

Bibliothèque numérique

medic@

Planteau, Henri. - Spermatogénèse & fécondation

1880.

***Paris : Imprimerie Arnous de
rivière***

Cote : 90975



Licence ouverte. - Exemplaire numérisé: BIU Santé
(Paris)

Adresse permanente : [http://www.biusante.parisdescartes
.fr/histmed/medica/cote?90975x1880x08x07](http://www.biusante.parisdescartes.fr/histmed/medica/cote?90975x1880x08x07)

7

FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

SPERMATOGÉNÈSE & FÉCONDATION

THÈSE

PRÉSENTÉE AU CONCOURS POUR L'AGRÉGATION
(*section d'anatomie et de physiologie*)

SOUTENUE A LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

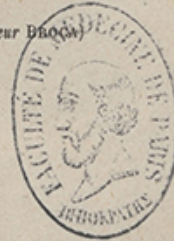
PAR

LE D^R HENRI PLANTEAU

Aide de clinique chirurgicale à la Faculté de médecine de Paris (*service du professeur Broca*)

Ancien interne des hôpitaux

Membre de la Société anatomique et de la Société d'anthropologie.



PARIS

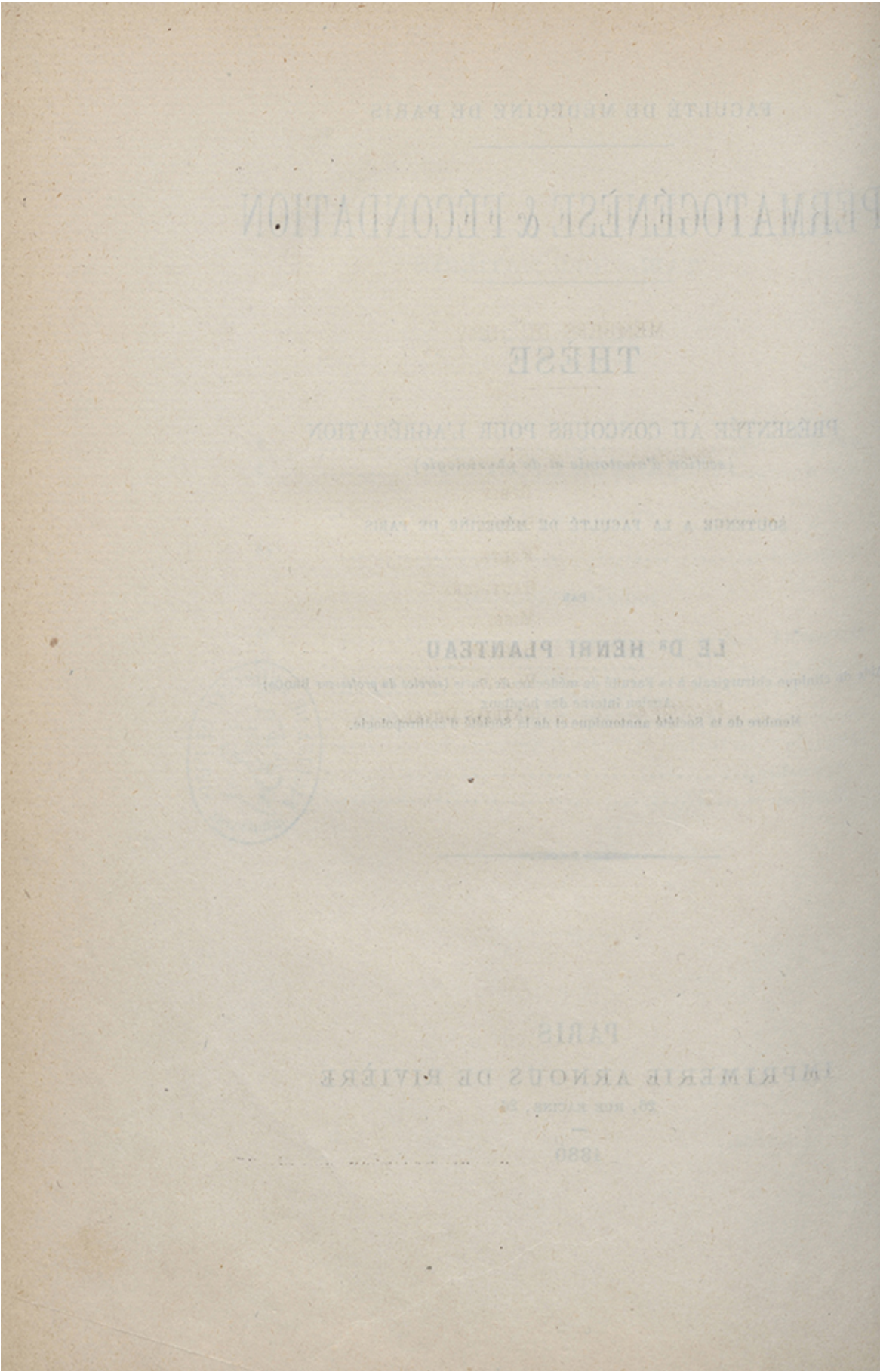
IMPRIMERIE ARNOUS DE RIVIÈRE

26, RUE RACINE, 26

—
1880

0 1 2 3 4 5 (cm)

A horizontal ruler scale showing centimeters from 0 to 5. The markings are precise, with millimeter increments indicated between the centimeter numbers.



MEMBRES DU JURY

Président . . . M. GAVARRET.

Juges ROBIN.

SAPPEY.

FELTZ.

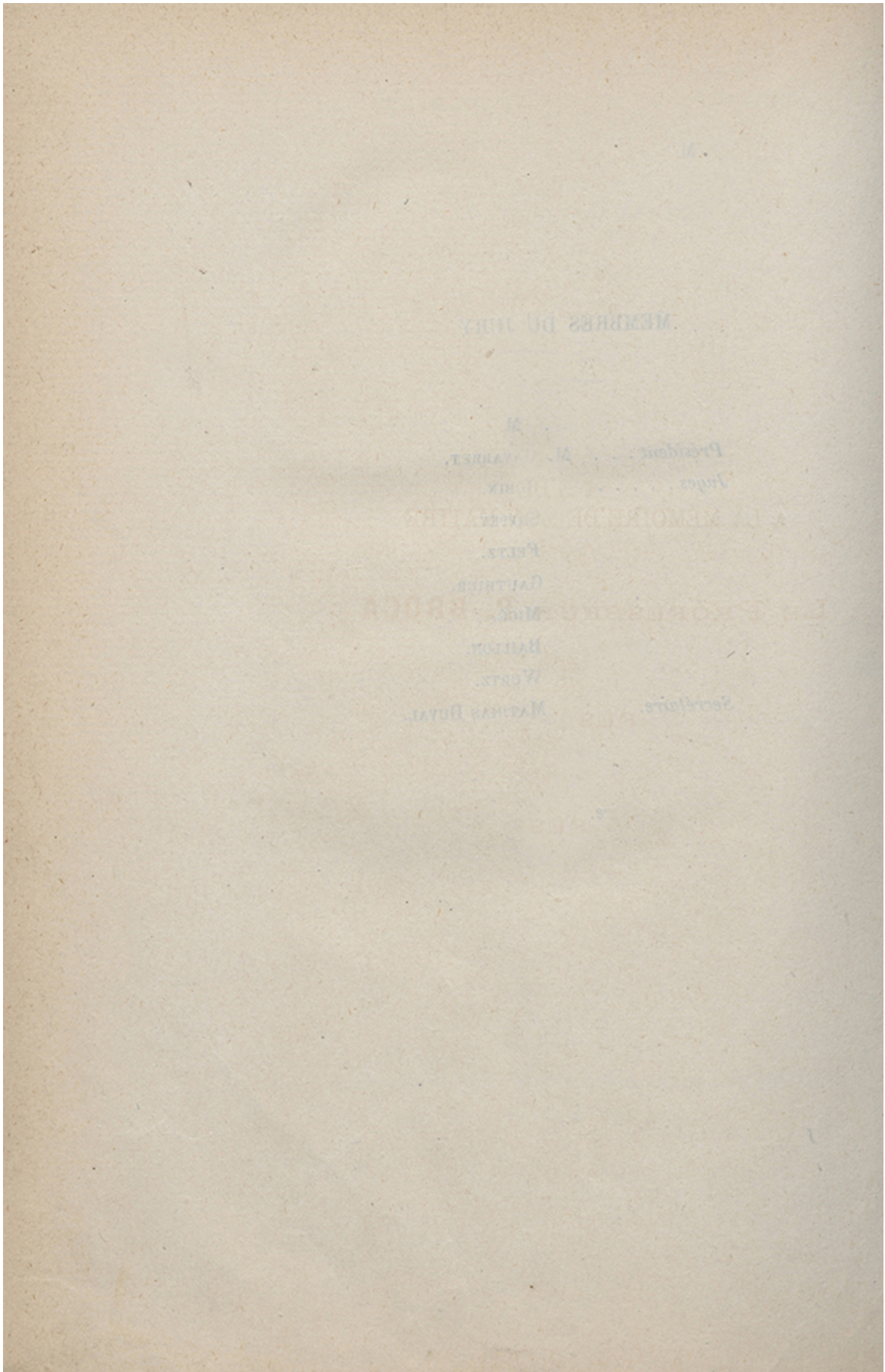
GAUTHIER.

MICÉ.

BAILLON.

WURTZ.

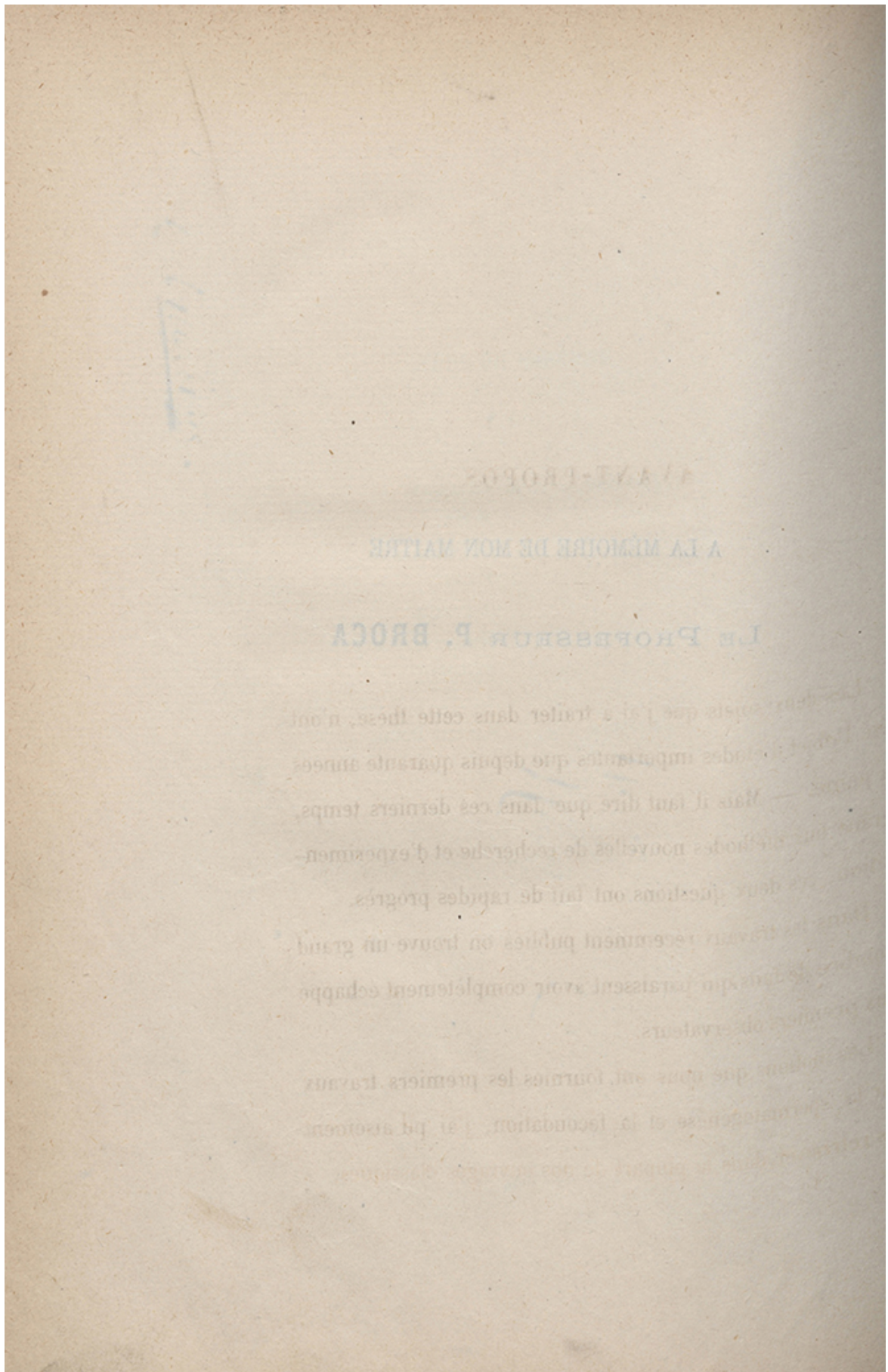
Secrétaire. . . MATHIAS DUVAL.



AVANT-PROPOS

A LA MÉMOIRE DE MON MAÎTRE

LE PROFESSEUR P. BROCA



AVANT-PROPOS

Les deux sujets que j'ai à traiter dans cette thèse, n'ont été l'objet d'études importantes que depuis quarante années à peine. — Mais il faut dire que dans ces derniers temps, grâce aux méthodes nouvelles de recherche et d'expérimentation, ces deux questions ont fait de rapides progrès.

Dans les travaux récemment publiés on trouve un grand nombre de faits qui paraissent avoir complètement échappé aux premiers observateurs.

Les notions que nous ont fournies les premiers travaux sur la spermatogénèse et la fécondation, j'ai pu aisément les retrouver dans la plupart de nos ouvrages classiques.

Les faits nouveaux sont encore épars dans un grand nombre de publications, mais pour les recueillir, la tâche m'a été grandement facilitée par l'obligeance de M. le professeur Balbiani, de M. Mathias Duval et de M. le Dr Henneguy. — Je dois les en remercier ici.

SPERMATOGÉNÈSE

CHAPITRE PREMIER

HISTORIQUE.

Il y avait plus d'un siècle et demi d'écoulé, depuis la découverte de Louis Hamm et de Leuwenhoeck (1) (1677), quand se produisirent les premières recherches et qu'apparurent les premiers travaux véritablement scientifiques sur l'origine des spermatozoïdes.

En effet, pendant cette longue période qui sépare les recherches de Leuwenhoeck de celles de Pelletier (2) et de Wagner (3), la plupart des auteurs qui se sont occupés des spermatozoïdes portèrent plus spécialement leur attention sur la nature de ces corpuscules spermatiques, sur les mouvements dont ils sont doués, sur le rôle qui leur est dévolu dans l'acte de la fécondation.

