu leur épaisseur très foncées en hémoglobine; le noyau petit, granuleux, d'abord masqué, n'apparaît qu'au bout d'un certain temps et très nettement limité (fig. 21, *h'*). En revanche on trouve un certain nombre de globules rouges à noyau plus gros et plus colorable que ceux que nous avons considérés comme adultes, à corps vaguement granuleux, qui sont évidemment aussi des formes jeunes (hématies jeunes par transformation hématoblastique). Ils sont souvent lenticulaires, de tailles très variées, quelques-uns très allongés et dépassant dans leur grand diamètre les hématies vieilles; leur teinte est assez pâle. On les retrouve facilement dans les préparations fixées où leur noyau fortement coloré les met en évidence, et où leur corps prend encore quelquefois une légère teinte carminée.

Les *leucocytes* sont peu abondants et ont leurs caractères normaux : aspect réfringent et reflet gris argenté, mouvements amiboïdes, pas de noyau apparent dans le sang pur; corps finement granuleux après fixation, limité par une ligne mince irrégulière. Le noyau, généralement plurilobé<sup>1</sup>, apparaît nettement par le

1. Les petits leucocytes à noyaux ronds et à corps réduits, finement granuleux (leucoblastes de Löwit), m'ont paru très rares.

vert de méthyle formique, il paraît souvent formé par des pelotons de filaments étirés; les plus petits d'entre eux se distinguent mal des noyaux d'origine.

Outre ces cellules on rencontre toujours, mais plus ou moins nombreux suivant les individus, un certain nombre d'éléments qui m'ont paru être l'origine des hématies nouvelles et qui, analogues à ceux trouvés dans la rate, répondent assez exactement par leurs caractères, les plus petits au noyau d'origine de M. Pouchet, les plus gros aux hémato blastses de M. Hayem, aux plaquettes à noyaux de Bizzozero (8), Eberth (15), Mondino (47), etc. Ils sont du reste assez difficiles à classer, offrant une série de formes de transition, et très différents d'aspect et de taille à un même degré de leur évolution, je veux dire au moment où ils commencent à se teinter d'hémoglobine.

Les plus simples répondent au noyau d'origine type; ils sont encore assez rares, entourés d'une petite zone protoplasmique homogène réfringente, bien limitée; dans le sang pur ils ne subissent d'abord pas de modifications appréciables. Après traitement par l'acide osmique et le picro-carmin, le noyau se gonfle, se colore en rose en masse, quelquefois un nucléole apparaît; le corps se colorant aussi, la limite est peu nette entre lui et le noyau. Après le liquide A, ce noyau est au contraire granuleux; après le vert de méthyle formique il montre un vague réticulum (très beau dans les mêmes conditions chez les Sélaciens). D'autres, pourvus d'un corps cellulaire plus volumineux, toujours réfringent et homogène, souvent allongé, en grain de riz, s'en distinguent par la rapidité avec laquelle, dans le sang pur, ils se couvrent de petites pointes courtes, et par places d'une sorte d'exsudat incolore assez analogue aux gouttelettes sarcodiques; rarement ils sont assez nombreux pour former de petits groupes, autour desquels viennent s'entasser les hématies; mais toujours ils ont tendance à adhérer à la lamelle, et ne se laissent guère entraîner par les courants. A ce caractère on reconnaîtra facilement les hémato blastses. Pourtant ce stade, où ils sont si adhérents et si déformables, paraît être pour eux une période de transition assez fugitive; en effet, dans un grand nombre de cellules incolores ayant la même forme, on aperçoit assez nettement dans le sérum, et mieux encore après fixation par l'acide osmique, un contour limité par une ligne nette, fine chez les uns, épaisse

chez les autres, comme s'il y avait différenciation d'un exoplasme (fig. 16, 20 et 21, Pl. II, *hb''*)<sup>1</sup>.

En dernier lieu, je signalerai la présence de cellules moins nombreuses, qui représentent des hémato blastses en train de s'imprégner d'hémoglobine et de se transformer en hématies. Elles présentent encore, dans le sérum, une certaine tendance à adhérer au verre, se distinguent des précédentes par un corps cellulaire plus large, atteignant ou à peu près la taille des hématies jeunes, réfringent, vaguement granuleux, comme nuageux, une ligne limitante plus marquée et plus épaisse. Après fixation à l'acide osmique et coloration, il se teint en rose pur ou plus ou moins mêlé à la couleur jaune brun de l'hémoglobine. Il est toujours délicat d'affirmer qu'une forme dérive d'une autre quand on ne peut voir la transformation s'opérer sous ses yeux; pourtant, en m'appuyant sur l'ensemble des faits exposés dans ce mémoire, et sur les travaux antérieurs, je crois pouvoir établir une filiation entre toutes ces formes, depuis le noyau d'origine jusqu'à l'hématie vieille.

1. Enfin l'on trouve, dans le sang pur et après addition de sérum, un certain nombre d'éléments singuliers, à petit noyau, autour duquel apparaît à distance un contour fin, formant auréole, et séparé de lui par un liquide clair où s'agitent un petit nombre de granules réfringents animés de vifs mouvements browniens (fig. 21, *al*). Je n'y puis voir que des formes d'altération; en effet je ne les ai jamais trouvés dans les préparations bien fixées à l'acide osmique ou au liquide A, tandis que je les rencontrais quand, par suite d'une fausse manœuvre, la fixation avait été retardée ou manquée. Dans le sérum ambré et dans le sang, ils sont peu nombreux dans les premiers moments de l'observation, mais de plus en plus à mesure qu'elle se prolonge; souvent ils n'occupent qu'une région de la préparation, où les hématies sont également en voie d'altération rapide. Enfin j'ai vu quelquefois certaines formes d'hématies jeunes, mais surtout les éléments de transition décrits en dernier lieu et limités par une ligne nette, se gonfler sous mes yeux, et les granules d'abord en repos, se mettre en mouvement sous l'action du liquide pénétrant par endosmose. L'hémoglobine dissoute, venue des hématies décolorées, finissait par les teinter légèrement. J'insiste sur ce point, parce que dans un travail récent s'étendant à l'ensemble des vertébrés, et traitant à la fois de l'origine et de la structure des éléments du sang, des glandes lymphatiques et vasculaires sanguines (*Arch. de zool. expér.*, 1889, p. 1 à 85), M. Cuénot a pu observer des faits analogues, mais qu'il interprète d'une tout autre façon, et dont il fait la base d'une théorie sur le développement des hématies. Pour lui, ces modifications (gonflement, granules à mouvements browniens) représenteraient la transformation des noyaux issus de la rate en hématies, s'accomplissant en quelques instants sous la lamelle, devant les yeux de l'observateur. « Il suffit de prendre une goutte de sang, en quelque partie du corps que ce soit, de l'étendre sur une lamelle qu'on lute ensuite afin de l'examiner à un fort grossissement, pour suivre, phase par phase, toutes leurs transformations. » (Cuénot, *Études sur le sang*,... *loc. cit.*) Pour les raisons que je viens de donner, je ne puis partager l'opinion de M. Cuénot. Je ferai remarquer, du reste, que les auteurs qui ont le plus étudié le sang sont unanimes à reconnaître l'excessive vulnérabilité de ses globules, et particulièrement des hémato blastses, dès leur sortie des vaisseaux. Enfin, nous verrons que la régénération du sang après saignée exige de longs jours, et dans les conditions où l'admet M. Cuénot, quelques heures suffiraient.

D'où viennent ces éléments? Nous en avons vu de semblables en formation dans le tissu splénique, mais il importe de joindre à cette constatation l'examen du sang dans les différents vaisseaux. Il n'a pu être fait ici, bien entendu, vu la petitesse des sujets, que sur des coupes en série, où, grâce à l'inclusion à la paraffine et au collage des rubans à l'eau albuminée, les globules du sang sont restés en place.

Nous avons vu, au moment de la première grande poussée de noyaux d'origine dans la rate, les veinules spléniques gorgées quelquefois de ces noyaux, mêlés à des leucocytes, à des hémato-blastes et à des hématies jeunes moins abondantes. La veine sous-intestinale, où se déversent ces veinules, en contient naturellement un grand nombre mélangées à des hématies vieilles; dans la veine porte où le sang venant de la rate est dilué par celui de la majorité des viscères, leur fréquence diminue encore, pourtant ces formes y sont toujours en beaucoup plus grande proportion que dans le sang de l'aorte ou du cœur, et j'ai pu quelquefois en compter 1 sur 50 globules. La figure 22 (pl. II) les représente.

A partir de ce moment, j'ai toujours observé dans le système porte, mais surtout dans la veine pancréatico-splénique dès sa formation, la même richesse exceptionnelle de formes jeunes parmi lesquelles dominaient les noyaux d'origine en voie de transformation, et en seconde ligne les leucocytes à noyaux lobés. Tandis que ceux-ci ne sortent guère de la rate que sous leur forme adulte, les futurs globules rouges s'échappent de préférence sous une forme très voisine du noyau d'origine ou à l'état d'hématoblastes, et achèvent leur évolution dans le sang.

Une autre région du système circulatoire contient aussi constamment un excès de globules du sang en voie de formation, et particulièrement d'hématies jeunes, elle est comme précédemment formée par les veines cardinales, et particulièrement les veinules affluentes, sortant du tissu d'aspect lymphoïde qui, à partir de l'éclosion, se développe dans cette région <sup>1</sup>.

1. J'ai déjà appelé l'attention sur ce fait que l'on ne cessait d'y trouver, depuis leur formation aux dépens de la masse intermédiaire, des éléments jeunes, tenant le milieu par leurs caractères entre les premiers globules sanguins dérivés de cette masse et les noyaux d'origine. Ils se rapprochent de plus en plus de ceux-ci à mesure que vieillit l'embryon, ils restent pourtant assez généralement plus gros, et pourvus d'un petit corps un peu plus considérable que les noyaux d'origine venant de la rate. Ils sont assez rares avant l'éclosion, et ensuite pendant à peu près tout le stade N, bien moins nombreux que dans la veine sous-intestinale; il est donc peu

*Régénération du sang après saignée.* — Il m'a paru intéressant de soumettre ces résultats au contrôle de l'expérience, en provoquant par des saignées la régénération du sang sur les mêmes Truites jeunes, venant à peine d'éclore.

De premiers essais m'avaient en effet montré que l'alevin résiste très bien à une saignée à blanc. Non seulement il y a survie, mais le développement continue, aussi rapide, à peu de chose près, que sur les témoins. Le procédé employé a été le suivant. Sur l'animal au repos, mais laissé en liberté dans un cristallisateur, la queue est sectionnée d'un brusque coup de ciseau, immédiatement en avant de la nageoire caudale. La perte de sang est considérable, surtout si l'on a soin, pendant quelques minutes, de passer un pinceau fin sur la plaie, pour empêcher le caillot de se former. La truite paraît d'abord très affaiblie, reste couchée sur le côté, et fait de fréquents mouvements respiratoires, mais au bout de quelques heures elle a déjà recouvré en partie son agilité. Sur la vésicule vitelline où un riche réseau vasculaire se dessinait en rouge, visible à l'œil nu, on n'aperçoit plus maintenant que la veine principale, à peine rosée. Au microscope, on retrouve le réseau où les hématies se suivent très clairsemées, alors qu'avant elles remplissaient les vaisseaux.

Un lot de soixante alevins, éclos de sept à huit jours, et arrivés

douteux qu'à ce moment la rate ne joue le principal rôle dans l'hématopoïèse. Mais, au stade suivant, j'ai été frappé par la quantité d'hématies formées dans le tissu sous-vertébral, qui paraît, vu surtout son grand développement, prendre à partir de ce moment le pas sur la rate. Je n'ai pas suivi en détail l'évolution de ce tissu, ce qui m'entraînait hors de mon sujet. Je dirai pourtant, que, à peine indiqué à l'époque de l'éclosion, il subit bientôt un rapide accroissement et se différencie aux dépens de tout le mésenchyme qui reste entre les tubuli du rein, l'aorte et les cardinales. Au stade O, la formation d'hématies y paraît de toute évidence. Je prendrai pour type une jeune truite qui, ayant fait un assez long séjour dans le mélange chromo-acétique, avait des hématies vieilles à noyau absolument rebelle au carmin, tandis que celui des jeunes et des formes intermédiaires avaient conservé pour lui beaucoup d'affinité, d'où une grande facilité pour les compter. Le tissu d'aspect lymphoïde est bourré de gros noyaux d'origine, et de cellules à corps plus considérable, mais ayant le même noyau sphérique, quelques-unes, rares, un noyau en bissac. Ces éléments remplissent les mailles d'un réticulum moins serré que celui de la rate, et où naissent de larges veinules sinueuses, richement ramifiées, limitées par un simple endothélium, qui, après un court trajet, se jettent dans les cardinales. Elles contiennent, outre un certain nombre de noyaux d'origine, beaucoup plus d'hématies jeunes à noyaux bien colorés que de vieilles. Les cardinales en renferment une proportion moins grande (une sur 16) et l'aorte moitié moins que celle-ci. Ces chiffres mettent en lumière le rôle de l'organe intra-rénal, et paraissent devoir faire reléguer à partir de ce moment la rate au second rang seulement dans la fabrication des globules rouges. Il y aurait entre les deux organes cette légère différence, à savoir que les hématies ne sortent guère du rein qu'après avoir terminé leur évolution, tandis qu'elles quittent la rate à un état beaucoup moins avancé. Je rappelle combien ces observations concordent avec celles d'Emery (16) et de Ziegler (68). Voy. page 19.

au stade où la rate commençait à donner la première grande poussée de noyaux d'origine, où le tissu, dit lymphoïde, du rein était en voie de développement, a été saigné de cette façon : la régénération du sang a eu lieu en moins d'un mois. Toutes les six heures pendant le premier jour, quotidiennement jusqu'au quatrième, à des intervalles plus éloignés ensuite, quatre sujets ont été sacrifiés, et le sang examiné pur ou à l'aide des différents réactifs usuels (sérum iodé faible, suivi ou non de vert de méthyle formique, liquide A de Hayem, acide osmique concentré). Quelques-uns ont été fixés, débités en coupes en série, la rate et le rein examinés, et le nombre de globules des différentes variétés comptés dans l'aorte, les cardinales, et la veine porte, toutes les fois que cela était possible. On ne peut malheureusement songer, vu la faible quantité de sang, à des numérations exactes ; aussi je ne signalerai que les variations les plus considérables, et constantes malgré les différences individuelles.

Le premier phénomène qui frappe, après la saignée, est (fait bien connu chez l'adulte) l'augmentation considérable dans le nombre proportionnel des leucocytes à noyau lobé ; elle existe sur quelques sujets dès la sixième heure, elle est presque constante à la vingt-quatrième. Cette proportion augmente et se maintient pendant les quatre premiers jours environ, puis diminue lentement ; au bout de 15 à 18 jours on revient à peu près au chiffre normal. On trouve (2<sup>e</sup> au 4<sup>e</sup> jour) jusqu'à 15 et 20 leucocytes sur 300 hématies vieilles, alors que sur des témoins non saignés, il n'y en a que 1 à 2. Dans le sang de la veine porte, ils représentent près de la moitié des globules contenus ; dans les veinules de la rate on les trouve presque seuls, mélangés à des éléments analogues, mais à noyau arrondi. Je rappelle que ce sont les deux formes sous lesquelles les premiers éléments libres s'échappaient de l'organe. De véritables noyaux d'origine sont au contraire rares dans ces veinules, alors qu'ils dominent chez les témoins. Il y a donc une sorte de retour en arrière, une tendance du tissu splénique à fournir à la circulation un grand nombre d'éléments libres, mais d'éléments arrêtés au premier stade de leur évolution. Dans les cardinales, les leucocytes étaient moins abondants que dans la veine porte, mais plus que dans l'aorte.

Le second point qui attire l'attention est l'augmentation dans le nombre des formes nouvelles : noyaux d'origine, hémato blasts,

hématies jeunes et intermédiaires. Elle est d'abord moins marquée que celle des leucocytes, mais elle persiste beaucoup plus longtemps, et s'accroît de plus en plus à partir du 5<sup>e</sup> et 6<sup>e</sup> jour; elle est exagérée dans la veine porte, mais surtout dans les veines cardinales. Du 14<sup>e</sup> au 18<sup>e</sup> jour, ces formes constituent à elles seules la moitié ou à peu près du nombre total des éléments figurés dans le sang de l'aorte et dans celui recueilli par section de la queue. Comme les jeunes globules rouges y prédominent, le sang paraît alors essentiellement peuplé par deux variétés très différentes d'hématies. Les unes sont les vieilles, restées après la saignée; les autres représentent toute une génération nouvelle de jeunes, analogues à celles que nous avons déjà trouvées à l'état normal, mais qui étaient rares <sup>1</sup>.

Du 18<sup>e</sup> au 22<sup>e</sup> jour, ces formes deviennent les plus nombreuses, mais un grand nombre d'entre elles atteignent l'état adulte, et les deux variétés de globules rouges arrivent à former une série continue. Au 28<sup>e</sup> et 30<sup>e</sup> jour, la distinction devient encore plus difficile, et le sang peut être considéré comme régénéré. Du reste, sur la vésicule, les vaisseaux ont à peu près repris leur coloration primitive.

Un dernier fait m'a paru digne de remarque. On trouve très facilement ici des hémato blastses répondant strictement à la définition de M. Hayem <sup>2</sup>. Ces hémato blastses (stricto sensu) étaient particulièrement nombreux du 4<sup>e</sup> au 6<sup>e</sup> jour, puis de moins en moins abondants, bientôt rares, et, semble-t-il, jamais en assez grand nombre pour que toutes les hématies nouvelles aient pu passer par cet état. Toujours, en outre, j'ai trouvé un grand nombre de petites formes qui semblaient représenter des transitions directes du noyau d'origine à l'hématie, qui possédaient déjà les caractères de celle-

1. Elles se distinguent des vieilles (généralement 12-14  $\mu$ ) par leur petite taille, très variable d'ailleurs (7-12  $\mu$ ), leur moindre richesse en hémoglobine, leur forme lenticulaire, souvent allongée, leur corps un peu vaguement granuleux et prenant encore légèrement le carmin, un noyau plus gros (5 1/2 à 7  $\mu$  au lieu de 4 à 5), sphérique ou ovoïde, bien colorable. Le vert de méthyle y montre plus ou moins nettement un gros filament de nucléine, très foncé, plutôt en peloton qu'en réseau, alors que le noyau des hématies vieilles se colore presque en masse, mais moins fortement. On y trouve quelques figures karyokinétiques.

2. Ils montrent, notamment après fixation par le liquide A, un corps allongé, en grain de riz, un peu aplati, sombre et homogène, avec quelquefois un granule brillant vers les pôles, un noyau allongé aussi, de contour peu marqué, avec des granulations orientées en trainées longitudinales (filament de nucléine). J'ai toujours vu des formes à caractères moins accentués, à noyau plus arrondi, à corps réduit et court, qui m'ont paru intermédiaires entre eux et les noyaux d'origine.

ci, mais dont le corps était réduit à un simple épaissement annulaire de 1 à 2  $\mu$  de saillie, quelquefois un peu plus marqué aux deux pôles, en calotte. Il paraît donc probable que la forme d'hématoblaste bien spécialisée, telle que la comprend M. Hayem, ne soit pas un stade nécessaire (au moins chez le jeune) de la néoformation d'hématies, et que, dans certains cas, la transformation du noyau d'origine en hématie (mise en doute par lui du reste) puisse être plus directe et plus rapide.

Dans une autre expérience, ne portant que sur 4 individus accompagnés de 2 témoins, j'ai voulu remonter plus loin. Les embryons ont été éclos artificiellement et saignés seize jours avant les premières éclosions spontanées, au commencement du stade M, le jour même où l'on pouvait apercevoir la première ébauche de l'épaississement splénique. Ils ont été sacrifiés au bout de un et trois jours. Chez tous était déjà augmenté le nombre des hématies jeunes, mais surtout celui des éléments incolores à noyau simple ou lobé. Sur la paroi de la veine sous-intestinale, au niveau de l'éminence splénique, plus renflée que chez les témoins, et sur la paroi des cardinales, il y avait une prolifération considérable de ces éléments. Cette prolifération était plus marquée, selon les sujets, tantôt sur l'un, tantôt sur l'autre de ces points. D'autre part, le nombre des hématies en karyokinèse était point ou très peu augmenté (1 sur 5 à 600 environ).

Enfin, dans des séries d'essai, ayant fait deux à trois saignées abondantes à un ou deux jours d'intervalle (sur des alevins éclos de deux à six jours), j'ai vu la truite succomber dans une sorte de leucocytose déjà signalée sur les poissons adultes dans des conditions analogues par M. Balbiani, puis Bizzozero. Les cellules incolores à noyau lobé, ou plus souvent arrondi, constituaient presque la moitié des globules du sang. La rate, ne contenant ni vaisseaux, ni hématies, alors que les témoins y montraient déjà de petites veines, était réduite à un épaissement allongé, mal limité, de la paroi veineuse en plein bourgeonnement, et contre laquelle les éléments incolores étaient empilés comme des boulets. La régénération commençait donc comme d'ordinaire par la mise en liberté en très grand nombre de ces éléments, à noyau rond, assez semblables aux globules blancs, et qu'avec les premières cellules errantes dans le sang j'appellerais volontiers *cellules sanguines primitives*, puis de *leucocytes* à noyau lobé, en dérivant. Mais tandis que, dans les

premiers cas, ce n'était là que le prélude de la régénération, dans les derniers elle n'a pu aller plus loin, vu l'état d'affaiblissement de l'animal.

Je crois pouvoir conclure de ces expériences que, dès la fin de la période embryonnaire, la régénération du sang a lieu essentiellement, non par division des hématies persistantes (ou d'une façon tout à fait insensible), mais aux dépens d'éléments nouveaux empruntés aux tissus des organes hématopoïétiques (rate et rein) dès leur apparition, comme ils avaient été empruntés au début, chez l'embryon plus jeune, à certains groupes cellulaires dérivés du mésenchyme (masse intermédiaire), ou à la paroi de vaisseaux déjà formés (cœur, cardinales, etc.). La transformation des cellules sanguines primitives, puis des noyaux d'origine qui en dérivent, en leucocytes et en hématies, déjà démontrée (pour les noyaux d'origine) par M. Pouchet, et aussi sous un autre nom (érythroblastes) par Löwit et Denys, déjà vue par M. Phisalix chez l'embryon (Sélaciens), me paraît recevoir de ces recherches une nouvelle confirmation, quoique je ne prétende aborder ici la question du sang que d'une façon tout à fait accessoire, et presque uniquement dans ses rapports avec le tissu splénique.

## Deuxième partie. — RATE DES SÉLACIENS.

### I. — *Rapports de la rate chez l'Acanthias. — Le mésenchyme et la circulation intestinale avant son apparition.*

Après les détails dans lesquels je suis entré à propos de la Truite, et vu aussi l'existence d'un travail antérieur sur le sujet (Phisalix <sup>1</sup>),

1. Phisalix, *Recherches sur l'anatomie et la physiologie de la rate chez les Ichthyopsidés*, Paris, 1885, *Arch. de Zool. exp.* Après avoir fait l'anatomie normale de la rate chez les Poissons, et particulièrement chez l'Anguille, le Scyllium, l'Acanthias, etc..., M. Phisalix consacre quelques pages à l'étude de son développement chez ce dernier poisson. J'aurai à revenir souvent sur ce très consciencieux travail, dont je ne fais que confirmer les principales conclusions relativement à la formation des hématies, mais avec lequel mes recherches sont en désaccord sur quelques points de détail. Pour plus de clarté, je commencerai par l'exposé des faits tels que je les ai observés; j'en réserve la discussion après l'examen de chaque point de détail. Relativement au premier développement, je rappellerai pourtant dès maintenant, que M. Phisalix a déjà vu et décrit le rudiment de la rate et l'artère splénique sur les embryons de 25 millimètres, et suivi les principales phases de l'évolution de l'organe, mais il les passe en revue très vite et s'attache tout particulièrement à la formation des globules sanguins dans la rate embryonnaire qu'il a pu le premier suivre dans leurs métamorphoses. Je m'attacherai surtout au contraire au développement du tissu splénique.

je pourrai être beaucoup plus bref ici, et n'insister que sur les points les plus importants du développement. Chez les Sélaciens et chez les Téléostéens, les procédés généraux sont d'ailleurs sinon identiques, du moins analogues. Je n'ai pu étudier avec autant de soin le sang, les embryons étant plus rares et moins maniables que ceux de la Truite. En revanche, j'ai profité des facilités offertes par la grosseur des fœtus âgés et par la netteté de leurs éléments pour suivre plus loin la différenciation histologique du tissu propre de la rate.

Les embryons d'*Acanthias vulgaris* (Chien de mer, Aiguillat), sont les seuls que j'aie pu me procurer en quantité notable, et étudier sur place, grâce à la large hospitalité que m'a offerte M. Sauvage à la station aquicole de Boulogne; je ne saurais trop l'en remercier.

Je rappellerai d'abord la situation et les rapports de la rate chez l'adulte, je suivrai ensuite rapidement la formation du mésenchyme et de la circulation dans l'intestin, afin de bien délimiter le terrain aux dépens duquel se différenciera l'organe, puis le développement général de la rate, celui du tissu splénique, et enfin les modifications ultérieures de celui-ci chez le fœtus âgé. J'essayerai, en terminant, de donner une vue d'ensemble de l'organe chez les Sélaciens en général.

*Forme, rapports et vaisseaux de la rate adulte.* — Le tube digestif a la même disposition que chez la Truite : il s'étend directement de la bouche à l'anus, sauf un repli en  $\infty$  qui intéresse la région stomaco-duodénale. Mais ici l'estomac forme un U à 2 branches égales en hauteur, l'une large, en continuité avec l'œsophage, l'autre étroite; de sorte que le pylore est reporté jusqu'au milieu du second jambage de l'S (fig. 10, Pl. I). Le duodénum ne fait qu'un avec l'intestin valvulé, qui commence à ce niveau et reste rectiligne jusqu'à l'extrémité. La rate, aplatie, triangulaire, coiffe par sa base à la manière d'un bicornes renversé la grande courbure de l'estomac; aux deux extrémités, cette base est prolongée par deux cornes peu développées, la droite <sup>1</sup> et ventrale étant la plus longue et logée entre la branche étroite de l'estomac et l'intestin valvulé. Elle a deux faces : la ventrale est convexe et présente quelques fines et profondes incisures; la dorsale, plane ou légèrement concave, est fortement échancrée vers la base; de l'échancrure part un sillon

1. Je suppose toujours pour la description l'animal dans sa position naturelle : la tête en avant et le ventre en bas.

qui se dirige vers le sommet (sillon de la veine sus-intestinale) ; au point de réunion des deux, il se forme ainsi une sorte de hile par où entrent les vaisseaux et où s'insère le mésogastre. Celui-ci forme une toile continue dans la région correspondante à l'œsophage et à l'estomac jusqu'au sommet de la grande courbure, il se termine là par un bord libre s'étendant de ce sommet à la colonne vertébrale ; mais, au delà, il se continue le long de la branche pylorique de l'estomac sous forme d'une toile épiploïque <sup>1</sup> étroite, pendante à la grande courbure : c'est elle qui vient s'insérer au hile de la rate, constituant un épiploon gastro-splénique. Cette dernière peut être considérée comme n'étant qu'un renflement de son bord libre. Le pancréas n'est plus diffus comme chez les Téléostéens, mais forme une masse aplatie appliquée au côté droit et ventral de la portion duodénale de l'intestin, masse qui envoie un prolongement considérable à gauche et en arrière (caché derrière l'estomac quand on ouvre l'animal) jusqu'au hile de la rate.

La circulation est simple <sup>2</sup>. L'aorte fournit au tube digestif : 1° une *artère coeliaque*, née tout en avant de la cavité abdominale, et qui se distribue à l'estomac, au foie, au duodénum, au pancréas et un peu à l'intestin ; 2° vers le milieu de la largeur de la même cavité, une *artère mésentérique* qui va directement à l'intestin valvulé dont elle suit le bord dorsal ; 3° immédiatement en avant de celle-ci, une *artère splénique* qui, suivant le bord postérieur libre du mésogastre, gagne le hile de la rate où elle pénètre. La branche terminale de la cœliaque qui descend le long du bord ventral de l'intestin donne parmi ses branches pancréatiques une seconde petite artère splénique, qui pénètre dans la corne droite de la rate et vient s'anastomoser avec la première (pancréatico-splénique ou splénique accessoire). Ici donc, comme chez les Téléostéens, la rate se trouve sur un arc artériel ayant deux origines différentes et largement relié à la circulation des organes voisins.

Même particularité existe pour les veines, plus intéressante ici au point de vue du développement et de l'anatomie comparée. La veine porte se forme, au côté dorsal du pylore, par la réunion de deux troncs : l'un (veine intestinale principale ou sus-intestinale)

1. Comparez à la crête épiploïque décrite chez la Truite. Ici je schématise un peu la description pour qu'elle puisse s'étendre aux autres Sélaciens.

2. Voir la figure 10 (Pl. I), qui donne l'état de la circulation chez un fœtus âgé ; il suffit pour avoir une idée exacte de la circulation chez l'adulte, d'en supprimer par la pensée les vaisseaux vitellins.

court le long du bord dorsal de l'intestin valvulé, et passe devant le hile de la rate où il reçoit la *veine splénique* (splénique principale ou gastro-splénique), puis des branches gastriques et pancréatiques; l'autre, moins importante, suit le bord intestinal ventral (veine sous-intestinale), puis reçoit surtout le sang du pancréas; au bord de cet organe, une deuxième splénique (splénique accessoire ou pancréatico-splénique) vient le rejoindre. Les deux veines sortent de la rate au point où y pénètrent les artères correspondantes et s'anastomosent comme elles.

Ces préliminaires posés, j'aborde de suite l'étude du développement.

*Formation du mésenchyme intestinal.* — Je n'ai pas plus ici que chez les Téléostéens, à prendre parti dans la question controversée de l'origine du mésenchyme. Pourtant, je ne puis admettre avec Hertwig, quelque simple et séduisante que soit sa théorie, que tout le mésenchyme ait une origine extra-embryonnaire et dérive des noyaux vitellins. Certes, les deux feuilletts primaires et les plaques latérales forment, antérieurement à l'apparition du mésenchyme, des lames épithéliales, entre lesquelles celui-ci se glisse, s'étend, envahissant, à partir surtout de la région ombilicale. Mais en beaucoup de points, apparaissent en outre des groupes de cellules de mésenchyme qui sont indissolublement liées à celles de l'épithélium du coelome, ont les mêmes caractères et paraissent nettement en provenir.