Ce n'est pas à dire cependant, que Leuwenhoeck et les

auteurs qui l'ont suivi ne se soient posé la question de la spermatogénèse et qu'ils soient restés absolument indifférents à un sujet d'étude si important. — Toutefois à ce sujet ne furent émises que des hypothèses ne reposant sur aucun fait d'observation sérieux.

A l'époque où se fit la découverte des spermatozoïdes, le testicule était considéré comme une glande et le sperme comme le résultat d'une véritable sécrétion.

D'autre part, les mouvements que présentent les spermatozoïdes, mouvements qui semblent se faire sous l'influence d'une impulsion sinon volontaire du moins instinctive, l'action des narcotiques, de l'électricité, du froid, sur les corpuscules spermatiques, action qui les paralyse ou les tue, firent que les premiers observateurs, trompés par ces phénomènes qui ne donnent que l'apparence de la vie aux spermatozoïdes, considérèrent ces derniers comme de véritables infusoires se développant dans le liquide spermatique, préalablement sécrété par le testicule.

Leuwenhoeck considérait ces éléments organiques comme des animalcules auxquels il donnait le nom de *vers spermatiques*, les uns mâles, les autres femelles. Ils pouvaient s'accoupler entre eux pour se reproduire et se multiplier. Leuwenhoeck alla même jusqu'à dire qu'ils représentent en petit la figure d'un homme.

Tout en combattant ce qu'avait d'exagéré et de bizarre une pareille manière de voir, Haller (4) n'en continua pas moins à considérer les spermatozoïdes comme des « *animaux essentiels à la semence.* »

La manière de voir de Buffon (5) semble s'éloigner un peu de celle de ses contemporains. Pour lui le spermatozoïde

est un atôme, une molécule organique vivante. De là à le considérer comme une cellule transformée, comme un élément anatomique spécial il n'y avait pas loin. Mais à l'époque où écrivait Buffon, les notions de cellule et d'élément anatomique n'existaient pas encore dans la science.

Aussi Buffon croyait-il que le spermatozoïde se développait dans le fluide séminal par un phénomène de putréfaction. Il fit macérer et se putréfier dans l'eau des fragments de testicules et examina le liquide ainsi obtenu. Il put certainement y observer des spermatozoïdes et peut-être aussi de nombreux vibrions. De là sa théorie qu'Haller n'eut pas beaucoup de peine à renverser.

La théorie de l'animalité du spermatozoïde à cette époque fut donc adoptée presque sans conteste par les anatomistes et les physiologistes, et Spallanzani (6), Gleichen (7), auxquels nous devons des notions si exactes et si précises sur le rôle des corpuscules spermatiques dans la fécondation, ne peuvent, malgré ce qu'auraient dû leur apprendre leurs expériences, s'empêcher d'adopter cette manière de voir. Il fallait attendre longtemps encore pour voir cette théorie abandonnée.

Malgré les notions que l'on pouvait tirer des expériences de Spallanzani et des recherches de Gleichen, malgré les expériences de Prévost et Dumas (8), qui donnaient des preuves physiologiques suffisantes pour qu'on ne considérât plus les spermatozoïdes comme des individualités douées de la vie, on voit encore des auteurs, à une époque assez rapprochée de nous, non seulement enseigner et écrire que le spermatozoïde est un animalcule, mais encore le décrire dans tous ses détails et même lui chercher une place dans le cadre zoolo-

gique. C'est ainsi que, renouvelant les tentatives de classification de Leuwenhoeck, de Hill (9) (1752), Czermak (10) en 1833 fait rentrer les spermatozoïdes dans les infusoires, et les range soit parmi les vibrionides soit parmi les cercaires.

Valentin (11), en 1837, Schwann (12) en 1839, Pouchet (13) en 1847, vont jusqu'à décrire des ventouses, des suçoirs au niveau de l'extrémité céphalique des spermatozoïdes. Gerber (14), sur les corpuscules du cabiai, décrit des organes génitaux.

De cette erreur persistante, résultèrent les dénominations vicieuses de *petits animaux* ou vers spermatiques, de zoospermes, de *spermatozoïdes*.

Mais la théorie de l'animalité du corpuscule séminal allait être abandonnée. En 1841, Duvernoy (15) introduisit dans la science la dénomination de spermatozoïdes.

On comprend que ceux qui considéraient le spermatozoïde comme un animalcule, se soient peu préoccupés de son mode de formation. Pour eux c'était un infusoire qui se développait dans un liquide préexistant, préalablement sécrété, l'explication leur paraissait suffisante.

Mais nous l'avons déjà vu, les expériences de Spallanzani, de Prévost et Dumas, avaient jeté des doutes sur l'animalité du spermatozoïde, on peut même dire qu'elles avaient démontré que cette théorie était fausse.

D'autre part, les progrès de l'histologie, les notions de cellule et d'élément anatomique désormais acquises à la science, les recherches de Prévost et Dumas sur l'ovule, les découvertes de von Baer, de Purkinje, de Wagner, allaient donner l'impulsion et provoquer de nombreuses recherches sur le testicule et l'élément fécondateur qu'il produit.

On peut dire que l'histoire de la spermatogénèse ne commence qu'en 1836 avec les travaux de Wagner (3) sur le testicule des passereaux. Cependant, d'après Milne-Edwards (16), Pelletier aurait l'année précédente, 1835, communiqué à la société des sciences naturelles, une note dans laquelle il était dit que les spermatozoïdes se développaient dans des vésicules membraneuses, dans des cellules qui tapissent à leur intérieur les conduits séminifères.

Mais cette communication passa inaperçue; elle eut peu de retentissement et tous les auteurs s'accordent aujourd'hui à considérer Rodolphe Wagner comme ayant le premier publié un travail important sur la spermatogénèse.

En 1840, Hallmann (17) étudia les ampoules testiculaires des poissons cartilagineux. Il décrivit des spermatozoïdes se développant en faisceaux, dans les cellules qui tapissent la face interne de ces ampoules.

En 1841, Lallemand (18) étudia la formation des spermatozoïdes dans les ampoules de la raie. Il décrit un processus un peu différent de celui déjà donné par Hallmann à propos des poissons cartilagineux.

A cette époque (19) Kölliker commença ses travaux sur la spermatogénèse, et prit comme objet d'étude les invertébrés. Par ses premières recherches, il démontra tout d'abord que les spermatozoïdes ne sont point des animalcules, d'autre part, qu'ils se développent dans une cellule et aux dépens du noyau.

Mais c'est en 1846, dans un premier mémoire qu'il traita la question plus complètement. Il avait observé la multiplication des noyaux dans l'intérieur des cellules, la production de cellules filles et le développement des sperma-

tozoïdes aux dépens de la substance du noyau (*pl. II, fig. 4*), mais il émit l'opinion que le noyau tout entier ne se transformait pas.

Pour la plupart des auteurs, jusqu'à cette époque, le spermatozoïde avait pour origine une cellule de nature épithéliale, faisant partie du revêtement qui tapisse les ampoules ou les conduits séminifères.

En 1848, M. le professeur Robin (21), dans un mémoire communiqué à l'Académie des sciences, mit en lumière ce fait nouveau, que l'élément anatomique qui donne naissance aux spermatozoïdes est un élément particulier, en tout comparable tant au point de vue anatomique, qu'au point de vue physiologique avec l'ovule femelle. Il lui donna le nom d'*ovule mâle*. Nous aurons à revenir longuement plus loin sur cette importante question.

En 1856, Kölliker (20) publie un second mémoire dans lequel il étudie la spermatogénèse non seulement chez les mammifères, mais encore chez les oiseaux et les batraciens. De ses nouvelles recherches il conclut que le noyau tout entier des cellules filles et non pas seulement une partie de ce noyau contribue à la formation des spermatozoïdes.

Il me reste à signaler les travaux de Reichert 1847 (22), de Leukart 1853 (23), d'Ankermann (24) de Funke (25) et Henle (26), 1866.

Ces derniers auteurs admettent comme Kölliker que le spermatozoïde se développe dans une cellule. Mais ils ne sont plus d'accord avec lui à propos du noyau. Pour eux le noyau de la cellule fille resterait étranger à la formation du corpuscule spermatique qui serait alors, non une production nucléaire ou intranucléaire, comme le veut Köl-

liker, mais une production intracellulaire. Comme on le voit, la plupart des auteurs adoptèrent, sinon dans tous ses détails, du moins dans son ensemble la théorie de Kölliker. Godard (27), dans ses recherches faites sur le sperme d'un supplicié pris dans les diverses portions de l'appareil séminal, arrive à des conclusions analogues.

Jusqu'à ces derniers temps, la plupart de nos auteurs classiques ont adopté cette manière de voir.

Mais en 1864, nous voyons la question de la spermatogénèse entrer dans une nouvelle phase. Les procédés d'investigation se sont perfectionnés. Grâce à de nouvelles méthodes, du durcissement des pièces, de coloration des coupes, les histologistes ont pu étudier d'une manière plus intime la nature du testicule et voir les phénomènes qui se produisent du côté des éléments producteurs des spermatozoïdes, ces éléments conservant sur les coupes leurs rapports avec les éléments voisins.

D'autre part, pour étudier le phénomène de la spermatogénèse, les auteurs ont cherché, soit parmi les vertébrés, soit parmi les invertébrés, ceux de ces animaux qui par le volume ou la forme de leurs spermatozoïdes, par la disposition de leurs organes séminifères présentaient les conditions les plus favorables à la solution du problème.

En 1864, *Sertoli* (28) découvre dans les canalicules séminifères du rat des cellules particulières, à base élargie munie d'un noyau, à prolongement de forme cylindrique divisé en lobes à son sommet. Sans doute Sertoli ne donna pas à ces divisions terminales de la cellule qu'il venait de découvrir la signification que la plupart des auteurs leur accordent aujourd'hui. Mais c'était déjà un premier pas.

Grâce aux travaux de Ebner (29), de Neumann (30) 1875, il fut démontré ou à peu près démontré que c'est aux dépens de ces prolongements, de ces petits lobes de la cellule de Sertoli que se développent les spermatozoïdes.

La théorie qui tend aujourd'hui à se substituer à la théorie de Kölliker ou théorie endogène était constituée et adoptée en grande partie.

On peut l'appeler théorie de la formation exogène des spermatozoïdes, spermatogénèse par gemmiparité.

En résumé, l'on peut voir par ce rapide exposé historique, que la question de la spermatogénèse a passé par trois périodes.

La première, que j'appellerai période des hypothèses. Elle commence en 1677 et finit en 1836.

La seconde, véritablement scientifique, période dans laquelle presque tous les auteurs adoptent la théorie de la formation endogène ou par scissiparité.

Enfin, la troisième période qui commence en 1864, période dans laquelle on voit la théorie de la formation exogène ou par gemmiparité tendre de plus en plus à remplacer la théorie de la formation endogène.

CHAPITRE II.

SPERMATOGÉNÈSE ENDOGÈNE OU PAR SCISSIPARITÉ.

Avant d'aborder l'étude de la spermatogénèse, il me faut étudier en peu de mots les tubes séminifères, voir quelle est la forme, la disposition des cellules qui tapissent leur cavité.

Chez l'homme ces tubes flexueux, facilement déroulables, ont une longueur de 75 à 80 centimètres, leur diamètre est en moyenne de un dixième de millimètre. — Ils se terminent en cœcum vers la périphérie du testicule, de loin en loin ils présentent de petits diverticules aussi terminés en cœcum.

Leur paroi est formée extérieurement par une mince couche de tissu lamineux, au dessous de laquelle se voit une tunique amorphe absolument hyaline, sur laquelle repose chez l'adulte un épithélium polyédrique.

Dans les culs-de-sac ou diverticules latéraux, se rencontrent les éléments particuliers décrits par M. le professeur Robin sous le nom d'ovules mâles.

Avant la puberté, les tubes séminifères sont revêtus d'un épithélium nucléaire. Chez le vieillard, l'épithélium polyédrique de l'adulte devient très irrégulier, et la lumière du canal central se rétrécit. On y trouve encore quelques spermatozoïdes et des cellules de segmentation des ovules mâles, restées stériles.

Telle est la description classique du tube séminifère chez l'homme.

La description qu'en donne Kölliker dans son édition française de 1872, est à peu près identique. Mais il décrit « extérieurement et contre la paroi, des cellules polygonales d'apparence épithéliale, qui s'aplatissent mutuellement et qui mesurent 11 à 18 μ de largeur; ces cellules renferment un beau noyau avec un nucléole. (1) »

Puis, en dedans de cette première couche Kölliker décrit un épithélium polyédrique et de grosses cellules multinucléées (5, 10 à 20 noyaux). Il les considère comme les éléments producteurs des spermatozoïdes.

Les auteurs plus récents donnent une description différente de l'épithélium testiculaire. Il est vrai que leurs descriptions ne se rapportent pas au testicule de l'homme, mais au testicule de certains animaux, et en particulier à celui du rat.

D'après Pouchet et Tourneux (2), l'épithélium testiculaire serait formé. 1° de cellules particulières auxquelles ils donnent le nom de spermatoblastes. 2° de cellules polyédriques de 20 à 30 millièmes de millimètres de diamètre (Pl. 1, fig. 2, *a*) interposées aux spermatoblastes. (Voir pl. 1, fig. 2, *c*).

Quant à ces derniers, ce sont des éléments présentant une base aplatie de forme régulière et polygonale, directement appliquée sur la paroi du tube séminifère. Cette base qui présente un noyau volumineux est surmontée d'une portion rétrécie, d'une sorte de colonne dont l'extrémité

(1) KÖLLIKER, *Éléments d'histologie humaine*, trad. française, 1872, p. 678.

(2) *Précis d'histologie humaine*, 1878.

renflée est dirigée vers la lumière du tube séminifère. Cette extrémité se divise en lobes qui donneraient naissance aux spermatozoïdes. Toutes les bases se touchent sur la paroi du tube et forment par leur réunion une mosaïque très régulière (Fig. 2, *a*). Ne pourrait-on pas voir dans la couche épithéliale externe si régulière, décrite par Kölliker, une disposition analogue à celle que présentent les bases des spermatoblastes ? Ce serait là peut-être un point important à élucider, et qui pourrait jeter beaucoup de jour sur la spermatogénèse chez l'homme.

Je me suis peut-être un peu écarté de mon sujet, en donnant cette description du tube séminifère. Mais j'ai cru devoir mettre sous les yeux du lecteur les descriptions aujourd'hui classiques de l'épithélium testiculaire. J'aurai souvent à y revenir à propos de la spermatogénèse.

Je dirai tout d'abord, que je laisserai de côté toutes les théories qui ont précédé les premières recherches de Rodolphe Wagner. Ces théories ne sont en effet, que des hypothèses plus ou moins bizarres, plus ou moins ingénieuses, complètement abandonnées aujourd'hui.

J'étudierai en premier lieu la spermatogénèse chez les mammifères et chez l'homme, me réservant d'exposer dans un chapitre spécial les recherches récentes qui ont porté soit sur les vertébrés inférieurs, soit sur les invertébrés, et de voir si les notions acquises aujourd'hui sur la spermatogénèse chez ces derniers animaux, peuvent nous venir en aide pour élucider les points encore obscurs de la spermatogénèse chez les mammifères.

Wagner (*loc. cit.*), le premier, en 1836, étudia la genèse

des spermatozoïdes. Ses études, nous l'avons déjà vu, portèrent sur les testicules des passereaux. Il observa dans les tubes séminifères de ces animaux des globules granuleux. Au milieu de ces vésicules, se montraient des lignes opaques parallèles qui par suite du développement finissaient par constituer un faisceau de spermatozoïdes.

Pour Kölliker, les tubes séminifères contiendraient trois sortes d'éléments cellulaires : 1° Des cellules à un seul noyau, qu'il considère comme épithéliales. 2° Des cellules plus ou moins volumineuses, contenant un nombre variable de noyaux. Il leur donne le nom de cellules mères; 3° enfin des éléments vésiculeux contenant aussi des noyaux qu'il appelle kystes spermatiques. Puis, dans la masse même de ces noyaux, contenus soit dans les cellules mères, soit dans les kystes, se montre un épaissement qui constituera la tête ou corps du spermatozoïde; à cet épaissement fait suite un filament enroulé, filament qui n'est autre chose que la queue. Telle fut la description que donna Kölliker dans son premier mémoire (1846). Dans son second mémoire (1856) il modifie un peu sa manière de voir et fait provenir le spermatozoïde du noyau tout entier.

A la théorie de Kölliker que l'on pourrait appeler théorie nucléaire, furent faites de nombreuses objections. Reichert (22), en 1847, Leuckart en 1853, Funke en 1866, admirent que non seulement le noyau de cet élément que Kölliker appelle la cellule séminale, mais que le corps cellulaire tout entier de la cellule fille, prend part à la formation du spermatozoïde. Henle(2) et Sweiger-Seidel (32), adoptèrent une opinion mixte. Pour eux le noyau formait la tête des corps du spermatozoïde et le protoplasma

cellulaire constituait le segment moyen et le filament terminal.

Köl liker donnait comme preuve de sa manière de voir que dans ces cellules mères, contenant des spermatozoïdes, les filaments sont enroulés et contenus dans l'intérieur même de la cellule, ce qui n'aurait pas lieu si le protoplasma cellulaire prenait part à la formation du spermatozoïde. Henle objecta que cet enroulement n'était pas naturel et était dû aux réactifs employés.

Malgré ces objections, Köl liker n'a pas abandonné sa théorie de 1856, et dans son édition de 1872 (traduction française, p. 684) il donne de la formation du spermatozoïde la description suivante :

Le corps des filaments spermatiques provient des *noyaux des cellules séminales*. Quant au filament lui-même, il n'est pas formé par la cellule séminale ; la preuve, c'est qu'on rencontre, dit Köl liker, un grand nombre de filaments de spermatozoïdes dans une cellule unique, qui tantôt la perforent, tantôt s'enroulent dans son intérieur. Les cellules contiennent de nombreux noyaux aux dépens desquels se forment les spermatozoïdes. *Les filaments naissent de ces noyaux eux-mêmes.*

Quant au mode particulier de formation du filament, il est rempli d'obscurité. Cependant, dit encore Köl liker, en examinant dans des conditions particulières, le sperme d'un taureau, non encore arrivé à maturité complète, on observe le phénomène suivant : « le noyau s'allonge d'abord à un de ses pôles en un tube délicat qui se perfore ensuite d'une ouverture à son extrémité. » Le contenu nucléaire se montre dans l'intérieur du tube *sous*

« la forme d'un corpuscule conique, d'où naît le filament. »

Ce bourgeon forme probablement non pas l'extrémité terminale du filament, mais son corps. A l'extrémité antérieure des filaments on rencontre un petit renflement en forme de bouton qui paraît être le nucléole du noyau primitif.

Comme on le voit, d'après Kölliker, c'est d'un noyau que provient le spermatozoïde. Cependant Reichert en 1847 (1) en étudiant la spermatogenèse chez le *strongylus auricularis* et l'*ascaris accuminata*, a constaté que tout d'abord se développaient au fond des canalicules séminifères, des vésicules transparentes munies d'un noyau. Le contenu de ces cellules devient granuleux comme le vitellus de l'ovule femelle. Puis ce contenu se segmente d'abord en deux, puis en quatre sphères de segmentation, etc. Ainsi se trouve formé un nombre plus ou moins considérable de cellules embryonnaires. Chacune d'elle va former un spermatozoïde. A l'un des pôles de la cellule embryonnaire se montre un prolongement, la queue. La cellule elle-même formera la tête.

En 1848, M. le professeur Robin, décrit un processus analogue à celui de Reichert, mais il insiste surtout sur la similitude qui existe entre cette cellule mère de Reichert et l'ovule femelle, et lui donne le nom d'*ovule mâle*. En effet, M. Robin a fait voir que la membrane d'enveloppe était l'analogue de la membrane vitelline et que le contenu granuleux était en tout comparable au vitellus. Dans l'ovule

(1) *Archives de Müller*, 1847.

femelle les sphères de segmentation se réunissent, deviennent cohérentes pour former le blastoderme; dans l'ovule mâle elles deviennent indépendantes les unes des autres, et chacune d'elle fournira en se modifiant un spermatozoïde. Sur le rhizostome bleu, M. Ch. Robin a constaté que le spermatozoïde se formait aux dépens des cellules de segmentation suivant le processus indiqué par Reichert. Dans une communication qu'il fit à la Société de biologie en 1854, Godard exposa le mode de développement du spermatozoïde chez l'homme, le cheval, le chien, et le lapin. Il avait pris comme objet d'étude le liquide extrait des canaux du testicule. Il observa que, mélangés avec des cellules épithéliales et des globules graisseux, se trouvent deux sortes d'éléments qui donnent naissance aux spermatozoïdes : les uns volumineux, ce sont les cellules mères, les autres plus petits ou cellules filles. Ces dernières sont libres ou contenues et réunies dans la cellule mère en nombre variable.

Dans les cellules filles fertiles (car on en trouve quelques-unes qui restent stériles) les granulations dont elles sont composées se condensent en un point de la cellule qui devient plus opaque, pour former la tête. Puis d'autres granules se condensent pour former la queue. Le spermatozoïde tout d'abord enroulé dans la cellule, devient libre ensuite par rupture de cette dernière, la queue se déroule, et les mouvements commencent aussitôt à se produire.

Si nous comparons entre elles les descriptions de Kölliker, de Reichert, de Robin, de Godard, nous voyons qu'au point de vue du phénomène principal, la formation endogène des spermatozoïdes, tous ces auteurs sont d'accord.

Mais tandis que Kölliker fait jouer au noyau le rôle principal, Reichert, Robin et beaucoup d'autres auteurs, considèrent la cellule tout entière comme origine du spermatozoïde; ces derniers se rapprochent beaucoup plus de la vérité. Ce seul fait que la queue du spermatozoïde peut être considérée comme un cil vibratile, suffit d'ailleurs pour démontrer que le corpuscule spermatique est un élément d'origine cellulaire, et non pas simplement constitué par un noyau modifié.

De plus, comme nous allons le voir en exposant les recherches récentes sur la spermatogénèse, il est à peu près prouvé, que non seulement le noyau ne forme pas le spermatozoïde tout entier, mais encore qu'il reste absolument étranger à sa formation.

Telle est la théorie dite endogène ou par scissiparité. Elle peut se résumer en peu de mots : Dans les tubes séminifères, ou plus exactement dans le cœcum terminal et dans les diverticules latéraux, se trouvent des éléments particuliers, différenciés de l'épithélium de revêtement. Ces éléments, ces *ovules mâles*, par segmentation, donnent naissance à des cellules plus petites ou cellules filles. Aux dépens de ces dernières se forment les spermatozoïdes.

*Théorie de la formation exogène ou spermatogénèse
par gemmiparité.*

Dans l'exposition de ce second chapitre, je ne suivrai pas l'ordre chronologique. Je crois devoir tout d'abord citer les travaux les plus récents et donner les descriptions qui aujourd'hui sont presque devenues classiques.

J'ai déjà décrit plus haut le tube séminifère d'après Pouchet et Tourneux. Nous avons vu que dans les tubes séminifères du rat se montrent des éléments que leur forme permettrait de comparer à un chandelier. Leur base élargie munie d'un noyau volumineux, polygonale, est appliquée directement sur la paroi du tube séminifère. Cette base est surmontée d'une colonne assez longue pour permettre à son sommet globuleux et divisé en lobes de dépasser l'épithélium testiculaire et de faire saillie dans la lumière du tube. Cet élément, pour ces auteurs est le spermatoblaste (1).

D'après Pouchet et Tourneux, les spermatozoïdes proviennent de ces bourgeons qui constituent l'extrémité interne ovoïde et renflée du spermatoblaste. Sur ces bourgeons, on voit d'abord se former la queue. Puis au niveau du collet qui réunit le bourgeon au corps du spermatoblaste on voit se former la tête. Le spermatozoïde se détachant devient libre. Il entraîne le plus souvent avec lui une portion du protoplasma qui lui forme une sorte de collerette. D'après Pouchet et Tourneux, cette masse protoplasmique adhérerait toujours au même point, au niveau de ce segment intermédiaire décrit par Sweiger-Seidel (32), entre la tête et la queue et qui se colore fortement en brun foncé sous l'influence de la teinture d'iode. Cette collerette disparaît plus tard par absorption de la part du spermatozoïde lui-même.

La description des tubes séminifères du rat donnée par M. le professeur Balbiani (33) est au fond analogue à celle donnée par Pouchet et Tourneux. Cependant on y trouve des

(1) Voir fig. 2, c. Pl. I.)

détails plus nombreux, détails importants qu'il me faut reproduire ici.

En étudiant sur des coupes, des conduits séminifères sectionnés perpendiculairement à leur axe, Balbiani a vu que les éléments qui les revêtent à l'intérieur forment quatre couches ou zones concentriques.

1° Une couche de cellules aplaties, polygonales, régulières appliquées directement sur la paroi du tube.

2° Une couche de petites cellules rondes et granuleuses.

3° Une couche de grandes cellules rondes ou piriformes.

4° Une zone de faisceaux de spermatozoïdes, libres dans la lumière du tube et présentant une disposition rayonnée.

Les cellules polygonales qui forment la couche la plus externe présentent un prolongement qui part de leur face interne, et qui s'insinue en quelque sorte entre les cellules qui constituent la deuxième et la troisième couche. Sur ces prolongements cellulaires viennent s'insérer les faisceaux de spermatozoïdes. Sur les parties latérales de ces colonnettes protoplasmiques, on remarque de petites dépressions sous forme de cupules, dépressions qui ne sont autre chose que l'empreinte des cellules rondes voisines.

Ces cellules, munies de leur prolongement central, sont les éléments décrits pour la première fois en 1864 par Sertoli (28), ce sont les spermatoblastes de Pouchet et Tourneux.

Mais tandis que Pouchet et Tourneux, dans leur description, semblent considérer comme de simples prolongements protoplasmiques, les bourgeons qui donnent naissance aux spermatozoïdes, Balbiani les considère comme des cellules filles supportées par la colonnette centrale;

avec von Ebner et Neumann (34), il les décrit comme les véritables spermatoblastes.

Maintenant, que sont les cellules arrondies, petites et grosses, qui forment les couches les plus internes du revêtement du tube? Pour Pouchet et Tourneux, elles constitueraient un épithélium de soutien; ils leur donnent le nom de cellules testiculaires. Pour Balbiani, elles auraient une toute autre signification. Sur des coupes pratiquées sur le testicule du rat, il a pu voir que ces cellules n'ont pas, comme l'avait décrit Sertoli, une forme absolument arrondie, et qu'elles ne sont pas libres; en un mot, que ce ne sont pas des cellules mobiles, suivant l'expression de Sertoli. Petites et grosses cellules sont piriformes, et de leur extrémité externe part un prolongement, plus long pour les grosses cellules, plus court pour les petites. Ces prolongements convergents rattachent un groupe de cellules piriformes à une des cellules polygonales qui forment la couche la plus externe, et sont appliquées sur la paroi même du tube séminifère. Les groupes de petites cellules correspondent à des cellules polygonales plus petites, à des cellules jeunes; les groupes de grosses cellules à des cellules polygonales plus volumineuses, plus âgées.

En résumé, pour Balbiani, les petites cellules naîtraient par bourgeonnement des cellules polygonales, et une fois quelques cellules ainsi développées, on en verrait d'autres provenir par segmentation des premières, et se former ainsi des groupes de cellules plus ou moins nombreuses, toujours en relations par leur prolongement avec la cellule mère. C'est là le premier stade du développement.

Puis les pédicules s'allongent, les cellules augmentent

de volume, et se produisent ainsi les groupes de grosses cellules rondes. Enfin, quand ces dernières sont arrivées à un certain degré de développement, la cellule mère ou cellule polygonale émet son prolongement en forme de colonnette, les groupes de spermatoblastes sont ainsi soulevés et conduits vers la lumière du canalicule. Enfin, aux dépens de ces cellules filles ou spermatoblastes se développent les spermatozoïdes.

La description de la genèse des spermatoblastes, ainsi que la donne Balbiani n'est pas, il faut le dire, adoptée par tous les auteurs. Tous, depuis Sertoli, ont observée les mêmes faits, mais les ont interprétés d'une façon différente.

Nous avons vu que c'est en 1864 que Sertoli observa pour la première fois, dans le testicule du rat, les éléments particuliers auxquels quelques auteurs, entre autres Pouchet et Tourneux donnent le nom de spermatoblastes.

Sertoli vit bien que leur extrémité interne est subdivisée en lobes. Mais, pour lui, ces lobes étaient plutôt des prolongements, des ramifications protoplasmiques, s'anastomosant entre elles dans l'intérieur du tube séminifère. Il leur donna le nom de cellules ramifiées.

Merkel (35), en 1871, adoptant la description de Sertoli, considère ces éléments munis de prolongements comme un épithélium de soutien pour les éléments voisins.

Ebner (29), vers la même époque, décrit aussi un réseau; mais ce n'est pas un réseau ayant pour origine le sommet interne des éléments de Sertoli. Pour Ebner, en contact avec la paroi du tube séminifère, existerait un réseau protoplasmique. De ce réseau qu'il appelle *germinatif*, il fait partir des prolongements se dirigeant vers la lumière du

tube, multilobés à leur sommet; ce sont là pour lui les spermatoblastes. Quant aux petites cellules globuleuses contenues dans ce réseau, il les considère comme des leucocytes destinés à produire, en se liquéfiant, un liquide nourricier pour les spermatozoïdes.

En 1875, Neumann (34) donne une description analogue du sommet des spermatoblastes, mais, pour lui, le réseau germinatif n'existe pas, et la base de l'élément qui porte les spermatoblastes arrive jusqu'à la paroi du tube séminifère. Il fit voir, d'autre part, d'où venait l'erreur d'Ebner à propos du réseau germinatif. Neumann considère les cellules interposées aux spermatoblastes comme un épithélium de soutien. Le protoplasma de ces cellules, dans certains cas, se condense sous forme d'étoiles autour du noyau, d'où l'aspect réticulé décrit par Ebner. Quant aux cellules arrondies que l'on trouve mélangées à l'épithélium, elles seraient, d'après Neumann, des lobes qui se seraient détachés du spermatoblaste.