Balfour (3) avait déjà vu le mésenchyme dériver de l'épithélium de la cavité générale dès la fin du stade I (chez le *Pristiurus* et le *Scyllium*). D'après lui, il y a d'abord peu de « cellules connectives » entre cet épithélium et l'épiblaste, mais une connexion entre les deux est établie par des prolongements protoplasmiques partant du premier, un peu plus tard se différencie un réseau cellulaire complet. Ziegler (69), plus récemment, a également vu et figuré ces aspects. D'après lui (chez la Torpille), le mésenchyme se détache aussi bien des segments primitifs que des plaques latérales, *par colonies de cellules en prolifération*. Chez l'*Acanthias*, les choses paraissent se passer d'une façon analogue, d'après ce que j'ai pu voir. Au stade C (5 mm.)<sup>1</sup> le mésenchyme n'existait pas encore dans l'embryon, et, sauf la corde, tous les organes, y compris les plaques muscu-

1. J'indiquerai l'âge des embryons par les stades de Balfour, auxquels j'ajouterai la longueur en millimètres, moins variable ici que chez la Truite.

lares et latérales, étaient réduits à l'état de feuillets épithéliaux. Mais sur un embryon de 8 millimètres (st. I), une petite quantité de mésenchyme se trouvait déjà entre ces feuillets dans certaines régions. Les cellules, complètement aplaties ou étoilées, étaient par places unies en canaux vasculaires, partout leurs prolongements s'anastomosaient avec des prolongements semblables venus des cellules de l'épithélium péritonéal, souvent saillantes sur cette face en amas irréguliers; entre les deux formations, il était impossible de tracer une limite. Il en était ainsi dans la paroi du corps, comme dans la paroi de l'intestin. Dans les points de ces parois où le mésenchyme n'existait pas, les mêmes prolongements portaient des cellules endothéliales, se ramifiant dans un petit espace intermédiaire aux deux feuillets, occupé vraisemblablement comme chez la Truite par une matière gélatineuse, et dont la paroi opposée était indiquée au contraire par une ligne nette limitant l'épithélium intestinal ou l'épiderme. Les cellules de l'épithélium du cœlome jouaient donc en même temps le rôle d'éléments du mésenchyme.

Il paraît par conséquent infiniment probable qu'une partie au moins du mésenchyme intestinal provient de l'épithélium péritonéal lui-même; dans tous les cas, il existe une période où l'on ne saurait tracer une limite entre ces deux formations, comme nous l'avons déjà vu chez la Truite. Sur un embryon de 11 millimètres, appartenant au stade K, elles n'étaient pas encore distinctement séparées. Aux stades suivants pourtant, l'épithélium péritonéal se limite de plus en plus nettement, ses cellules n'envoient plus de prolongement, et s'ordonnent en une lame épithéliale, à éléments colonnaires dans la portion dorsale de la cavité générale, diminuant de hauteur sur les côtés, pour finir par être cubiques ou aplaties dans la région ventrale. Entre lui et l'épithélium intestinal, le mésenchyme est plus abondant, formé de cellules étoilées assez serrées. Tel est l'état des choses vers le stade M au moment où une légère élevation devient perceptible à la place de la future rate.

*Développement de la circulation intestinale.* — L'*Acanthias* m'a montré les mêmes particularités que Balfour a constatées chez d'autres Sélaciens. Sur l'embryon du stade I, les seuls vaisseaux existants sont l'aorte, la veine sous-intestinale et les vaisseaux vitellins. Dès le stade K, la circulation est régulièrement établie; du cœur le sang passe dans les arcs branchiaux, l'aorte, l'artère cau-

dale, il revient par la veine caudale qui se divise en deux branches contournant l'anus, une de chaque côté, pour former en avant de lui la veine sous-intestinale. Celle-ci se réunit à la veine vitelline pour se diriger vers le cœur. A la partie postérieure de l'intestin, elle reçoit directement du sang de l'aorte par une artère anale. Les cardinales ne sont pas encore développées dans la région du tronc. Ici comme chez les Téléostéens, la circulation primitive de l'intestin est exclusivement veineuse, son énorme veine est l'unique voie de retour du sang en arrière du cordon. Au stade N (20 mm.), j'ai encore pu observer sur le vivant sa communication avec la veine caudale.

A cette dernière époque la rate se laisse deviner, d'autres vaisseaux se sont formés dans l'intestin dont il est bon de préciser la disposition. L'embryon, déjà bien formé, n'est plus relié au vitellus que par un étroit pédicule. Le tube digestif est encore rectiligne; simple en arrière du cordon, il se divise à son niveau en une sorte d'Y dont la branche ventrale s'engage dans le cordon pour former le canal ombilical communiquant avec le sac vitellin (fig. 3 du texte); à son origine, elle se renfle en un diverticule au côté droit : sac vitellin interne. La branche dorsale se rapproche au contraire légèrement de la corde et diminue de largeur; elle répond un peu plus en avant à l'estomac qui n'est encore reconnaissable qu'à une paroi épithéliale plus épaissée. Le pancréas est un simple diverticule creux, une sorte de bourse aplatie, à orifice rétréci, appliquée à la bifurcation des branches de l'Y, au côté gauche de l'intestin. Le canal cholédoque vient déboucher un peu plus en avant dans sa branche dorsale. Le carrefour ainsi déterminé correspond donc bien à la région duodénale. En arrière de lui, un bourrelet saillant longitudinal, formé par un amas de mésenchyme, se projette dans le calibre intestinal, bourrelet rectiligne dans sa première portion, décrivant déjà huit tours de spire plus loin, c'est le rudiment de la valvule spirale. La veine sous-intestinale court le long du bord ventral de l'intestin jusqu'en arrière du cordon; puis, d'un tour de spire incomplet assez serré, elle le contourne, passant à son côté gauche, supérieur, puis droit, où elle se confond avec la veine vitelline pour former la veine porte qui pénètre dans le foie. A la face supérieure de l'intestin, la sous-intestinale reçoit, soit réunies en un seul tronc, soit débouchant au voisinage l'une de l'autre<sup>1</sup>, trois branches princi-

1. Le cours du sang est encore très irrégulier; fréquemment les gros vaisseaux dont les parois sont réduites à l'endothélium, se divisent en plusieurs trajets, dont

pales, l'une venant de la valvule spirale, l'autre du bord dorsal de l'intestin. Celle-ci suit ce bord très loin en arrière (veine sus-intestinale); au delà du point où elle le quitte pour se diriger vers le confluent en question, une petite branche continue encore en avant la direction primitive, et ne se perd qu'au delà de l'éminence splénique après lui avoir donné un rameau (qui sera plus tard la veine splénique principale). La troisième branche, un peu plus postérieure (pancréatico-splénique primitive), contourne le pancréas et se perd dans l'éminence splénique naissante, dont j'aborde de suite l'étude.

## II. — *Développement général et premiers rapports de la rate.*

Comme l'a très bien décrit M. Phisalix, l'ébauche de la rate devient facilement reconnaissable sur l'embryon de 20 à 25 millimètres de longueur, dans l'angle supérieur, encore très ouvert, que forme la branche dorsale de l'Y intestinal avec son pied, ou, si l'on aime mieux, dans l'angle que commence à former la partie stomacale du tube digestif avec la partie duodénale. Sur l'embryon de 20 millimètres il est encore impossible de la distinguer à la loupe; pourtant au microscope, à l'aide d'un faible grossissement, on remarque au niveau du pancréas une légère élevation longitudinale mise en relief par le repli que forme sur sa crête l'épithélium péritonéal réfringent.

Ce n'est guère que sur des embryons de 30 millimètres environ (stade O, Balf.) que l'ébauche de l'organe peut être reconnue dans une simple dissection. La figure 9 (Pl. I) montre un de ces embryons (31 mm.) encore vivant, sur lequel un volet a été enlevé dans la paroi gauche du corps, le lobe correspondant du foie relevé; immédiatement au-dessous de lui, apparaît l'Y intestinal, dont la branche vitelline déjà fort réduite s'engage dans le cordon, dont la branche dorsale, se couvant de plus en plus, forme l'estomac déjà distinct à un léger renflement. L'angle indiqué entre lui et l'intestin est occupé par la rate sous forme d'une mince languette triangulaire d'un gris rosé, qui va s'atténuant en pointe en avant, le long de la grande courbure de l'estomac (corne gauche).

telle ou telle branche successivement prédomine ou s'atrophie. Ne pouvant étudier ces vaisseaux dans la région duodénale que sur les coupes en série, je ne donne parmi ces trajets que les principaux, ceux que j'ai pu suivre chez plusieurs embryons d'âges différents.

A partir de cette époque, comme le montre la figure 8 (Pl. I), l'estomac croissant plus rapidement que les parties voisines, sa courbure augmente de façon à faire prendre à la région la forme en S que nous connaissons. Ce résultat est atteint déjà sur les embryons de 40 à 45 millimètres (stade P, Balf.). En s'accroissant, la courbure de l'estomac se porte de plus en plus en arrière, vient se coiffer de la rate comme d'un bicorné, et l'entraîne avec elle en la faisant pivoter autour de son point d'attache intestinal. Les connexions de celles-ci avec le duodénum diminuent à mesure que sa saillie en arrière et à gauche augmente, résultat de sa propre croissance et de la poussée qu'elle subit de la part de l'estomac. Son sommet, d'abord très obtus, s'appointit, et, tourné primitivement en arrière et en haut, regarde maintenant franchement en arrière. La corne gauche, déjà indiquée à 30 millimètres, s'accroît; la droite se développe plus tardivement, et sur des embryons de 40 à 46 millimètres, où elle dépasse à peine 1 millimètre  $\frac{1}{2}$  de hauteur, la rate a acquis, à peu de chose près, la forme qui la distingue chez l'adulte; le sillon et l'échancrure de la face dorsale sont très marqués. Plus tard (très nettement sur de petits fœtus de 10 à 15 centimètres), des incisures profondes mais étroites apparaissent sur sa face antérieure, et semblent être l'indice d'une division en lobules qui s'arrête là sur cette espèce, mais va plus loin chez d'autres Sélaciens (Lamna, par exemple).

L'examen de coupes en série est nécessaire pour préciser ces rapports. Prenons d'abord un embryon de 19 millimètres, c'est-à-dire à peine plus jeune que celui décrit en premier lieu, la figure 3 (texte) représente plusieurs coupes intéressantes la région du cordon et dont la position exacte est indiquée sur une vue de l'intestin par le côté gauche. La plus postérieure (1) intéresse le commencement de l'intestin valvulé; le bourrelet qui représente la valvule proémine dans la lumière intestinale qu'il réduit à l'état de fente. A son côté gauche la veine sous-intestinale devenue supérieure, à l'insertion du mésentère primitif un petit vaisseau, sans importance actuellement, mais destiné ici à devenir la veine principale (sus-intestinale)<sup>1</sup>. Immédiatement en dehors de la grosse veine et à gauche de l'insertion du mésentère, un léger renflement du mésenchyme, qui allait en se perdant sur les coupes faites plus en arrière, et qui repré-

1. Oublié sur le dessin.

sente l'éminence splénique, la bosselure que nous avons pu remarquer en examinant l'intestin à plat. La coupe suivante, c'est-à-dire plus antérieure (2), montre la section du cul-de-sac postérieur du pancréas en train de bourgeonner (P); il sépare la veine de l'éminence splénique dont la saillie s'accroît. Sur la section 3, mêmes rapports, sauf que le diverticule pancréatique est coupé à son insertion.

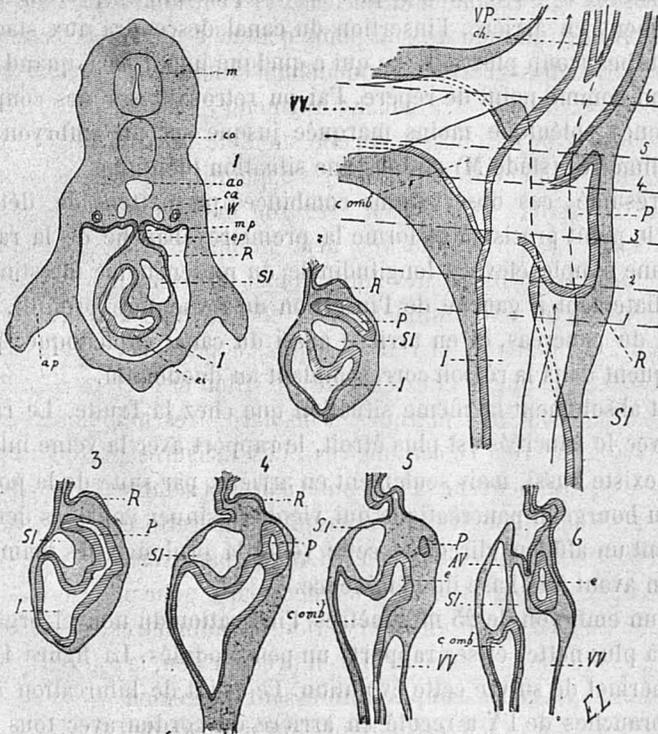


Fig. 3. — Embryon d'Acanthias de 19 mm. (stade N, Balf.). En haut et à droite, la région moyenne du tube digestif est représentée en coupe optique longitudinale. Le mésenchyme est indiqué par le pointillé, l'épithélium intestinal par les hachures. Des lignes interrompues marquent les niveaux auxquels ont été pratiquées les coupes transversales voisines portant les chiffres correspondants. — *I*, intestin en forme d'Y; *c. omb.*, canal ombilical, branche ventrale de l'Y; *P*, pancréas; *e*, estomac; *R*, éminence splénique; *ch*, canal cholédoque; *ei*, épithélium intestinal; *SI*, veine sous-intestinale; *VV*, veine vitelline; *VP*, veine porte; *AV*, artère vitelline; *mp*, mésentère primitif; *ep*, épithélium péritonéal; *W*, canaux de Wolf; *ca*, veines cardinales; *ao*, aorte; *co*, corde dorsale; *m*, moelle; *ap*, nageoire pectorale. — Grossi 30 fois environ.

Sur la section 4, on voit la coupe oblique du canal ombilical (branche ventrale de l'Y); l'éminence splénique, reportée à l'insertion même du mésentère, est plus saillante, mais se rétrécit à la base. Enfin, au delà (5), elle a complètement disparu, le pancréas est en train d'en

faire autant ; on voit un étranglement du tube digestif commencer à séparer les deux branches de l'intestin ; plus loin (6), la séparation est complète, et la veine sous-intestinale passant sur la fourche de l'Y se réunit à la veine vitelline coupée dans sa longueur. Le tronc porte formé par leur réunion se distingue en avant, aux côtés de l'artère vitelline, au-dessus de l'étranglement longitudinal qui sépare du tube digestif le canal cholédoque. Cette séparation se prolongeant rapidement en arrière, l'insertion du canal descendra aux stades suivants beaucoup plus loin, ce qui a quelque importance quand on le prend comme point de repère. J'ai pu retrouver sur des coupes l'éminence splénique moins marquée jusque sur un embryon de 16 millimètres (stade M) et dans une situation identique.

En résumé, ces observations combinées permettent de déterminer le point précis où se forme la première ébauche de la rate. C'est une simple élevation longitudinale du mésenchyme intestinal, immédiatement à gauche de l'insertion du mésentère primitif, au niveau du pancréas, et en arrière aussi du canal cholédoque, par conséquent dans la région correspondant au duodénum.

C'est absolument la même situation que chez la Truite. Le rapport avec le pancréas est plus étroit, le rapport avec la veine intestinale existe aussi, mais seulement en arrière, par suite de la position du bourgeon pancréatique qui vient s'insinuer entre les deux ; pourtant un affluent direct de cette veine la prolonge dès maintenant en avant à la base de l'éminence.

Sur un embryon de 25 millimètres, l'indication du nouvel organe est déjà plus nette, et ses rapports un peu modifiés. La figure 4 du texte permet de suivre cette évolution. Le point de bifurcation des deux branches de l'Y a reculé en arrière du cordon avec tous les organes que nous avons vus y adhérer. L'insertion du canal cholédoque est descendue jusqu'à cette bifurcation même, de sorte qu'en avant de ce point, la branche dorsale de l'Y tout entière, dont l'obliquité a augmenté, et dont l'épithélium est très épais, peut être considérée comme l'estomac, la branche ventrale formant exclusivement le canal ombilical et son renflement d'origine (sac vitellin interne). En même temps, apparaît sur ces coupes, comme chez la Truite, un dédoublement de l'épaississement dorsal du mésoderme intestinal. Ce dédoublement, beaucoup mieux orienté ici, est manifestement dû à la formation d'une sorte d'invagination de l'épithélium péritonéal d'avant en arrière, pour former une poche qui s'en-

fonce entre l'estomac d'une part, le canal ombilical et le pancréas de l'autre; elle se voit sur les coupes transversales (4 à 7), réduite à une fente à direction dorso-ventrale. Il en résulte que l'épaississement mésodermique disparaît, se trouve décomposé en 2 lames parallèles. La droite s'insère d'abord sur le canal ombilical, et en avant (5) sur le duodénum; réunie au mésentère primitif avec lequel elle se continue directement, elle représente le mésentère définitif de cette région. La gauche (*msg*) soutient l'estomac et représente le mésogastre dans l'épaisseur duquel se trouve

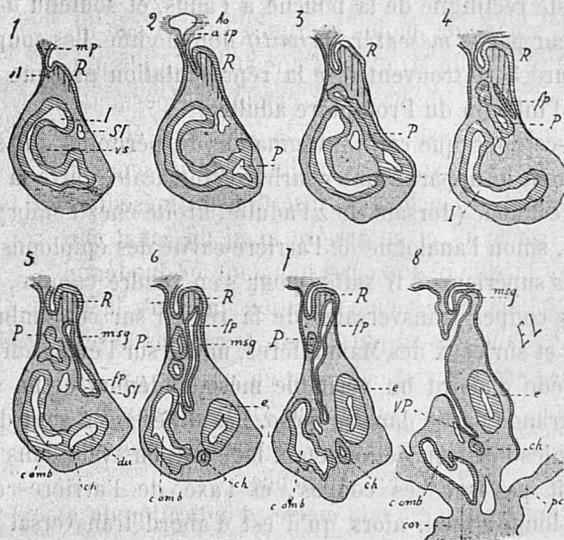


Fig. 4. — Série interrompue de coupes transversales du tube digestif (région moyenne) chez un embryon d'Acanthias plus âgé (25 millimètres, stade N, Balf.). La première est la plus postérieure. — *I*, lumière intestinale; *vs*, valvule spirale; *P*, pancréas; *e*, estomac; *du*, duodénum; *c omb*, canal ombilical; *ch*, canal cholédoque; *cor*, cordon; *pc*, parois du corps; *SI*, veine sous-intestinale; *VP*, veine porte; *sI*, veine sus-intestinale; *Ao*, aorte; *asp*, artère splénique; *R*, rate; *mp*, mésentère primitif; *fp*, fente péritonéale, formée par invagination antéro-postérieure de l'épithélium péritonéal (arrière-cavité des épiploons), et divisant l'épaississement dorsal du mésenchyme intestinal en 2 lames, dont la gauche (*msg*) forme un mésogastre secondaire. L'épithélium du tube digestif et l'épithélium péritonéal sont indiqués par des hachures obliques; ce dernier se réduit au côté ventral à une couche très mince de cellules aplaties.

logée toute la partie antérieure de la rate. M. Phisalix décrit simplement tout l'amas dorsal de mésoderme comme un mésentère divisé en deux lames; c'est dire qu'il place la rate dans l'épaisseur même du mésentère. C'est exact, mais il n'est peut-être pas inutile de faire remarquer que ces lames sont de formation secondaire et développées après l'apparition de la rate, de sorte que

celle-ci était d'abord dans l'épaisseur même de la paroi mésodermique de l'intestin. Or, cela est d'une certaine importance au point de vue de l'anatomie comparée : dans une note à la Société de biologie <sup>1</sup>, j'ai montré que si, chez les Poissons dipnéens, le proctoptère par exemple, la rate et le pancréas sont compris dans l'épaisseur même de la paroi intestinale (ce qui avait d'abord fait croire à leur absence), c'est uniquement parce que le développement s'est arrêté au stade que représente la figure 3 du texte chez l'Acanthias; l'invagination péritonéale n'a pas eu lieu, le tube digestif est resté rectiligne de la bouche à l'anus, et soutenu dans toute sa longueur par le *mésentère primitif* non modifié. Les coupes 1 et 2 de la figure 3 se trouvent être la représentation presque schématique de l'intestin du Protoptère adulte.

Qu'est-ce donc que cette invagination du péritoine qui se forme là seulement où apparaît une courbure stomacale, entre la face dorsale de l'estomac (dorsale chez l'adulte, droite chez l'embryon) et le pancréas, sinon l'analogue de l'arrière-cavité des épiploons chez les Vertébrés supérieurs? Il suffit, pour s'en rendre compte, de comparer les coupes transversales de la région sur ces embryons de Poissons et sur ceux des Mammifères, même sur l'embryon humain, qui possède d'abord un véritable mésoduodénum et un pancréas logé en grande partie dans ce méso. Les différences sont dues à ce que, chez les Poissons, le foie étant logé tout en avant dans le tronc, n'apparaît pas sur ces coupes, et l'axe de l'arrière-cavité est presque longitudinal, alors qu'il est d'abord transversal chez les Mammifères. Une différence plus importante est la suivante. Chez la Truite, comme chez l'Acanthias, l'arrière-cavité cesse de très bonne heure d'être une poche fermée, et se déchire à l'extrémité et au côté droit, c'est-à-dire dans toute la région où le péritoine invaginé viendrait s'insérer à la branche pylorique de l'estomac. Il en résulte que le mésogastre (qui ne s'allonge jamais en grand épiploon), ne s'insère qu'à l'œsophage et à la branche cardiaque de l'estomac, et finit par un bord libre au sommet de la grande courbure.

Revenant à l'embryon et à la figure 4, nous voyons (4,fp), le fond de la poche péritonéale presque au contact de l'épithélium péritonéal superficiel; c'est en ce point que dès le stade suivant aura

lieu la rupture. L'éminence splénique, dont la saillie a beaucoup augmenté et mesure environ 1 dixième et demi de millimètre sur 3 de largeur, se trouve donc en grande partie située maintenant dans l'épaisseur du mésogastre. Comme chez la Truite, elle a une tendance à émigrer en avant, en glissant le long du duodénum pour se rapprocher de l'estomac; elle a déjà avancé, et dès maintenant ne dépasse plus en arrière l'insertion du canal pancréatique.

A partir de cette époque, c'est comme nous l'avons vu l'estomac qui, en formant sa courbure, vient au-devant de la rate et entre en rapports plus intimes avec elle, en même temps qu'il contribue à l'éloigner de l'intestin. Jusqu'à présent elle était adhérente par une large base au mésenchyme intestinal; son bord supérieur et gauche

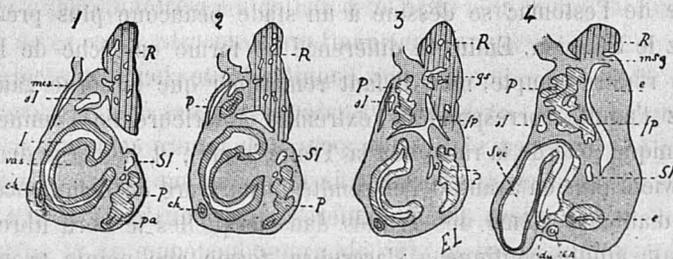


Fig. 5. — Embryon d'Acanthias de 35 mm. Coupes transversales de l'intestin; la première et plus postérieure au niveau de l'insertion du canal cholédoque, intéresse le sommet de la Rate (R) complètement détaché, la troisième sa base, la quatrième la corne gauche accolée à la grande courbure de l'estomac dont le mésenchyme seulement a été atteint par la section; la coupe de l'épithélium stomacal ne se voit qu'au voisinage immédiat du pylore, au côté ventral. Mêmes lettres que précédemment. *mes*, mésentère définitif; *msq*, mésogastre; *pa*, canal pancréatique; *gs*, veine gastro-splénique; *Svi*, sac vitellin interne. Le tissu splénique, marqué de hachures verticales, se montre à cette époque parsemé de veines dont les plus grosses seules sont indiquées.

seul était saillant. Sur les embryons de 30 millimètres, le bord inférieur commence à proéminer, puis le sommet; la base d'insertion diminue de plus en plus et se réduit à une sorte de hile par où entrent les vaisseaux. Les coupes transversales empruntées à un embryon de 35 millimètres montrent ce détachement graduel (fig. 5 du texte). On voit en 1 et 2 le bord inférieur faire saillie, tandis qu'au-dessous de lui une invagination péritonéale venue d'arrière en avant le sépare déjà peu à peu de l'intestin. Sur la coupe la plus antérieure (4), qui intéresse la base de la corne gauche, on voit en *fp* le fond de la poche formée par le péritoine (arrière-cavité des épiploons) qui, venant communiquer avec la

deuxième invagination dont nous venons de parler, sépare complètement la rate et l'estomac du pancréas et de l'intestin (3) <sup>1</sup>.

Je ferai remarquer en terminant que, si le point d'origine de l'éminence splénique est le même que chez la Truite, ses migrations ultérieures sont très comparables aussi. Dans les deux espèces, la rate, née dans la région duodénale et en arrière de l'insertion des canaux cholédoque et pancréatique, remonte peu à peu en avant jusqu'à toucher la grande courbure de l'estomac en train de se former, s'y attache solidement et en reste solidaire. Dans les deux cas, elle accomplit un mouvement de bascule autour de son extrémité postérieure; mais ici, ce mouvement est beaucoup moins marqué par ce fait que le pylore étant reporté au milieu du second jambage de l'S, le duodénum ne se courbe pas, et d'autre part la courbure de l'estomac se dessine à un stade beaucoup plus précoce chez le Sélacien. Enfin, la différence de forme empêche de bien s'en rendre compte, mais il faut remarquer que la corne gauche chez l'adulte correspond à l'extrémité antérieure de l'éminence splénique (tête de la rate chez la Truite jeune), et la corne droite, qui vient plus en avant, à l'extrémité postérieure de l'éminence. Il y a d'ailleurs même des Truites dans lesquelles le bord libre de la rate adulte continue à s'accroître, forme une pointe triangulaire, et acquiert ainsi la même configuration que chez l'Acanthias. Il n'était pas indifférent pour la portée générale de ces recherches de choisir et de comparer deux espèces aussi éloignées, mais qui par la disposition simple de leurs viscères, formassent chacune dans leur ordre un type peu modifié par des adaptations secondaires.

*Développement des vaisseaux spléniques.* — Je rappelle qu'à l'époque de son apparition (st. N), l'éminence splénique était en rapport en arrière avec la veine sous-intestinale, et plus en avant avec un affluent de celle-ci, la pancréatico-splénique; la circulation intestinale est exclusivement veineuse, au moins dans cette région

1. Sur ces mêmes figures (3) on peut constater également que l'insertion du mésentère sur l'intestin valvulé tend à descendre jusque vers son bord inférieur. Il en résultera à un âge plus avancé que, entraîné par son poids, l'intestin basculera, et que tout le bord de la coupe (4) marqué d'un trait de force, qui regarde ici à gauche et un peu en haut, regardera chez l'adulte en bas et un peu à gauche; cela explique les expressions de corne gauche et droite, de face ventrale et dorsale de la rate que l'on est obligé d'employer en parlant de l'adulte et qui ne s'expliqueraient pas chez les embryons de cet âge où les mêmes faces sont gauche et droite.

où n'apparaît encore aucune artère. Deux modifications importantes se produisent au cours du développement, d'une part une transformation dans la distribution des veines, de l'autre la formation d'artères.

*Veines.* — A mesure qu'augmente l'éminence splénique, elle s'éloigne de la veine sous-intestinale (fig. 8, Pl. I); en compensation, la pancréatico-splénique augmente de diamètre, et donne à la base du nouvel organe un riche réseau de veinules, d'où partent des branches pénétrantes. Mais bientôt, on voit la sous-intestinale diminuer graduellement de calibre, perdre de son importance pendant que la petite veine courant à l'insertion du mésentère (sus-intestinale) en prend une de plus en plus grande, et finit par la supplanter dans le rôle de veine principale de l'intestin <sup>1</sup>.

Les affluents spléniques de ces deux veines subissent le contre-coup de ce revirement dans leur importance respective : 1° La veine principale de l'éminence splénique sur les embryons de 20 à 30 millimètres, la pancréatico-splénique, diminue de volume comme la sous-intestinale dans laquelle elle se jette. Elle devient si peu notable que je l'ai perdue de vue vers 40 millimètres; mais elle se trouvait à la partie tout à fait postérieure de l'éminence splénique, au point où la rate ne perd jamais ses adhérences avec l'intestin, et qui, à partir de ce moment, continue à se développer très activement pour former la corne droite; les petites veinules qui persistent en ce point et qui ne cessent d'établir une communication entre la rate et la veine sous-intestinale reforment un tronc d'une certaine importance que l'on aperçoit chez les jeunes fœtus et chez l'adulte :

1. Peut-être cela est-il dû au mode de développement du pancréas qui semble venir couper la route directe de la sous-intestinale. Cette transformation s'opère sur les embryons de 30 à 35 millimètres. A ce moment, un peu en avant de l'insertion du canal pancréatique la circulation paraît devenir un instant incertaine, les deux veines intestinales se divisent en plusieurs parcours comme le lit d'une rivière parsemée d'îles, se mettent en rapport par de nouveaux canaux, puis, peu à peu, une circulation nouvelle s'établit par ces collatérales. La plus importante de ces nouvelles veines est le petit vaisseau que nous avons vu continuer la direction de la sous-intestinale au delà du point où elle afflue dans la sous-intestinale. Il vient plus loin en avant, vers le niveau de l'estomac, se mettre en rapport avec un affluent de la sous-intestinale, puis assez rapidement, le premier point d'abouchement des deux veines s'oblitére ou se réduit à une collatérale insignifiante qui passe inaperçue, et le second trajet s'élargissant de plus en plus, devient la veine principale, la continuation naturelle de la veine porte dont la sous-intestinale n'est qu'un affluent. Sur les embryons de 35 millimètres cette transformation est presque achevée (fig. 8, Pl. I), mais les deux veines de l'intestin sont encore à peu près égales; plus tard la sous-intestinale prend le principal rôle et le garde, comme nous l'avons vu, jusque chez l'adulte.

splénique accessoire ou pancréatico-splénique définitive. 2° Au contraire, les petits rameaux insignifiants qui partaient de la branche antérieure de la sus-intestinale pour se perdre tout en avant dans l'éminence splénique (à 20 millimètres), acquièrent une importance de plus en plus considérable, entrent en rapport avec le riche réseau veineux né de la pancréatico-splénique, réseau que nous avons vu exister à la base de l'éminence, et en devient peu à peu le principal émissaire : veine splénique principale ou gastro-splénique. Déjà sur un embryon de 29 millimètres et demi elle avait acquis un certain diamètre, mais à partir de 32 millimètres, la pancréatico-splénique diminue et celle-ci tend à la supplanter. A 35 et 40 millimètres elle forme un tronc volumineux et court, partant de la sus-intestinale, et se divisant immédiatement en plusieurs branches qui pénètrent dans la rate par le hile (fig. 5, texte).