Dans un Mémoire plus récent publié en 1878, Sertoli (28) décrit ces cellules ramifiées comme constituant le véritable épithélium du tube, et comme ne jouant aucun rôle dans la spermatogénèse. Les cellules qui sont véritablement en rapport avec la production spermatique sont, d'après lui, ces cellules rondes, grosses et petites, qui forment la deuxième et la troisième couche de Balbiani. Il ne pouvait nier, cependant, que l'on pouvait voir des spermatozoïdes adhérents, par leur tête, au sommet des cellules qu'il avait décrites en 1864 sous le nom de cellules ramifiées. Voici comment il expliquait ce fait : les spermatozoïdes naissent aux dépens des cellules rondes arrivées à l'état de néma-

toblastes; puis entraînés vers la cavité du tube séminifère, ils rencontrent le sommet de la cellule ramifiée constituée par un protoplasma visqueux; par suite de cette viscosité, ils peuvent y rester adhérents pendant quelque temps.

Si nous comparons maintenant la manière de voir de Sertoli avec celle de Balbiani, nous voyons que ces deux auteurs diffèrent complètement d'opinion quant à la nature de l'élément en forme de chandelier, mais qu'ils sont à peu près d'accord quant à ce fait, que les spermatozoïdes se développent aux dépens des cellules arrondies; mais ce que Sertoli n'avait pas vu, c'est que ces cellules sont en relation par leurs prolongements avec les cellules polygonales des tubes, qu'elles sont des cellules filles. Quant à la colonnette protoplasmique qui soulève à un moment donné les groupes cellulaires, nous avons vu que Balbiani l'a fait provenir aussi d'une cellule polygonale.

Enfin dans un mémoire publié en 1878, La Valette Saint-Georges (42) décrit sur le testicule du taureau, du rat, de l'enfant nouveau-né et même de l'homme adulte, une disposition qui rappelle celle qu'il avait antérieurement observée sur les tubes séminifères des batraciens. Cette disposition, nous la décrirons bientôt.

Nous voyons donc qu'il peut encore exister des doutes sur la nature du phénomène qui donne lieu à la formation du spermatoblaste.

Il nous faut voir si chez les animaux inférieurs nous ne trouverons pas des dispositions plus simples et plus évidentes qui pourront nous guider pour interpréter les faits chez les mammifères.

Nous commencerons cette étude par les invertébrés.

La plupart des anatomistes qui se sont occupés de cette question se sont, de préférence, adressés aux mollusques gastéropodes.

En 1836, en même temps que Wagner faisait des travaux sur le testicule des passereaux, von Siebold (36) étudia le sperme de la paludine vivipare, il remarqua dans ce liquide la présence de deux sortes de spermatozoïdes. Puis parurent les travaux de Paasch (37) en 1843, un mémoire très important de Leydig en 1850 (38); en 1863, la thèse de Baudelot (39), intitulée : *Recherches sur l'appareil générateur des mollusques gastéropodes*; enfin, je signalerai plus spécialement les deux mémoires si importants publiés par M. Mathias Duval (40) en 1878, l'un est intitulé : *Recherches sur la spermatogénèse étudiée chez quelques gastéropodes pulmonés*; l'autre : *Étude sur la spermatogénèse chez la paludine vivipare*. Ce sont surtout ces deux mémoires que j'ai mis à contribution pour exposer les phénomènes de la spermatogénèse chez les invertébrés.

Comme le fait remarquer M. Mathias Duval, il faut étudier les glandes séminales de ces mollusques à différentes époques de l'année et voir ce qui se passe pendant la période de repos et pendant la période d'activité.

Vers la fin de novembre, la glande de l'Hélix est à peu près vide, et sur la paroi des culs-de-sac qui la composent, on voit un revêtement épithélial. Au milieu de ces cellules de revêtement se trouvent des éléments plus volumineux. Les uns sont des ovules femelles, d'autres se distinguant aussi par leur volume sont les ovules mâles ou cellules mères, aux dépens desquelles vont se développer les spermatoblastes.

Ces ovules mâles présentent un gros noyau entouré d'un protoplasma granuleux dans lequel va se faire tout d'abord une production endogène de noyaux. La présence de ces noyaux détermine par gemmation la production de bourgeons à la périphérie de la cellule mère. Dans chaque bourgeon se trouve un des noyaux déjà formés. Ce premier phénomène produit, les bourgeons peuvent se multiplier par segmentation. M. Mathias Duval a pu observer deux et trois noyaux dans chacune de ces cellules filles (Fig. 4, pl. 1).

La cellule mère se trouve donc ainsi recouverte de cellules filles qui sont implantées sur elle par un pédicule qui s'allongera de plus en plus. De sorte que les cellules filles, d'abord arrondies et piriformes, prendront la forme de massues ou de raquettes (Fig. 7, 8, 11).

Chez la Paludine vivipare (Pl. 1. Fig. 4) le même phénomène se produit. A la surface d'une cellule mère, munie d'un gros noyau que M. Duval appelle noyau principal (N. P.), on voit se former de nombreux spermatoblastes munis d'un noyau. Et ce phénomène est le même, tant pour les spermatozoïdes vermiformes que pour les spermatozoïdes filiformes.

Nous voyons que ce mode de formation du spermatoblaste, aussi bien chez l'Hélix que chez la Paludine vivipare, est tout à fait semblable à celui que Balbiani a signalé chez le rat.

Chez les poissons cartilagineux, chez les plagiostomes, en particulier, les spermatoblastes se développent aussi aux dépens des cellules qui tapissent les ampoules testiculaires. Il résulte des travaux de Semper (41) en 1875, et surtout des recherches antérieures de Balbiani (33) en 1870, que la

genèse des spermatoblastes se fait aux dépens de prolongements que les cellules de revêtement envoient à un moment donné vers le centre de l'ampoule.

C'est à propos de la spermatogénèse, chez les plagiostomes, que Balbiani a décrit un élément particulier qu'il considère comme un ovule femelle. Cet ovule situé au centre de l'ampoule, est le siège de phénomènes précurseurs sur lesquels j'aurai à revenir plus loin (*fig.* 13, *pl.* I).

Quand les spermatoblastes tant chez les Mollusques, que chez les Poissons cartilagineux sont définitivement formés, on les voit se disposer en faisceaux appendus à la paroi de l'ampoule séminale, au point où se trouvait la cellule mère.

Lallemand (*loc. cit.*), Bruch (43) et la plupart des auteurs qui avant la théorie actuelle sur la spermatogénèse, avaient étudié les ampoules séminales des Mollusques ou des Poissons cartilagineux, avaient remarqué cette disposition en faisceau des spermatozoïdes. Mais ils n'en avaient pas compris la signification.

C'est ainsi que Coste (*Histoire du développement des corps organisés*, t. 1, p. 427) a décrit la formation des spermatozoïdes, chez les limaces et chez les hélix, comme Lallemand l'a décrite pour la Raie. Dans une capsule oviforme, se développent par segmentation de nombreuses cellules; chacune d'elle donne lieu à la formation d'un spermatozoïde très long « contraint de s'enrouler plusieurs fois sur lui-même » dans la cellule qui le contient. (*Fig.* 1, *Pl.* I). Puis la vésicule se rompt et le spermatozoïde est mis en liberté dans la capsule oviforme. Quand cette dernière contiendrait ainsi un grand nombre de spermatozoïdes, ceux-

oi se réuniraient en faisceaux, on les verrait « se disposer de telle façon que toujours la partie renflée ou la prétendue tête de l'un, s'adosse à la partie renflée de l'autre, tandis que les extrémités effilées en queue, dirigées du même côté, se correspondent toutes. La cause d'une disposition aussi régulière et aussi constante nous est complètement cachée. » (1) Et plus loin, Coste ajoute que chez les Huitres, les Vénus et autres bivalves marins, les spermatozoïdes se groupent en amas réguliers, autour d'une « petite vésicule diaphane et à paroi très mince », qu'il est presque toujours parvenu à constater dans ses recherches.

Comme on le voit, Coste (44) adoptant absolument la théorie endogène, décrit comme secondaire le groupement des spermatozoïdes. Nous savons aujourd'hui que cette disposition est une conséquence de leur développement, et que ce n'est que plus tard qu'ils deviendront libres dans la capsule oviforme.

Étudions maintenant ce qui se passe chez les Amphibiens; ici le mode de développement des spermatozoïdes a été successivement étudié par Kölliker (1836), Ankermann (1837), Neumann (1875), Lavalette-Saint-Georges (1876), et plus récemment par MM. Balbiani (1879) et Mathias Duval (1880). Trois théories ont été mises en avant. Jusqu'à Balbiani le développement *endogène* est adopté par tous les auteurs. Il n'y a dissentiment que sur les détails. C'est ainsi qu'Ankermann démontre contrairement à ce qu'avait avancé Kölliker, que le spermatozoïde se développe aux dépens d'une cellule et non pas aux dépens d'un noyau.

(1) COSTE, *Histoire du développement des corps organisés*, t. I, p. 427.

Lavalette-Saint-Georges(42) fait une description très détaillée de la spermatogénèse. Suivant cet auteur, l'épithélium qui revêt la paroi interne des tubes séminifères produit par division, des cellules qui se disposent en une enveloppe (membrane folliculaire) autour d'une cellule centrale (spermatogonie). Celle-ci, par division de son noyau devient alors le point de départ de la formation d'un amas de petites cellules (spermatocyste), dont les plus extérieures, en contact avec la membrane folliculaire, se groupent pour former au spermatocyste une seconde enveloppe (membrane kystique).

Enfin, le noyau de chacune des cellules du spermatocyste devient la tête d'un spermatozoïde dont la queue se développe aux dépens du protoplasma cellulaire.

Balbani(33) qui a vu les mêmes faits, les interprète d'une façon différente. Pour lui, la membrane kystique n'existe pas; et la cellule centrale enveloppée par la membrane folliculaire n'est autre chose qu'un ovule primordial semblable à celui des Plagiostomes. Cet ovule ne se segmente pas pour engendrer le faisceau spermatique; il disparaît et les cellules du *spermatocyste* de Lavalette-Saint-Georges naissent non pas par segmentation de cet ovule, mais par bourgeonnement sur une seule des cellules du revêtement épithélial du tube séminifère. Elles sont placées sur un stolon émanant de cette cellule épithéliale. (On sait d'autre part que chez les Plagiostomes chaque cellule épithéliale émet un stolon semblable.)

Quant au noyau qu'apercevait Lavalette-Saint-Georges et qu'avaient vu Kölliker et Remak à l'extrémité du faisceau spermatique, ce n'est d'après Balbani que le noyau de la

cellule mère épithéliale, qui accompagne en effet chaque faisceau de spermatozoïdes.

Enfin, une troisième théorie, celle de Mathias Duval (40) est pour ainsi dire une théorie de conciliation. Suivant cet auteur en effet, il y a deux phases successives dans la spermatogénèse chez les Batraciens.

Tout d'abord (*développement endogène*), de grandes cellules (ovules mâles) se remplissant de nombreux noyaux au contact desquels se développent des spermatozoïdes alors que ces noyaux sont encore inclus dans leur cellule mère ; plus tard, seulement, des spermatoblastes en grappe se développent, et chacun d'eux correspond à l'un des spermatozoïdes en voie de formation (*développement exogène*).

Quant aux Poissons osseux, aux Reptiles et aux oiseaux, l'état trop imparfait des recherches qui ont été faites jusqu'à ce jour, sur le développement de leurs spermatozoïdes, ne nous permet pas d'en donner une relation.

De plus, nous devons admettre que les véritables spermatozoïdes chez le rat, par exemple, ne sont pas la cellule en grandeur tout entière, ainsi que Ebnér, Ponomov et Tournoux (31) l'ont décrite, mais qu'il faut réserver ce nom aux bourgeons qui se développent à l'extrémité interne de la cellule de la grande cellule. Il nous faut maintenant indiquer comment le spermatozoïde va se développer dans le spermatoblaste.

Développement du spermatozoïde. — Avant d'aborder cette question, sans décrire toutes les formes que peuvent présenter les spermatozoïdes, chez les différentes espèces

CHAPITRE III.

DÉVELOPPEMENT DU SPERMATOZOÏDE.

De cette étude de la formation des spermatoblastes, que nous venons de faire, nous pouvons conclure que chez la plupart des animaux, c'est le même processus qui préside à leur genèse. C'est-à-dire, que nous voyons une cellule produire, non par segmentation endogène, mais par gemmation à sa surface, des cellules filles qui deviennent les spermatoblastes. Nous avons constaté, en outre, que ces spermatoblastes sont de véritables cellules, toujours munies d'un noyau plus ou moins apparent, mais qui peut dans la plupart des cas, être démontré au moyen des réactifs colorants.

De plus, nous devons admettre que les véritables spermatoblastes chez le rat, par exemple, ne sont pas la cellule en chandelier tout entière, ainsi que Ebner, Pouchet et Tourneux (31) l'ont décrite, mais qu'il faut réserver ce nom aux bourgeons qui se développent à l'extrémité interne de la colonnette de la grande cellule. Il nous faut maintenant étudier comment le spermatozoïde va se développer dans le spermatoblaste.

Développement du spermatozoïde. — Avant d'aborder cette question, sans décrire toutes les formes que peuvent présenter les spermatozoïdes, chez les différentes espèces

d'animaux; étude d'ailleurs inutile au plan que je me suis tracé, il me faut cependant décrire le spermatozoïde d'une manière générale.

On peut, chez tous les animaux, considérer que le spermatozoïde est composé de trois portions.

1° La tête qui est plus ou moins volumineuse, plus ou moins arrondie ou allongée en bâtonnet, quelquefois en forme de crochet comme chez le rat, ou bien en spirale comme sur les spermatozoïdes filiformes de la Paludine vivipare.

2° Un segment moyen qui se colore fortement sous l'influence de l'iode;

3° Une extrémité caudale simple, quelquefois bifide, ou bien remplacé par un pinceau de véritables cils vibratiles. (*Fig. 5, pl. I.*)

Je ne parlerai que pour mémoire des spermatozoïdes du triton, qui sur toute sa longueur, la tête exceptée, porte une crête transparente et ondulée, qui fut décrite pour la première fois par Pouchet. Ces quelques notions nous seront utiles, pour bien étudier dans tous ses détails, la formation du spermatozoïde dans le spermatoblaste.

Je ne reviendrai pas sur l'opinion de Kölliker, de Ch. Robin, de Godard, de Henle sur le développement du spermatozoïde dans les cellules filles (*fig. 1, pl. I.*); j'ai suffisamment insisté sur ce sujet, en exposant la théorie de la formation endogène. Je ne m'occuperai que du spermatoblaste, tel qu'il est décrit aujourd'hui chez le rat. D'après Ebner, d'après Neumann, se montrerait à côté du noyau du spermatoblaste un globule brillant et arrondi qui bientôt prendrait la forme d'un clou puis d'un crochet. En même temps il vient faire saillie à l'un des pôles du spermato-

blaste. C'est la tête. A l'autre extrémité se forme un filament qui deviendra la queue.

Pour Sertoli et Lavalette-Saint-Georges, il se formerait bien dans le spermatoblaste un globule secondaire à côté du noyau. Mais il ne prendrait point part à la formation de la tête. D'après Sertoli, ce globule disparaît; pour Lavalette-Saint-Georges il s'annexe au noyau pour former une sorte de *capuchon céphalique*. C'est sur les batraciens que Lavalette-Saint-Georges a décrit cette disposition.

Balbani rejette complètement cette manière de voir; pour lui le noyau ne joue aucun rôle dans la formation de la tête qui se développe tout entière aux dépens de ce globule brillant qui apparaît à un moment donné dans le protoplasme cellulaire.

Pour les mammifères et le rat en particulier, Balbani adopte complètement la manière de voir de Ebner et de Neumann. Pour lui la tête, ou plutôt le globule brillant qui lui donnera naissance apparaît d'abord, puis se forme le filament caudal par bourgeonnement du protoplasme, enfin, dans le corps cellulaire apparaît le segment moyen. Une fois ces phénomènes accomplis, le noyau du spermatoblaste qui n'y a pris aucune part, disparaît peu à peu.

Dans les deux mémoires de M. Mathias Duval (40) sur l'Hélix et la Paludine vivipare, cette question de la formation du spermatozoïde dans les spermatoblastes se trouve étudiée avec de nombreux détails qu'il me faut résumer ici.

Dans le spermatoblaste, on voit se développer un globule d'aspect homogène, très réfringent, et se colorant par le carmin. Il est tout à fait indépendant du noyau et situé dans le pédicule qui réunit le spermatoblaste en forme de

raquette à la cellule mère. Il est tout d'abord enveloppé par le protoplasma, mais plus tard il se dégage et devient libre en même temps qu'il se transforme en tête du spermatozoïde. On peut donner à ce globule, le nom de globule céphalique. (Voir *fig. 12*, pl. 1.)

En même temps que se forme la tête, à l'autre pôle du spermatoblaste, par « une sorte de différenciation » dans le protoplasma, se montre le filament caudal qui bientôt s'allonge et émerge en dehors de la cellule.

Quant au segment moyen, il se développe aussi par différenciation dans le protoplasma. Phénomène qui semble débiter au voisinage de la tête déjà formée.

Dans certaines préparations on peut ainsi voir un spermatozoïde muni de ses trois segments, enveloppé d'un spermatoblaste qu'il dépasse à ses deux extrémités (v. *fig. 6 c.* pl. 1). Plus tard, par suite de l'allongement rapide du spermatozoïde, la cellule enveloppante se segmente et ses débris restent adhérents pendant quelque temps encore surtout au niveau de l'extrémité caudale (pl. 1, *fig. X.*)

La tête des spermatozoïdes s'est mise en contact avec la cellule mère des spermatoblastes dont le protoplasma se résorbe peu à peu, et chez l'hélix on voit toutes les têtes des spermatozoïdes réunis en faisceau venir adhérer au noyau principal qui plus tard disparaîtra à son tour (*fig. 11*).

Chez la paludine vivipare le développement du spermatozoïde, paraît être un peu différent, quoique au fond il soit le même.

Sur les spermatoblastes allongés et encore munis de leur noyau on voit à l'extrémité libre se former un pinceau de cils vibratiles (*fig. 8 et 6* à pl. I.) qui pénètre dans le corps

cellulaire et s'y termine par un léger renflement (*pl. I, fig. 6. A. B. C. et fig. 7 et 8*). Est-ce là le globule céphalique ? c'est là une question que M. Duval laisse en litige. Il n'a pu retrouver ailleurs le globule céphalique qu'il a pu si bien étudier sur l'hélix. Sauf ce léger détail, le reste du développement chez la paludine vivipare et le même que chez l'hélix.

Nous voyons d'après ce rapide exposé que la plupart des auteurs aujourd'hui, admettent que le spermatozoïde se développe, non aux dépens du noyau, mais aux dépens du corps cellulaire du spermatoblaste, et de plus, que le développement de la tête du spermatozoïde est précédé d'un phénomène particulier : la formation du *globule céphalique* (1).

(1) Voir aussi une communication de M. M. Duval à la Société de Biologie et Gaz. méd. de Paris, novembre 1878.

CHAPITRE IV.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

Nous venons d'étudier la spermatogénèse dans ses deux phases principales. 1° La formation des spermatoblastes; 2° celle des spermatozoïdes aux dépens de ces derniers. Mais on pourrait se demander, si le développement des spermatoblastes, est un simple phénomène de prolifération cellulaire; ou bien s'il n'y a pas là un phénomène particulier précurseur, venant de déterminer la production des spermatoblastes sur les cellules mères.

Chez les plagiostomes ainsi que l'ont observé Balbiani et Semper, les ampoules testiculaires ressemblent exactement à un follicule de Graaf. C'est-à-dire, qu'au centre de l'ampoule se trouve un gros élément semblable à un ovule (*fig. ix, pl. 1.*) Quant à l'épithélium, qui revêt la face interne de l'ampoule, il représente la couche granuleuse de l'ovisac. Semper (41) vit très bien que les spermatozoïdes ne se développaient aux dépens des cellules épithéliales de l'ampoule, qu'après la disparition de l'ovule central.

En 1873, dans un mémoire communiqué à l'Académie des sciences, Balbiani décrivit des phénomènes particuliers se passant dans cet ovule dont Semper n'avait fait que constater la disparition.

Balbani fit remarquer que dans cet ovule central, qu'il

appelle ovule primordial, à un moment donné se montraient de nombreux noyaux et qu'à la périphérie se développaient de nombreux bourgeons. Ces bourgeons, en s'accroissant arrivaient au contact des cellules épithéliales.

Une portion des bourgeons restait adhérente aux cellules épithéliales. Le reste, de chaque bourgeon, se rétractait, rentrait dans l'ovule femelle entraînant avec lui son noyau. Alors les cellules périphériques que l'on peut considérer comme les éléments mâles ayant reçu cette parcelle de la substance de l'ovule femelle, fécondés en quelque sorte par elle, envoyaient vers le centre de l'ampoule un prolongement, ce stolon sur lequel on voit se développer les spermatoblastes (pl. I, *fig.* 9).

Balbani a pu faire la même observation chez les batraciens, mais chez ces animaux il n'y a que les cellules appliquées contre la paroi du tube séminifère, et non toutes celles qui entourent l'ovule femelle qui se trouvent fécondées et produisent des spermatoblastes.

Chez les mammifères adultes, Balbani n'a pu retrouver son ovule, son élément femelle; mais, en examinant des testicules de fœtus ou de jeunes animaux, jeunes chats ou jeunes rats, il a pu constater l'existence de l'ovule primordial.

Adoptant cette idée que les tubes séminifères du testicule comme les tubes de Pflüger de l'ovaire se développent aux dépens de l'épithélium germinatif qui recouvre la face interne du corps de Wolff, il en conclut que les deux glandes présentent une sorte « d'hermaphrodisme histologique », état qui persisterait pendant toute la vie chez les poissons cartilagineux et les batraciens, mais qui,

chez les mammifères, disparaîtrait au moment de la puberté.

Chez les mammifères, tous les ovules femelles disparaîtraient donc, à un certain moment, après avoir produit sur les éléments mâles leur action fécondante. Ces derniers, définitivement fécondés, transmettraient à leurs descendants la propriété de donner naissance à des spermatoblastes.

Si j'ai insisté sur cette théorie de Balbiani qui, il faut le dire, n'est pas encore adoptée par tous les auteurs, c'est qu'au commencement de cette étude j'ai décrit cet élément auquel, en 1848, M. Ch. Robin a donné le nom d'ovule mâle.

Cet ovule mâle observé par Ch. Robin est-il l'élément décrit par Balbiani sous le nom d'ovule femelle? C'est peu probable. Les études de Ch. Robin ont porté sur les animaux adultes, et rappelons-nous que, d'après Balbiani, l'ovule femelle, chez les mammifères, disparaît au moment de la puberté. Il est permis de supposer que l'ovule mâle n'est autre que la cellule mère sur laquelle nous avons vu, par gemmation, se former les spermatoblastes. Mais ce n'est pas seulement l'ovule mâle de l'ancienne théorie qu'il nous faut retrouver, il nous faut voir si les dispositions des spermatozoïdes et de leurs éléments formateurs, telles que les ont figurées Kölliker, Robin, Godard, sont réellement aussi différentes de celles décrites par les auteurs modernes, qu'elles le paraissent au premier abord.

Nous ne pouvons supposer, en effet, que des observateurs tels que Robin et Kölliker n'aient pas bien vu ce qu'ils ont décrit.

Ne pourrait-on pas voir dans les petites cellules présentant dans leur intérieur un spermatozoïde enroulé, un de ces corpuscules enroulé sous l'influence de l'eau autour de la masse protoplasmique qu'il emporte avec lui en abandonnant le spermatoblaste ; et dans les grandes cellules de Kölliker remplies de spermatozoïdes, un faisceau de ces derniers dont les queues se seraient recourbées sous l'influence des conditions anormales dans lesquelles les avait placés l'examen microscopique.

Je ne fais là, bien entendu, que des hypothèses, mais je crois que ce sont des points qui mériteraient d'être mis à l'étude.

Ces faits, une fois démontrés, relieraient les deux théories qui semblent aujourd'hui si différentes l'une de l'autre.

Tous les faits que je viens d'exposer sont, il faut le dire, tirés d'observations faites sur les animaux. M'est-il permis d'en tirer des conclusions applicables à l'homme.

Jusqu'ici, très peu de recherches ont été faites sur le testicule humain. D'une part, les histologistes ont rarement à leur disposition des testicules frais ; d'autre part, on peut supposer que certaines dispositions anatomiques voilent les détails qui sont si apparents sur certains animaux, et, en particulier, chez le rat parmi les mammifères. Il faut, en outre, se rappeler que le testicule de l'homme fonctionne sans interruption à partir de la puberté, et que c'est là, probablement, une condition physiologique défavorable à l'étude de la spermatogénèse. Tandis que chez la plupart des animaux que nous avons passés en revue, le testicule ne produit des spermatozoïdes qu'à certaines époques, et qu'alors les phénomènes physiolo-

giques étant beaucoup plus actifs, il est plus facile chez eux d'observer les détails intimes de la spermatogénèse.

Nous trouvons, dans Kölliker, des faits sur lesquels il n'a pas insisté, et qui cependant peuvent être rapprochés des dispositions anatomiques observées chez le rat. Comme nous l'avons déjà vu, il décrit, appliquées sur la paroi du tube séminifère et formant la couche la plus externe, des cellules polygonales, munies d'un beau noyau. Balbiani décrit la même disposition chez le rat.

Autre fait. Kölliker connaissant la description des canalicules du rat publiée en 1864 par Sertoli, pratiqua des coupes sur des testicules de l'homme, après durcissement dans une solution de potasse, il entrevit les formes décrites par Sertoli. « Bien que je n'aie pas donné grande attention « à cet objet, dit-il, je crois cependant devoir considérer « cette observation comme exacte, car sur des canalicules « spermatiques qui avaient macéré dans la potasse caustique concentrée, j'ai entrevu les formes que Sertoli « représente. »

Si à ces faits nous ajoutons ceux que l'on a pu observer chez plusieurs représentants des diverses classes des vertébrés et des invertébrés, il est permis de supposer que chez tous les mammifères et chez l'homme lui-même, la spermatogénèse se fait aux dépens de cellules sur lesquelles se développent par gemmiparité des cellules filles ou spermatoblastes qui sont les véritables cellules séminales, les éléments aux dépens desquels se développe le spermatozoïde.

FÉCONDATION

CHAPITRE PREMIER.

La fécondation, d'après M. le professeur Robin « est un
« phénomène physiologique dont les agents essentiels sous
« le rapport anatomique, sont les ovules d'une part, et les
« spermatozoïdes de l'autre. Il est caractérisé par la péné-
« tration de quelques spermatozoïdes entiers au travers de
« la membrane vitelline, jusqu'au vitellus, et par la liqué-
« faction de ceux-ci dont la substance s'unit à celle du vi-
« tellus » (1).

De cette conjugaison de l'élément mâle et de l'élément
femelle résultent dans le vitellus, des modifications dont
le but final est la formation du blastoderme, blastoderme
aux dépens duquel se développera le nouvel être.

Je ne puis traiter dans ce travail, pour lequel si peu de
temps m'est accordé, que de la fécondation chez quelques

(1) *Dict. encyclop. des sciences méd.*, t. I, 4^e série, art. *Fécondation*.

mammifères et chez l'homme ; et s'il m'arrive de citer des faits observés sur d'autres vertébrés, ou sur les invertébrés, ce ne sera que pour tâcher d'élucider les points encore obscurs de la fécondation chez l'homme.

Vouloir étudier cette question au point de vue général, eût été de ma part, un projet bien téméraire, et par trop au-dessus de mes forces. Car cette étude, suivant l'expression de M. Ch. Robin « est, on peut le dire sans exagération, un sujet qui n'a plus de limites » (2).

Et cependant, le cadre que je me suis tracé est encore bien vaste, et je ne puis espérer de traiter complètement toutes les questions que l'on doit y faire rentrer.

C'est ainsi que tous les auteurs font commencer « tous les actes ou procédés physiologiques spéciaux de la fécondation » (1) à l'accouplement, à la copulation.

Je ne puis m'occuper ici de ces questions qui sont aujourd'hui bien connues, et partout parfaitement étudiées.

D'ailleurs, au point de vue général, l'accouplement et la copulation, ne sont que des actes accessoires. Chez beaucoup d'espèces animales, la fécondation peut s'accomplir sans eux. Et même chez les mammifères et chez l'homme, il est démontré depuis longtemps, que l'accomplissement intégral et complet de la copulation n'est pas nécessaire pour que la rencontre de l'élément mâle et de l'élément femelle, puisse se faire dans les conditions exigées pour que l'ovule arrive à se développer. On sait, en outre, depuis les expériences faites sur la chienne par Spallanzani (1) en 1780, par le professeur Rossi en 1782 (2), que le sperme peut être artifi-

(1) *Dict. encyclop. des sciences méd.*, t. 1, 4^e série, art. *Fécondation*.

(2) Ch. ROBIN. *Dict. encyclop.*

ciellement porté dans les voies génitales féminelles, la fécondation se fait, et l'ovule, ainsi fécondé, arrive à se développer.

On sait aussi que la fécondation artificielle chez la femme, entre les mains de J. Hunter, de Girault, (3) de Marion Sims (4), a donné des résultats complets. Il suffit donc que le sperme arrive dans les *voies génitales pour que la fécondation ait lieu*. Le coït n'est pas indispensable.