En résumé, nous avons donc les deux mêmes veines que chez la Truite, leur importance relative seule est changée : une veine qui se développe à l'extrémité postérieure de l'éminence primitive (queue de la rate chez la Truite jeune, corne droite chez l'Acanthias) et à partir de la sous-intestinale, la pancréatico-splénique ; une seconde beaucoup plus en avant (tête de la rate chez la Truite, hile chez l'Acanthias) qui s'unit à des branches venues de l'estomac pour former la gastro-splénique, venant ici se jeter dans la sus-intestinale. La veine splénique principale de l'adulte est chez la Truite la pancréatico-splénique et chez l'Acanthias la gastro-splénique ; mais chez les deux, leurs branches terminales s'anastomosent à l'intérieur ou à l'extérieur de l'organe pour former un cercle complet.

*Artères.* — Sur les embryons de 19 et 20 millimètres, je n'ai pas vu trace d'artères se détachant de l'aorte dans toute la région moyenne de l'intestin, alors que les deux veines spléniques peuvent déjà être reconnues.

A 25 millimètres, sur les coupes transversales qui rencontrent l'insertion du canal pancréatique, on voit une petite artère partir de l'aorte et se diriger directement de haut en bas, à travers le mésentère primitif jusqu'au niveau de la rate ; là elle se divise en deux fines branches, l'une antérieure, l'autre postérieure, qu'on peut suivre le long de l'insertion mésentérique pendant un certain temps, à la base même de l'éminence : c'est l'artère splénique prin-

cipale. Elle augmente peu rapidement, et vu la ténuité de ses branches terminales, il est difficile de dire à quel moment elle pénètre dans le tissu de la rate et s'y ramifie; à 32 millimètres j'ai vu une de ses principales divisions s'anastomoser à plein calibre avec une branche veineuse; on perd les autres presque à leur point d'entrée dans le hile. Quant à l'artère splénique accessoire qui suit le même trajet que la veine, elle paraît avoir un développement assez tardif; je ne l'ai remarqué que sur des fœtus déjà âgés. Les artères de l'intestin elles-mêmes apparaissent tardivement; ainsi l'artère sous-intestinale n'est visible d'une façon nette sur les coupes aux côtés de la veine que sur des embryons de 35 millimètres.

### III. — Développement du tissu splénique.

La première différenciation du tissu splénique est bien moins nette que chez la Truite, à cause du rapport moins intime avec la veine sous-intestinale, et surtout en raison de la nature même des éléments qui n'ont pas des caractères distinctifs aussi tranchés. On ne peut pas ici, au moins au début, reconnaître différentes variétés de noyaux, et d'autre part les corps cellulaires ont des réactions colorées moins nettes, et une très grande délicatesse qui rend les fixations difficiles<sup>1</sup>. Nous pourrions néanmoins retrouver des processus généraux très comparables à ceux étudiés chez les Téléostéens, avec quelque variété dans les détails. Les embryons destinés à être coupés ont été jusqu'à la taille de 42 millimètres fixés au liquide de Kleinenberg, ou au liquide de Fol, avec les mêmes précautions que pour la Truite. Sur quelques-uns des premiers, après coloration en masse au carmin boracique, les coupes ont été recolorées au picro-carmin sur la lame, la première opération donnant une coloration trop exclusivement nucléaire. Les tissus sont peu favorables à l'examen d'ensemble par transparence sur le vivant; c'est donc surtout d'après des coupes, puis des dissociations, que nous suivrons leurs premières modifications.

A l'origine (20 mm.), le mésenchyme de la bosselure splénique ne diffère pas sensiblement par sa constitution du mésenchyme

1. Il faut tenir compte de ce fait qu'à l'époque du développement de la rate le jeune *Acanthias* est un embryon délicat et mou, de forme bien éloignée de celle de l'adulte et destiné à rester plusieurs mois encore dans l'oviducte de la mère: tandis que la Truite est un petit Poisson en train d'éclorre et déjà bien formé.

général : c'est un réseau un peu serré de cellules étoilées, dans lequel pourtant on remarque un certain nombre de noyaux qui n'appartiennent pas à la charpente, et sont logés dans les mailles mêmes. Du côté de la veine, il est difficile de dire si la couche de cellules plates à corps peu distinct qui la limite forme un endothélium continu, pourtant cela paraît être. Il n'en est pas de même des petites branches de la pancréatico-splénique qui manquent de paroi nette vers leur extrémité. Mais il n'y a pas là, comme chez la Truite, un tissu bien individualisé dès l'apparition d'une légère bosselure. C'est seulement plus tard et graduellement qu'il se spécialise; aussi, après avoir simplement signalé que, sur l'embryon de 25 millimètres, les éléments sont beaucoup plus abondants, serrés les uns contre les autres, les veinules à la base plus nombreuses, et se perdant par des extrémités sans paroi propre jusque dans l'intérieur du tissu, je passerai immédiatement à la description d'un embryon de 27 millimètres sur lequel l'organe est en pleine différenciation et peut être pris pour type.

Passant d'abord en revue le mésenchyme dans les différentes parties de l'embryon, nous verrons que les aspects un peu variés qu'il y présente dépendent de l'accroissement plus ou moins rapide de ces parties. Dans la région du tronc en général, c'est un réseau bien net de cellules voisines et anastomosées par des prolongements délicats; par places, plusieurs de ces cellules unies à plein corps ou par de larges expansions plates, très peu de cellules libres dans les mailles du réseau, pas de fibres sauf en un seul point, à la périphérie du cordon.

Sur le vivant, les mailles paraissent remplies par une substance de consistance gélatineuse. A mesure qu'on approche des points en voie de prolifération active, par exemple de l'extrémité des nageoires pectorales en développement, on voit le réseau se resserrer de plus en plus, bientôt il n'existe plus entre les cellules que de petites fentes, ovalaires en coupe; enfin, tout à fait à l'extrémité, on ne trouve plus que des cellules serrées l'une contre l'autre à la façon d'un amas épithélial, mais dont les limites ne sont pas toujours distinctes. Les figures karyokinétiques y sont relativement abondantes. Dans le mésenchyme lâche, les vaisseaux sont rares, formés d'une simple paroi endothéliale à noyaux peu aplatis, sur laquelle vient s'appliquer le réseau; à la base des nageoires, quelques cellules vaso-formatives continuant ces vais-

seaux; à la pointe, dans le tissu d'aspect épithélial, pas une lumière vasculaire.

Le mésenchyme intestinal est assez lâche, comme celui du tronc. Vers la base de l'éminence splénique il devient de plus en plus serré; au sommet de l'éminence et dans toute la future corne gauche, il présente un aspect assez analogue à celui des ailerons pectoraux; l'on n'y voit guère qu'un amas serré de noyaux arrondis ou ovalaires au milieu d'une masse granuleuse, où apparaissent par places des lignes intercellulaires. Trois choses frappent pourtant en étudiant ce tissu, à un grossissement faible d'abord, puis à l'aide d'un bon objectif à immersion : 1° contrairement au tissu analogue de l'extrémité des nageoires, celui-ci contient de nombreuses lumières vasculaires en continuité avec les veinules de la base; 2° ces vaisseaux sont de simples lacunes sans parois propres creusées au milieu de l'amas cellulaire; 3° dans cet amas, on voit quelques noyaux qui paraissent suspendus par des brides protoplasmiques au milieu d'un petit espace clair bien limité. Nous allons revenir sur chacun de ces trois points caractéristiques.

Il est évident que depuis le stade originel, le mésenchyme de la bosselure splénique a proliféré très activement tout en respectant les veinules qui y pénétraient déjà; on trouve du reste encore quelques karyokinèses, témoins de cette activité. C'est là le fait banal que nous retrouvons dans d'autres régions. Il n'en est pas de même de la présence de ces éléments spéciaux dont je viens de parler, et qui rappellent d'une façon frappante quelques-uns de ceux que nous avons vus chez la Truite. Sur le fond fortement coloré du tissu dense qui occupe le sommet de la bosselure, ils apparaissent en clair particulièrement nets. Les uns sont simplement de grosses cellules arrondies à protoplasma pâle et vacuolaire, bien limitées, surtout grâce à l'aspect sombre des voisines. Dans les plus caractéristiques (fig. 1, Pl. III, *cs*) ce protoplasma, plus rare, est réduit à de fines lames et brides, divergeant autour du noyau (7-10  $\mu$ ), et qui le tiennent suspendu au centre d'une cavité arrondie (11-16  $\mu$ ), ou appliqué contre sa paroi; l'aspect général est celui d'une cellule végétale adulte, avec cette différence toutefois, que la limite de la cavité n'est pas marquée ici par une membrane périphérique épaisse, mais uniquement, semble-t-il, par le corps même des cellules voisines restées pleines et gonflées. D'autres fois, on voit simplement un noyau presque nu, à demi entouré par un vide

en forme de croissant, qui le sépare des éléments voisins. Les noyaux ne paraissent pas avoir de caractères bien spéciaux; peut-être sont-ils en moyenne plus gros, plus réguliers surtout que la majorité des noyaux voisins, avec des traces souvent plus accusées de réticulum nucléinien. Ces images sont nombreuses dans toute l'étendue de la bosselure splénique, mais à mesure qu'on en quitte le sommet pour se rapprocher de la base, elles attirent moins l'attention, parce que les cellules interposées au lieu de rester serrées, s'écartent l'une de l'autre, ne restent plus en contact que par leurs angles ou par des prolongements, de façon à former un réseau dans les mailles duquel les premières se trouvent contenues, et il devient assez difficile de les distinguer (bas de la fig. 1). (C'est ce qui se passera dans toute l'étendue du tissu des embryons un peu plus âgés, quand, la prolifération se ralentissant, les éléments de nouveau s'écartent et reforment réseau; mais les éléments contenus dans les mailles auront alors tendance à se présenter comme des noyaux d'aspect nu.) Plus loin encore, on passe au mésenchyme étoilé ordinaire à mailles généralement vides.

Revenons maintenant aux vaisseaux. Nous avons vu les veinules former un réseau très riche à la base de l'éminence; de ce réseau partent des branches pénétrantes, tortueuses, irrégulières, de 20 à 25  $\mu$  de diamètre, limitées par un endothélium peu régulier formé de cellules assez épaisses et débordant dans la lumière du vaisseau. Leurs ramifications s'enfoncent jusque dans le tissu dense du sommet, en diminuant de diamètre jusqu'à 8  $\mu$  et moins. Elles deviennent extrêmement irrégulières, se rétrécissent en un point presque jusqu'à disparaître, s'élargissant de nouveau plus loin. Au bout d'un certain trajet, il est impossible de leur reconnaître un endothélium, les cellules bordantes sont de plus en plus épaisses, et se distinguent de moins en moins des cellules voisines; de sorte que les espaces vasculaires apparaissent bientôt comme de simples lacunes irrégulières sans parois propres, creusées au milieu d'un amas cellulaire dense (fig. 1, Pl. III, v). Vers leur extrémité, ces lacunes disparaissent quelquefois brusquement sans qu'on en trouve trace à côté ni sur les coupes voisines. Souvent elles se réduisent à l'état de fentes intercellulaires, comme sur la figure 2, v, où l'on voit une de ces extrémités coupée obliquement. Enfin, et cela surtout dans le tissu un peu moins dense, on en voit venir s'aboucher à plein calibre dans une maille en partic

occupée par un noyau, ou dans des espaces réticulés plus larges qui semblent formés par la réunion de plusieurs d'entre elles (fig. 3, v, e).

En rapprochant toutes les observations, et surtout en les comparant à ce que nous avons vu chez la Truite, le mécanisme de la différenciation paraît assez facile à établir. Le mésenchyme, d'abord étoilé, est le siège d'une prolifération abondante qui en fait un tissu compact. Au milieu de ce tissu apparaissent, rares aux stades précédents, nombreux ici, des éléments dont le protoplasma se raréfie, et qui tendent à se séparer des voisins; ceux-ci s'écartent ensuite de nouveau pour reformer un réseau dans les mailles duquel se trouvent compris les premiers. Les logettes voisines dans le tissu dense, les mailles déjà formées dans le tissu lâche (le premier finissant par se convertir tout entier dans le second), entrent en communication entre elles, et avec les veinules préexistantes à paroi propre non différenciée. Ce sont elles qui jouent ici le rôle de la veine sous-intestinale chez la Truite, et naturellement la seule présence de vaisseaux aussi petits rend la succession des phénomènes moins évidente que chez les Téléostéens, mais pourtant assez facile à saisir.

Deux choses bien établies dans tous les cas, sont la communication assurée dès maintenant des mailles du réseau en voie de formation et des veinules, et la présence dans ces mailles d'éléments spéciaux réduits presque au seul noyau. Les veinules sont généralement vides ou contiennent quelques hématies, mêlées à de petites cellules arrondies à corps protoplasmique peu abondant, souvent en karyokinèse, et qui paraissent provenir déjà de la transformation des éléments libres; il n'y a point d'hématies dans les mailles du réseau.

Sur des embryons plus âgés, la distinction des éléments devient de plus en plus facile. A partir de 30 millimètres, le tissu diminue rapidement de densité; vers 35, partout les cellules s'écartent et forment réseau, les noyaux contenus dans les mailles paraissent généralement nus ou entourés d'une très petite coiffe protoplasmique, les points du réticulum vides (quelques-uns en communication évidente avec des veinules) deviennent de plus en plus nombreux, et il paraît vraisemblable que les noyaux qui les occupaient sont passés dans ces veines.

A la même époque (embryons de 32 et 35 millimètres), ces

veines, relativement clairsemées jusqu'ici, prennent un développement considérable et occupent sur les coupes plus du quart de la surface. Elles sont volumineuses, tortueuses, gorgées de sang, et convergent au hile vers la veine splénique principale qui vient presque subitement aussi d'acquérir une grande importance. Sauf vers l'extrémité, elles ont acquis partout un endothélium. Quelques hématies vieilles, assez rares, se retrouvent isolées jusque dans les mailles du réseau, souvent pressées, déformées entre les éléments voisins.

Enfin, les éléments contenus dans les mailles commencent à se distinguer des autres par leurs caractères nucléaires. Déjà sur un embryon de 29 millimètres et demi, l'on trouvait parmi eux quelques noyaux irrégulièrement arrondis, paraissant complètement nus, limités par une ligne nette et épaisse et pourvus d'un réticulum nucléinien lâche assez net, tandis que les autres ont un aspect granuleux. Ils deviennent nombreux vers 40 millimètres et peuvent dès maintenant être reconnus comme des *noyaux d'origine*; j'y reviendrai dans un instant, en étudiant à part l'évolution ultérieure de chacune des parties constitutives du tissu splénique. Dès maintenant les plus essentielles sont toutes différenciées.

*Épithélium péritonéal.* — J'ai systématiquement laissé de côté jusqu'ici l'épithélium péritonéal au niveau de la rate, afin de présenter en bloc son évolution. Nous l'avons vu élevé, mais généralement bien distinct du mésenchyme sous-jacent, avant l'époque de l'apparition de la rate. Sur les embryons de 16 et de 19 millimètres où se dessinait l'éminence splénique, il est cylindrique stratifié, non seulement au niveau de cet épaissement et dans toute la partie dorsale de la cavité abdominale (notamment sur l'éminence génitale), mais aussi sur la face supérieure de l'intestin, sur le mésentère, sur l'estomac où il atteint sa plus grande hauteur. Un peu partout en ces points, il renferme quelques ovules primitifs destinés à disparaître. (Balfour a déjà attiré l'attention sur leur dissémination loin du lieu d'élection.) Il n'est pas limité partout par une ligne sous-épithéliale bien distincte, mais pourtant reconnaissable à l'orientation et à l'allongement de ses noyaux : sur la majeure partie de l'éminence splénique, la limite est très nette.

Plus tard, il tend à diminuer de hauteur; pourtant il était encore fort élevé, formé de plusieurs couches de cellules cylindriques, sur un embryon de 27 millimètres; tandis que sur d'autres

de 25, 29 et demi, et 30, il est réduit à une couche de ces mêmes cellules, par places même peu élevées, presque cubiques. Sur toute la surface de la rate sa limite est assez distincte, et en général même, particulièrement sur l'embryon de 25 millimètres, accusée par une ligne foncée.

En résumé, à aucun moment, même à l'époque de la prolifération cellulaire la plus active de l'organe (embryons de 25 à 30 millimètres), l'épithélium péritonéal ne m'a paru se confondre avec le mésenchyme sous-jacent en voie de transformation, ni contribuer dans une proportion appréciable à la constitution du tissu splénique proprement dit. Il est vrai qu'à cette période du développement, cet épithélium est très élevé au niveau de l'éminence splénique, et que sa limite n'est pas partout marquée par une ligne absolument nette, mais nous venons de voir que ce ne sont point des faits particuliers à la surface de la rate. Tout ce qu'on peut dire, c'est qu'à un état bien antérieur à l'apparition de la rate, l'épithélium était dans presque toute l'étendue de la cavité péritonéale étroitement uni au mésenchyme sous-jacent et paraissait contribuer dans une large mesure à son accroissement, mais le tissu splénique n'a pas de rapports de parenté plus étroits avec cet épithélium que le mésenchyme intestinal en général.

Les faits que je viens de signaler se rapprochent de ceux qui ont été observés par le professeur Toldt (66) sur l'embryon humain et celui de quelques Mammifères. Pour lui, l'épithélium péritonéal épaissi est l'origine de la majeure partie du tissu splénique, dont les vaisseaux pourtant proviendraient du mésogastre. Tout en faisant des réserves à propos des Mammifères, où j'ai constaté (mouton, lapin) le même épaississement épithélial, mais où je n'ai pu l'étudier complètement encore, j'ai la conviction que, chez les Poissons, cette collaboration du revêtement péritonéal à l'édification du tissu splénique n'existe pas. Chez la Truite c'était de toute évidence, chez l'Acanthias les faits sont un peu moins probants, mais dans tous les cas, complètement insuffisants à établir la théorie adverse.

#### IV. — *Évolution ultérieure des parties constitutives du tissu splénique.*

A. — *Éléments libres.* — Je n'avais plus ici à portée, comme chez les Téléostéens, une réserve d'embryons ou de jeunes alevins vivants,

dont le sang ou la pulpe splénique pussent être examinés ou fixés immédiatement, mais seulement des embryons plus rares, contenus dans l'oviducte d'une mère pêchée et morte depuis plusieurs heures. Je n'ai guère employé que ceux dont le cœur battait encore, mais il est évident que l'étude d'éléments aussi délicats que ceux de la pulpe ne saurait, même dans ces conditions, être faite avec autant de facilité et de précision; aussi je me bornerai, au moins en ce qui a trait aux transformations de ces éléments, à donner les résultats de quelques observations. Elles ne font guère d'ailleurs que confirmer celles de M. Phisalix, dont ce point avait particulièrement attiré l'attention. Pour les examens sur le vivant, je me suis bien trouvé de l'emploi de l'eau salée à 12 pour 1000 qu'il recommande.

Sur un embryon de 33 millimètres examiné dans ces conditions, la rate, incolore sauf quelques points et traînées rougeâtres, laissait échapper à la dissociation les éléments suivants. La grande majorité était formée de noyaux clairs à peu près sphériques, de taille très variable, en moyenne de 8 à 12  $\mu$  de diamètre (quelques-uns rares atteignant jusqu'à 25  $\mu$ ), à contour fortement marqué, cloisonnés par un réticulum lâche très net de filaments délicats. Ils paraissent généralement complètement nus; sur quelques-uns, qui sont en bissac, on distingue dans le retrait un très léger amas protoplasmique qui vraisemblablement s'étend en une pellicule excessivement mince, tout autour du noyau. Un certain nombre d'entre eux, moins réguliers, généralement plus petits, ne montrent que peu ou point de réticulum, mais un aspect plus ou moins granuleux. Des hématies, dont les unes plates (forme sénile) ont un noyau pâle de 7-10  $\mu$ , déformé, de contour peu net, les autres plus rares, sont plus renflées, souvent plus colorées, ont un noyau à contour net et sombre, occupé par une sorte de réticulum granuleux (hématies jeunes). Enfin quelques formes rares, à noyau se rapprochant par son volume des noyaux libres, à corps arrondi, peu étendu, ayant une teinte hémoglobique légère. Un embryon de 30 millimètres a montré les mêmes noyaux libres, plus rares.

Sur deux autres, de 41 et demi et 42 millimètres, ces noyaux sont au contraire excessivement abondants; dans la dissociation, les deux sortes d'hématies se retrouvent. Les formes plus ou moins légèrement teintées d'hémoglobine sont plus nombreuses, elles ont un

noyau pâle vaguement granuleux, un corps cellulaire quelquefois réduit à une mince couche enveloppante, quelquefois dépassant  $15 \mu$  de diamètre. Outre leur teinte, elles se distinguent par leur immobilité, leur corps plus homogène et leur contour régulièrement arrondi, des leucocytes qui, assez rares aussi, ont conservé en général des mouvements amiboïdes très marqués. Ce doit être là des formes de transition, car les plus grosses et les plus colorées sont difficiles à distinguer des hématies jeunes; elles seraient remarquables ici par leur tendance à se charger d'hémoglobine dès l'origine, et la phase d'hématoblaste incolore serait tout à fait transitoire.

Sur un fœtus de 22 centimètres et sur l'adulte nous retrouvons tous ces éléments, les noyaux nus à réticulum formant la presque totalité. Leur taille est un peu plus régulière et descendue à  $8 \mu$  en moyenne <sup>1</sup>.

Des dissociations aux différents âges après l'action du liquide de Muller sont peu intéressantes; pourtant ici un très grand nombre de noyaux d'origine montrent une pellicule protoplasmique distincte plus ou moins épaisse, gonflée probablement par le réactif, et souvent un véritable corps, mais ils sont loin d'avoir des caractères aussi tranchés que chez la Truite.

L'examen des coupes de 35 à 40 millimètres complète un peu ces notions, surtout en montrant en place dans les mailles du réseau un assez grand nombre de formes intermédiaires. Sur ces coupes (fixées au liquide de Fol et colorées à l'hématoxyline) les détails de structure du noyau sont particulièrement bien marqués et intéressants. Dans les noyaux d'origine libres, se voit un beau réticulum, paraissant formé de fils très fins sur lesquels se trouvent des files de granulations petites, mais inégales en grosseur, plus colorées que le filament même (fig. 13, Pl. IV, no). Souvent ces granulations sont plus grosses, plus abondantes, et se rassemblent en amas aux points d'intersection des filaments; il en résulte, surtout à un grossissement moyen, un aspect granuleux du noyau qui peut arriver à

1. Un certain nombre d'entre eux présentent en dedans de la membrane nucléaire, soit de petits épaississements saillants, en bouton, soit un épaississement généralisé à tout ou partie de la périphérie et paraissant dû à la confluence des précédents; les uns et les autres sont formés d'une substance fortement réfringente; j'ignore quelle est la valeur exacte de ces images, et s'il faut y voir une contribution de la substance du noyau à la formation d'un corps cellulaire? Les épaississements localisés paraissent être à l'insertion des filaments du réseau nucléinien, qui est beaucoup réduit dans les noyaux à épaississement généralisé.

masquer presque complètement le réticulum. A côté de ces noyaux d'origine, dans l'intérieur du tissu, mais surtout par petits groupes dans les veines, on trouve un assez grand nombre de petites cellules à corps presque homogène, presque complètement rempli par un noyau semblable et de mêmes dimensions, à réticulum moins marqué. La plupart ont une teinte jaunâtre : beaucoup présentent des figures karyokinétiques, je ne puis les considérer autrement que comme des hémato blasts en voie de transformation (fig. 13, *hb*). Du reste, entre elles et les hématies on retrouve tous les intermédiaires avec une teinte hémoglobique de plus en plus marquée : cellules plus larges un peu aplaties, à contour plus fortement indiqué, à noyau plus petit, d'aspect plus sombre et plus granuleux, — hématies jeunes à noyau plus petit encore et plus grossièrement granuleux (*hj*), — hématies vieilles enfin à noyau mûriforme et à corps ovalaire complètement aplati. On trouve relativement peu de leucocytes, quelques-uns avec un noyau bilobé, granuleux et foncé.

En résumé, nous avons vu des éléments libres se former dans la rate dès la différenciation du tissu (à 25 millimètres environ), et se séparer des éléments voisins ordonnés en réseau. Ces éléments, d'abord entourés d'une petite quantité de protoplasma qui va se raréfiant, apparaissent bientôt comme des noyaux nus ou à peu près, possédant un réticulum de nucléine plus ou moins net : noyaux d'origine. Ils paraissent se multiplier par division directe. Quelques-uns d'entre eux, rares à 30 et 35 millimètres, plus abondants à partir de 40, se distinguent des autres par un petit corps cellulaire qui s'imprègne presque immédiatement d'hémoglobine : hémato blasts. Ceux-ci, se divisant par karyokinèse, se transforment peu à peu en hématies, en devenant de plus en plus riches en hémoglobine ; leur pouvoir de division semble s'affaiblir à mesure, les hématies en karyokinèse devenant de moins en moins nombreuses. De la rate ne paraissent sortir qu'un très petit nombre de leucocytes jeunes ou adultes <sup>1</sup>.

1. Quant aux relations générales entre le développement des organes hémato poïétiques et du sang, j'ai également peu de résultats nouveaux à noter. Il n'y a pas ici de masse intermédiaire lors de la formation des cardinales, le tissu rénal d'aspect lymphoïde n'a pas encore fait son apparition sur les embryons de 30 millimètres, alors que la rate commence seulement à donner quelques éléments au sang, déjà très riche pourtant en globules. La majorité des hématies paraît être d'origine extra-embryonnaire et se former pendant longtemps à la surface du vitellus dans l'aire vasculaire. D'abord petite et fort pauvre en vaisseaux (11 millimètres), elle finit par envelopper com-

Pour en finir avec les éléments libres, il me reste à signaler les variations de proportion des éléments propres à la rate et des éléments du sang dans le tissu splénique aux différents âges.

Nous avons vu qu'à l'origine (25 à 27 millimètres), toutes les mailles du réseau sont remplies, et remplies par les noyaux d'origine ou leurs cellules mères, il n'y a pas d'hématie dans le tissu. Bientôt (29, 30 millimètres), au point d'abouchement des veinules dans le réseau, nous avons vu des points de ce réseau qui paraissent vides, abandonnés par leurs éléments libres passés dans les veines. Ces points deviennent de plus en plus nombreux, et quand (vers 35 millimètres) les veines, se développant considérablement, sont gorgées de sang, les hématies envahissent par reflux ces mailles libres au voisinage des ouvertures veineuses; mais on n'en

plètement le vitellus sur des embryons de 40 millimètres seulement, et sa vascularité augmente encore au delà de cette époque. La rate est le premier organe hémato-poïétique qui entre en fonction, et continue jusque chez l'adulte.

Au stade N (20 millimètres), alors qu'elle apparaît seulement, le sang est formé en majeure partie d'hématies adultes, mais à noyau encore arrondi, bien limité et bien colorable. Au delà, cette majorité atteint l'état sénile, mais on retrouve toujours un grand nombre de formes jeunes. Ainsi sur plusieurs embryons de 25 à 30 millimètres, examiné dans l'eau salée ou après fixation par l'acide osmique concentré, le sang général a montré les éléments suivants. Des hématies vieilles, aplaties, ovalaires ou arrondies, de taille variable, les plus petites n'atteignant pas 20  $\mu$  dans leur grand diamètre, les plus grandes allant jusqu'à 35. Leur corps, bien imprégné d'hémoglobine, paraît criblé de ces petites gouttelettes réfringentes incolores déjà signalées, qui leur donnent l'aspect d'une feuille de millepertuis vue par transparence (dans les deux genres de préparations). De plus petites, les unes ovalaires, les autres mesurant quelquefois 15  $\mu$  à peine, globuleuses, et partant très foncées, à noyau petit et très nettement limité, qui me paraissent des hématies adultes, les plus petites provenant d'une division par karyokinèse; dans certaines coupes notamment, les figures de division portant sur ces éléments étaient relativement abondantes, et quelques-unes montraient deux petites hématies globuleuses encore accolées. Enfin l'on trouvait, plus ou moins abondantes suivant les sujets, un troisième ordre d'hématies de toutes formes souvent très aplaties et allongées, mais reconnaissables à un corps assez épais, un peu grenu, moins coloré, plus réfringent, où apparaît moins facilement le noyau aussi bien limité que celui des dernières, mais plus gros. Ce ne peut être, d'après ces caractères, que des hématies jeunes nouvellement formées. Parmi elles, on retrouve toujours, aussi bien après fixation par l'acide osmique que sur le vivant, un certain nombre de formes étirées en longues pointes à une extrémité de leur grand diamètre, plus rarement aux deux; des images analogues ont été signalées par Bizzozero, Phisalix, etc., elles ne paraissent dues qu'à une grande malléabilité jointe à un certain défaut d'élasticité, qui caractériseraient ces formes jeunes; souvent il arrive que deux de ces globules sont unis par leurs pointes fines, ou en forme d'halète, il est probable que ce sont des éléments en train de se diviser et qui, grâce aux propriétés spéciales de leur corps cellulaire à cet âge, se laisseraient étirer; mais je suis loin d'admettre que toutes les formes étirées proviennent de divisions. J'ajouterai enfin qu'outre ces hématies nouvelles, étirées ou non, on trouve un très petit nombre de ces cellules délicates généralement colorées d'une teinte jaune, qui m'ont paru correspondre aux hémato blasts; dans l'eau salée elles se gonflent très rapidement (fig. 11 et 12, Pl. IV).

voit encore qu'exceptionnellement isolées dans la profondeur du tissu <sup>1</sup>; à 42 millimètres elles étaient encore rares. Sur deux embryons de 67 et 85 millimètres, où la circulation artérielle commençait à s'établir, elles devenaient beaucoup plus abondantes, et formaient des îlots de pulpe rouge remplissant des espaces plus ou moins larges du réseau et marbrant les coupes, après l'action du micro-carmin, de taches très irrégulières jaune sale (pulpe rouge), tranchant sur le fond rosé (pulpe blanche).