Chez la femme le sperme est éjaculé sur le museau de tanche. D'après quelques auteurs il y aurait à ce moment des mouvements spasmodiques du col, produisant une sorte d'aspiration qui ferait pénétrer le sperme dans la cavité du col. Ce fait n'est point admis par tous les physiologistes, et d'ailleurs, il est absolument inutile à la pénétration des spermatozoïdes. Les cas de conceptions produites pendant l'ivresse ou le sommeil anesthésique le prouvent surabondamment. Chez certains animaux, le cheval, le bœuf, le bélier, etc. Grâce à une disposition spéciale du pénis le sperme est directement éjaculé dans la cavité du col.

Mais ce sont là encore des conditions accessoires, des conditions adjuvantes, mais non pas nécessaires. On sait, en effet, que des spermatozoïdes déposés à l'entrée du vagin ont pu parcourir toute la longueur des voies génitales, et arriver jusqu'à l'ovule.

D'après Ruysch (5), qui a pu examiner des utérus de femmes ayant succombé immédiatement après le coït, on trouverait toujours des spermatozoïdes dans l'utérus.

Sims (5) en 1868, a publié une observation analogue; la femme avait été tuée 4 à 5 minutes après le coït, la cavité du col contenait beaucoup de spermatozoïdes. Cependant,

ainsi que l'ont fait observer Hausmann (6) en (1879) et Percy, ce phénomène de l'arrivée des spermatozoïdes dans l'utérus peut être modifié dans sa durée, suivant les conditions de forme ou de direction de l'utérus lui-même. Je n'insisterai pas.

Une question plus importante à étudier est de savoir :
1° quel est le point des voies génitales, où se fait la rencontre des deux éléments mâle et femelle.

2° Par quel mécanisme les spermatozoïdes peuvent arriver sur l'ovule.

Du lieu où s'opère la fécondation.

Jusqu'à l'époque où l'œuf fut définitivement démontré chez les mammifères, tous les auteurs enseignaient que la fécondation se faisait dans l'utérus.

Pendant longtemps encore nous voyons cette manière de voir être encore adoptée. C'est ainsi qu'en 1847. Pouchet, par de nombreuses recherches, tente de démontrer que les spermatozoïdes ne remontent jamais au delà de l'utérus.

Trompé par de nombreux plis que présente la muqueuse tubaire chez la femme, et surtout par la congestion de cette muqueuse au moment du rut ou de la menstruation, Pouchet (7) a cru voir là une barrière, *un mucus infranchissable*, suivant son expression, barrière que le spermatozoïde ne pouvait dépasser.

Cependant de Baer (7) avait déjà constaté dans la trompe de la chienne des œufs déjà fécondés. Il était réservé à Gerbe (8) et à Coste (9) de démontrer complètement que l'œuf ne peut être imprégné si, dans son trajet vers l'utérus, il a déjà dé-

passé la réunion du 1/3 externe avec les 2/3 internes de la trompe utérine.

En effet, tout en cheminant vers l'utérus, l'ovule s'entoure de mucosités, qui forment autour de lui une *couche dite albumineuse*.

Quand cette couche est formée le spermatozoïde ne peut plus pénétrer dans l'ovule, la fécondation ne peut donc avoir lieu. Si le spermatozoïde est déjà arrivé, cette couche albumineuse le fixe. Coste, trop absolu, prétendait que la rencontre du spermatozoïde avec l'ovule, se faisait toujours sur l'ovaire lui-même. Il avait observé sur des chiennes, sur des lapines, des ovaires couverts de spermatozoïdes, 10 à 12 heures après la copulation. Les cas de grossesse ovarienne ou abdominale venaient confirmer sa manière de voir.

Bischof adoptait la même opinion que Coste, et admettait que le spermatozoïde pouvait traverser la membrane du follicule de Graaf. Velpeau ne voulut jamais admettre les grossesses intra-ovariennes.

Il nous paraît très difficile que le spermatozoïde puisse arriver sur l'ovule si l'ovisac n'est pas ouvert. Et avec Balbiani (1) (10) nous pouvons supposer que dans les cas de grossesse intra-ovarienne, la paroi folliculaire s'est rompue et que l'œuf est resté emprisonné dans son disque prolifère resté adhérent au follicule de Graaf.

Mais il faut dire, que grâce à leur tendance à cheminer jusqu'à ce qu'ils trouvent l'ovule, les spermatozoïdes le plus souvent, le rencontrent plus tôt. Ce phénomène d'après

(1) BALBIANI. *Leçons faites au Collège de France* (in *Journal de micrographie*) 1879.

tous les auteurs, aujourd'hui, et en particulier M. Robin (1), a lieu dans le tiers externe de la cavité *tubaire*.

Il ne nous reste plus à étudier que le phénomène de la progression des spermatozoïdes dans les voies génitales. Nous savons que, pour que le corpuscule spermatique reste vivant et conserve toute son activité et l'énergie de ses mouvements, il lui faut un milieu alcalin; tout milieu acide le tue. Ce milieu alcalin il le trouve chez la femme, dans la partie supérieure du vagin, et surtout dans ce bouchon muqueux que sécrètent les glandes du col de l'utérus. La mince couche liquide interposée aux parois utérines est aussi alcaline.

D'après les recherches de Coste, de Henle (12), de Hensen (12), on sait aujourd'hui que les spermatozoïdes se meuvent avec une vitesse qui peut être évaluée en moyenne de 1^m, 2 à 2^m, 5 par minute.

Chez la femme, du col de l'utérus au pavillon de la trompe, la distance à parcourir est de 12 à 14 centim. Si l'on suppose que l'ovisac s'est rompu au moment du coït, ce qui peut avoir lieu quelquefois; c'est vers la dixième heures après la copulation que doit se faire la rencontre de l'ovule et du spermatozoïde.

Aujourd'hui tout le monde admet que c'est grâce à ces mouvements que les spermatozoïdes arrivent jusqu'à l'œuf. Il n'y a donc pas transport, mais progression (Robin) des spermatozoïdes.

Je ne citerai que pour mémoire d'opinion de Coste et de Liégeois (14).

Coste voyait dans le transport du sperme un phénomène de capillarité, et Liégeois un phénomène de diffusion des

liquides. Il est facile de répondre à la théorie de Coste. Pour que la capillarité se manifeste il faut que le tube capillaire soit vide, et là, tout au contraire, la mince cavité utérine est toujours remplie de liquide.

D'autre part, on sait que la portion liquide du sperme ne pénètre point dans l'utérus, qu'elle est rejetée au dehors; ce dernier fait suffit pour nous faire abandonner la manière de voir de Liégeois.

Il est une autre théorie qui au premier abord semble plus rationnelle : c'est celle qui fait jouer un rôle aux cils vibratiles de la muqueuse utérine. Mais on sait maintenant que les cils vibratiles des trompes et de l'utérus sont animés de mouvements qui tendent à faire cheminer vers l'extérieur les corps qui se trouveraient situés à leur surface. Les cils vibratiles sont donc plutôt un obstacle qu'un adjuvant à la progression des spermatozoïdes. Cependant, grâce à l'énergie de leurs mouvements, ces derniers (Balbani), parviennent à vaincre facilement cette résistance.

En résumé, c'est grâce à leurs mouvements propres que les spermatozoïdes se portent à la rencontre de l'ovule.

Il me resterait à parler maintenant des phénomènes qui accompagnent ou qui précèdent la sortie de l'ovule du follicule de Graaf, d'où quelques mots de la menstruation. Cette question est aujourd'hui trop bien étudiée dans tous nos traités classiques pour que je croie nécessaire d'y insister. Qu'il me suffise de dire que les recherches modernes semblent avoir confirmé l'opinion émise par Hippocrate. C'est que le moment le plus favorable, peut-être même le seul moment favorable à la fécondation, malgré l'opinion

contraire de Coste, c'est l'époque qui suit immédiatement la période menstruelle.

Mais, entendons-nous; c'est de la fécondation proprement dite, et non du coït que je veux parler. Il résulte des recherches de Raciborski (55) que c'est le coït qui précède les règles qui fournit les spermatozoïdes destinés à féconder l'ovule qui, nous le savons, est le plus souvent expulsé de l'ovisac immédiatement après la période menstruelle.

Ce dernier fait nous montre que les spermatozoïdes peuvent séjourner dans les voies génitales et y conserver pendant un certain temps leurs propriétés fécondantes (1).

(1) On a cité, comme preuve de la survie du spermatozoïde, l'exemple du chevreuil qui entre en rut en juillet, et chez lequel l'œuf ne se développerait que quatre mois après. On sait aujourd'hui que la fécondation a lieu au moment du coït, et que c'est l'œuf ainsi fécondé qui sommeille pendant quatre mois.

CHAPITRE II

DE L'OVULE

Avant d'étudier les phénomènes intimes qui précèdent et accompagnent la fécondation, je crois devoir exposer en peu de mots, telle que nous la connaissons aujourd'hui, l'anatomie de l'ovule encore contenu dans le follicule de Graaf. En un mot, décrire l'ovule avant qu'aucune modification dans sa structure, avant qu'aucun phénomène de maturation ne se soit produit.

L'ovule chez les mammifères et chez l'homme n'est réellement bien connu que depuis les travaux de von Baër en 1827 (7).

Malgré les recherches de Fabrice d'Aquapendente (1) sur l'œuf du poulet en 1625, malgré l'aphorisme de Harvey, *Omne vivum ab ovo*, jusqu'à la fin du dix-huitième siècle médecins et philosophes ne firent que reproduire dans leurs écrits les hypothèses d'Hippocrate et d'Aristote sur la fécondation. Galien, il est vrai, avait reconnu que l'ovaire est l'analogue du testicule. Mais pour lui l'ovaire sécrétait aussi un liquide séminal qui, mélangé dans l'utérus avec celui du testicule, donnait lieu à la formation du nouvel être.

Il était réservé à Régnier de Graaf (17) de faire une découverte qui, bientôt suivie par celle de Leuwenhoeck, devait renverser à jamais les idées jusqu'alors adoptées sur la fécondation chez les mammifères.

En 1672, Régnier de Graaf publia à Leyde ses premiers travaux sur l'ovaire des animaux domestiques.

Il avait remarqué que pendant la parturition chez ces animaux, on pouvait compter à la surface de l'ovaire autant de cicatrices qu'il y avait de petits dans l'utérus. Il observa ensuite et décrivit avec exactitude les cavités vésiculeuses qui portent son nom et qu'on appelle aujourd'hui follicules de Graaf ou ovisacs. Pour lui, le follicule tout entier constituait l'œuf des mammifères.

Cette théorie de l'oviparité chez les mammifères fut combattue avec acharnement surtout par Swammerdamm (Longet). La découverte des spermatozoïdes qui aurait dû (il le semblerait du moins au premier abord) confirmer la découverte de de Graaf, en montrant que chez la femelle comme chez le mâle existait un élément anatomique destiné à la procréation, et que ces deux éléments réunis contribuaient chacun pour leur part à la formation des fœtus, devint une arme entre les mains des adversaires de de Graaf.

Cependant l'idée de l'ovulation chez les mammifères et chez l'homme ne fut point absolument abandonnée, et les expériences de Spallanzani (1) vinrent en donner une preuve, sinon anatomique du moins physiologique. En 1797, Cruikshank (18) sur la lapine; en 1825, Prévost et Dumas (19), sur l'ovaire du même animal, virent et signalèrent le véritable œuf des mammifères.

J'ai déjà dit qu'en 1827 von Baër découvrit ou plutôt dé-

crivit complètement le véritable ovule. Presque à la même époque, Purkinje (20) découvrait la vésicule germinative chez les oiseaux, et Wagner la tache germinative (21).

En 1834 (9), Coste découvre chez l'homme la vésicule germinative et donna de l'ovule une description presque aussi complète que celle que les anatomistes contemporains donnent aujourd'hui. (Coste, *Rèch. sur la génér. des mammifères.*)

Les ovules, qui, pour chaque ovaire, sont au nombre de plus de 35,000, suivant les recherches de M. le professeur Sappey (22), existent dans l'ovaire déjà bien avant la naissance. M. Robin (11) a trouvé des ovules sur des embryons de 55 jours et longs de 3 centimètres et demi.

Depuis les recherches de Pflüger (23), en 1863, et les travaux de Waldeyer (24), en 1870, on sait que les ovules prennent naissance dans des cordons épithéliaux qui proviennent de l'épithélium germinatif et sont connus sous le nom de tubes de Pflüger.

L'épithélium germinatif, qui est une formation du foyer moyen du blastoderme, tapisse la face interne du corps de Wolff et se distingue par sa forme cylindrique de l'épithélium plat de la cavité pleuro-péritonéale.

De sa face profonde partent des bourgeons épithéliaux qui ne sont autres que les tubes de Pflüger. Les ovules se forment par différenciation de certaines de ces cellules qui deviennent plus volumineuses. L'œuf complètement développé se compose chez les mammifères : 1° d'une membrane, d'une paroi cellulaire épaisse à peu près transparente. Cette enveloppe présente des stries rayonnantes décrites en 1854 par Remack (25) sous le nom de canaux poreux.

Van Beneden (26) les considéra aussi comme des canalicules par lesquels les spermatozoïdes pourraient pénétrer jusqu'au vitellus. Depuis 1875, il est revenu sur cette opinion, et pour lui comme pour la plupart des anatomistes, aujourd'hui, sur l'œuf des mammifères, la membrane vitelline ne présente aucun orifice.

Il paraît en être de même chez tous les animaux, vertébrés ou invertébrés, dont la membrane vitelline est molle et peu résistante.

Chez les animaux dont les œufs sont, comme chez la plupart des poissons, munis d'une coque dure et résistante, on observe un petit orifice particulier, le micropyle, qui met en communication la cavité vitelline avec l'intérieur.

Sous la membrane vitelline se trouve un corps cellulaire d'aspect granuleux : c'est le vitellus.

Enfin, dans le vitellus, un noyau vésiculeux, transparent, probablement constitué par un liquide contenu dans une paroi propre : c'est la vésicule germinative ou vésicule de Purkinje.

Cette dernière est elle-même munie d'un nucléole ou tache germinative.

On voit qu'à cet état de développement l'ovule peut être considéré comme une véritable cellule.

S'il est complet comme cellule, il faut dire qu'il n'est pas encore mûr pour la fécondation. Ce sont ces modifications ultérieures que nous allons étudier dans un chapitre suivant.

Jusqu'à ces derniers temps, aucun autre noyau que la vésicule germinative n'avait été signalé dans l'ovule.

Cependant, dès 1845, dans l'œuf de l'araignée domes-

otique, von Vittich (27) avait signalé un corps particulier à côté de la vésicule germinative. Carus (28), von Siebold (29), Leydig (30) purent l'observer aussi sur le même animal. Carus lui donna le nom de noyau vitellin. Il fit remarquer aussi que dans les œufs méroblastiques ce noyau était toujours situé dans la portion plastique de l'œuf, tandis que la vésicule germinative correspondait à la portion nutritive (1).

Carus et Bürmeister (31) l'observèrent encore chez beaucoup d'autres animaux.

Enfin, en 1864, M. le professeur Balbiani (2) put constater la présence de ce corps non seulement chez les invertébrés, mais encore chez plusieurs vertébrés, en particulier la chienne, l'écureuil, la chatte, la vache et même chez la femme (V. *fig. 3, pl. II*).

A cet élément, Milne-Edwards et Balbiani donnent le nom de vésicule embryogène. Pour eux, c'est une cellule, car on y observe un corps cellulaire, un noyau et un nucléole.

D'après ces auteurs, cette vésicule embryogène ne préexisterait pas dans l'ovule, elle y pénétrerait par un mécanisme que nous aurons à décrire plus tard à propos de la formation du noyau vitellin.

Pour le moment, je ne signale cette vésicule qu'au point de vue anatomique.

Enfin, qu'il me suffise de dire, en terminant ces considérations anatomiques, qu'on donne le nom d'œufs *holo-*

(1) Voir BALBIANI. *Leçons sur la génér. des vertébrés*, p. 255.

(2) BALBIANI. *Sur la constitution du germe dans l'œuf avant la fécondation* (In *Compt. rend. Acad. des sciences*, 1864,

blastes à ceux dont la segmentation comprend tout le vitellus (mammifères, batraciens, cyclostomes, mollusques, etc.); d'œufs *meroblastes* à ceux dans lesquels la segmentation reste localisée dans une partie du vitellus (oiseaux, reptiles, plagiostomes, poissons osseux, *céphalopodes*).

CHAPITRE III.

FÉCONDATION PROPREMENT DITE.

Si je devais suivre l'ordre chronologique des phénomènes qui se manifestent dans l'œuf avant et après l'arrivée des spermatozoïdes sur la membrane vitelline, je devrais m'occuper tout d'abord de la vésicule germinative. Mais ce phénomène si remarquable se lie d'une façon intime avec d'autres modifications qui se produisent dans le vitellus après l'arrivée de l'élément mâle. Je crois donc qu'il vaut mieux examiner tout d'abord comment se fait la pénétration des spermatozoïdes dans le vitellus, et nous occuper ensuite des phénomènes de la maturation de l'œuf et de ceux qui succèdent à la fécondation.

Leuwenhoëk (32) avait soupçonné le rôle du spermatozoïde. Mais c'est aux fécondations artificielles sur les œufs de grenouilles, faites pour la première fois par Spallanzani (1), que l'on doit la démonstration de ce fait, que les spermatozoïdes sont les éléments fécondateurs des ovules.

A cette époque régnait la théorie de l'aura seminalis. L'œuf était fécondé par une sorte de vapeur subtile qui se dégageait du sperme. Spallanzani (1) plaçant dans un premier verre de montre des œufs de grenouille, dans un second du sperme, les disposa de telle sorte que, quoique

très rapprochés, le sperme ne pouvait toucher les œufs; mais toutes les vapeurs qu'il pouvait émettre ne pouvaient se dégager sans passer sur les œufs du premier récipient.

Dans ces conditions, la fécondation ne se produisit pas. Puis ensuite, au moyen d'une aiguille portant sur l'œuf la liqueur séminale, il vit que l'ovule était fécondé.

Mais il fit mieux encore, il filtra le sperme des grenouilles, et vit que le liquide qui passait à travers le filtre était infécond, tandis que « la partie grossière » du sperme qui restait sur le filtre, c'est-à-dire les spermatozoïdes, jouissaient de la propriété fécondante.

Prévost et Dumas, en 1824 (34), pratiquèrent des expériences analogues à celles de Spallanzani. Ils s'attachèrent surtout à démontrer que, pour que la fécondation ait lieu, il faut un certain nombre de spermatozoïdes vivants mis en contact avec les œufs. Ils purent observer la pénétration des animalcules spermatiques dans la couche gélatineuse qui enveloppe l'œuf de la grenouille, et démontrèrent que si cette couche est gonflée par l'eau, la pénétration ne peut plus avoir lieu.

En 1840, Barry (34) observa, sur l'œuf de la lapine, la pénétration du spermatozoïde jusque sous la membrane vitelline. Coste, Bischoff (35) observent plus tard les spermatozoïdes dans la couche périvitelline, dans cette couche translucide qui sépare le vitellus granuleux de la membrane d'enveloppe de l'œuf.

Mais c'est à Meissner (36), Newport (37), Nelson (38), que l'on doit d'avoir démontré que le spermatozoïde pénètre jusque dans le vitellus et y disparaît.

Si l'on étudie les œufs dans la série animale, on voit que

les uns présentent une enveloppe, une coque dure(1) et résistante, comme on l'observe chez les poissons et les insectes; les autres une enveloppe molle ou gélatineuse.

Sur les œufs à coque dure, on peut observer en un point un orifice faisant communiquer la cavité vitelline avec l'extérieur. C'est le micropyle que, depuis les recherches de Kéber, de van Beneden, de Barry, tous les anatomistes reconnaissent comme étant la porte d'entrée des spermatozoïdes (Pl II, fig. 5).

Chez les poissons, cet orifice que l'on doit plutôt considérer comme un canal creusé dans l'épaisseur de la membrane vitelline, cet orifice, dis-je, a, suivant les espèces, soit la forme d'un entonnoir, soit celle d'un sablier.

Ch. Robin, dans la description qu'il donne du micropyle dans l'œuf de néphélis, fait remarquer qu'il est souvent très difficile de l'apercevoir à cause de la transparence de la membrane vitelline, et que, d'autre part, il est toujours situé en un point d'élection par où va pénétrer le spermatozoïde et commencera plus tard la segmentation du vitellus. Gerbe (8) et Coste avaient déjà constaté la même particularité chez d'autres animaux.

Après la découverte du micropyle chez les poissons et les insectes, beaucoup d'auteurs, entre autres Kéber et van Beneden (26), décrivirent le micropyle sur les œufs des mammifères; mais il faut dire que ces observateurs ne purent arriver à démontrer ce micropyle d'une manière bien évidente. Il est vrai qu'on peut observer sur une coupe

(1) Il ne faut pas confondre cette coque dure, avec celle qui entoure l'œuf des oiseaux, cette dernière se forme dans l'oviducte, consécutivement à la fécondation.

de l'ovule des striations dans la membrane vitelline, striations qui sont disposées suivant la direction des rayons de l'œuf.

Ces striations furent à tort considérées comme des petits canalicules par où les spermatozoïdes pouvaient pénétrer. Aujourd'hui, il est admis par tous les anatomistes et par van Beneden lui-même que l'œuf des mammifères ne présente pas de micropyle.

De la présence ou de l'absence du micropyle, résultent, on le voit, deux dispositions anatomiques distinctes, et, par conséquent, deux modes différents de pénétration des spermatozoïdes, suivant les espèces animales.

Quand l'œuf est muni d'un micropyle, on voit les spermatozoïdes d'abord répandus sur la face externe de la membrane vitelline arriver sur le petit orifice, et là se disposant suivant le rayon de l'œuf, ou bien obliquement, s'engager ainsi dans le micropyle. Le plus souvent, un ou deux à la fois seulement. D'après M. Robin (43), la pénétration des spermatozoïdes cesse au bout d'une heure sur l'œuf des néphélis, et l'on peut voir quelquefois « un certain nombre « d'entre eux qui restent arrêtés en petit faisceau à l'endroit « où les autres ont pénétré, et cela de telle sorte que la « moitié de leur longueur se trouve hors de l'ovule, et « l'autre en dedans. » (*Dict. encycl. art. fécondation*).

Ainsi donc, sur l'œuf à micropyle, la pénétration se fait sur un seul point. Sur les œufs à enveloppe molle le phénomène de pénétration est tout autre. Tous les points de la surface de la vitelline peuvent donner passage au spermatozoïde.

Van Beneden (men. de 1875) a vu sur l'ovule de la lapine

un grand nombre de corpuscules spermatiques engagés dans l'épaisseur même de la membrane vitelline, tandis que d'autres, ayant déjà pénétré, se mouvaient encore dans le liquide périvitellin. Van Beneden (45) n'a jamais pu apercevoir de spermatozoïdes dans le vitellus lui-même. D'après les recherches de Weil et de Hensen (25), une fois que les spermatozoïdes ont pénétré sous la membrane vitelline, ils ne présentent des mouvements que pendant un quart d'heure, puis meurent. C'est ainsi qu'on en trouve un certain nombre immobiles et nageant encore dans la couche liquide qui entoure le vitellus.

Chez la lapine, le phénomène de la pénétration des spermatozoïdes peut s'observer vingt et vingt-deux heures après la copulation. Ainsi que l'ont constaté van Beneden et Campana (1). Ce qui prouve que le phénomène était encore en pleine activité, c'est que ces deux observateurs ont pu voir quelques spermatozoïdes se mouvoir encore autour du vitellus. Nous savons, en effet (Hensen et Weil), que le spermatozoïde ne peut vivre qu'un quart d'heure après sa pénétration dans l'œuf.

Dans ces dernières années, Hertwig (39), Fol (40), Selenka (41), ont fait de nouvelles recherches à ce sujet. Fol, en employant les procédés les plus délicats et les plus minutieux, est arrivé à pouvoir suivre complètement le phénomène de la fécondation et en particulier celui de la pénétration des spermatozoïdes sur les ovules de *Asterias glacialis*.

Il s'est servi d'un petit appareil appelé compresseur qui

(1) *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 1877.

permet d'écarter ou de rapprocher deux lames de verre sous le microscope, sans déranger les objets à observer.

Ces deux lames de verre sont parallèles, et restent parallèles pendant les mouvements qu'on leur fait subir. Sur l'une des lames il plaça une gouttelette d'eau de mer contenant des spermatozoïdes, sur l'autre un ovule non fécondé.

Puis rapprochant ses deux lames de verre, il mit en contact le sperme et l'ovule. Les premiers phénomènes de la fécondation, quelque rapides qu'ils puissent être, ne pouvaient donc lui échapper.

Il a constaté les faits suivants :

A peine la tête du spermatozoïde touche-t-elle la couche *albumineuse ou muqueuse* de l'œuf que la tête est prise. La queue se meut toujours et ses mouvements tendent à faire pénétrer le spermatozoïde dans l'intérieur de l'œuf.

Puis on voit du côté du vitellus, dans un point correspondant au point d'arrivée du spermatozoïde, se former une éminence conique qui va à la rencontre du spermatozoïde. Ce cône d'attraction, suivant l'expression de Fol, vient se mettre en contact avec la tête. La tête pâlit et se confond en quelque sorte avec la substance même du cône d'*attraction* et disparaît complètement.

La queue élargie reste adhérente au cône et finit par se confondre complètement avec lui. Puis le cône d'attraction disparaît pour faire place à une nouvelle production du vitellus, le cône d'exsudation qui sort du vitellus dans le point même qui avait donné naissance au cône d'attraction. Sur les parties latérales de ce premier cône se montrent de petits cônes secondaires, et au premier abord, si l'on n'avait

pas suivi la succession de tous les phénomènes que je viens de décrire, on pourrait confondre cette dernière disposition, avec un bouquet de queues de spermatozoïdes engagés dans l'enveloppe de l'œuf. Nous venons de voir que pour Fol cette figure a une toute autre signification.

Enfin le cône d'exsudation disparaît à son tour et à sa place sur le vitellus se montre une sorte de petit cratère.

D'après Fol, chez l'astéris, il ne pénètre jamais qu'un seul spermatozoïde dans le même ovule. Tous ces phénomènes dureraient à peine quelques minutes.

Chez l'oursin, Selenka (41) a décrit un phénomène un peu différent. Le spermatozoïde s'engage dans l'enveloppe de l'œuf, la queue reste en dehors. La tête semblerait se détacher et aller se perdre dans le vitellus. Quant au segment moyen, il donnerait lieu à la formation d'un corps particulier sur lequel il nous faudra revenir plus loin.

Kuppfer (42), Casberla (43), ont observé chez la lamproie la production d'une éminence sur le vitellus. Cette éminence douée de mouvements amiboïdes va à la rencontre du spermatozoïde, comme le cône d'exsudation, et l'attire vers l'intérieur de l'œuf.

Van Bambecke (1870) (44) Balbiani (10), ont pu observer sur l'œuf des batraciens, des traînées de pigment qui ne sont autres que la trace que le spermatozoïde a laissée de son passage. Cette traînée de pigment s'enfonce dans le vitellus, et à son extrémité se trouve une dilatation claire contenant un élément particulier. (Manuscrit communiqué par M. le d^r Henneguy).

Nous venons de suivre le spermatozoïde jusque dans la zone claire périviteline et même jusque dans le vitellus lui-

même. Arrivé là que devient-il ? Dans ses recherches sur l'œuf des néphélis, le professeur Robin a vu qu'il fallait distinguer deux sortes de spermatozoïdes, dans ceux qui ont pénétré au dessous de la membrane vitelline ; les uns se mettent en contact avec le vitellus ; ce sont les spermatozoïdes utiles, les autres restent en suspension dans le liquide périvitellin, ce sont les spermatozoïdes en excès.

Les premiers disparaissent rapidement, les seconds persistent plus longtemps, mais finissent aussi par disparaître à leur tour. Quelques-uns peuvent persister jusqu'à l'éclosion.

Tous ceux qui se sont mis en contact avec le vitellus, disparaissent avons-nous dit, mais par quel mécanisme ? Pour M. Robin, il y aurait là un phénomène comparable à celui qui amène la disparition brusque et rapide des cellules de la levure de bière dans certains liquides. (Robin, *art. fécondation. Dict. encycl.*).

L'élément anatomique n'est point dissout, ses molécules ne sont point séparées par l'interposition d'un liquide ; mais c'est la substance même du spermatozoïde que se liquéfie, comme un morceau de glace devient liquide sous l'influence de la température. Il y a donc, là, suivant M. Robin, non point « dissolution mais liquéfaction du spermatozoïde ».

La substance de cet élément anatomique se répandrait dans le vitellus et se mélangerait avec lui, de sorte que ce dernier, une fois fécondé, contiendrait des matériaux provenant à la fois et de la femelle et du mâle. Et ainsi se trouverait simplement expliqué comment le nouvel être pourra posséder en même temps les qualités ou les défauts du père et de la mère. (Voir *Dict. encyclop.*, p. 364, t. I, 4^e série).

D'après cette manière de voir, il résulterait que le spermatozoïde disparaît complètement et qu'ensuite, dans le vitellus, il ne serait remplacé par aucun autre élément anatomique.

Bischoff en 1847 (35), écrivait une théorie d'après laquelle l'action du spermatozoïde sur le vitellus, serait de nature catalytique, qu'il y ait entre les deux une fusion ou un simple contact.

Dans ses recherches sur l'œuf de la lapine, Van Beneden (26), n'a jamais pu voir de spermatozoïdes dans le vitellus lui-même, mais il y a quelques-uns de ces corpuscules appliqués à la surface du vitellus. Il en conclut que la substance spermatique ne se répand pas dans tout le vitellus, mais se fusionne seulement avec sa couche superficielle.