Pourtant, cette invasion du sang reste longtemps fort limitée, et, sur des fœtus de 18 à 20 centimètres, on est frappé du nombre relativement petit d'hématies que contiennent les coupes, comparées à celles faites chez l'adulte. Elles sont généralement en petits amas mal limités, isolés au milieu de vastes territoires de pulpe blanche, particulièrement au voisinage des terminaisons vasculaires où les mailles du réseau sont plus larges et se dégagent plus facilement. On les voit en une file unique dans les capillaires centraux des manchons terminaux; au delà, cette file se continue avec les îlots irréguliers signalés; quelquefois même, à travers les mailles et au delà de la terminaison artérielle, une traînée tortueuse irrégulière d'hématies, par 2 ou par 3, fait suite à la file unique, jusqu'à la terminaison veineuse la plus voisine, sans se mêler à la pulpe blanche limitante; ce qui montre bien qu'à travers le réseau le sang peut suivre des trajets bien déterminés quoique non limités par une paroi propre, et met en garde contre l'interprétation de certaines injections qui pourraient faire croire à la présence de vaisseaux communicants entre les artères et les veines. Plus tard, chez l'adulte, les îlots sanguins deviennent plus larges, la plus grande partie du réseau se laisse envahir plus ou moins par les hématies et la pulpe blanche pure se trouve réduite à une couche épaisse, mais sans limites précises, autour des vaisseaux d'un certain calibre, des artères surtout, et leur formant en apparence des sortes de larges gaines. Si dans la rate des Sélacéens l'on veut chercher quelque chose d'analogue aux amas de pulpe blanche, d'ailleurs mal limités aussi, qui forment chez les Vertébrés supérieurs les corpuscules de Malpighi et les gaines artérielles, c'est dans la pulpe blanche ainsi réduite qu'on le trouvera. Il est inté-

1. Ce sont du reste des hématies vieilles venues par les veines (la circulation artérielle n'est pas encore établie); celles, encore rares, qui commencent à se former dans la rate paraissent en sortir à l'état d'hématoblastes à peine colorés.

ressant de voir le réticulum splénique, d'abord plein d'éléments formateurs du sang, se vider ainsi peu à peu, et les zones de tissu régénérateur, d'ailleurs très variables en richesse suivant les sujets, diminuer et rester naturellement cantonnées autour des troncs artériels, c'est-à-dire dans les points de ce vaste sinus cloisonné les plus reculés et les plus soustraits à l'influence des courants sanguins.

B. — *Éléments de soutien : réticulum.* — Les éléments libres, qui sont pour ainsi dire les éléments nobles de la rate, et les plus importants au point de vue fonctionnel, arrivent presque immédiatement chez de tout jeunes embryons à leur état définitif (noyau d'origine); mais ce ne sont, à vrai dire, que des formes embryonnaires mises en réserve, et dont l'évolution continuera seulement au moment où elles quitteront l'organe. Il en est tout autrement des éléments secondaires de charpente et de soutien, qui constituent tel réticulum splénique. Ceux-ci, par une série de lentes modifications encore inachevées à l'époque de la naissance, s'éloignent de leur état primitif jusqu'à n'être plus reconnaissables chez l'adulte, et arrivent, comme beaucoup d'éléments très spécialisés, à perdre leurs caractères cellulaires.

Nous avons assisté à la première formation du réticulum, et vu que ce n'est en définitive que le réticulum du mésenchyme légèrement modifié par la transformation d'une partie très notable de ses éléments en éléments libres. Après cette période de prolifération les mailles se reforment peu à peu (embryons de 27 à 35 millimètres) et apparaissent d'autant plus nettes que les éléments libres s'en séparent davantage pour revêtir en majeure partie les caractères de noyaux d'origine. A ce moment, le réseau est difficile à étudier sur les coupes, mais au voisinage des origines veineuses, là où il est surtout dégagé, on peut déjà remarquer que les cellules qui le constituent sont unies par des prolongements extrêmement délicats et ramifiés. Sur un embryon de 37 millimètres, après traitement par le liquide de Muller, j'ai déjà pu par la dissociation en dégager quelques fragments; il paraît formé de lamelles et de filaments ramifiés et intriqués en tous sens, variqueux, sans bords nets, aux points d'entrecroisement desquels on trouve très fréquemment un renflement contenant un noyau. Sur un autre de 46 millimètres, les travées étaient déjà un peu moins délicates, et en certains points sur le bord des fragments ou isolées, on apercevait des cellules,

dont j'ai pu figurer plusieurs. On voit en *cr* (fig. 11, Pl. III) l'une de ces cellules donnant assez bien l'idée de cette ramification excessivement riche et fine qui pourrait les faire rapprocher des cellules araignées; pourtant, là comme sur les voisines moins intactes, on remarquera que les expansions sont surtout lamelleuses, parcourues par des crêtes d'empreintes saillantes (*cr'*).

Mais c'est seulement sur des coupes faites après un séjour d'au moins 15 jours dans le liquide de Muller, et secouées dans un tube à essai à demi rempli d'eau, qu'on parvient à isoler des portions de ce réseau et à en prendre une idée plus nette. Cette préparation est déjà praticable sur de petits fœtus de 9 à 10 centimètres, qui montrent en places les cellules précédentes reliées par leurs prolongements; pourtant prenons de suite des fœtus de 15 centimètres où la chose est plus facile à voir, et où l'aspect général commence à se modifier.

Les figures 4 et 5 (Pl. III) montrent des portions de réseau provenant d'un de ces fœtus et dessinées à l'aide d'excellents objectifs à immersion (Zeiss et Verick). Il se présente comme formé de cellules anastomosées, ou plutôt comme une masse protoplasmique réticulée, spongieuse, où il est difficile de préciser la limite des éléments étroitement unis, assez analogue en un mot à celle qui forme à un certain moment le mésenchyme de l'expansion caudale chez la Truite. Les travées qui la constituent sont larges (jusqu'à 14  $\mu$ ) et minces, ou prismatiques très irrégulières, creusées d'empreintes et réunies entre elles de la façon la plus imprévue; moins souvent, étroites, filiformes (jusqu'à moins de 1  $\mu$ ). Elles circonscrivent des mailles de largeur excessivement variable (de moins de 10  $\mu$  jusqu'à plus de 30). Il n'y a pas de noyaux inclus dans tous les points nodaux, mais ils y sont très nombreux, rarement deux côte à côte, quelques-uns engagés dans une travée même qu'ils déforment un peu. Ils sont en général ovalaires et souvent aplatis, mesurant de 7 jusqu'à 15  $\mu$  dans leur grand diamètre, de 4 à 8 dans le petit, plus clairs que ceux des éléments libres. Le corps de la cellule, si l'on peut désigner ainsi les renflements qui contiennent ces noyaux, ne se distingue pas par la structure de ses prolongements lamelleux: il est formé de la même masse franchement granuleuse, les granules faisant quelquefois saillie à la surface. Pourtant, on peut déjà remarquer quelques-uns de ces prolongements, à bords plus nets, qui prennent un aspect plutôt

granulo-strié (*t'*), et semblent plus homogènes; à mesure qu'on se rapproche du noyau dont ils dépendent, cet aspect tend à disparaître. On parvient aussi dans les dissociations à isoler quelques cellules plus ou moins mutilées et analogues à celles que nous avons déjà vues (fig. 12, Pl. III, *cr'*).

Sur des fœtus de 18 centimètres de long, cet aspect commence déjà à se modifier (fig. 17, Pl. III). Sur d'assez larges espaces les mailles tendent à devenir plus régulières, les larges lamelles plus rares; il semble que beaucoup d'entre elles se dissocient en faisceaux divergents de travées filiformes. En même temps, elles deviennent plus homogènes et prennent souvent cet état granulo-strié que nous venons de rencontrer. De la division des travées résulte la multiplication des nœuds du réseau, et les noyaux n'augmentant pas en proportion, sont relativement plus rares.

Sur des fœtus très âgés, de 25 centimètres de longueur, et tout près de naître, ces transformations se sont fortement accentuées (fig. 8, Pl. III). Les travées ont beaucoup gagné en homogénéité et en réfringence, l'aspect granuleux y a presque complètement disparu; elles affectent encore souvent des formes prismatiques, mais il n'y a plus guère de véritables lamelles. En général, le réseau plus solide se dégage mieux, est plus régulier, plus serré. Les noyaux y sont devenus rares; ils sont de forme plus allongée qu'à 15 centimètres, mais plus petits (en moyenne 6-11  $\mu$  de long sur 3-7 de large). Un certain nombre d'entre eux paraissent même en voie de dégénérescence, étranglés, anguleux avec un contour irrégulier, ils sont formés d'une masse très grossièrement granuleuse, quelquefois même fragmentée. Les nœuds qu'ils occupent perdent eux-mêmes l'aspect granuleux, comme les travées. Ils sont si peu nombreux qu'il devient tout à fait impossible de les considérer comme des centres de rayonnement d'où partent des prolongements et de découper par la pensée, le réseau en cellules ramifiées. On peut pourtant encore dans les dissociations isoler tant bien que mal quelques-uns de ces éléments d'aspect tout à fait sénile, surtout si on les compare aux plus jeunes (fig. 12, *cr*).

Chez l'adulte enfin, le réseau apparaît sur les coupes secouées comme une véritable dentelle dégagée de toute cellule sur de larges espaces (fig. 9, Pl. III). Il est plus régulier, plus solide, plus dense, plus homogène et d'une réfringence presque cristalline. Ses mailles sensiblement égales ont une largeur moyenne de 15  $\mu$ ; elles

s'élargissent au voisinage des terminaisons vasculaires, se rétrécissent autour des troncs artériels. Les travées sont plus fines, de 1 à 3  $\mu$  de largeur environ, colonnaires, régulièrement cylindriques ou un peu aplaties, et ne s'épanouissent plus guère en lamelles que par places, à leurs points d'intersection. Elles sont formées d'une substance presque homogène ou très vaguement granulo-striée. Les noyaux y sont devenus tout à fait exceptionnels, on ne les rencontre guère qu'au voisinage immédiat des terminaisons veineuses, entourés parfois d'une légère zone restée un peu granuleuse. Voici donc un réseau qui n'a plus rien de cellulaire en apparence, et dans lequel nous aurions peine à reconnaître celui de l'embryon si nous n'avions suivi pas à pas ses modifications.

En résumé, il est encore sur des fœtus de 10 à 15 centimètres, formé de cellules largement anastomosées ayant les caractères d'éléments jeunes, aptes à se multiplier<sup>1</sup>. Puis survient une période de dégénérescence cellulaire graduelle, se continuant chez l'adulte, dans laquelle les noyaux tendent à s'atrophier, les corps cellulaires à se transformer des extrémités jusqu'au centre, en une substance plus homogène et plus ferme qui constituera le réseau définitif, mais qui n'est pas constituée par de véritables fibres conjonctives. En même temps les travées se dédoublent, et cela paraît devenir, à partir d'un certain âge, le principal sinon le seul mode d'accroissement du tissu, sauf au voisinage des terminaisons vasculaires où le réseau conserve ses caractères cellulaires.

Ce développement n'a pas été, que je sache, suivi par d'autres que M. Phisalix auquel je reviendrai dans un instant. Mais la constitution du réseau splénique étant à peu près identique chez tous les Vertébrés, ce réseau a déjà été décrit souvent ailleurs comme formé de cellules modifiées.

Péremeschko (52) dit en propres termes qu'au moment où pour la première fois il put le distinguer chez l'embryon (porc, bœuf), il était formé par des cellules unies par leurs prolongements. M. Pouchet le décrit dans la rate des Sélaciens comme présentant de place en place, dans les points nodaux, des noyaux qui paraissent contenus dans la substance lamineuse hyaline qui le constitue, être par conséquent des noyaux propres du réticulum. Billroth, Kölliker, Robin, His, Frey, admettent franchement sa constitution cellu-

1. Les noyaux y sont relativement plus nombreux vers 15 centimètres qu'avant; vers 40 millimètres, j'ai cru en voir un certain nombre en karyokinèse.

laire. Pour Kölliker notamment (30), il est formé de cellules étoilées, pouvant être considérées comme une variété des *faux épithéliums* (épithélium spurium, endothélium), renfermant peu de cytoplasme, et pouvant, avec l'âge, perdre leurs noyaux pour constituer des réseaux de fibres pâles particulières, formées non d'une substance collagène comme les fibres ordinaires, mais d'une matière protéique.

Pourtant, en présence de l'hésitation de beaucoup d'auteurs même récents qui ne se prononcent pas sur la constitution histologique du réticulum<sup>1</sup>, ou qui, à l'exemple de W. Muller (49), le considèrent comme formé par une substance intercellulaire (voir page 49); en présence de l'opinion assez généralement répandue, surtout depuis les beaux travaux de M. Ranvier sur les ganglions lymphatiques, opinion d'après laquelle il serait constitué comme le tissu réticulé de ceux-ci, par de véritables fibres tapissées de place en place par des cellules plates, j'ai cherché à grouper autour des faits tirés de l'histogénie et qui me paraissent de premier ordre, quelques preuves tirées de l'étude du tissu adulte<sup>2</sup>.

Tout d'abord, je ferai remarquer que M. Phisalix a observé dans le développement de la rate chez le même animal quelques faits qui semblent venir à l'appui de ceux décrits plus haut. Il y voit dès l'origine un réseau semblable à celui du mésoblaste environnant, et des cellules qui « présentent tout autour du noyau une zone protoplasmique granuleuse à bords irréguliers, dont les prolongements semblent se continuer avec les tractus hyalins qui forment la char-

1. Leydig (39); Hoffman, pour la rate des Amphibiens (29); Sokoloff (chez les Mammifères (65), etc.... Denys (13) admet que les travées sont formées d'une substance de soutien, revêtue d'un endothélium continu. Malinin (44), reprenant à peu près une vieille opinion de Fuehrer (20), comprend tout le tissu de la rate comme formé chez l'homme par ces fibres à noyau excentrique généralement considérées comme l'endothélium des veines, etc... Siredey (64), dans une thèse où l'on prend souvent la description classique du tissu splénique, décrit un tissu réticulé avec fibres et cellules plates; il en est de même enfin dans Cornil et Ranvier (*Anat. pathologique*, 10).

2. N'ayant étudié dans son développement que la rate, je me limite absolument à cet organe et ne prétends pas étendre cette description à l'ensemble du tissu réticulé. Il est fort probable au contraire que, toutes les fois qu'il se développe aux dépens de tissu conjonctif possédant déjà des fibres, il est constitué par des mailles véritablement fibrillaires. Il y aurait dans ces cas une simple accumulation et prolifération entre ces fibres de certaines variétés d'éléments lymphatiques, distendant les espaces d'abord virtuels laissés entre les faisceaux, comme le montre M. Renaut (61), d'après les travaux de Champeil, Chandelux et Larroque, sur la formation de tissu réticulé dans la marge de certains tubercules, et comme il paraît résulter aussi des observations de M. Phisalix (53) sur le développement de certaines rates de nouvelle formation (Mustèle), à rapprocher des résultats obtenus après splénectomie par Griffini et Tizzoni.

penne (p. 61) ». Pourtant il passe très rapidement sur la formation du réseau, et chez tous les Ichthyopsidés adultes il admet des « trabécules conjonctives » formées de lamelles, et quelquefois de fibres anastomosées; « les cellules propres qu'elles supportent » sont dispersées sur cette charpente.

Faisant un moment abstraction des arguments fournis par le développement, ne considérons que l'adulte. Autour des rares noyaux persistants, on trouve souvent, il est vrai, une zone granuleuse mal limitée (la zone respectée par la transformation graduelle du tissu); mais en beaucoup de points, on peut déjà constater à la simple observation, comme l'avait fait M. Pouchet, que ces noyaux paraissent situés dans l'épaisseur même du nœud ou de la travée, et non à leur surface. Après un temps convenable de macération dans le liquide de Muller, la plus légère agitation suffit pour chasser, sur le bord de coupes minces, toutes les cellules libres, les travées restent nues. Au contraire, les rares noyaux appartenant en propre au réseau ne se laissent chasser, soit par le secouage, soit par le pinceutage répétés, qu'en emportant tout entière la travée à laquelle ils appartiennent. On s'en assure facilement en pinceautant d'abord très légèrement une portion du réseau contenant des noyaux, et le dessinant, puis recommençant plusieurs fois, de plus en plus fort, et observant les changements produits, jusqu'à ce que le tout soit en lambeaux. Mais, le liquide de Muller ayant acquis depuis quelque temps une assez mauvaise réputation, quoique excellent pour certains genres de préparations, prenons l'animal vivant, lions l'artère splénique, puis, après avoir ouvert la veine et aidé par de légères pressions la rate à se vider le plus possible de sang, injectons de l'acide osmique au centième jusqu'à la gonfler, et lions les deux vaisseaux. Après achèvement de durcissement dans l'alcool, sur les portions de coupes naturellement dégagées par l'injection, comme sur celles secouées après quelque séjour dans l'alcool au tiers, les noyaux propres du réseau apparaissent, ni plus ni moins nombreux qu'après le premier mode de traitement <sup>1</sup>. Enfin, fort heureusement, il se trouve d'autres Squales chez lesquels ces noyaux sont beaucoup plus abondants. Ainsi, chez le *Carcharias* (fig. 10, Pl. III), les mêmes modes de préparation, dans les mêmes conditions, en montrent presque à tous les points nodaux,

<sup>1</sup> On obtient également de fort bons résultats par l'acide picrique, puis l'alcool au tiers, coupe à main levée, pinceutage ou secouage.

et l'aspect général du tissu se rapproche considérablement à ce point de vue de celui des foetus d'Acanthias de 15 à 18 centimètres. Le réticulum y apparaît nettement cellulaire.

Il est également facile de se convaincre que les travées ne sont pas de véritables fibres conjonctives. Nous verrons, en étudiant la capsule, qu'on peut obtenir des réactions colorées différentes; il faut ajouter qu'elles se gonflent peu ou point sous l'action de l'acide acétique et de la potasse et ne se dissolvent qu'à la longue dans ce dernier réactif. En outre, leur aspect spécial homogène vaguement granulo-strié a frappé presque tous les observateurs<sup>1</sup>; sur les coupes, les plus larges même présentent presque toujours, au point où elles ont été atteintes par le rasoir, une section nette ou une cassure, tandis que les fibres sont dissociées en un faisceau de très fines fibrilles.

Enfin, il est une réaction bien caractéristique du tissu de fibres conjonctives, c'est la production de gélatine par la coction aux dépens de la matière collagène qui le constitue. Or cette réaction ne peut s'obtenir avec le tissu splénique, et grâce à l'absence presque complète du réseau trabéculaire grossier qui existe si abondant chez les Mammifères, l'essai peut être fait sur les Sélaciens dans des conditions particulièrement favorables. Une rate de Raie est lavée par une injection artérielle d'eau, continuée jusqu'à ce que le liquide ressorte incolore par les veines; la capsule est ensuite enlevée avec soin ainsi que les plus gros vaisseaux; l'organe est coupé en fragments qui sont encore malaxés sous l'eau; l'examen microscopique montre que le tissu est alors presque entièrement dégagé d'éléments libres, qu'il n'y reste plus que le réticulum et les petits vaisseaux. Les fragments sont épongés au papier à filtrer, mis à sécher à l'étuve. Le résidu sec est pesé et introduit dans des tubes à essai dans une petite quantité d'eau<sup>2</sup>, comparativement à des poids égaux de la capsule traitée de même. Le tout est porté à l'autoclave pendant 15 à 20 minutes, à 110 degrés. Après refroidissement, dans les tubes contenant de la capsule les fragments sont réduits à des brides blanchâtres, la masse est prise en gelée assez solide pour qu'on puisse impunément retourner le tube; dans ceux qui contiennent du tissu splénique, les fragments sont brunis, dimi-

1. Autant ces petits détails sont difficiles à constater chez les vertébrés supérieurs, autant ils sont nets ici vu la grosseur des éléments.

2. 2 décigrammes d'extrait sec par 2 centimètres cubes d'eau.

nués seulement de volume, au milieu d'un liquide jaunâtre parfaitement mobile. Le contenu des premiers tubes, décanté et filtré, donne avec l'alcool un précipité abondant de gélatine étiré en flocons et entièrement soluble dans l'eau; celui des seconds, un léger louche<sup>1</sup>. Pas de précipité par l'acide acétique. L'addition même de quelques gouttes de potasse n'a pu dissoudre complètement les fragments de Rate, tandis que la capsule a disparu. L'opération répétée plusieurs fois dans des conditions analogues a donné les mêmes résultats, notamment avec une rate de Torpille, et en prenant pour témoins des morceaux de mésentère.

Si ces observations pouvaient laisser quelques doutes, l'étude du développement de la capsule viendrait les dissiper.

C. — *Capsule*. — La capsule chez l'adulte est formée de l'endothélium péritonéal et d'une membrane conjonctive sous-jacente parcourue par un lacis de fibres élastiques. Longtemps, chez l'embryon, le premier existe seul. Pour la première fois, sur un embryon de 67 millimètres, je l'ai vu nettement, séparé du réseau par une simple ligne sombre plus colorée sur les coupes. Cette ligne augmente d'épaisseur, et sur les fœtus de 15 centimètres après coloration au picro-carmin, apparaît comme une bande de 2 à 2 1/2  $\mu$  de largeur, vaguement striée en long par places, plus fortement colorée que le reste du tissu et d'un rose vif caractéristique : c'est l'ébauche de la membrane fibreuse. Le réseau est un peu modifié au contact, plus serré et à travées courtes et épaisses, qui viennent s'appliquer en lames minces contre la surface interne de la capsule qu'elles tapissent complètement et dont il est facile de les distinguer (fig. 6, Pl. III).

C'est surtout sur les fœtus près de naître que son étude est intéressante. On peut alors, avec la pince, en détacher des lambeaux pour examiner à plat après coloration. On entraîne généralement en même temps la couche superficielle du réseau; pourtant il est des points, sur les bords, où la membrane conjonctive se présente bien isolée et du réseau et de l'endothélium. C'est une membrane fine, continue, formée d'une substance amorphe avec quelques vagues stries et granules, très légèrement colorée. Elle est

1. Imputable probablement aux fibres de la gaine des vaisseaux; en laissant reposer, il finit par se former aussi une certaine quantité d'un véritable précipité pulvérulent également soluble.

parcourue par un réseau lâche de longues fibres d'un beau rose, larges de 1 à 3  $\mu$  en moyenne, flexueuses, s'accolant et se séparant alternativement, se bifurquant même et paraissant envoyer de petites branches pâles à peine visibles, qui se perdent en s'entre-croisant dans la membrane amorphe interposée; celles-ci sont probablement des fibres en voie de développement, car la capsule n'a pas atteint son épaisseur définitive.

A côté de ces points, il en est d'autres où la couche tout à fait superficielle du réseau est restée accolée à la membrane; elle est formée de larges et minces lames cellulaires anastomosées, non modifiées comme dans le centre de l'organe, restées granuleuses, jaunâtres sous l'action du picro-carmin, avec de larges noyaux rouges aplatis, de 10 à 15  $\mu$  dans leur grand diamètre. Quelquefois, en faisant varier la vis, on croit voir des fibres roses se détachant de la membrane capsulaire pour monter dans un plan plus superficiel (observation par la face interne) à la surface de ces lamelles. Mais sur ce point les coupes donnent des résultats beaucoup plus précis. Elles montrent (fig. 13 et 14, Pl. III) qu'en effet au voisinage immédiat de la capsule le réseau s'est à peine transformé, a conservé ses caractères embryonnaires, un aspect encore granuleux, et que les noyaux y sont restés très abondants. Il est d'autant plus facile d'en distinguer les fibres conjonctives à leur homogénéité plus grande, à une légère striation longitudinale, et surtout à leur réaction colorée. En effet, la coupe qui a fourni le dessin ayant fait un séjour un peu prolongé dans l'acide chromique, puis dans le picro-carmin, noyaux et travées sont restés rebelles à toute coloration autre qu'une teinte jaunâtre, tandis que les fibres vivement colorées en rose tranchent sur le fond de la préparation. De la capsule proprement dite, toujours très mince et représentée par une seule assise de fibres, on voit partir généralement une deuxième assise discontinue, accolée à la ligne de travées qui limite en dedans la première maille du réseau; et même (surtout vers le fond des incisures, où la figure 14 a été prise), des fibres plus fines qui tendent à s'enfoncer un peu plus dans l'intérieur du tissu, toujours accolées à la surface des travées sur lesquelles leurs extrémités pâlisent et finissent par disparaître.

A un faible grossissement (fig. 16, Pl. III), on voit les mêmes images dans la capsule réfléchie à la surface des gros vaisseaux pour leur constituer une gaine adventice, mais le reste du tissu en est

absolument privé, sauf entre la capsule et les vaisseaux peu éloignés quelques fibres d'union, seuls représentants du réseau trabéculaire grossier des Mammifères <sup>1</sup>.

Chez l'adulte, les choses sont moins nettes, parce que jusqu'au voisinage même de la capsule, le réseau a perdu ses noyaux et ses caractères primitifs pour prendre l'aspect réfringent et granulostré; aussi les réactions colorées sont-elles beaucoup moins accentuées. Pourtant, on voit encore par places, comme le montre la figure 15 (Pl. III), des fibres ayant envahi et élargi les travées au voisinage de la capsule et des vaisseaux, mais encore distinctes de la substance propre de celles-ci. La capsule est alors mal limitée intérieurement, épaisse de 30 à 35  $\mu$  et formée, outre un réseau élastique peu riche dont je n'ai pas suivi le développement, de gros faisceaux conjonctifs serrés, flexueux, dirigés dans le même sens, et répartis en 2 à 4 plans plus ou moins distincts, entre lesquels on voit quelquefois encore, vers la face interne, des mailles aplaties de réseau. Il semble que, suivant la même marche que précédemment, les fibres ont successivement envahi les 2 à 4 premières rangées de travées, à partir de la surface. Le réseau, plus ou moins masqué, se continue donc dans l'épaisseur de la capsule, il y est moins modifié qu'ailleurs, un peu plus granuleux et conserve des noyaux; il y représente, en un mot, les cellules propres de la membrane conjonctive. M. Phisalix y a déjà signalé la présence d'un réseau distinct des grosses fibres et continu avec celui de la pulpe qu'il croit fibrillaire. On le met encore mieux en évidence en traitant par la potasse à 40 des coupes secouées <sup>2</sup>. On voit alors les fibres devenir complètement transparentes et se gonfler, puis se dissoudre, tandis que le réseau interposé devient seulement granuleux et apparaît en continuité avec celui de la pulpe qui se granule légèrement aussi et se rétracte, mais ne se dissout qu'à la longue; les fibres élastiques persistent seules.

Rapprochant ces observations des précédentes, on est amené à conclure que le réticulum de la Rate est bien uniquement formé par des cellules modifiées dont le cytoplasme s'est affermi et peut

1. Sur la Raie adulte, j'ai trouvé en certains points, s'insérant au fond d'incisures, quelques-unes de ces trabécules, traversant la rate de part en part dans son épaisseur.

2. Légère fixation par l'alcool, coupe à main levée sans inclusion, extension avec soin par demi-dessiccation avant d'ajouter la lamelle, de façon à déplier les mailles du réseau, observation d'abord dans l'eau, puis addition d'une goutte de potasse.

être chimiquement transformé; il garde pourtant à peu près ses caractères primitifs, comme nous allons le voir, au voisinage des terminaisons vasculaires, et dans la capsule. Pendant sa transformation, une enveloppe formée de matière conjonctive amorphe, puis de fibres, s'est différenciée à la surface de l'organe en dehors de la couche la plus superficielle du réseau; de là ces fibres se sont répandues à la surface des travées les plus extérieures, accroissant ainsi l'épaisseur de la capsule aux dépens d'une partie du réseau; augmentant de volume et de nombre, elles finissent par le masquer plus ou moins complètement dans l'enveloppe de l'organe. En même temps que ces fibres se développent vers l'intérieur, le réticulum de la pulpe, achevant de se transformer, et augmentant de réfringence et d'homogénéité, en devient, à la limite, de moins en moins distinct, de sorte qu'il est difficile de déterminer jusqu'à quel point pénétrant les fibres; mais les réactions particulières du réticulum et notamment ce fait capital qu'il ne donne pas de gélatine par coction, permettent d'affirmer qu'elles n'envahissent pas chez l'adulte la masse du réseau. La substance propre des travées serait d'ailleurs plutôt comparable par son aspect, soit à celle des endothéliums, soit à la substance interfasciculaire amorphe des membranes; et, de même que nous avons vu dans la capsule primitive l'extrémité des fibres en voie de développement se perdre dans cette substance, de même l'extrémité des fibres pénétrantes peut finir par se perdre dans la substance des travées<sup>1</sup>.

Les modifications de l'*épithélium péritonéal* nous arrêteront très peu. Chez quelques espèces (Carcharias, Torpille), il reste cylindrique comme nous l'avons laissé chez l'embryon de 30 millimètres. Chez l'Acanthias, il diminue de hauteur, et déjà sur les fœtus (fig. 3, Pl. IV) on peut en détacher des lambeaux formés d'une

1. Dans son récent *Traité d'Anatomie humaine*, Gegenbaur admet que les fibres du tissu conjonctif proviennent en majeure partie de la différenciation d'une substance fondamentale intercellulaire gélatineuse, mais en partie aussi du protoplasma des cellules : tissu réticulé. Robin étendait ce procédé de formation à toutes les fibres conjonctives. On voit que, même dans le tissu réticulé de la rate, il n'y aurait pas de fibres provenant du protoplasma cellulaire, car on ne peut donner aux travées le nom de fibres vu la différence de leurs réactions; dans le tissu fibreux de la capsule où il en existe de véritables, elles se forment en dehors des cellules. Peut-être même est-ce à l'absence entre les cellules d'une substance fondamentale remplacée ici par le sang qu'il faut attribuer l'impossibilité d'un développement de fibres dans cette variété de tissu conjonctif, car celles qui y pénétrant sur les bords ne sont que les prolongements de celles de la capsule formées à l'origine immédiatement au-dessous de la couche endothéliale et au milieu de l'enveloppe mince amorphe primitive.



assise unique de cellules en pavé un peu aplaties, assez régulièrement polygonales ou allongées suivant les régions, de 20 à 25  $\mu$  de largeur, 6 à 10 de hauteur, avec un gros noyau ovoïde de 12 à 15  $\mu$  dans son grand diamètre, et quelques larges vacuoles. A partir de la première apparition de la capsule (vers 60 millimètres), il est très nettement séparé du tissu sous-jacent. Mais jusque vers cette époque, comme chez l'embryon plus jeune, sa limite n'est pas partout d'une grande précision, et il faut signaler quelques apparences décrites déjà par M. Phisalix, mais que je suis obligé d'interpréter d'une façon toute différente.

Pour la première fois sur des embryons de 30 à 32 millimètres de largeur, on aperçoit que, par places, la couche endothéliale formée ailleurs de cellules cylindriques ou cubiques sur un seul rang, présente des épaisissements pleins, arrondis ou taillés en coins, qui s'enfoncent vers l'intérieur du tissu ; on les retrouve sur une série de coupes successives, ce sont les *sections* transversales de crêtes longitudinales d'une certaine longueur. Grâce à leur disposition, souvent aussi à la façon oblique dont elles sont coupées, il est évident que leur limite est encore souvent plus indécise que celle des portions voisines d'endothélium. Ces invaginations pleines deviennent plus saillantes et plus marquées aux stades ultérieurs ; elles siègent presque exclusivement sur la face ventrale de la rate. Sur les embryons de 40 et 42 millimètres apparaît à la surface extérieure des plus marquées, plane jusque-là, une légère dépression en coup d'ongle, qui s'agrandit en fente, séparant l'épithélium en 2 lames, et créant à la surface ventrale de la rate une série de petites incisures ou crevasses longitudinales généralement étroites, taillées à pic, qui ne dépassaient pas 60 à 70  $\mu$  de profondeur sur un embryon de 67 millimètres, et dont la paroi épithéliale était à ce moment parfaitement limitée du tissu sous-jacent. Ces incisures s'aperçoivent facilement à la loupe à la surface de l'organe sur les fœtus de 8 à 9 centimètres et deviennent de plus en plus profondes et nombreuses (fœtus de 15 cent. ; fig. 11, Pl. I). Elles sont en général moins abondantes chez l'adulte. Je ne puis les considérer que comme une tendance à la division de la rate en lobules, tendance qui s'arrête bien vite chez l'*Acanthias*, mais qui s'accroît par exemple dans un genre voisin (*Galeus*), où les incisures se transforment chez l'adulte en profonds sillons. (De même chez la *Mustèle*.) Chez le *Lamna*, une partie de l'organe reste ainsi sillonnée, incomplètement divisée

en lobules, tandis que plus loin les sillons plus accentués isolent autant de petites rates, reliées par de légers ponts de substance ou indépendantes. Chez le *Carcharias*, l'organe est ainsi formé de plus de 1 500 petites rates sphériques ou ovoïdes.

Pour M. Phisalix, par suite de ce processus d'invagination, sur les embryons de 30 à 35 millimètres, il se forme dans la masse de l'organe des canaux limités par une paroi délicate avec des noyaux endothéliaux allongés. Ces canaux « deviennent des lacunes de la pulpe et sont destinés à se transformer en veines qui entrent rapidement en communication avec les gros troncs primitifs provenant de la veine intestinale ». Je n'ai jamais pu constater cette transformation qui n'est d'ailleurs pas décrite avec de plus grands détails; je reconnais pourtant que la mauvaise limitation de l'épithélium peut expliquer jusqu'à un certain point cette interprétation. J'ajouterai que si les veines se multiplient beaucoup en effet à cette époque, le tissu de la rate est, comme je l'ai montré, sillonné de veinules dans toute son épaisseur bien avant ces invaginations, et l'on comprendrait difficilement qu'un mode de développement si spécial fût nécessaire pour compléter leur réseau.

D. — *Veines*. — Leur développement ultérieur offre quelques faits intéressants. Nous les avons laissées à l'état de simples lacunes creusées entre les cellules serrées de l'éminence splénique (embryon de 27 millimètres), cellules dont l'assise la plus interne revêt, seulement sur les grosses branches, l'aspect endothélial, se confondant graduellement plus loin avec les autres assises. On voit bientôt, sur l'embryon plus âgé (30 à 42 millimètres), cette différenciation s'étendre à des branches plus petites, en même temps le tissu environnant se desserrer pour prendre l'aspect réticulé, de sorte que les veinules terminales paraissent comme de simples canaux sans paroi propre creusés au milieu de ce réseau, en continuité à l'extrémité avec ses mailles, et remplis par les hématies.

Ces terminaisons veineuses caractéristiques et spéciales à la rate varient peu dans le cours du développement; du reste, on ne peut bien les étudier qu'à partir du moment où les coupes peuvent être secouées; aussi pour élucider quelques particularités de structure, est-il préférable de rappeler d'abord leur constitution chez l'adulte. Elles ont déjà été décrites par M. Pouchet, puis par M. Phisalix, mais j'insisterai sur quelques détails.

Les veines se distinguent par leur abondance, leur largeur et la minceur de leur paroi. Les branches terminales, tortueuses, irrégulières, mesurent 30 à 40  $\mu$  de largeur; elles sont très courtes, mais très nombreuses, elles ne portent que quelques rameaux latéraux encore plus courts qui s'en détachent à angle droit, et, comme elles, s'ouvrent à plein canal dans le réseau. On voit, en effet, leur paroi présenter des orifices d'abord petits, « espacés, puis de plus en plus rapprochés qui se confondent finalement avec le réticulum ». (Pouchet, 56.) La figure 1 (Pl. IV) montre cette disposition chez l'Ange, sur une veinule coupée très obliquement à son extrémité.

Sur les branches d'un certain calibre, on peut reconnaître : une tunique interne formée par un endothélium à cellules polygonales irrégulières ou un peu allongées transversalement et d'une mince couche conjonctive, une tunique externe qui contient, mêlées à une partie condensée du réseau, une certaine quantité de fibres lisses à direction transversale surtout, et des faisceaux conjonctifs. La structure des veinules terminales est beaucoup plus simple, leur paroi est réduite à la tunique interne amincie; sur des coupes transversales fines, on n'y distingue que deux assises de cellules, les internes très aplaties et à noyau légèrement saillant représentent l'endothélium; les externes, un peu plus épaisses, sont étroitement unies, paraissent même confondues, de façon à former une gaine complète, tandis que par leurs prolongements extérieurs, qui prennent rapidement l'aspect granulo-strié, elles contribuent à la formation du réseau. Vue latéralement, la paroi apparaît en ces points comme une lame continue un peu granuleuse parsemée de noyaux. Un peu plus loin, les trous apparaissant entre ces noyaux, la découpent en cellules plates d'abord très largement anastomosées, puis de plus en plus distinctes, comme le montre (fig. 4, Pl. IV) la coupe tangentielle d'un des ramuscules latéraux d'une branche terminale. Enfin, plus loin encore, et en des points (sur l'Acanthias au moins) où l'on peut encore reconnaître souvent un conduit cylindrique ajouré, ménagé au milieu du réseau (c), les noyaux ont disparu, et les travées constitutives ne se distinguent pas des voisines par leur composition.

En un mot, il y a continuité absolue du réseau avec la couche conjonctive sous-endothéliale de la gaine interne, qui paraît simplement formée par la couche limite des cellules de ce réseau plus

ou moins confondues entre elles. Quant à l'endothélium, pas plus que M. Phisalix, je n'ai pu le suivre jusque sur les travées du réseau.

L'examen des fœtus ajoutera peu de chose à cette description, mais en fournira la vérification. Ainsi, sur des fœtus de 24 centimètres, l'état des terminaisons est déjà le même, mais les cellules formant gaine sont plus épaisses et tranchent davantage sur le tissu environnant. La figure 5 (Pl. IV) représente une veinule en coupe transversale, et montre l'arrangement de ces éléments, tapissés intérieurement par une cellule endothéliale à demi détachée. Autour des terminaisons persistent des portions de réseau peu ou point modifié.

Le fœtus de 15 centimètres est plus intéressant. Le réseau étant encore nettement cellulaire dans toute son étendue, la continuité de ses cellules avec celles de la gaine y est encore plus évidente. La distinction est si peu accusée, que les veinules sont d'abord assez difficiles à reconnaître; et, sur de longs trajets, elles se présentent simplement comme des portions de réseau canalisées, formées de cellules plus larges et plus largement unies, orientées autour d'une lumière vasculaire tortueuse.

J'ai montré (chez la Truite surtout) que, tout à l'origine du développement, les cellules du réseau étaient en continuité avec l'endothélium constituant alors uniquement la paroi des veines, comme celles de tous les vaisseaux embryonnaires. Il semble donc qu'il y ait quelque contradiction, quand ici je montre la continuité du réseau avec la couche sous-endothéliale. Cette contradiction n'est qu'apparente, il y a en réalité continuité avec l'une et l'autre assise. En effet, l'assise cellulaire unique primitive était encore quelque peu indifférente, et, là comme sur les autres vaisseaux en formation dans le mésenchyme, elle se comportait, il est vrai, comme un endothélium (par sa face interne), mais aussi comme une gaine conjonctive, ses cellules se continuant avec celles du réseau primitif de mésenchyme non seulement à l'extrémité du vaisseau, mais sur tout son pourtour, et leurs prolongements extérieurs s'anastomosant aux éléments voisins pour concourir à la formation du réticulum. Or, maintenant qu'il y a deux assises de cellules dans la paroi, les plus internes seules jouent le rôle d'endothélium, les plus externes seules concourent par leurs prolongements extérieurs à la formation du réseau : on ne peut considérer cette disposition que comme un résultat du dédoublement de la paroi primitive.

E. — *Artères.* — Les artères n'offrent de caractéristique que leurs terminaisons. Aux troncs de quelque importance on reconnaît facilement chez l'adulte trois tuniques : une interne fibro-élastique, une moyenne musculeuse, une adventice très épaisse formée par la réflexion de la capsule, constituée de même, et, comme elle, se confondant graduellement avec le réseau. Sur les artérioles terminales (20-25  $\mu$  de diamètre extérieur), l'adventice, d'abord réduite à quelques fibres mêlées aux travées, disparaît, la tunique moyenne n'est plus formée que d'une assise de fibres lisses circulaires. A l'artériole fait suite un véritable capillaire de même calibre (10 à 15  $\mu$ ) et pouvant dépasser en longueur 5 dixièmes de millimètre, rectiligne ou légèrement tortueux, souvent bifurqué, qui finit par s'ouvrir brusquement dans une maille du réseau. Sa paroi est réduite à l'endothélium formé de cellules moins allongées que sur les artères, et qui, dans les imprégnations d'argent, paraît s'arrêter nettement au pourtour de l'ouverture (fig. 2, Pl. IV). Mais, autour du capillaire, le tissu splénique se condense pour former les corps terminaux artériels découverts et décrits par M. Pouchet (56). Ces corps, cylindriques, épais (40 à 60  $\mu$ ), de même longueur que le vaisseau contenu, sont bien limités extérieurement et facilement isolables. M. Phisalix a montré que le capillaire y est suspendu au milieu d'un espace central réticulé, comme dans un manchon. Comme le capillaire, le manchon terminal est bifurqué ou irrégulièrement ramifié. Chez des genres autres que l'*Acanthias*, il se présente sous une forme un peu différente; il est particulièrement remarquable chez le *Carcharias*, où il est ramifié assez richement en branches qui s'anastomosent entre elles, et constituent ainsi un véritable réseau capillaire dont tous les rameaux possèdent leur manchon (peu épais d'ailleurs). Il en résulte des corps terminaux en véritables buissons, qu'on peut isoler par macération dans l'acide acétique. Les corps terminaux paraissent tout d'abord formés par une substance granuleuse pleine de noyaux, et irréductible en éléments individualisés. M. Phisalix croit qu'ils sont simplement dus à une condensation du réticulum; le développement montrera combien est juste cette opinion; pourtant je dois ajouter que la couche la plus externe m'a toujours paru continue et formée de cellules absolument confondues. L'espace central, parfois très réduit, et les lacunes étroites qui le continuent dans l'épaisseur du manchon sont souvent masqués par l'accumulation de cellules arrondies chargées de

pigment ou de granules réfringents; on y trouve quelquefois même des hématies, entières ou fragmentées. Chez le Centrine humantin, l'espace central est remarquablement large et son aspect réticulé très net; il est en effet cloisonné par des cellules étoilées anastomosées à prolongements très ténus.

Nous avons vu, et l'on ne saurait trop insister sur ce point, que le développement des artères est très tardif. Alors que les veines existent dans l'organe depuis l'époque où l'on peut le distinguer (16 à 19 mm.), l'artère splénique ne se montre que comme un petit capillaire étroit sur les embryons de 25 millimètres; et à 30, 35 millimètres on la perd encore presque immédiatement à son entrée dans la rate. M. Phisalix a déjà pu l'injecter sur des embryons de 60 à 70 millimètres et a vu ses branches se ramifier en capillaires terminaux en voie de formation; la lumière du vaisseau ne s'ouvrirait « dans les lacunes de la pulpe que progressivement et probablement par suite de l'impulsion sanguine ». Sur un fœtus de 85 millimètres, j'ai vu les choses se passer d'une manière analogue. Les branches de moyen calibre avaient alors une largeur d'environ 30  $\mu$  et une paroi formée, outre l'endothélium, d'une couche de fibres lisses circulaires. De ces branches se détachaient à angle droit de petits troncules rameux encore assez rares, formés d'une simple paroi endothéliale à noyaux allongés saillants. Leur lumière, mesurant à peine 5 à 6  $\mu$  à l'origine, peut à grand'peine admettre une hématie dont la largeur est de 8 à 10  $\mu$ , et à condition qu'elle se déforme; aussi sont-ils très généralement vides. Ils se ramifient, et après un trajet de 60 à 80  $\mu$  se perdent en un bouquet de rameaux plus petits encore, de 2 à 3  $\mu$  de largeur totale, laissant à peine une étroite lumière entre les noyaux allongés de l'endothélium et disparaissant bientôt au milieu du tissu. Il est probable que beaucoup d'entre eux s'y terminent encore par une pointe d'accroissement pleine, mais je n'ai pu vérifier le fait; dans tous les cas, il est évident que ce sont des vaisseaux encore en voie de formation et ne pouvant admettre que le plasma sanguin; par conséquent, que, même à cet âge avancé, *il n'existe pas encore de circulation de globules du sang à travers la rate*. Ceux qu'on y trouve, déjà nombreux, sont contenus dans les veines si abondantes, plus rarement dans les mailles du réseau, et sont alors, ou formés dans ces mailles, ou venus des veines par reflux: en un mot *la rate est encore exclusivement une dépendance du système veineux au point de vue de la circulation*.

Sur les fœtus de 15 centimètres au contraire, on retrouve le réseau artériel bien développé et la circulation définitivement établie. A un premier examen, on n'aperçoit pas encore de corps terminaux. Pourtant, on finit par trouver en coupes transversales des sortes d'anneaux ou portions d'anneaux analogues à ceux qui limitent les terminaisons veineuses, et formés d'une simple assise de cellules plus larges et plus largement anastomosées que les voisines; ils entourent plus ou moins complètement, non pas un canal veineux, mais un espace réticulé à mailles plus étroites, et au milieu desquelles on voit la coupe d'un capillaire. Il existe donc autour de ceux-ci une simple tendance du réseau à la condensation, et la partie la plus condensée est à quelque distance autour du capillaire; ce sont là sans doute les premières ébauches des corps terminaux, où la disposition en manchon est déjà indiquée.

En effet, sur les fœtus de 18 centimètres, on les aperçoit sans peine à un faible grossissement, presque identiques à ceux de l'adulte et assez bien limités (fig. 6, Pl. IV). La couche externe est formée de cellules si étroitement réunies qu'on n'y voit plus qu'une masse granuleuse parsemée de noyaux. En dedans, elles se continuent avec des éléments à prolongements minces et délicats formant des mailles étroites, et continus avec une très mince couche grenue de même substance qui entoure un capillaire central à paroi réfringente. En dehors, elles envoient de larges expansions encore granuleuses qui se reliait au réseau; au voisinage immédiat d'ailleurs, celui-ci est encore peu modifié et contient de belles cellules. Il en résulte que le manchon paraît comme hérissé de larges épines rameuses. Dans la suite, ces prolongements atteints par la dégénérescence générale du réseau deviennent d'étroites travées, et la surface est plus régulièrement cylindrique. C'est ce qui arrive déjà sur les fœtus de 24 centimètres (fig. 7). L'espace central y reste large et net, mais plus tard, chez l'adulte, il diminue, la substance corticale s'accroît à ses dépens, et l'on y voit plusieurs rangées de noyaux appartenant à des cellules plus ou moins distinctes les unes des autres, sauf dans la couche périphérique.

L'examen des mêmes fœtus permet de faire quelques constatations intéressantes au point de vue du développement des tuniques artérielles, surtout sur les petites artères et les artères moyennes à un degré de développement peu avancé. Le réseau se condense autour du vaisseau, la maille ou les mailles les plus voisines sont

allongées dans sa direction et, comme nous l'avons vu, des fibres conjonctives apparaissent à la surface des travées comme dans la capsule. La couche la plus interne, restée bien nettement cellulaire et granuleuse, entoure immédiatement l'endothélium comme sur la veinule terminale. C'est entre les deux qu'apparaissent les fibres musculaires transversales, d'abord très larges (7 à 8  $\mu$  vers le milieu) à noyaux allongés, et formant partout à l'origine une seule assise. La couche cellulaire engainante du réseau se trouve ainsi séparée de l'endothéliale, mais elle continue à s'y insérer par de petits prolongements, faisant arceau au-dessus de chaque fibre lisse (détail déjà signalé par M. Phisalix chez l'adulte, mais encore plus net ici, fig. 8 et 9, Pl. IV, p).

L'endothélium est formé sur le fœtus, de cellules fort allongées, de 80 jusqu'à 120  $\mu$  sur 5 à 6 de large, et donnant l'impression de véritables fibres musculaires, mais plus aplaties, elles prennent davantage le carmin, et ont un aspect moins homogène. M. Pouchet et M. Phisalix ont tous deux admis chez l'adulte une couche discontinue de fibres lisses longitudinales en dedans des fibres transversales; je n'ai pu retrouver cette couche. Souvent quelques longues cellules endothéliales restées en place dans un vaisseau en donnent l'impression; mais sur les coupes des artères fixées sur le vivant et encore remplies d'hématies, dont l'endothélium par conséquent ne pouvait être desquamé, je n'ai jamais aperçu, depuis les grosses branches artérielles jusqu'au capillaire terminal où elles sont moins longues et plus larges, qu'une assise unique bien distincte de ces éléments allongés, qui me paraissent devoir être considérés exclusivement comme endothéliaux.

Dans la gaine adventice des artères apparaissent de bonne heure de petits *troncs nerveux*, destinés sans doute à la tunique musculaire. On y trouve également localisés les *lymphatiques* profonds de l'organe. Robin, W. Müller, Phisalix, qui les ont injectés, ont montré combien peu développés sont ces vaisseaux dans la rate des Poissons, et combien il est douteux qu'ils entrent en rapport avec le tissu de la pulpe.

*Quelques considérations sur la distribution des vaisseaux dans les différents genres de Sélaciens.* — Avant de quitter les Sélaciens, il est utile de signaler quelques détails de la distribution générale des vaisseaux dans l'intérieur de la rate, en comparant entre eux les

différents genres; quelques-uns se distinguent en effet par des particularités remarquablement instructives, comme nous en avons déjà trouvé dans la structure histologique.

Nous avons déjà vu qu'en général la rate des Sélaciens avait une tendance à se diviser en lobules, et que cette tendance, très peu marquée dans les genres *Acanthias*, *Centrina*, *Scyllium*, *Squatina*, *Raja*, *Torpedo*, s'accusait par de profonds sillons et la présence plus fréquente de rates accessoires sur les bords, chez le *Galeus*, le *Mustelus*, pour aboutir à une division incomplète (*Lamna*, *Oxyrhina*) ou complète (*Carcharias*)<sup>1</sup> de la rate, en lobules absolument séparés, ou mieux, en autant de petites rates distinctes, ovoïdes ou sphériques de 2 à 10 millimètres de diamètre. Or, autant la distribution des vaisseaux paraît irrégulière là où l'organe est compact, autant elle est ordonnée et pour ainsi dire schématique dans ces petits organes séparés du *Lamna* ou du *Carcharias*.

Sur la toile épiploïque simple pendante à la grande courbure de l'estomac et continue avec le mésogastre, qui leur sert de soutien, on voit courir des artères anastomosées et un réseau veineux beaucoup plus riche encore. Les rates font saillie à son bord libre ou sur une de ses faces, souvent adhérentes par un point seulement. Elles sont comprises comme autant de petits kystes dans l'épaisseur même du mésogastre, dédoublé à leur niveau pour former leur capsule; le tissu splénique représenterait le contenu du kyste. Elles n'ont en réalité pas d'enveloppe propre distincte du péritoine. Au point d'adhérence de chacune pénètre, en général, une seule petite artère centrale qui se résout bientôt en un pinceau d'artérioles divergentes, aboutissant à des corps terminaux placés vers la périphérie de la rate. Tout autre est la distribution des veines; il peut en exister une à côté de l'artère, mais peu importante, tandis que, du réseau du mésogastre, partent au hile plusieurs troncs volumineux qui montent à la surface de l'organe entre le tissu splénique et la capsule (fig. 14, Pl. IV, v), richement ramifiés, et, chez le *Lamna* au moins, anastomosés en un réseau si riche qu'il forme pour ainsi dire en dedans de cette capsule, une enveloppe vasculaire veineuse (fig. 10). De ces veines, de courts ramuscules pénètrent dans l'intérieur du tissu, où ils s'ouvrent bientôt en face des corps terminaux artériels. Autour de l'artère et de tous ses rameaux, comme je l'ai

1. Je ne cite que les genres que j'ai pu observer.

déjà indiqué, est ramassée la pulpe blanche pure, leur formant une sorte de très épaisse gaine mal limitée. La figure 14 (Pl. IV) représente ces particularités, elle est demi-schématique, mais c'est la reproduction presque exacte d'une coupe passant par le hile et heureusement dirigée. Il existe souvent chez le Lamna de plus grosses masses individualisées, adhérentes par une large base, bosselées, creusées de sillons et résultant évidemment de l'incomplète séparation de plusieurs lobules; outre les veines superficielles, on en trouve en effet un certain nombre d'autres qui traversent de part en part le gâteau de tissu splénique, viennent affleurer au fond des sillons, où elles se résolvent en des figures étoilées tout à fait analogues aux étoiles de Verheyen. Il semble donc qu'il faille considérer la rate des Sélaciens comme formée par un grand nombre de petits lobules ayant pour centre une artère pénicillée; lobules qui s'individualisent et se séparent complètement dans certains genres, tandis que dans les autres, ils se soudent et se confondent étroitement. Si l'on tient compte du développement tardif des artères, on sera conduit à supposer qu'à l'origine, l'organe est probablement toujours massif, et que chaque branche artérielle, en s'enfonçant dans l'intérieur du tissu, détermine autour d'elle un groupement des autres éléments, tandis que les incisions parties de la surface viennent séparer ces territoires lobulaires.

La distribution générale des vaisseaux est aussi en rapports étroits avec les formes si variées affectées par l'ensemble de la rate chez les différents genres, et peut servir à les ramener à un type commun. Il suffit de se rappeler que la rate se développe sur les veines et est dès l'origine desservie par deux troncs. Ces deux veines, anastomosées au centre de l'organe, commandent chacune à l'une de ses cornes (et y entrent généralement par l'extrémité), la pancréatico-splénique à la corne droite (queue de la rate chez l'embryon), logée entre la branche pylorique de l'estomac et l'intestin valvulé; la gastro-splénique à la corne gauche (extrémité antérieure de la rate chez l'embryon), accolée à la branche cardiaque large de l'estomac. On voit que ces deux cornes ou mieux les deux portions cardiaques et pylorique de rate dont elles représentent l'extrémité, peuvent : ou se souder en une masse commune, comme chez l'Acanthias, le Scyllium, ou bien être unies seulement par un pont de substance (Centrina), ou un chapelet de lobules isolés (Lamna, Oxyrhina). L'une des deux peut être beaucoup plus

considérable que l'autre, et c'est généralement la cardiaque (Centrina, Galeus, Mustelus, Lamna); quelquefois au contraire la pylorique (Carcharias). Les veines correspondantes sont naturellement dans le même rapport; le Carcharias se rapproche des Téléostéens par la prédominance de la pancréatico-splénique.

#### RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Cette étude contient un assez grand nombre de faits pour qu'il soit nécessaire de les résumer brièvement ici, en comparant les Sélaciens aux Téléostéens, et mettant en relief les points communs. Les deux animaux dont le développement a été suivi, la Truite et l'Acanthias, représentent chacun dans leur ordre, au point de vue surtout de la distribution des viscères, un type moyen presque idéal et peu modifié par des adaptations d'ordre secondaire. Leur comparaison est d'autant plus capable de fournir des conclusions applicables à la généralité des Poissons, et dans une certaine mesure (à déterminer par des recherches ultérieures) à la généralité des vertébrés.

Chez la Truite comme chez l'Acanthias, la *première ébauche de la rate* apparaît assez tardivement, comme tous les auteurs l'ont remarqué chez d'autres animaux, bien après le pancréas et le foie, et à une époque où l'estomac peut déjà, à un léger renflement ou à une différenciation de la paroi, être reconnu comme tel. Elle affecte dès l'origine des rapports étroits avec le pancréas; mais une connexion bien plus importante et non signalée jusqu'ici, est celle qui existe avec la veine primitive de l'intestin (voie de retour d'abord unique du sang pour toute la partie postérieure du corps), avec la veine sous-intestinale de Balfour, au point où elle se coude pour se diriger vers le foie en devenant veine porte. Chez la Truite, grâce probablement à l'existence d'un pancréas diffus qui ne vient pas s'interposer entre les deux, l'éminence splénique primitive ne fait qu'un avec la paroi même de la veine; chez l'Acanthias, ce rapport n'est que temporaire et limité à la partie postérieure, mais il existe, aussi étroit, avec un affluent branché sur la veine en ce point <sup>1</sup>.

1. Ce rapport se retrouve du reste plus ou moins immédiat dans les autres classes de Vertébrés : très net chez la Grenouille, le Bombinator; visible tout à l'origine chez le Poulet, chez le Mouton, à condition de considérer les veines omphalo-mésentériques comme de simples branches de la veine porte.

Quant aux *connexions avec le mésentère*, sur lesquelles les auteurs divergent un peu, on s'en rend facilement compte en suivant la formation de celui-ci. Il existe à l'origine un mésentère primitif court et mince, s'insérant sur la paroi mésodermique primitive de l'intestin, qui est renflée au côté dorsal et contient dans son épaisseur le pancréas. La rate se développe également dans ce renflement, immédiatement au côté gauche de l'insertion intestinale du mésentère. Les choses restent dans cet état chez les Dipnéens (Protoptère). Mais, chez le Téléostéen comme chez le Sélacien, il se forme de très bonne heure une invagination péritonéale, qui, s'enfonçant d'avant en arrière entre le pancréas d'une part et l'estomac de l'autre, et paraissant en relation avec la formation de la courbure stomacale, représente l'arrière-cavité des épiploons des Vertébrés supérieurs; ici, par suite de ruptures secondaires, la poche ainsi formée se trouve très largement ouverte par tout un côté. Par suite de cette invagination, l'épaississement mésodermique dorsal de l'intestin, signalé dans la région de l'estomac et du duodénum, se trouve partagé en deux lames qui vont s'aplatissant, et dont l'une, faisant plus directement suite au mésentère primitif et contenant dans son épaisseur la plus grande partie du pancréas, vient s'insérer à l'intestin et représente le mésentère définitif de la région duodénale, tandis que l'autre forme le mésogastre définitif et contient dans son épaisseur la rate<sup>1</sup>. Souvent d'ailleurs toutes ces parties s'ajourent et ne persistent plus qu'à l'état de brides chez les Poissons adultes. *L'ébauche de la rate est donc située d'abord dans la paroi intestinale mésodermique même, à gauche de l'insertion du mésentère primitif; elle se trouve ensuite comprise dans l'épaisseur du mésogastre qui est de formation secondaire.* Elle est d'abord franchement accolée à la région duodénale et même plus en arrière; rapidement elle se rapproche de l'estomac et vient s'attacher à sa grande courbure. Pendant tout ce temps, elle reste en connexion étroite avec le système porte au moyen de deux vaisseaux: l'un postérieur (veine pancréatico-splénique), l'autre antérieur (veine gastro-splénique), qui deviennent ses veines définitives et s'anastomosent à sa sur-

1. Le mésentère primitif ne correspond à rien chez l'homme adulte, où le pancréas est venu s'appliquer contre la paroi du tronc, où le mésoduodénum lui-même manque; la partie du mésogastre reliant la rate à l'estomac persiste seule à l'état de méso, pour former l'épiploon gastro-splénique.

face ou dans son intérieur; tantôt l'une, tantôt l'autre finissant par prédominer chez l'adulte pour former la veine splénique principale.

*Au point de vue histologique*, la rate est d'abord une simple élévation du mésenchyme intestinal, et formée comme lui d'un réseau de cellules anastomosées; elle s'en distingue par la présence d'un grand nombre d'éléments ne prenant point part à la formation réticulée et restant arrondis dans les mailles : ce sont les cellules mères des futurs éléments libres de la pulpe. A aucun moment l'épithélium péritonéal ne paraît prendre part à la formation du tissu splénique proprement dit, ni de la façon signalée par Toldt chez les Mammifères, ni de celle soutenue par M. Phisalix chez l'Acanthias même; la chose est particulièrement nette chez la Truite, où il est réduit dès l'origine à une couche bien continue de cellules plates.

Le premier phénomène caractéristique du développement est la *formation des veines*; elle est connexe avec la mise en liberté des premiers éléments contenus dans les mailles. Autour du noyau d'un certain nombre de ces éléments se produit une condensation ou une disparition plus ou moins complète du corps cellulaire; il en résulte la transformation d'un certain nombre de ces mailles, d'abord pleines, en logettes creuses à paroi incomplète. Ces logettes se trouvent d'abord irrégulièrement distribuées dans toute l'étendue du tissu : celles qui sont voisines l'une de l'autre entrent naturellement en communication <sup>1</sup>, celles qui sont voisines de la veine sous-intestinale (Truite), ou des troncs qui en dérivent (Acanthias), entrent en communication avec la veine. Le phénomène est très net chez la Truite, où, à ce moment, les cellules endothéliales du vaisseau, dérivées du mésenchyme sous-jacent, se confondent de nouveau avec lui, et où la surface offre l'aspect d'une paroi bourgeonnante. Il en résulte la formation dans la rate d'un système de cavités tortueuses, irrégulières, d'aspect lacuneux, communiquant avec celle de la veine. Plasma et globules sanguins y pénètrent, tandis que les éléments d'abord emprisonnés dans les logettes s'échappent dans le sang. De proche en proche à partir de la veine, les cavités se régularisant se transforment en veinules, leurs cellules limitantes prenant l'aspect endothélial; cette transformation

1. Elles y étaient déjà virtuellement, étant des mailles de réseau, et non des logettes closes de toutes parts; la communication n'apparaît qu'après le départ des éléments qui les remplissaient d'abord.

ne s'étend jamais jusqu'à l'extrémité qui reste largement ouverte dans le réseau.

Dès ce moment les parties fondamentales du tissu splénique existent. Il n'y manque plus guère que les *artères*; mais leur développement est très tardif, et elles n'entrent en communication avec les mailles de la pulpe qu'à un moment où, depuis longtemps déjà, celles-ci sont en partie remplies de sang venu des veines. (Les hématies ne passent pas encore dans les fines branches artérielles chez des fœtus d'*Acanthias* de 8 centimètres.) *La rate n'est donc avant cette époque qu'un simple diverticule veineux, en forme de sinus cloisonné réticulé, dépendant du système porte.* Pourtant, dans cette première période, une petite partie seulement des éléments contenus dans les mailles s'échappe dans le sang. Quand la circulation s'établit à travers les mailles des artères aux veines, ce mouvement s'accroît. Le sang, dont le cours est considérablement ralenti dans ce vaste espace, ne l'envahit pas complètement, mais, entre les extrémités des deux ordres de vaisseaux, il paraît se former des courants, comparables à ceux en lesquels se divise une rivière traversant un marécage. Les mailles les plus éloignées des courants restent occupées par un mélange de sang et d'éléments spléniques libres, ou, tout à fait à la limite, par ces éléments seuls. Les parties ainsi respectées se trouvent naturellement de préférence autour même des artères d'un certain calibre; elles y forment de larges portions de pulpe blanche qui vont diminuant chez l'adulte. Elles sont du reste très différemment développées suivant les espèces et les individus, et constituent une réserve où le sang peut puiser de nouveaux éléments figurés.

Cette *transformation des éléments spléniques libres en globules du sang* est constatable depuis la première différenciation du tissu jusque chez l'adulte. Ici, la question du développement de la rate se relie étroitement à celle, si délicate et si controversée, de l'origine du sang. Devant la circonspection avec laquelle concluent les auteurs qui l'ont le plus longuement étudiée, et comme elle ne se présente ici qu'accessoirement, je ne l'aborderai qu'avec beaucoup de réserve, et en me maintenant dans le domaine des faits que j'ai pu observer sur les Poissons, mais surtout sur l'embryon de Truite. J'essayerai pourtant de grouper ces faits, et de montrer dans quelle mesure ils concordent avec les différentes théories en cours.

En se bornant aux principales (et à celles concernant la généra-

lité des Vertébrés à hématies nucléées), on pourrait ainsi les résumer. Les uns, avec Bizzozero (6, 7), admettent que les premiers globules rouges sont des produits directs de la segmentation primitive; au delà, chez l'embryon et chez l'adulte, ils ne se renouvelleraient que par division karyokinétique des globules rouges préexistants. Les autres au contraire admettent une néoformation d'hématies, soit d'une manière générale aux dépens de globules blancs (Kœlliker, Ranvier), soit aux dépens d'éléments spéciaux, observés d'abord par Vulpian, étudiés par M. Pouchet, et par M. Hayem qui leur donna le nom d'hématoblastes, puis par Bizzozero, Eberth, etc., sous le nom de plaquettes à noyaux. Mais sur l'origine de ceux-ci, de nouveau les opinions divergent. Pour M. Hayem (24), ils n'ont rien de commun avec les globules blancs et leur origine est encore à trouver. Pour M. Pouchet (54, 55, 57), d'un élément incolore primitif à corps très réduit, qu'il appelle noyau d'origine, dérivent : d'une part les hématoblastes, et de là par une sorte de dégénérescence hémoglobique les hématies, forme ultime, sénile, et destinées à disparaître sans laisser de descendance; d'autre part, les leucocytes adultes à noyaux lobés; leur corps finit par se désagréger, et les noyaux, achevant de se segmenter, fournissent de nouveaux noyaux d'origine. Enfin, plus récemment, Löwit (40 à 42), puis Denys (2), sans admettre ce dernier élément, montrent qu'au delà de l'hématoblaste il y a une cellule incolore dont il dérive et qu'ils nomment *érythroblaste*, cellule différente des petits leucocytes par certains caractères, et dont ils ne donnent pas d'ailleurs l'origine première. Pour Löwit, elles ont un noyau plus gros, un cytoplasme souvent coloré, homogène au lieu d'être finement granuleux, un riche réseau chromatique au lieu de nucléoles, elles sont privées de mouvements amiboïdes, la division est indirecte au lieu d'être directe. Denys rejette avec quelque raison ce dernier caractère, Flemming ayant montré que les leucocytes possèdent les deux modes <sup>1</sup>.

1. D'après Mosso (48), les hématoblastes sont des hématies en régression. Le même auteur considère d'ailleurs aussi les leucocytes à noyau lobé « comme des éléments usés et des formes cadavériques », et admet que l'embryon en est complètement dépourvu. Je ne puis suivre Mosso dans cette voie, ayant constaté maintes fois l'existence de leucocytes chez l'embryon de Squalé. Ils y sont, il est vrai, relativement rares. Mais chez la Truite, nous avons vu le leucocyte à noyau lobé exister déjà dans les mailles encore pleines de l'éminence splénique en voie de formation; j'ai pu bien avant, dès les stades K et L, observer sur le vivant, dans l'expansion caudale, de tels leucocytes se déplaçant à travers les mailles du réseau de mésenchymé, et, ajoutant de l'acide acétique, y voir apparaître le noyau lobé caractéristique.

Quant au siège de la néoformation, il varie également avec les auteurs. Pour M. Pouchet, c'est dans le sang que les noyaux d'origine subissent leurs métamorphoses. Ils peuvent provenir de la rate, où ils sont accumulés en grand nombre, comme il l'a constaté notamment chez les Squales (57), mais ils n'en proviennent pas nécessairement, la dératation n'empêchant pas la régénération du sang; ceux accumulés dans l'organe peuvent y avoir été apportés par le courant sanguin. Pour beaucoup d'autres auteurs, et, à propos des Poissons, pour M. Phisalix notamment (53), la fonction hématopoiétique de la rate n'est pas douteuse. Enfin, le parenchyme lymphoïde intra-rénal est depuis longtemps soupçonné d'avoir les mêmes propriétés. Pour Bizzozero même, le renouvellement des hématies par division aurait lieu de préférence dans ces deux organes.

Je rappelle, qu'outre le développement des éléments libres dans la rate de l'Acanthias et de la Truite, j'ai suivi, chez ce dernier animal, les modifications du sang pendant toute la période embryonnaire, et j'essaye de grouper simplement, en dehors de toute vue théorique, les faits que j'ai observés.

Les premiers éléments mobiles du mésenchyme présentent d'abord les signes de la parenté la plus étroite avec les cellules fixes et les cellules endothéliales (formation du cœur, formation des vaisseaux sur le vitellus : Ziegler (68), Henneguy (25), etc.), mais paraissent finir, sans perdre complètement cette parenté, par se spécialiser en cellules errantes dans les vaisseaux et dans les mailles du mésenchyme. On ne peut guère les considérer que comme les cellules primitives du sang et de la lymphe. Par leur corps cellulaire amiboïde, réfringent, finement granuleux, elles affectent des allures se rapprochant de celles des leucocytes, mais elles ont très généralement un noyau simple, arrondi, riche en nucléine. C'est plus tard seulement que, parmi elles, un certain nombre tendent à s'allonger, à perdre les mouvements spontanés, à se charger d'hémoglobine, à se spécialiser pour la fonction respiratoire, à devenir en un mot les premières hématies. Chez la Truite, le plus grand nombre d'entre celles-ci apparaît tout à coup dans le sang, formées aux dépens de la masse intermédiaire (Wenckebach (67), Ziegler (68)). Elles deviennent libres à une sorte de stade moyen entre la cellule sanguine primitive et l'hématie vraie, sans passer par l'état de noyau d'origine (forme adulte de la cellule sanguine primitive), et présentent de suite la division indirecte et une tendance

à s'imprégner d'hémoglobine. Chez les Squales, elles paraissent provenir des vaisseaux en formation à la surface du vitellus, peut-être des noyaux vitellins même (Rückert) : je ne les ai pas suivies.

A partir de ce moment, il existe deux sortes de cellules sanguines. Les hématies se reproduisent très rapidement par karyokinèse; mais à mesure qu'elles s'imprègnent d'hémoglobine, leur pouvoir de division diminue; il paraît être perdu à peu près complètement quand elles ont dépassé une forme adulte fugitive où le noyau se colore encore facilement, pour arriver à la période sénile, caractérisée, comme l'a montré M. Pouchet (57), par une sorte de dégénérescence hémoglobique. Vers l'époque de l'éclosion, le plus grand nombre des hématies est arrivé à l'état sénile, les divisions y sont exceptionnelles même après saignée, d'autres facteurs interviennent dans la rénovation des éléments figurés.

Il se forme alors en deux régions, aux dépens du mésenchyme modifié, des amas de cellules analogues aux cellules sanguines primitives, et capables de donner naissance à des leucocytes et à des hématies. Les deux régions sont en connexion immédiate avec deux troncs veineux : la première est la rate sur la veine sous-intestinale, la deuxième le parenchyme d'aspect lymphoïde sous-vertébral, sur les cardinales. J'ai peu suivi celle-ci, constaté seulement qu'il n'a cessé de s'y produire, depuis la dissociation de la masse intermédiaire, mais qu'il s'y produit surtout après l'éclosion, un grand nombre de globules rouges <sup>1</sup>.

Dans la rate, les transformations sont d'une grande netteté. Au début, toute maille venant s'ouvrir dans la veine est occupée par une cellule unique ayant les caractères de la cellule sanguine primitive. Les premières se détachent de leur alvéole dans cet état, avec un noyau arrondi, ou, plus généralement, après une division incomplète du noyau (très souvent en quatre lobes) et tombent par

1. Ces deux territoires, dépendant de la veine porte et des veines cardinales, paraissent être, chez les Vertébrés en général, les territoires hématopoïétiques par excellence. Partout en effet on retrouve une rate; partout aussi on retrouve, sinon un tissu hématopoïétique sous-vertébral, comme chez les Poissons, du moins un réseau excessivement riche de veinules capillaires, au milieu d'un tissu capable de donner naissance à des globules du sang. Il n'en est ainsi, bien entendu, que si, comme on tend à l'admettre, la moelle des os possède ce pouvoir. On sait en effet que le foyer le plus important et le plus constant de moelle rouge chez les mammifères, celui qui subit le dernier la dégénérescence graisseuse, est dans l'intérieur même des corps vertébraux; leurs veinules sont les affluents directs du plexus intra-rachidien, et par là des veines azygos (cardinales). Quelle que soit au fond la valeur de ce rapprochement, il s'imposait.

conséquent dans le sang sous la forme de leucocyte confirmé. Dans les mailles qui restent pleines, les noyaux se lobent également, mais il faut croire qu'ils arrivent à la division directe complète, car ces mailles apparaissent au bout d'un certain temps remplies chacune par un groupe de cellules filles. Celles-ci prennent à mesure qu'elles se multiplient des caractères différents, leur cytoplasme se réduit à une mince couche, leur noyau devient sphérique. Elles restent alors telles jusque chez l'adulte, où elles remplissent les mailles de la pulpe blanche. Chez l'Acanthias l'élément libre se présente de même, unique d'abord dans une maille du réseau et entouré d'un corps cellulaire (p. 81). Plus tard, chez le fœtus, chez l'adulte, les cellules filles sont accumulées dans les mailles sous forme de noyaux nus en apparence, et dans lesquels la nucléine est ordonnée en un réseau particulièrement bien marqué. Les éléments libres de la pulpe ou cellules spléniques libres, ne sont donc autre chose que les descendantes des cellules sanguines primitives de l'ébauche splénique, réduites, sous leur forme adulte, à un noyau probablement toujours entouré d'une pellicule de cytoplasme : *noyau d'origine*.

Les cellules libres cessent de très bonne heure de sortir de la rate à l'état de leucocytes, ou, du moins, l'on n'en trouve bientôt plus qu'un petit nombre. Mais dès que les noyaux d'origine y sont formés, un grand nombre d'entre eux tombent dans le sang tels quels, ou sous toute une série de formes intermédiaires entre le noyau et l'hématie. Les hémato blasts colorés ou les hématies jeunes se trouvent pourtant dans la rate en nombre relativement petit; il est donc probable que la majorité des noyaux d'origine achèvent leur évolution dans le sang même où on les retrouve.

Dès que la néoformation de globules rouges est régulièrement établie, si l'on pratique de fortes saignées chez l'alevin récemment éclos, le nombre des formes de passage venant de la rate et du rein (comme on peut s'en assurer à leur prédominance dans la veine porte et dans les cardinales), augmente considérablement dans le sang, et finit par aboutir en moins d'un mois à une régénération complète. Au début se produit un phénomène analogue à celui qui a marqué le début du développement, c'est la production prédominante de leucocytes dans la rate. Si l'animal est épuisé par des saignées successives, cette production est encore plus grande, la régénération s'arrête là, et l'alevin meurt généralement dans une

sorte de leucocytose, signalée déjà chez l'adulte par Balbiani, puis Bizzozero (7).

Dans quelle mesure ces faits concordent-ils avec les différentes théories indiquées plus haut?

La division des hématies par karyokinèse, constatée par M. Phisalix chez les mêmes animaux, est de toute évidence; mais je ne puis admettre avec Bizzozero qu'elle suffise à la régénération du sang. On a vu, en effet, que les formes de division deviennent de plus en plus rares à mesure que les globules rouges vieillissent; et si l'on en retrouve encore un petit nombre jusque chez l'adulte, il est fort probable qu'elles portent sur des hématies formées depuis peu aux dépens d'un autre élément, et n'ayant pas encore subi complètement la dégénérescence hémoglobique. Ce qui tend à le prouver, c'est cette constatation, faite d'abord par Bizzozero et Torre même (6), qu'elles sont précisément abondantes dans la rate et dans le rein, là où les formes jeunes se trouvent en grand nombre. M. Pouchet n'admet la division chez le Triton que « tout au début de l'existence de l'hématie comme élément distinct » (54); chez les Poissons, j'ai retrouvé des karyokinèses beaucoup plus loin, sur des formes déjà riches en hémoglobine et que je considère comme adultes, mais non sur les formes séniles, qui représentent la presque totalité. La régénération des hématies aux dépens d'éléments différents, les hémato blastses, paraît donc nécessaire. Dès l'origine, elle se présente à l'observation avec une telle netteté qu'il n'est guère possible de la rejeter, quand, sur le même animal, on trouve des cellules plus ou moins imprégnées d'hémoglobine, plus ou moins aplaties, offrant toutes les transitions jusqu'aux hématies; quand ces cellules sont nombreuses dans les veinules de la rate et du rein, moins abondantes dans le sang de la veine porte et des cardinales, moins encore dans celui de l'aorte<sup>1</sup>; quand enfin, après saignée, on trouve leur proportion considérablement augmentée. L'existence d'un élément spécial, précurseur de l'hématie, est du reste suffisamment démontrée par les travaux antérieurs, et chez les embryons même de Sélaciens par celui de M. Phisalix, pour que j'aie besoin d'y apporter autre chose qu'une simple confirmation à propos des animaux que j'ai étudiés. ”

Mais je ne puis m'arrêter avec M. Hayem à l'hématoblaste tel

1. Sur des coupes en série d'embryons, ou tout est resté en place, et où les vaisseaux sont gorgés de sang.

qu'il le définit; et, comme M. Pouchet, M. Malassez (43), comme M. Phisalix depuis, j'ai constamment trouvé en deçà des formes intermédiaires, depuis l'hématie jusqu'au noyau à mince bordure protoplasmique; et cela non seulement dans le sang, mais aussi dans la rate, où, dans la même maille encore remplie par les cellules filles issues de la division du premier élément unique, on les retrouve côte à côte. Ce sont les mêmes formes qui ont été décrites ailleurs sous un autre nom (érythroblastes), et avec d'autres réactifs, par Löwit, puis par Denys; leurs caractères principaux, tels que j'ai pu les observer, tels que je les rappelle un peu plus loin, se rapprochent beaucoup de ceux admis par le premier de ces auteurs surtout. C'est précisément la variété des stades intermédiaires <sup>1</sup> qui est, avec la différence des procédés techniques, une des principales causes de divergence entre les auteurs, chacun prenant dans cette série continue, pour faire une espèce histologique, un certain nombre de formes, et différant sur l'importance à attribuer aux caractères observés. L'hématoblaste, tel que le comprend M. Hayem, est une des plus nettement définies. Pour lui, il se distingue essentiellement par son corps allongé, par son altérabilité spéciale, ses propriétés adhésives, et, par suite, son rôle dans la coagulation. Or, ici, le stade pendant lequel l'hématoblaste répond à cette définition paraît très fugitif, surtout chez les embryons <sup>2</sup>, peut-être manque-t-il souvent? Une imprégnation très complète d'hémoglobine a souvent lieu sur un noyau d'origine en transformation, à corps cellulaire encore très peu développé, formant de simples épaissements en calotte aux deux pôles ou un épaissement annulaire, et ayant déjà des caractères d'hématie; ceci surtout à la suite des saignées (p. 61). L'homogénéité de ce corps (opposée au fin granulé des petits leucocytes à noyau rond), sa privation de véritables mouvements amiboïdes, le gros noyau riche en nucléine souvent disposée en un beau réseau, sont au con-

1. M. Renaut les a décrites chez la Lamproie (61) où tous les stades sont indissolublement liés, ou l'hématie, bien reconnaissable à tous les autres caractères, possède souvent un noyau lobé. Elles sont disséminées dans le sang, et semblent avoir quitté de bonne heure la rate, réduite, comme je l'ai montré (34), à l'état de sinus veineux cloisonné rempli de sang pur.

2. Les formes intermédiaires entre l'hématoblaste et l'hématie échappent à la définition de M. Hayem, comme il le reconnaît lui-même; il en est forcément de même, pour les formes intermédiaires entre l'hématoblaste et le noyau d'origine, qu'il rattache aux globules blancs de la première variété, précisément parce qu'elles échappent à cette définition.

traire des caractères communs à toutes ces formes, depuis le noyau d'origine jusqu'à l'hématoblaste confirmé <sup>1</sup>. Il conviendrait donc peut-être d'étendre ce nom d'hématoblaste jusqu'au noyau d'origine exclusivement, c'est-à-dire jusqu'au stade où celui-ci commence à présenter un corps appréciable <sup>2</sup>.

Du reste, ce n'est pas admettre, à proprement parler, que le globule rouge dérive du globule blanc. Le *noyau d'origine* se présente avec des caractères bien personnels, qui en font un élément à part, et paraît être beaucoup moins un globule blanc qu'un reliquat embryonnaire, une sorte de cellule sanguine primitive (réduite chez l'adulte au noyau ou à peu près), antérieure à la spécialisation des deux éléments, et capable de donner naissance aussi bien à un leucocyte qu'à une hématie. Tout à l'origine, chez l'embryon, la cellule sanguine primitive de la rate, à noyau simple, arrondi, tend de préférence à se transformer en globule blanc à noyau lobé, forme moins spécialisée, plus tard en hématie spécialement adaptée à la fonction respiratoire; vienne une perte considérable de sang (saignées), la tendance embryonnaire reparait, et la formation de leucocytes précède la régénération des hématies. Quant à la formation, par une sorte de rajeunissement, de nouveaux noyaux d'origine aux dépens de ces leucocytes confirmés après dissociation du corps dans le sang et segmentation complète du noyau, j'admettrai avec M. Pouchet qu'elle est vraisemblable, sans pouvoir la démontrer.

1. Je laisse de côté les caractères tirés du mode de multiplication qui paraît variable; le noyau d'origine semble, au moins dans la grande majorité des cas, avoir, chez les Poissons, une division directe, mais on sait (Flemming, 17) qu'il se reproduit par karyokinèse chez les Mammifères. L'hématie jeune adopte ce dernier mode; l'hématoblaste m'a paru avoir un mode intermédiaire, analogue à celui décrit par Mondino (47).

2. J'emploierais volontiers pour toutes ces formes le nom d'érythroblaste (de Löwit), qui a sur celui d'hématoblaste l'avantage de ne pas avoir été employé dans des acceptions très différentes, mais à la condition expresse d'en modifier un peu le sens. Löwit trouve dans les ganglions lymphatiques et dans les organes hématopoiétiques deux sortes de noyaux entourés d'un très petit corps cellulaire. Ce corps est homogène dans les uns, qu'il appelle dès cette phase érythroblastes, et qui se transformeraient en hématies, finement granuleux dans les autres: leucoblastes ou petits leucocytes jeunes. Mais Löwit n'explique pas la provenance de ces deux sortes d'éléments et la raison de leur existence côte à côte dans le même tissu. Or si, comme je l'admetts, hématie et leucocyte ont pour ancêtre commun le noyau d'origine, les plus petits des érythroblastes correspondent à ce noyau, dont ils ont les caractères, et donnent naissance, d'une part aux leucoblastes et par eux aux leucocytes confirmés, d'autre part aux érythroblastes avec le sens que je proposais, c'est-à-dire s'étendant à toutes les formes intermédiaires entre le noyau d'origine et l'hématie, à l'exclusion de ces deux dernières.

Enfin la provenance de la majorité des noyaux d'origine et autres formes jeunes que l'on peut trouver dans le sang, paraît indiquée par tout ce qui précède. Nous les avons pris sur le fait, sortant de la rate tels quels ou peu avancés dans leur évolution. L'abondance relative constante des formes jeunes dans le sang provenant de la rate (veine porte) et du rein (cardinales) est une des meilleures preuves du rôle hématopoiétique de ces organes. Les noyaux d'origine se seraient-ils simplement accumulés sous l'influence du ralentissement de la circulation dans les mailles du réseau? Mais nous avons vu que, précisément au moment où ces éléments sont en plus grand nombre dans la rate, où il n'y existe guère que de la pulpe blanche (Acanthias surtout), la circulation n'est pas encore établie dans l'organe vu le développement tardif des artères. J'ai montré du reste la formation sur place de ces éléments, au début, par prolifération locale du mésenchyme.

Quittant cette question des rapports des éléments libres de la rate avec ceux du sang, dans laquelle j'ai été forcément entraîné à prendre parti, je rappellerai très brièvement mes conclusions relatives à la charpente de l'organe, les ayant déjà discutées ailleurs (p. 94 à 100).

En suivant pas à pas le *développement des éléments de charpente*, j'ai montré que *le réticulum définitif est formé par le réseau cellulaire primitif du mésenchyme modifié*, non point par l'adjonction de fibres, mais par la transformation même du corps cellulaire et de ses prolongements en une matière plus résistante, réfringente, homogène ou vaguement granulo-striée, par le dédoublement des travées ainsi formées, et la disparition graduelle plus ou moins complète des noyaux. Billroth, Kœlliker, Robin, Frey, etc., décrivaient déjà ce réseau chez l'adulte comme formé de cellules étoilées modifiées. Les réactions du tissu adulte, comparées à celles du tissu conjonctif fibrillaire de la capsule, et notamment l'impossibilité d'en retirer par la coction une quantité notable de gélatine, confirment cette manière de voir. Enfin, le mode de développement même des fibres dans la capsule, en dehors et à la surface des travées, vient encore à l'appui. Il est évident que, comprenant ainsi le réticulum splénique, je me sépare résolument de M. Phisalix quand il fait dériver d'une façon continue, et jusque chez l'adulte, les éléments libres des « cellules propres de la charpente », dispersées pour lui sur des trabécules conjonctives lamelleuses. Les élé-

ments sphéroïdes ou ovoïdes qu'il représente contre les travées sont pour moi des éléments libres fortuitement adhérents et qu'une dissociation plus complète aurait chassés; quant aux zones protoplasmiques qu'il a fort bien observées autour des noyaux propres là où ils persistent, et qu'il figure lui-même un peu diffuses, ce sont les portions de cellules incomplètement atteintes par la transformation générale.

Les relations du réticulum avec le système vasculaire, l'ouverture à plein canal des veines dans les mailles, sont si faciles à constater chez les Poissons qu'elles n'ont, je crois, jamais été niées par les auteurs qui ont étudié ces animaux. Le développement montre que la paroi primitive des veines et la paroi définitive de leurs extrémités terminales sont simplement formées par le réticulum, dont les cellules sont orientées et plus largement unies; plus tard, quand ce réseau perd le caractère cellulaire, ses modifications s'arrêtent au voisinage des terminaisons veineuses où persistent toujours d'assez nombreux noyaux. C'est également une condensation du réseau qui forme autour des capillaires artériels les *corps terminaux de Pouchet*, spéciaux aux Sélaciens. A l'époque où les veines commencent à se former, la paroi des vaisseaux, en général, n'est encore constituée que par une simple couche endothéliale; par conséquent, les cellules du réticulum, comme la paroi primitive des veines spléniques qui en est une simple modification, sont de proche en proche en continuité avec l'endothélium de la veine porte. Il est donc logique de considérer ces cellules du réseau, jusque chez l'adulte, comme représentant un endothélium, mais un endothélium qui, au lieu de tapisser simplement les parois d'un espace vasculaire, cloisonnerait cet espace. Les modifications subies par ces cellules paraissent d'ailleurs tout à fait analogues à celles que subissent les cellules endothéliales en se réduisant à l'état de plaques minces non granuleuses, et, depuis longtemps, Kœlliker les décrit comme une simple variété de ces dernières (*epithelia spuria*). La disparition quelquefois presque complète des noyaux n'est pas une raison suffisante pour rejeter cette opinion, puisqu'elle n'a pas lieu chez toutes les espèces; du reste, il n'est pas rare de trouver dans les imprégnations des plaques endothéliales dépourvues de noyaux : plaques intercalaires d'Auerbach. Enfin, la réunion de toutes les cellules entre elles sans ligne de séparation nette est un fait commun à la majorité des cellules réunies en réseau. Il y a, chez l'adulte, une

petite complication, puisque la paroi des veinules terminales est formée de deux couches de cellules : les unes, internes, étant nettement endothéliales et s'arrêtant au point où la veine se dissocie ; les autres, externes, paraissant confondues en une gaine et en continuité avec le réseau. C'est là, probablement, un dédoublement secondaire de la paroi, formée d'abord d'une assise unique aussi bien en ce point que sur les autres veines de l'embryon. En réalité, les cellules du réseau sont continues aussi bien avec l'endothélium qu'avec la couche externe des veinules (p. 105).

L'assimilation des cellules du réticulum splénique à une formation endothéliale, dont elles jouent en tous cas le rôle, explique la présence anormale du sang hors des vaisseaux, dans les interstices d'un tissu conjonctif ou adénoïde ; opinion acceptée telle quelle par un grand nombre d'auteurs, depuis Frey, W. Muller, mais combattue par quelques autres, Robin et Legros (63), Cadiat (9), Denys (3), qui se sont efforcés de démontrer l'existence d'un endothélium continu à la surface des travées. L'interprétation de Cadiat se rapprochait beaucoup de celle que suggère l'étude du développement. Il admettait que la pulpe est formée « d'un réseau capillaire tellement serré, qu'entre deux conduits voisins il n'y a que la cellule épithéliale formant paroi » ; mais il considérait les noyaux de la pulpe comme étant ceux de cet épithélium des capillaires. A considérer les choses chez l'adulte uniquement, il n'y a guère en effet que ces deux interprétations possibles : ou le sang se meut dans un réseau capillaire fermé, ou il se répand dans les mailles d'un tissu adénoïde. Mais par son mode même de développement, par ce fait qu'à l'origine veinule et maille du réseau ne sont qu'une seule et même formation, que les éléments libres sont à ce réseau ce que sont, dans les îlots de Wolf, dans la masse intermédiaire, les éléments contenus aux éléments parois, le *tissu splénique* échappe aux classifications. Il n'est pas plus constitué par du tissu adénoïde que par un réseau capillaire serré. C'est une formation tout à fait spéciale dans l'organisme, une partie de mésoderme restée à un état voisin de celui du mésenchyme embryonnaire, c'est-à-dire constituée par une simple charpente de cellules anastomosées, entre lesquelles existent (mais en plus grand nombre qu'ailleurs) des éléments arrondis libres. C'est un tissu, où formation vasculaire et formation conjonctive, cellule conjonctive fixe et cellule endothéliale, n'ont pas divergé chacune

dans une direction, se spécialisant de plus en plus, mais sont restées une seule et même chose<sup>1</sup>; où les éléments contenus sont restés également des sortes de cellules sanguines primitives, capables d'évoluer en globules blancs ou en globules rouges. Après le développement des artères, le courant sanguin est obligé de traverser ce tissu, il s'y fraye des chemins changeants et sans limite nette, et s'infiltré plus ou moins loin dans les mailles. L'organe revêt donc l'apparence d'un sinus sanguin réticulé, dont les mailles les plus éloignées des courants restent remplies de noyaux d'origine (pulpe blanche); sinus qui, par ses relations plus étroites et primitives avec les veines, doit être considéré comme veineux et dépendant du système porte, dont il est d'abord un simple diverticule sans issue. Son aspect chez certains Poissons inférieurs (Cyclostomes) confirme cette façon de voir.

La détermination définitive des fonctions de la rate est du ressort de la physiologie, et cette étude est purement embryologique. Mais je n'ai jamais perdu de vue que ces recherches devaient être dirigées de façon à contribuer à la solution du problème physiologique. On voit que le rôle hématopoiétique de la rate dès les premières phases de son existence embryonnaire s'en est dégagé comme de lui-même. Si ces conclusions ne regardent rigoureusement que les Poissons, j'espère pouvoir démontrer plus tard qu'elles ont une portée plus considérable. Ce n'est pas que je prétende m'inscrire contre la destruction des hématies dans la rate, et j'ai signalé à plusieurs reprises les globules rouges fragmentés, les cellules à granules réfringents et à pigment que l'on trouve dans l'organe; mais c'est là un rôle que rien ne trahit d'abord chez l'embryon, et qui sort par conséquent du cadre de cette étude; rôle probablement secondaire et corrélatif du premier, en ce sens qu'il aurait pour but d'accumuler, en nature ou sous une autre forme, l'hémoglobine nécessaire à la formation des nouveaux globules rouges; c'est du moins ce que tendraient à prouver les expériences de Picard et Malassez.

**CONCLUSIONS.** — S'il fallait les résumer en quelques lignes, je le ferais de la façon suivante.

I. — La rate apparaît assez tardivement, à une époque où l'es-

1. Comme elles l'étaient dans le mésenchyme, où très souvent des prolongements externes d'une cellule endothéliale concourent à la formation du réseau.

tomac commence à pouvoir être reconnu comme tel, *en rapport immédiat avec la veine sous-intestinale* (plus loin veine porte), dans l'épaisseur de la paroi mésodermique primitive de l'intestin<sup>1</sup>, dont elle est une simple bosselure, et au côté gauche de l'insertion du mésentère primitif; plus tard, par dédoublement de cette paroi (invagination de l'arrière-cavité des épiploons), elle se trouve comprise dans l'épaisseur d'un mésogastre de formation secondaire. Située d'abord dans la *région duodénale*, elle se rapproche graduellement de l'estomac, et finit par venir coiffer sa grande courbure.

II. — *Le tissu splénique est à l'origine un simple épaissement du mésenchyme*, en connexion avec la veine ou ses affluents, mésenchyme formé de cellules étoilées anastomosées, contenant dans ses mailles de nombreux éléments arrondis.

1. Ce mémoire était déjà livré à l'imprimeur quand a paru (*Morphologisches Jahrbuch*. 16 Bd. Juin 1890) un petit travail de MAURER sur « la première ébauche de la Rate et l'apparition des premières cellules lymphatiques chez les Amphibiens ». L'auteur y admet l'origine entodermique de la grande majorité des cellules lymphatiques et des organes qui en dérivent, ganglions, Rate, etc.... Pour lui, ces cellules apparaîtraient tardivement (sur des têtards déjà éclos, mesurant 6 mm. de la bouche à l'anus), et se détacheraient une à une de l'épithélium intestinal. Elles s'accumuleraient dans les couches mésodermiques de l'intestin, et se répandraient à partir de là dans toutes les directions, en suivant la gaine des artères mésentériques. La Rate serait une simple accumulation de ces éléments sur le trajet de l'artère mésentérique principale; elle serait ainsi, mais indirectement, une *formation entodermique*.

J'ai sur les Batraciens des documents encore trop incomplets pour discuter en détail les faits sur lesquels est basée cette opinion. Mais l'auteur admet comme vraisemblable que le développement de la Rate et des éléments dont il s'agit doit être analogue chez tous les Vertébrés. Je n'en disconviens point. Or, chez les Poissons, comme on peut s'en convaincre à chaque page de ce travail, je n'ai rien vu de pareil, bien au contraire.

En premier lieu, l'épithélium intestinal y est toujours limité du mésenchyme environnant par une ligne très nette, bien avant l'époque de la différenciation de la Rate même à l'état de simple bosselure, et cette bosselure est formée par une prolifération locale du mésenchyme. Bien loin que ce soient des cellules lymphatiques quelconques qui viennent s'y accumuler, on trouve dès l'origine les éléments spléniques subsistant des modifications spéciales, pour se disséminer à partir de ce foyer de production dans tout l'organisme, par l'intermédiaire des vaisseaux : leur marche est centrifuge et non centripète. Cet exode commence chez la Truite avant même que s'ébauche l'éminence splénique (au moment où l'endothélium de la veine sous-intestinale disparaît pour laisser tomber dans le sang les cellules situées au-dessous).

D'autre part, les éléments dits lymphatiques par M. Maurer, et que j'ai toujours désignés, pour ne rien préjuger, sous le nom de cellules libres du mésenchyme, apparaissent chez les Poissons, à une période très précoce, et m'ont semblé toujours avoir un lien de parenté étroit, non avec l'épithélium intestinal, mais avec les cellules fixes du mésenchyme, avec les futures cellules fixes du tissu conjonctif. J'ai cité de nombreux exemples de cette parenté. C'est là une manière de voir qui est loin d'être nouvelle, et que le terme de *mésenchyme*, dans le sens où je l'ai pris, m'a paru exprimer assez bien (reliquat de cellules mésodermiques après la différenciation des

III. — *Le réseau de cellules du mésenchyme, modifié, devient le réticulum définitif de l'organe.* Il n'entre pas de fibres conjonctives dans sa constitution.

IV. — *Les éléments contenus deviennent les éléments libres de la pulpe, noyaux d'origine, et donnent naissance, dès que le tissu est différencié, à des globules blancs, et surtout à des globules rouges. La rate est donc dès le début un organe hématopoiétique; elle partage ce rôle avec le tissu d'aspect analogue dont le rein est infiltré.*

V. — *Les veines propres se forment tout au début, et d'après un mode tout à fait particulier. Ce ne sont que des files irrégulières de mailles du réseau primitif, entrées en communication avec la veine sous-intestinale par mise en liberté des éléments contenus, files qui se régularisent, s'ordonnent en canaux à parois continues sur une partie de leur trajet. Les cellules limitantes du réseau jouent, dans les parties qui restent à l'état réticulé, le rôle d'endothélium continu avec celui des veines. La rate est donc à l'origine une sorte de sinus veineux réticulé, placé en diverticule sur le système porte, sinus contenant dans ses mailles les plus reculées une réserve de noyaux d'origine (pulpe blanche).*

VI. — *Les artères se développent tardivement; la circulation s'établit alors de leurs extrémités vers celles des veines à travers les mailles interposées du réseau, mais respecte toujours des parties de pulpe blanche.*

VII. — *Le tissu splénique est donc une formation tout à fait*

plaques musculaires et de l'épithélium du cœlome, origine commune des tissus de soutien et de charpente, des vaisseaux et du sang).

J'ajouterai que je ne saurais trop faire de réserves sur cette expression générale de *cellules lymphatiques* appliquée jusque chez l'embryon à tous les éléments dits arrondis, indifférents, etc.... Il est difficile de voir dans la Rate une simple accumulation de ces éléments venus un peu de tous côtés, lorsqu'on a suivi jusqu'au bout leur évolution, et constaté à combien de variétés peut donner naissance la cellule libre du mésenchyme (ou élément primitif de la lymphe et du sang, cellule sanguine primitive), selon qu'elle reste telle, ou qu'elle se transforme, soit directement en hématie ou leucocyte confirmé à noyau lobé, soit en une forme d'attente, le noyau d'origine, pouvant conduire aux deux précédentes.

Pour terminer, M. Maurer s'appuie sur ce fait que le cœur et les vaisseaux sont déjà, pour beaucoup d'auteurs, d'origine entodermique : la Rate ne ferait que rentrer dans la loi commune. Je ferai observer que si les éléments du cœur et des vaisseaux proviennent de l'entoderme (et il n'est point partout démontré que cette provenance soit directe), c'est à une période très précoce du développement. La Rate apparaît au contraire très tardivement, à une époque où les vaisseaux de nouvelle formation naissent eux-mêmes dans le mésenchyme. Si l'on tient à la rattacher au feuillet interne, ce ne peut être qu'indirectement et par l'intermédiaire de ce mésenchyme dérivé chez les Poissons, comme le reste du mésoderme, de l'entoderme primitif.

spéciale, et peut être considéré, jusqu'à un certain point, comme une sorte de *reliquat du mésenchyme embryonnaire* destiné à la régénération des globules du sang, et où les éléments conjonctifs et vasculaires restent confondus comme ils l'étaient dans le mésenchyme primitif.

### Index bibliographique.

La bibliographie concernant le développement de la Rate se réduit presque à rien (ces travaux sont marqués spécialement \*). En ce qui concerne la Rate adulte et le Sang, je ne donne que les travaux auxquels j'ai été obligé de renvoyer dans le texte.

1. AGASSIZ ET VOGT. — *Anatomie des Salmonés*. 1845.
2. \* BALFOUR. F. M. — *Traité d'embryologie et d'organogénie comparée*. Paris, 1885.
3. — *A monograph on the development of the Elasmobranch Fishes*. The Works. Memorial edition. London, 1885.
4. BILLROTH. — *Beiträge zur vergleichenden Histologie der Milz*. Müller's Archiv. für Anat., 1857, p. 88.
5. BILLROTH. — *Neue Beiträge zur verg. Anat. der Milz*. Zeitschrift für wissent. Zoolog., t. XI, 1861, p. 325.
6. BIZZOZERO ET TORRE. — *De l'origine des corpuscules sanguins rouges dans les différentes classes des Vertébrés*. Archives italiennes de Biologie, 1883, p. 309.
7. BIZZOZERO. — *Formation des corpuscules sanguins rouges*, id., p. 329.
8. — *Sur un nouvel élément morphologique du sang chez les Mammifères*. Arch. ital. de biol., 1882, p. 1.
9. CADIAT. — *Traité d'anatomie générale*. Paris, 1879.
10. CORNIL ET RANVIER. — *Manuel d'histologie pathologique*. Paris, 1884.
11. CUÉNOT. — *Études sur le sang*. Arch. de Zool. expér., 1889.
12. DENYS. — *La structure de la moelle des os et la genèse du sang chez les Oiseaux*. La Cellule. 1888.
13. DENYS. — *Note préliminaire sur la structure de la rate et sur la destruction de globules rouges qui s'opère normalement à l'intérieur de cet organe*. Bull. de l'Acad. de méd. de Belgique. 4<sup>e</sup> série. 11, 1888, p. 261.
14. \* (MATHIAS) DUVAL. — *Atlas d'embryologie*. Paris, 1889.
15. EBERTH. — *Zur Kenntniss der Blutplättchen bei den niederen Wirbelthieren*. Kölliker's Festschrift. 1887.
16. EMERY. — *Études sur le développement et la morphologie du rein des poissons osseux*. Archives ital. de biologie, 1882, p. 135.
17. FLEMMING. — *Die Zellvermehrung in den Lymphdrüsen und verwandten Organen*,... Archiv. für mik. Anat., 1885, XXIV, p. 50.
18. (Flemming et) OTTO MÖBIUS. — *Zellvermehrung in der Milz beim Erwachsenen*. Id., p. 342.
19. FREY. — *Traité d'histologie et d'histochimie*. Traduct. Spilmann. Paris, 1877.
20. FUEHRER. — *De la structure de la Rate et de ses altérations pathologiques*. Gazette hebdomadaire, 1855, t. II, p. 314.
21. \* GOETTE. — *Entwicklungsgeschichte der Unke*. 1874.
22. \* H. GRAY. — *On the structure and use of the Spleen*. London, 1854.
23. \* — *On the development of the Ductless Glands in the Chick*. Philosophical Transactions of the Roy. Soc., 1852, p. 295.
24. HAYEM. — *Du Sang*. Paris, 1889.
25. HENNEGUY. — *Recherches sur le développement des Poissons osseux*. Journal de l'Anatomie, 1888.
26. HERTWIG. — *Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte*. Iéna, Fischer, 1888; — et *Cœlomtheorie*, 1881.

27. \* His. — *Untersuchungen ueber die erste Anlage der Wirbelthierleibes*. Leipzig, 1868.
28. HOFFMANN. — *Zur Ontogenie der Knochenfische*. Zoolog. Anzeiger. 1878.
29. HOFFMANN. — *Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reiches*. Amphibien.
30. \* KÖLLIKER. — *Handbuch der Gewebelehre*. 1889.
31. \* KÖLLIKER. — *Embryologie*. Trad. Schneider. Paris, 1882 (p. 938).
32. KUPFFER. — *Beobachtungen über die Entwicklung der Knochenfische*. Archiv. für mik. Anat. 1868.
33. \* LAGUESSE. — *Développement du pancréas chez les poissons osseux*. Comptes rendus de la Soc. de Biologie. 1889 (18 mai).
34. \* — *Note sur la Rate et le Pancréas du Protoptère et de la Lamproie*. Soc. de Biol., juillet 90.
- 35, 36, etc... \* — *Sur le développement de la Rate*, plusieurs notes en c. r. Soc. de Biol. passim 1888, 1889, 1890.
37. \* LEREBoullet. — *Recherches d'embryologie comparée sur le développement de la Truite, du Lézard et du Limnée*. Annales des Sciences nat. zool. T. XVI, 1861.
38. — *Note sur l'origine et la formation des corpuscules sanguins chez les Poissons*. C. r. Académ. des Sc. T. 58, 1864, p. 561.
39. LEYDIG. — *Traité d'histologie*. Édit franc. 1866.
40. LÖWIT. — *Ueber die Bildung rother und weisser Blutkörperchen*. Sitzb. der k. Akad. d. Wissensch. Wien. Bd. LXXXVIII, 1883.
41. — *id.* Bd. XCII.
42. — *Die Umwandlung der Erythroblasten in rothe Blutkörperchen*. Id. Bd. XCV, 1887.
43. MALASSEZ. — *Sur l'origine et la formation des globules rouges dans la moelle des os*. Archives de physiologie. 2<sup>e</sup> s. T. IX, 1882.
44. MALININ. — *Die Milz in histologischer, physiologischer und pathologischer Beziehung*,... Virchow's Archiv. T. 115, 1889, p. 303.
45. \* MAURER. — *Die erste Anlage der Milz und das erste Auftreten von lymphatischen Zellen bei Amphibien*. Morphologisches Jahrbuch. 16 Bd. 1 Hft., p. 203. Juni 1890.
46. MILNE EDWARDS. — *Anatomie comparée*. T. VII.
47. MONDINO ET SALA. — *La Production des plaquettes dans le sang des Vertébrés ovipares*. Arch. it. de Biologie. T. XII, 1889, p. 297.
48. Mosso. — *Le sang des Poissons dans l'état embryonnaire. et l'absence de leucocytes*. Arch. it. de Biologie. T. X, p. 20.
49. W. MÜLLER. — *Ueber den feineren Bau der Milz*. Leipzig. Winter. 1865.
50. \* W. MÜLLER. — *Milz in Stricker's Handbuch. Développement*.
51. OELLACHER. — *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische*. Arch. f. mik. Anat. VIII, 1872.
52. \* PEREMESCHKO. — *Ueber die Entwicklung der Milz*. Sitzb. der k. Akad. Wiss. Wien, 1867. Bd. LVI, p. 31.
53. \* PHISALIX. — *Recherches sur l'anatomie et la physiologie de la Rate chez les Ichthyopsides*. Archiv. de Zool. expér., 1885.
54. POUCHET. — *Évolution et structure des noyaux des éléments du sang chez le Triton*. Journal de l'Anatomie. T. XV, 1879, p. 9.
55. — *Genèse des hématies chez le Scyllium*. Soc. de Biol. Gazette médic. de Paris. 1877.
56. — *Terminaisons vasculaires de la Rate des Sélaciens*. Journal de l'Anatomie. 1882.
57. — *La formation du sang*. Revue scientifique, 1879, p. 279.
58. POUCHET ET BIÉTRIX. — *Sur le développement de l'Aloue et de la Feinte*. Journ. de l'Anat., 1889.
59. RANVIER. — *Traité technique d'histologie*. Paris, 1889.
60. \* RATHKE. — *Bildung und Entwicklungsgeschichte des Blennius viviparus*. Leipzig, 1833.
61. RENAULT. — *Traité d'histologie pratique*. Paris, 1889.
62. \* RETTERER. — *Sur le développement des glandes vasculaires*. C. r. Acad., 1885. T. 100.

63. \* ROBIN. — Article *Rate*. Dict. des Sc. méd. (Dechambre).
64. SIREDEY. — *Recherches sur l'Anatomie pathologique de la fièvre typhoïde. Lésions des organes lymphoïdes*. Thèse de Paris, 1883.
65. SOKOLOFF. — *Ueber die venöse Hyperämie der Milz*. Virchow's Archiv. 1888. Bd. 112, p. 209.
66. \* TOLDT. — *Die Darmgekröse und Netze im gesetzmässigen und gesetzwidrigen Zustand*. Denkschrift der k. Akad. Wien. 1889. — *Zur anatomie der Milz*. K. k. Gesellschaft der Aerzte in Wien (Wiener Klinische Wochenschrift, 19 décembre 1889).
67. WENCKEBACK. — *The development of the Blood-corpules in the embryo of Perca fluviatilis*. Journ. of. Anat. T. XIX, 1885.
68. ZIEGLER. — *Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen*. Arch. f. mik. Anat., XXX, 1887.
69. — *Der Ursprung der mesenchymatischen Gewebe bei den Selachiern*. Id., XXXII, 1888, p. 378.

### Explication des planches.

Toutes les figures histologiques ont été dessinées à la chambre claire; les grossissements en diamètre sont indiqués par des chiffres, et par une échelle sur la planche. L'objectif à immersion homogène 10 Verick a été le plus souvent employé pour les détails de structure; l'objectif à immersion Zeiss (Apert. 1, 40. Oc. 12) pour quelques-uns (Pl. III).

#### PLANCHE I.

*Développement général de la rate chez la Truite (fig. 1 à 7) et chez l'Acanthias (fig. 8 à 11).*

Lettres communes à toutes les figures.

ai, artère sus-intestinale;  
Ao, aorte;  
asi, art. sous-intestinale;  
asp, art. splénique;  
AV, art. vitelline;  
Ca, veines cardinales;  
ch, canal cholédoque;  
comb, canal ombilical;  
du, duodénum;  
E, estomac;  
ei, épithélium intestinal;  
F, foie;  
gs, veine gastro-splénique;

I, intestin;  
mes, mésentère;  
P, P', pancréas;  
pa, canal pancréatique;  
ps, veine pancréatico-splénique;  
py, pylore;  
R, rate;  
SI, veine sous-intestinale;  
sl, veine sus-intestinale;  
vb, vésicule biliaire;  
vn, vessie nataoire;  
VP, veine porte;  
VV, veine vitelline.

FIG. 1. — *La circulation chez l'embryon de truite immédiatement avant l'apparition de la rate (début du stade M)*. — C, cœur; Ao, aorte; rc, rein céphalique; np, nageoire pectorale; ac, artère caudale. — La circulation intestinale est représentée par une artère cœliaco-mésentérique (cm) dont la branche terminale, l'artère sus-intestinale (ai), longe le bord supérieur de l'intestin, est renforcée en aa, aa' par 2 artères anales, et se continue à plein canal au niveau de l'anus avec la veine sous-intestinale (SI). Celle-ci, décrivant un tour de spire autour de l'intestin, reçoit au point (\*) où va apparaître la rate, une veine sus-intestinale (sI), une veine gastro-splénique (gs), et devenant veine porte (VP), se ramifie dans le foie (F) et de là sur la vésicule ombilicale (V). — Grossi 15 fois environ.

FIG. 2. — *Tube digestif d'une truite qui vient d'éclore, disséqué sous la loupe et isolé après fixation aux vapeurs osmiques*. — La rate (R) se montre comme une crête transparente saillante en arrière de la région duodénale marquée par l'abouchement du canal cholédoque (ch). — Grossi 30 fois environ.

FIG. 3. — *Portion du tube digestif d'un embryon de truite entrant dans le stade M, examiné par transparence dans le sérum iodé faible*. (Oc. 1, Obj. 2 Verick, camera.) La rate (R) est un simple épaissement de la paroi de la veine sous-intestinale (SI), au point où celle-ci croise le bord supérieur de l'intestin.

FIG. 4. — *Portion moyenne du tube digestif d'une truite plus âgée, éclos depuis trois semaines (fin du stade N)*. — L'estomac (E) et le duodénum commencent à se couder; la rate (R) adhère par son extrémité antérieure au sommet de la grande courbure stomacale en voie de formation.

FIG. 5. — Tube digestif de la truite courbé en S, au stade O. — L'estomac et le duodénum tous deux coudés ont été écartés l'un de l'autre; *py*, pylore; *ap*, appendices pyloriques en voie de développement; *F*, foie; *ch*, canal cholédoque; *pa*, canal pancréatique; *R*, la rate, renversée, ayant abandonné l'intestin pour se rapprocher de l'estomac.

FIG. 6. — Tube digestif de jeune truite de cinq à six mois ayant perdu sa vésicule. — On en voit en V le reste réduit à un filament; *ap*, appendices pyloriques bien développés; *R*, rate, occupant sa position définitive, et séparée de l'estomac par un amas pancréatique : *P'*.

FIG. 7 (demi-schématique). — Positions successives de la rate chez la truite et développement de ses veines. — *A*, première ébauche de la rate accolée à la veine sous-intestinale (*SI*) et à la veine gastro-splénique (*gs*). En *B*, *C*, *D*, *E*, elle se détache progressivement de la sous-intestinale, fait avec elle un angle de plus en plus ouvert en pivotant autour de son extrémité postérieure; puis en *E* s'en éloigne complètement pendant que se forme le tronc pancréatico-splénique (*ps*).

FIG. 8. — Positions successives de la rate et développement des veines chez l'acanthias. — La courbure stomacale, absente en *A*, se forme sur *B*, *C*, *D* et vient se coiffer de la rate qu'elle repousse en arrière. La veine sous-intestinale (*SI*) et son affluent splénique (*ps*), la veine pancréatico-splénique, sont prédominants dans les premiers stades (*A*); la veine sus-intestinale et son affluent splénique (*gs*) gastro-splénique, le deviennent dans les derniers (*C*, *D*).

FIG. 9. — Embryon d'acanthias de 31 millimètres, examiné vivant. — Un volet a été enlevé dans la paroi abdominale et permet de voir les viscères. La courbure de l'estomac (*E*) commence à être indiquée; le lobe gauche du foie a été relevé pour permettre de voir au-dessous la rate (*R*) et une partie du pancréas (*P*).

FIG. 10. — Fœtus d'acanthias de 19 centimètres injecté (grandeur naturelle). — La cavité abdominale est ouverte, les viscères écartés vers le côté droit pour les étaler. La rate (*R*) coiffe la courbure stomacale, et sa corne droite s'enfonce entre la branche pylorique de l'estomac et l'intestin valvulé, *I*. On voit en pointillé la veine splénique principale (gastro-splénique, *gs*) cachée derrière l'organe, et aboutissant à la sus-intestinale, en trait plein, la splénique accessoire (*ps*) ou pancréatico-splénique, allant se jeter dans la sous-intestinale.

FIG. 11. — Rate d'un fœtus d'acanthias de 15 centimètres vue par la face convexe, pour montrer les incisions irrégulières qui la sillonnent (*in*); *cd*, corne droite; *cg*, corne gauche.

#### PLANCHE II.

##### Développement du tissu splénique et des globules du sang chez la truite.

Toutes les coupes appartiennent à des séries à la paraffine, faites sur des embryons fixés au mélange chromo-acétique, colorés au carmin boracique, sauf 3, 3 bis et 9, qui proviennent de fixations au liq. de Fol, coloration à l'hématoxyline.

Lettres communes à toutes les figures.

*ai*, artère sus-intestinale;  
*cr*, *cr'*, cellules de réticulum;  
*cl*, cellules mères des éléments libres;  
*e*, espaces primitifs;  
*ei*, épithélium intestinal;  
*en*, endothélium vasculaire;  
*ep*, épithélium péritonéal;  
*fp*, fente péritonéale (arrière-cavité des épiploons);  
*h*, *h'*, hématies;  
*hj*, hématic jeune;  
*hb*, *hb'*, *hb''*, hématoblastes;  
*I*, intestin;

*k*, karyokinèses;  
*mi*, mésenchyme intestinal;  
*mp*, mésentère primitif;  
*msg*, mésogastre;  
*n*, noyau;  
*no*, noyau d'origine;  
*l*, leucocyte à noyau lobé;  
*P*, pancréas;  
*R*, rate;  
*SI*, veine sous-intestinale;  
*sl*, veine sus-intestinale;  
*v*, lacunes veineuses primitives et veinules spléniques.

Les figures 1 à 4 sont dessinées à la chambre claire à un grossissement de 180 diamètres (Verick, Oc. 1. Obj. 4); toutes les autres à un grossissement de 714 diamètres (Verick, Oc. 1. Obj. 10 à immers. homog.). Une portion du micromètre objectif dessiné dans les mêmes conditions a été reproduite au bas de la planche pour servir d'échelle.

Les FIG. 1 à 4 représentent des coupes transversales de la rate embryonnaire au niveau de sa partie postérieure, aux différentes phases de son évolution (les fig. 2 bis et 3, seules, passent à travers la partie antérieure du même organe).

FIG. 1, à la fin du stade M, immédiatement avant la différenciation du tissu splénique (la veine sous-intestinale, *SI*, limitée par un simple endothélium, est creusée au milieu d'un épaissement du mésenchyme intestinal, *mi*);

FIG. 2, 2 bis, au moment de la différenciation de l'éminence splénique (stade M); correspondent à peu près aux figures de la planche I; l'endothélium de la veine sous-intestinale n'existe plus qu'au côté proximal; le mésenchyme qui forme sa paroi distale est en train de se différencier en tissu splénique (R);

FIG. 3, 3 bis, au moment de la formation des premières veinules de la rate sur une truite éclosée depuis un jour;

FIG. 4, au moment de la première poussée de noyaux d'origine (no) (alevin d'une semaine).

FIG. 5. — *Portion de la paroi distale de la veine sous-intestinale*, prise sur une coupe voisine de celle représentée fig. 2, et fortement grossie; ep, épithélium péritonéal; cr, cellules de mésenchyme ordonnées en réseau et saillantes dans le calibre de la veine; el, mailles libres de ce réseau, les éléments contenus s'étant détachés; cs, ces derniers éléments en place.

FIG. 6. — *Coupe transversale partielle de l'éminence splénique au stade M'*, montrant le tissu splénique en voie de différenciation (2<sup>e</sup> phase). Une partie des cellules, anastomosées en réseau, entourent des espaces clairs (e), futures mailles de la pulpe. En e, la cellule remplissant la maille (un peu trop foncée sur le dessin) possède déjà un noyau lobé; en e' elle commence à se détacher.

FIG. 7. — *Coupe transversale partielle de l'éminence splénique un peu plus jeune (stade M)*. Le mésenchyme y est simplement ordonné en réseau avec cellules emprisonnées dans les mailles.

FIG. 8. — *Fragment de coupe pris sur le même individu que la fig. 6*. Un des espaces primitifs e<sup>m</sup>, formé par retrait d'une cellule contenue dans une maille du réseau, est entré en communication avec la veine sous-intestinale (SI).

FIG. 9. — *Coupe transversale complète de la rate d'une truite éclosée depuis un jour*, et montrant la formation des veinules spléniques, v, v, par mise en communication des espaces libres primitifs de la phase précédente, e, e', e<sup>m</sup>. Les cellules du réticulum, cr, qui limitent ces espaces, représentent encore en beaucoup de points la paroi primitive des veinules; dans d'autres, en, elles tendent à s'aplatir, et à s'unir plus étroitement entre elles pour former un véritable revêtement endothélial; n, n', noyaux en train de se loper ou de subir une division directe complète.

FIG. 10, 11 et 12. — *Fragments de coupe de rate, pris sur le même individu que la fig. 4*; au moment où chaque élément remplissant une des mailles du réseau primitif, au lieu de s'échapper à l'état de cellule à noyau lobé, donne naissance à plusieurs cellules filles à corps protoplasmique très réduit: noyaux d'origine (no), dont quelques-uns (hb) se transforment déjà sur place en hémato blasts.

FIG. 13 à 15. — *Globules du sang embryonnaire* dessinés sur les coupes dans les vaisseaux après fixation au liquide de Fol, coloration à l'hématoxyline. — Fig. 13, premières hématies issues de la masse intermédiaire au stade K, avec deux formes en karyokinèse (k, k'). — Fig. 14, globules du sang au stade L; h, h, h, hématies; k, hématie en karyokinèse; c, c, c, éléments de formation récente dans les veines cardinales; ils ont conservé les caractères des hématies du stade précédent, mais sont plus petits, leur corps très finement granuleux est coloré par l'hématoxyline. — Fig. 15, globules du sang au stade M; h, h, h, hématies; l, leucocyte; c, c, c, éléments de formation récente dans les cardinales.

FIG. 16. — *Sang d'un alevin éclos de huit à dix jours*, fixation à l'acide osmique concentré, coloration au picro-carmin; hb, hémato blasts; hb<sup>m</sup>, hémato blaste plus âgé; hj, hématie jeune; h, h, hématies.

FIG. 17 à 19. — *Les mêmes globules du sang dessinés à l'état vivant* ou dans le sérum très faiblement iodé: — Fig. 17, au stade K; h, h', hématies; l, leucocyte en marche. — Fig. 18, stade L; l, petit leucocyte, tous les autres sont des hématies. — Fig. 19, hématies; a, vue de profil; b, c, c', petites formes très réfringentes où le noyau d'abord invisible (c) apparaît à la longue dans le sérum (c').

FIG. 20 et 21. — *Sang d'un alevin récemment éclos* observé dans le sérum iodé faible; al, formes en voie d'altération.

FIG. 22. — *Sang de la veine porte* dessiné sur des coupes d'alevin récemment éclos, abondance des formes de transition.

FIG. 23. — *Dissociation de la rate d'une jeune truite de quatre mois, ayant perdu sa vésicule*: cr, cellules du réseau; cs, cellules contenues dans les mailles, non modifiées; les autres sous forme de noyaux d'origine, hémato blasts, hématies et leucocytes. Fixation dans le liquide de Muller.

FIG. 24. — *Portion de réticulum de la rate* chez une truite adulte, après fixation au liquide

de Muller et secouage des coupes. Réseau formé de cellules modifiées dont les noyaux ont disparu.

PLANCHE III.

*Développement du tissu splénique chez l'Acanthias.*

Lettres communes à toutes les figures.

<p><i>c</i>, membrane capsulaire de la Rate;  <i>cr, cr'</i>, cellules du réticulum;  <i>cs</i>, cellules mères des éléments libres;  <i>em</i>, endothélium vasculaire;  <i>ep</i>, épithélium péritonéal;  <i>h, h'</i>, hématies;  <i>ff</i>, fibres conjonctives;</p>	<p><i>n</i>, noyau;  <i>no</i>, noyau d'origine;  <i>l</i>, leucocyte;  <i>v</i>, lacunes veineuses primitives et veinules spléniques;  <i>t, t'</i>, travées du réticulum, prolongements cellulaires.</p>
---	--

Les figures sont dessinées à la même échelle que celles de la planche précédente (714 diamètres; Véricq Oc. 1. Obj. 10 immers. hom.). Exception est faite toutefois pour les figures 1, 2, 3, 4 et 10, grossies 1140 fois en diamètre (Oc. 12. Obj. homog. Apert. 1,40 Zeiss.), et pour la figure d'ensemble 16 (grossissement 60 fois environ. Oc. 1. Obj. 2 Véricq.).

FIG. I. — *Embryon d'Acanthias de 27 mm. de longueur, tissu splénique en voie de différenciation peu après l'apparition de l'organe sous forme d'une légère éminence.* — Des cellules de mésenchyme qui la constituent, les unes (*cr*) tendent à ne rester unies que par leurs angles ou leurs prolongements pour former le futur réticulum, les autres (*cs*) semblent s'en isoler, subir une rétraction, et se réduisent à un noyau suspendu par des brides protoplasmiques : cellules mères des éléments libres de la pulpe; *v*, veinule en formation sous forme de simple lacune entre les éléments du réseau; *ep*, épithélium péritonéal : cylindrique stratifié, les contours cellulaires sont seuls indiqués. — Fixation au liquide de Kleinenberg; color. au carmin boracique.

FIG. II et III. — *Deux autres points du même organe montrant deux terminaisons des veinules coupées obliquement (v); l'une et l'autre pouvaient être suivies sur une série de coupes situées au delà, jusqu'à un tronc plus important. La première, plus large dans le plan profond de la coupe (contour estompé), finit par une petite fente intercellulaire. La deuxième aboutit à un espace réticulé (e) formé par les prolongements de plusieurs cellules du réseau (cr) d'entre lesquelles les éléments libres ont déjà disparu pour tomber dans le sang.*

FIG. IV. — *Fœtus d'Acanthias de 15 centimètres de longueur. Fragment de réticulum splénique dégagé (par macération dans le liquide de Muller, et secouage de la coupe, coloration au picro-carmin). Il est formé uniquement de cellules largement anastomosées à prolongements richement ramifiés (cr); quelques-unes des travées (t') commencent à perdre l'aspect granuleux; (l), deux jeunes leucocytes restés en place (× 1140).*

FIG. V. — *Un autre point de la même préparation dessiné à un grossissement plus faible (× 714) pour faciliter la comparaison avec les figures 7, 8 et 9 dessinées à la même échelle, qui montrent les modifications graduelles du réticulum jusque chez l'adulte; (m), travée lamelleuse; (f), travée filiforme.*

FIG. VI. — *Un autre point d'une coupe intéressant la surface de l'organe. cr, cellules formant un réseau beaucoup plus serré; c, membrane conjonctive capsulaire; h, hématies dans une maille du réseau. L'épithélium péritonéal a été détaché.*

FIG. VII. — *Fœtus d'Acanthias de 18 centimètres. Fragment de réseau pris au voisinage immédiat d'une artère (a). (Même mode de préparation.) L'aspect granuleux des prolongements cellulaires est moins marqué, beaucoup des nœuds ne renferment pas de noyaux; no, groupe de noyaux d'origine restés en place.*

FIG. VIII. — *Fœtus d'Acanthias de 24 centimètres. Fragment du réseau splénique. (Même mode de préparation.) Les noyaux (n) deviennent rares, quelques-uns d'entre eux (nd) sont en voie d'atrophie, les travées plus solides et plus grêles prennent davantage l'aspect granulo-strié.*

FIG. IX. — *Fragment de coupe de réticulum splénique dégagé, pris sur un Acanthias adulte. (Même mode de préparation.) Il n'y a plus de noyaux qu'exceptionnellement au voisinage des terminaisons veineuses; le réseau est réduit à une sorte de squelette où les cellules constituantes ne sont plus reconnaissables; t, t', travées réfringentes, presque homogènes, vaguement granulo-striées.*

FIG. X. — *Fragment de coupe du même réticulum chez le Carcharias glaucus adulte. De nombreux noyaux (n) persistent au contraire dans les nœuds du réseau. Il apparaît nette-*

ment formé de cellules anastomosées (*cr*) dont le corps reste encore un peu granuleux autour du noyau, tandis que les prolongements ont l'aspect granulo-strié. (Fixation à l'acide picrique, secouage de la coupe.)

FIG. XI. — Cellules du réticulum isolées par macération dans le liquide de Muller et dissociation, sur un embryon d'*Acanthias* de 46 mm. — La plupart (*cr*) ont de larges prolongements lamelleux; *no*, noyau d'origine.

FIG. XII. — Éléments du réticulum isolés par dissociation, provenant de fœtus d'*Acanthias* de 15 (*cr*) et de 20 à 24 centimètres (*cr*).

FIG. XIII. — Fœtus d'*Acanthias* de 20 à 24 centimètres; développement des fibres conjonctives de la capsule. (Fixation au liquide de Fol, coloration au micro-carmin; les fibres seules ont pris la matière colorante, et, devenues d'un rose foncé qui masque leur striation, tranchent sur le fond de la préparation; cette coloration a été représentée ici par une teinte noire conventionnelle.) *mc*, épaisseur totale de la capsule; *ep*, épithélium péritonéal, dont un des noyaux est vésiculeux; *f*, fibres conjonctives flexueuses développées entre le réseau et l'épithélium péritonéal, et se prolongeant à la surface des travées les plus externes du réseau, formées comme toujours par les cellules propres (*cr*) et leurs prolongements.

FIG. XIV. — Fragment de la même coupe au voisinage du précédent et vers le fond d'une des incisures de la surface; des fibres plus fines émanées des précédentes viennent se perdre à la surface des travées.

FIG. XV. — Montrant les mêmes particularités chez un *Acanthias* adulte dans la tunique adventice d'une artère; *t'*, travée très élargie et parcourue par de nombreuses fibres.

FIG. XVI. — Coupe d'ensemble d'une portion de la Rate faiblement grossie ( $\times 60$ ) provenant du fœtus qui a fourni les figures 13 et 14, pour montrer la disposition des fibres conjonctives et leur cantonnement dans la capsule et dans la tunique adventice des vaisseaux; *in*, incisure de la surface; *ep*, épithélium péritonéal; *f*, fibres conjonctives fortement colorées; *a*, artère coupée longitudinalement; *ta*, sa tunique adventice; *p*, sa paroi propre; *v*, veine.

PLANCHE IV.

Éléments libres, capsule, vaisseaux de la Rate des Sélaciens.

Lettres communes à toutes les figures.

*a*, artère;  
*ca*, capillaire central;  
*cr*, cellule du réseau;  
*em*, endothélium vasculaire;  
*f*, fibre conjonctive;  
*fm*, fibre musculaire lisse;  
*h*, hématie;

*hj*, hématie jeune;  
*hb*, hémato blasts;  
*l*, leucocyte;  
*no*, noyau d'origine;  
*t*, travée du réseau;  
*v*, veine.

FIG. I. — Terminaison veineuse dans la Rate de l'Ange (*Squatina angelus*). *v*, la veinule coupée obliquement à sa terminaison; la paroi, dont la section est représentée par les parties hachées (*pa*), est percée d'orifices de plus en plus larges (*o, o*) et finit par se dissocier en travées du réseau (*t*). (Fixation au liquide de Muller, secouage.) ( $\times 255$ .)

FIG. II. — Corps terminal artériel chez le *Scyllium canicula*. Injection au nitrate d'argent et à la gélatine. Le capillaire central (*ca*) montre son endothélium (celui de la paroi profonde représenté en pointillé) qui s'arrête en *o*, à l'orifice terminal de ce capillaire dans le réseau (*rt*); *tr*, trou produit dans la paroi superficielle par la section; *ca'*, petit rameau coupé avant sa terminaison; *m*, manchon du corps terminal; *er*, espace central réticulé autour du capillaire. ( $\times 255$ .)

FIG. III. — Fœtus d'*Acanthias* de 20 à 24 centimètres. Lambeau de la capsule arraché et examiné par la face externe. Une partie seulement de l'épithélium péritonéal est resté adhérent (*ep*); au-dessous, la capsule proprement dite, formée d'une membrane mince amorphe (*ma*) parcourue par des fibres (*f*) dont les plus fines (*f'*) semblent se perdre dans sa substance. (Fixation au liquide de Muller, coloration au micro-carmin.) ( $\times 714$ .)

FIG. IV. — Terminaison veineuse chez l'*Acanthias* adulte. Sur une veinule (*v*), coupée obliquement en *v'*, (*p*, sa paroi) se branche un très petit ramuscule terminal coupé tangentiellement, dont la direction est indiquée par la flèche (*v''*); sa paroi percée d'orifices (*o*) est formée de cellules anastomosées dont on voit en *n* les noyaux, et dont les prolongements (*t*), perdant leurs granulations, vont contribuer à la formation du réticulum. *c*, portion de réticulum à mailles serrées, orientées, continuant pendant un certain temps le canal vasculaire (sa partie supérieure n'a pu être représentée faute de place). (Liquide de Muller, micro-carmin.)

FIG. V. — Coupe transversale d'une veinule terminale chez un fœtus d'*Acanthias* de 24 centimètres. Les cellules du réseau formant paroi (*cp*) sont étroitement anastomosées, et ont conservé leurs caractères embryonnaires. En dedans, une cellule endothéliale à demi détachée (*en*). (Liquide de Muller, picro-carmin.) (× 714.)

FIG. VI. — Portion de corps terminal artériel coupée obliquement chez un fœtus d'*Acanthias* de 18 centimètres. *m*, manchon du corps terminal, formé de cellules du réseau confondues ou étroitement unies; *p*, larges expansions externes de celles-ci (pointes épineuses) continues avec les éléments du réseau (*cr*); *e*, espace réticulé central formé au contraire de portions de réseau très délicat, soutenant le capillaire central (*ca*). (Liquide de Muller, picro-carmin.) (× 714.)

FIG. VII. — Une portion de corps terminal coupé longitudinalement chez un fœtus d'*Acanthias* de 24 centimètres. *en*, endothélium du capillaire; *er*, espace réticulé central; *m*, manchon, encore très mince. (Liquide de Muller, picro-carmin.)

FIG. VIII. — Fœtus d'*Acanthias* de 20 à 24 centimètres. Fragment de coupe longitudinale d'une paroi artérielle dans la Rate. *en*, noyau d'une cellule très allongée d'endothélium; *fm*, fibres musculaires lisses, transversales, coupées en travers; *n*, leurs noyaux; *cr*, cellule du réseau, envoyant de fins prolongements qui forment des arcades entre les fibres. (Fixation au liquide de Fol, coloration à l'hématoxyline. × 714.)

FIG. IX. — La même figure prise sur un fœtus de 18 centimètres, après fixation au liquide de Muller. Les longues cellules de l'endothélium ne sont plus adhérentes que par un point; les petites pointes (*p*) qu'envoient les cellules du réseau sont ainsi mises en évidence; *fm'*, segment de fibre musculaire chassé de l'une des arcades ainsi formées.

FIG. X. — *Lamna cornubica*. Rate dissociée en lobules. Fragment du bord (*b*) de la toile épiploïque appendue à la grande courbure stomacale, dessiné après une injection veineuse de lactate d'argent. Trois petites Rates isolées (*R*, *R'*, *R''*), dépendantes d'un riche réseau veineux (*v*, *v*). Il forme autour de chacune d'elles une véritable tunique vasculaire, injectée en partie en *R*. (× 15 à 20.)

FIG. XI. — *Acanthias* de 27 mm. Sang. (Acide osmique concentré, picro-carmin.) *h*, groupe d'hématies avec quelques vacuoles; *h'*, *h''*, hématies en forme d'haltères; *no*, noyaux, d'origine. (× 255.)

FIG. XII. — *Acanthias* de 21 mm. Sang. (Eau salée.) *h*, *h'*, hématies; *h''*, hématie jeune issue de karyokinèse; *hb*, hématoblastes à légère teinte orangée; *l*, leucocyte. (× 255.)

FIG. XIII. — Éléments libres de la rate pris sur un embryon d'*Acanthias* de 42 mm. (Liquide de Fol, hématoxyline.) *no*, noyaux d'origine d'aspect nu, à réticulum nucléinien très marqué; *hb*, les mêmes se transformant en hématoblastes (*h*, l'un deux en karyokinèse); *hj*, hématie jeune. (× 714.)

FIG. XIV. — Coupe demi-schématique à travers une des petites Rates du *Carcharias*, montrant la constitution du lobule splénique. *m*, dépendance du mésogastre sur laquelle sont insérées les rates multiples. Dans chacune, autour d'une artère centrale (*a*), entourée de pulpe blanche (*pb*), sont groupés les corps terminaux artériels (*ct*). La majeure partie des veines (*v*) forme au contraire immédiatement en dedans de la capsule (*c*) un réseau d'où partent de courtes branches terminales, se perdant bientôt dans la pulpe rouge (*pr*). (× 15 environ.)

## TABLE DES MATIÈRES

---

INTRODUCTION . . . . .	5
------------------------	---

### Première partie. — RATE DES TÉLÉOSTÉENS.

I. — La rate chez la Truite adulte. — Le mésenchyme, la circulation intestinale et le sang avant l'apparition de la rate. . . . .	10
II. — Apparition et développement général de la rate. . . . .	25
III. — Développement du tissu splénique . . . . .	35
IV. — Modifications du sang depuis l'apparition de la rate, et sa régénération après saignée . . . . .	53

### Deuxième partie. — RATE DES SÉLACIENS.

I. — Rapports de la rate chez l'Acanthias. — Le mésenchyme et la circulation intestinale avant son apparition . . . . .	63
II. — Développement général et premiers rapports de la rate . . . . .	69
III. — Développement du tissu splénique. . . . .	79
IV. — Évolution ultérieure des parties constitutives du tissu splénique.	
A. Éléments libres . . . . .	85
B. Éléments de soutien : réticulum . . . . .	91
C. Capsule . . . . .	98
D. Veines. . . . .	103
E. Artères. . . . .	106
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS. . . . .	112

---

**SECONDE THÈSE**

---

**PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ**

BOTANIQUE. — *Les Tissus lignifiés.*

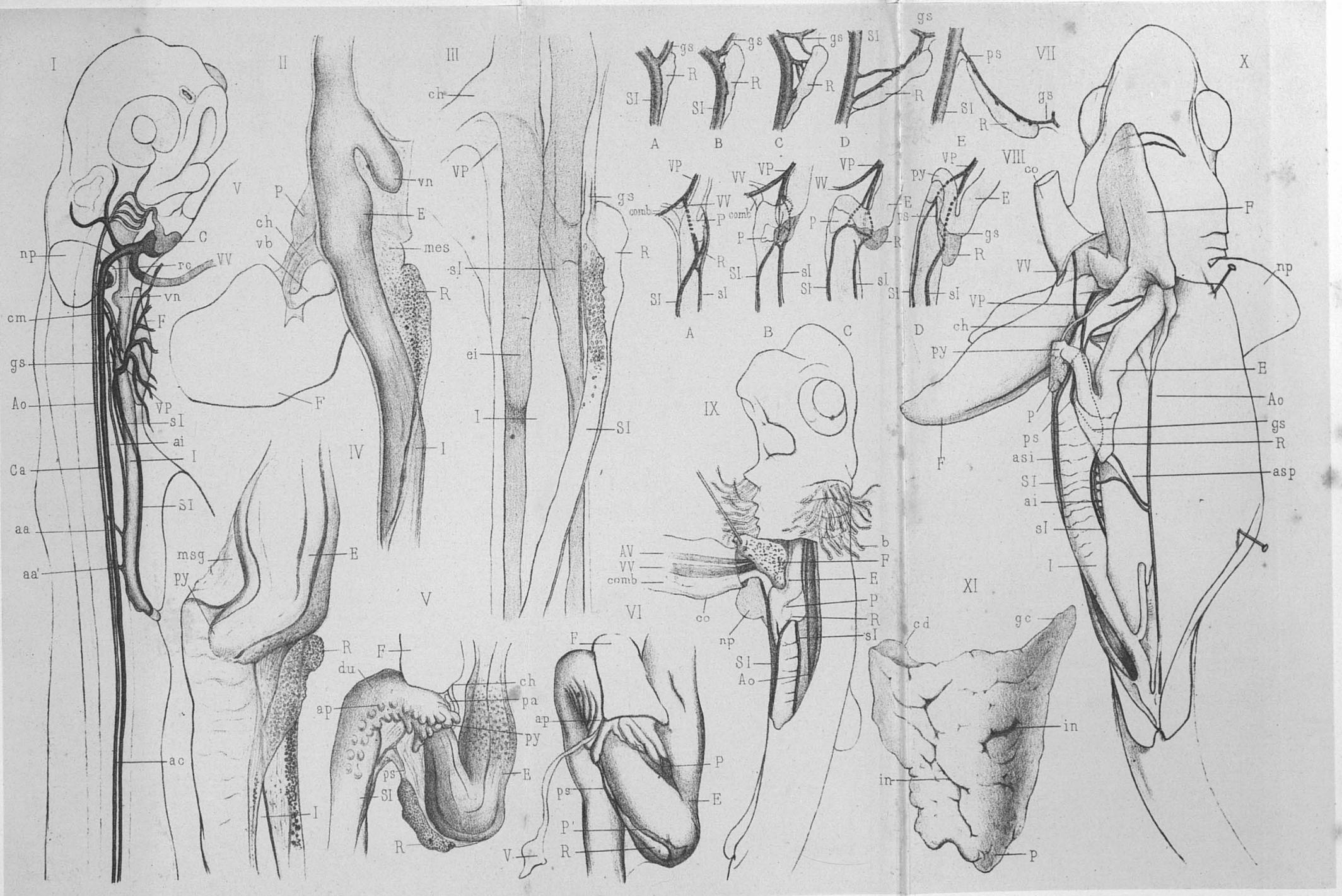
GÉOLOGIE. — *L'Eocène dans le bassin de Paris.*

---

VU ET APPROUVÉ,  
*Paris, le 19 juin 1890,*  
Le Doyen,

G. DARBOUX.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER,  
Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,  
*Paris, le 20 juin 1890,*  
GRÉARD.



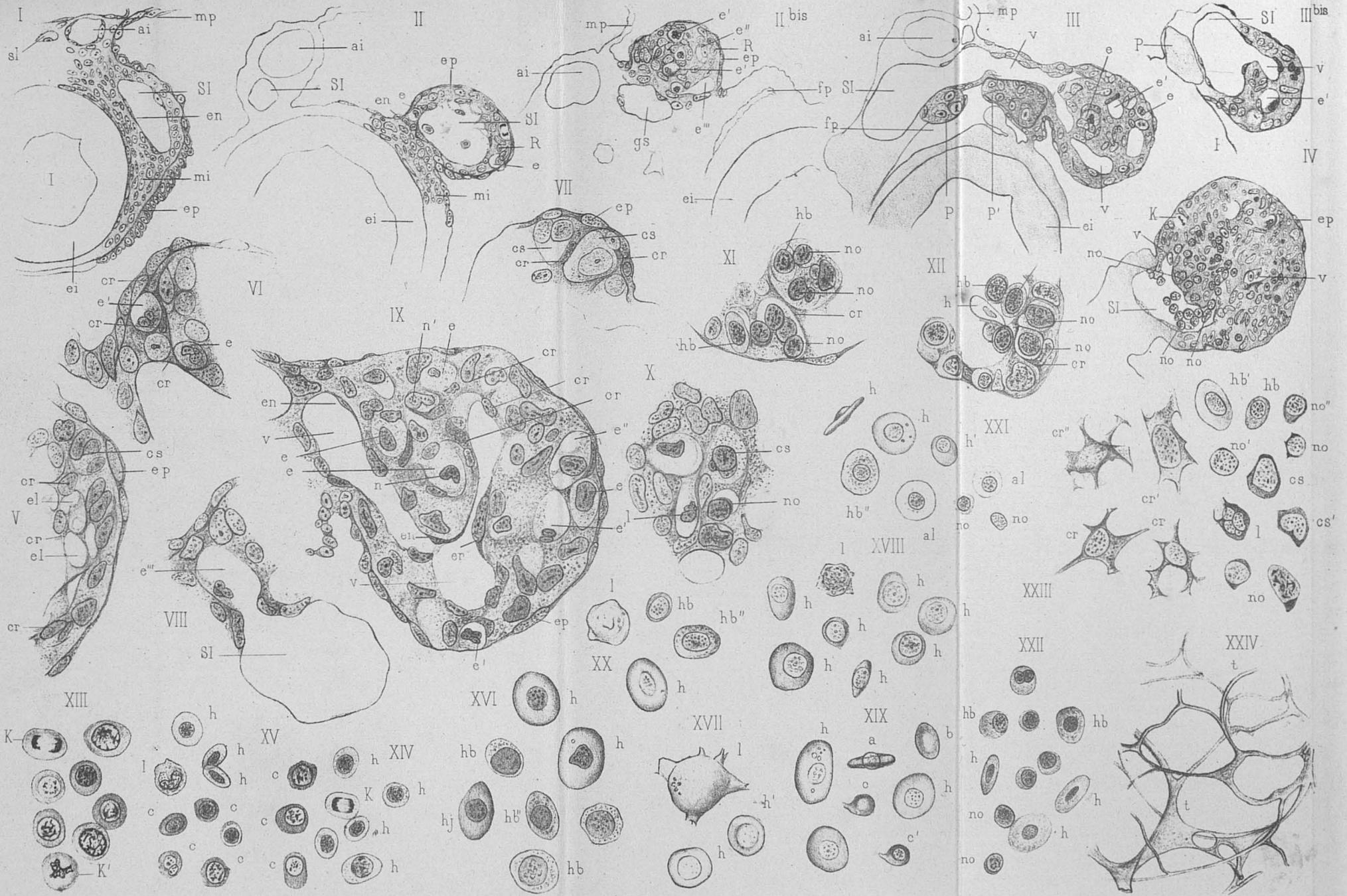
Laguesse del.

Imp. Lemercier & C<sup>ie</sup>, Paris.

Millot lith.

Truite (1 à 7) et Acanthias (8 à 11)

Félix Alcan, Editeur.



Echelle pour toutes les figurés, sauf de Fig. 1 à Fig. 4.  
 (Verick, Oc. 1, Obj. 10 immers. hom.)

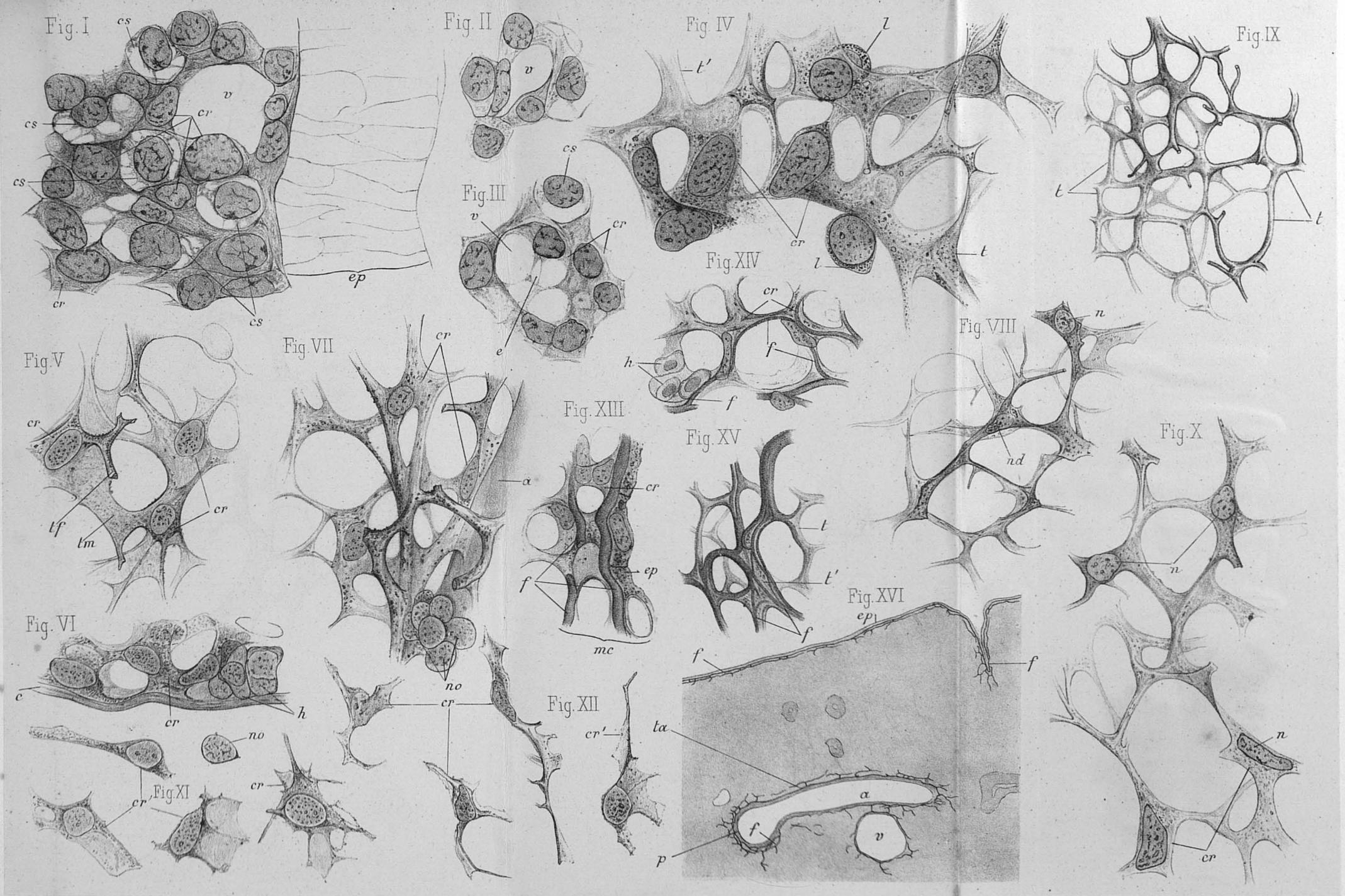
Laguesse del.

Imp. Lemercier & C<sup>ie</sup>, Paris.

Millot lith.

Truite. — Développement du Tissu splénique et sang.

Félix Alcan, Editeur.



Laquesse del.

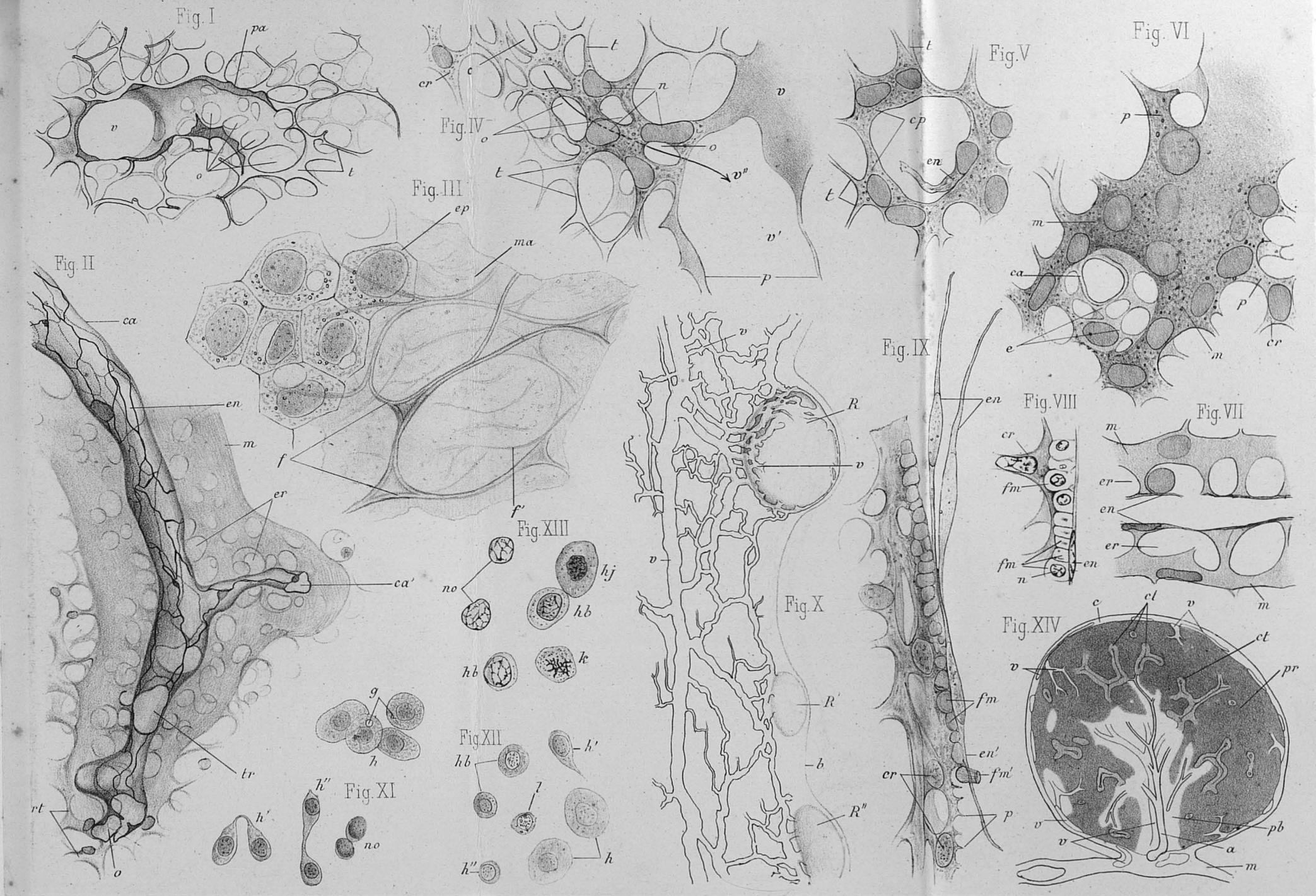
Imp. Edouard Bry, Paris.

Millot lith.

5 10 20 30 μ  
 Echelle pour les figures 1 à 14, et X.

Acanthias, développement de la Rate.

Félix Alcan Editeur.



Laguesse del.

Imp. Edouard Bry, Paris.

Millot lith.

Sélaciens, Rate.

Félix Alcan Éditeur.