Il émet sous forme hypothétique, il est vrai, qu'au point d'accolement du spermatozoïde avec le vitellus, se formait un élément particulier, le pronucléus mâle.

Ce phénomène de la production d'un nouvel élément à la périphérie du vitellus, avait été signalé depuis longtemps par Warneck (1850), dans ces derniers temps, Hertwig (39), Selenka (41), Fol (40), ont étudié avec soin ce phénomène.

Nous avons vu, d'après Fol, qu'après la pénétration des spermatozoïdes et la disparition du deuxième cône, ou cône d'exsudation, chez l'*astéris glacialis*, il se formait à la surface du vitellus une sorte de petit cratère (1). Bientôt en ce point qui correspond au lieu de pénétration du spermatozoïde se montre une petite tache claire, autour de

(1) Lacaze-Duthiers, sur l'œuf du *Dentale* a aussi observé un mamelon situé au pôle opposé aux globules polaires.

laquelle les granulations vitellines prennent une disposition rayonnée. Fol, donne à ce corps particulier le nom d'aster mâle. C'est le pronucleus mâle d'Auerbach (45), de Van Beneden (26), de Strasburger (46). Nous verrons plus loin le rôle qu'on lui attribue dans la formation du noyau vitellin. Quand un seul spermatozoïde pénètre dans l'œuf, comme chez les astéries, il se forme un seul aster mâle. Si au contraire plusieurs zoospermes pénètrent dans l'œuf, comme Bütschli (O) l'a constaté chez les limnées, il se forme un noyau clair, pour chaque spermatozoïde. D'où, production de plusieurs asters mâles.

En résumé, les auteurs que je viens de citer, au lieu d'admettre que les spermatozoïdes se liquéfient et disparaissent complètement, les font se transformer dans le vitellus en un élément particulier, qui, d'après eux, jouerait un rôle des plus importants dans la formation du *noyau vitellin*.

Disparition de la vésicule germinative.

Maintenant il nous faut revenir en arrière et voir quels sont les phénomènes qui se sont produits dans l'ovule avant l'arrivée du spermatozoïde, comment il a été préparé à recevoir l'élément fécondateur. En un mot, il nous faut étudier comment l'œuf arrive à maturation.

Dans son évolution depuis la période embryonnaire jusqu'au moment où il sera fécondé, l'ovule passe par plusieurs états successifs. D'abord c'est une simple cellule ne se différenciant par aucun caractère des autres éléments au milieu desquels elle se trouve plongée. Mais, plus tard, cette cel-

lule devient plus volumineuse, son noyau augmente de volume en même temps qu'il devient vésiculeux, se remplit d'un liquide transparent contenu dans une mince pellicule. Le nucléole persiste (tache germinative). Tel est l'œuf complet des mammifères; telle est la description que Coste en donna le premier. Mais il faut, nous l'avons déjà dit, que l'œuf subisse encore d'autres modifications pour pouvoir être fécondé.

Le premier phénomène qui se produit est la disparition de la vésicule germinative de Purkinje. Coste, qui le premier a bien étudié ce fait important sur les vertébrés, a constaté qu'il ne commençait à se produire que lorsque l'ovule avait quitté l'ovisac et avait été saisi par le pavillon de la trompe.

La disparition de la vésicule germinative avant la fécondation fut constatée presque aussitôt après que la vésicule germinative fut connue des anatomistes. Purkinje (20), Baer (7) constatèrent ce phénomène; ils admirent que la vésicule se dissout et que sa substance se mélange au vitellus pour constituer ensuite le blastoderme.

Coste (9), qui a donné sur la disparition de la vésicule germinative les détails les plus précis et les plus exacts, admet aussi que le noyau de l'œuf disparaît complètement et se mélange au vitellus. Cette disparition est, suivant l'expression de Coste, « le terme naturel d'une partie qui a complètement épuisé son rôle. »

Cependant cette disparition complète ne fut pas adoptée par tous les auteurs. Jean Muller (48), Leydig (49), Gegenbaur (50) pensaient que la vésicule n'était que cachée par les granulations vitellines, mais qu'elle persistait dans

l'ovule et qu'après la fécondation elle devenait le noyau vitellin.

Wagner (21) soutint une opinion mixte. Pour lui, la vésicule disparaissait, mais son nucléole, la tache germinative, persistait pour former le noyau du vitellus.

Bischoff, tout en admettant que la vésicule se dissout, fait provenir de sa substance les globules polaires et le noyau de segmentation. Nous allons voir bientôt que cette idée de Bischoff (35) a été reprise dans ces derniers temps et que les recherches récentes semblent confirmer, en grande partie du moins, les vues de cet auteur.

Van Beneden (*loc. cit.*), sur les ovules de la lapine, a constaté ce fait sur lequel Coste, depuis longtemps, avait insisté, que la vésicule germinative, au moment de disparaître, quitte le centre du vitellus pour se diriger vers la circonférence et devenir excentrique. D'après cet auteur, la vésicule arriverait ainsi jusqu'à se mettre en contact avec la membrane vitelline et là s'aplatirait.

Au dessous de cette vésicule germinative aplatie, le vitellus s'éclaircit, ses granulations disparaissent sur un espace limité qui prend la forme lenticulaire, et se distingue par sa transparence du reste du vitellus.

Van Beneden donne à l'ensemble de cette figure ainsi produite le nom de *lentille cicatriculaire*. Au milieu de cette lentille se trouve le nucléole aplati sous forme de plaque. C'est la plaque nucléolaire. Tout en s'aplatissant, la vésicule laisserait échapper son contenu, qui, mélangé avec quelques nucléoles, donnerait ainsi naissance au premier globule polaire. Quant à la plaque nucléolaire, elle deviendrait, plus tard, le second globule polaire.

On voit que van Beneden admet que la vésicule germinative est expulsée hors du vitellus et qu'en cela il semble revenir à la théorie de l'impulsion, émise il y a longtemps déjà, par F.-A. Pouchet (51), 1847.

Comme nous allons le voir, les recherches récentes d'Auerbach (45), de Bütschli (47), de Hertwig (37), de Fol (40), ont fait revivre, en partie du moins, la théorie de Pouchet. Pour ces auteurs, en effet, une portion seulement de la vésicule germinative est expulsée, et ce qui en reste est destiné à produire, ainsi que nous le verrons plus loin, un élément particulier connu aujourd'hui sous le nom de pronucléus femelle.

Comme Coste, comme van Beneden, Fol a observé et décrit la migration vers la périphérie de la vésicule germinative. Quand elle est arrivée dans sa situation excentrique, on voit, dit Fol, les contours de la vésicule devenir irréguliers, plus pâles, et disparaître presque complètement. Dans les figures qu'il donne de ce phénomène chez l'*Asterias glacialis*, on voit entre le centre et la circonférence de l'œuf un espace clair, à bords irréguliers et indécis et contenant des granulations; mais des granulations qui par leur petitesse se distinguent facilement des granulations plus volumineuses du vitellus. Au milieu de cet espace se montrent des corps sous forme vague de noyau et se colorant plus fortement que la substance voisine sous l'influence du réactif. Sur les bords de cet espace clair on peut voir, dans certains cas, quelques débris de la membrane vésiculaire.

Quant à la tache germinative, elle disparaît en même temps que la vésicule.

Quand ces phénomènes sont accomplis, on voit appa-

raître au niveau de l'espace clair une figure particulière, constituée au centre par un petit corps arrondi et transparent, et à la périphérie par des rayons qui sont eux-mêmes produits par les granulations qui autour du corps transparent se rangent suivant des lignes à disposition rayonnée, ayant pour centre l'élément que je viens de signaler.

De cet ensemble résulte une figure que l'on peut comparer à un petit soleil. Fol lui donne le nom d'*aster*. Bientôt, dans le voisinage du premier aster s'en forme un second à peu près semblable; enfin, entre les deux se montrent des lignes courbes appelées *rayons bipolaires*; sur leur milieu se montre un léger renflement, leurs extrémités viennent se terminer sur les deux asters, et leur ensemble constitue ainsi une figure fusiforme; les anatomistes qui l'ont décrite lui donnent le nom de *fuseau* (V. *fig.* 12, pl. II).

Les deux asters réunis par le fuseau constituent ce que Auerbach a appelé figure karyolytique ou Haltère et Fol, l'*Amphiaster*.

Cet amphiaster présente, après sa formation, une direction parallèle à une corde de la circonférence de l'œuf; mais bientôt, on le voit, en quelque sorte, basculer et devenir parallèle au rayon (V. *fig.* 10, pl. II).

L'apparition de l'amphiaster indique le terme du phénomène qui amène la disparition de la vésicule germinative, et le début des modifications qui auront pour conséquence la formation des globules polaires.

Maintenant il faut nous demander ce qu'est cet amphiaster, qu'elle signification il faut lui donner au point de vue anatomique.

Auerbach, Bütschli, Strasburger ont démontré, par leurs recherches, que ce n'était pas seulement dans l'ovule, mais dans toute cellule en voie de segmentation que se produisent des figures semblables. Les deux asters sont des portions du noyau et le fuseau, dit *fuseau de segmentation*, les tient encore réunis pendant quelque temps. Quand la segmentation est arrivée à son terme, la séparation des asters se fait par rupture, au niveau de ces nodules que j'ai signalés sur le milieu des rayons bipolaires qui constituent le fuseau.

Ainsi donc le premier phénomène qui se produit après la disparition de la vésicule germinative, c'est la segmentation d'un élément anatomique. Pour Fol, ce noyau, dont la segmentation donne lieu à la formation du premier amphiasier, proviendrait non point de la tache germinative, ainsi qu'avait cru le voir Hertwig dans ses recherches sur les hirudinées, mais d'un élément formé aux dépens de la substance de la vésicule germinative elle-même. Pour Fol, la tache germinative disparaîtrait en même temps que la vésicule.

Pendant que se produisent les modifications que je viens de décrire, on observe, du côté du vitellus, des phénomènes aussi très remarquables, je veux parler du *retrait* du vitellus.

Retrait du vitellus. Avant que la disparition de la vésicule germinative soit complète, le diamètre du vitellus devient plus petit, il perd un quart ou un sixième de sa longueur totale (Robin). M. de Quatrefages (52), sur l'œuf des herminettes a observé le même phénomène; il évalue la

diminution subie par le diamètre du vitellus à un cinquième de sa longueur.

Quand l'œuf est sphérique, ce retrait détermine la formation d'un espace circulaire entre la membrane vitelline et la masse granuleuse centrale.

Sur les œufs dont la forme est allongée comme ceux des néphélis (Robin), le retrait n'a pas lieu sur toute la périphérie, il ne se fait qu'aux deux extrémités; et là, seulement, se forme l'espace clair et rempli de liquide dans lequel vont pénétrer les spermatozoïdes. Chez les néphélis, le micropyle est toujours situé à l'une de ces extrémités, aussitôt que la fécondation a eu lieu le retrait du vitellus s'arrête complètement.

Bagge et Bischoff, en 1841, considéraient le retrait du vitellus comme un phénomène d'osmose. Robin (*loc. cit.* 1862) fait remarquer « que ce phénomène est le résultat de modifications organiques évolutives naturelles et non un fait purement physique. »

Nous venons de voir que, grâce à ce phénomène, se produisait un espace clair entre le vitellus et la membrane vitelline; cet espace est rempli de liquide dans lequel on voit se mouvoir les spermatozoïdes après leur pénétration dans l'ovule.

Krause (53) donne à cet espace le nom de *zona pellucida*, ce qui pourrait produire une confusion de mots. On sait que Baer donnait ce nom à la membrane vitelline.

Dans ces derniers temps, Fol et d'autres auteurs ont donné le nom de *zone pellucide* à une membrane particulière qui se formerait après la fécondation à la surface du

vitellus de quelques invertébrés, les astéries en particulier (Fol).

Quelques auteurs ont voulu voir là une membrane dont la rétraction amènerait la diminution de volume du vitellus. D'après Bischoff, Coste, Robin, l'œuf n'a qu'une enveloppe, la membrane vitelline. Celle qui semble exister à la périphérie du vitellus n'est qu'une apparence due à la condensation à ce niveau de la substance amorphe et hyaline qui entre dans la composition du globe vitellin. Ainsi donc, cette membrane interne, secondaire n'existerait pas sur l'œuf des mammifères.

En étudiant sur les astéries et les oursins la formation globule polaire, Fol a pu se convaincre de la réalité de cette seconde enveloppe. Elle ne se produit qu'après la fécondation; d'autre part, chez ces animaux, les globules polaires peuvent se former soit avant soit après la pénétration des spermatozoïdes. Si les globules polaires se forment avant la fécondation, ils seront situés en dehors de la membrane. Si, au contraire, la fécondation et par conséquent la formation de la membrane a eu lieu avant la sortie des globules polaires, ceux-ci se trouveront situés sous la membrane.

Malgré ces preuves, Fol ne considère pas cette production comme une véritable membrane, mais plutôt comme une condensation exagérée de la substance hyaline du vitellus.

Formation des globules polaires.

Après la disparition de la vésicule germinative, on observe à la surface du vitellus, sous la membrane d'enve-

loppe de l'œuf, la formation d'un globule transparent qui bientôt sera suivie d'un deuxième globule analogue. Ces globules sont décrits aujourd'hui sous le nom de globules polaires (Van Beneden).

Les globules polaires ont été vus pour la première fois par Carus sur l'œuf des Mollusques gastéropodes, 1828; Dumortier, (54) en 1837, les décrivit chez les Linnées et leur donna le nom de globules muqueux. Bischoff, en 1841, les observa sur l'œuf de la chienne et de la lapine, et les appela granules, vésicules et cellules jaunâtres. Depuis, dans les auteurs qui ont traité de ce sujet, on les voit successivement décrits sous le nom de gouttelettes huileuses, de globules ou petites masses transparentes (Robin, *loc. cit.*).

Ces globules se montrent à la surface du vitellus, dans le point où commencera à se former le premier sillon de division, d'où le nom de *globules polaires*. Ce point de l'ovule coïncide aussi avec celui où se montrera plus tard l'extrémité céphalique de l'embryon.

M. Robin, par des observations nombreuses, est arrivé à terminer à peu près le moment de leur apparition. « Chez les animaux dont le vitellus se segmente après la ponte, dit-il, c'est de quatre à six heures après celle-ci que commencent à naître les globules polaires, c'est-à-dire de douze à vingt-quatre heures après la disparition de la vésicule germinative. La durée de leur production est de deux heures et demie à trois heures. Deux heures après débute la segmentation. »

On donne aussi aux globules polaires, le nom de globules directeurs. Friedrich Müller (55) et Loven (1848), voyant qu'ils affectent toujours les mêmes rapports avec les lignes de

fractionnement, leur ont donné le nom de *globules directeurs*.

Cette dénomination, qui peut être adoptée à la rigueur, ne vaut pas celle de globule polaire. En effet, elle semble attribuer à ces corps un rôle important dans la segmentation du vitellus. On sait aujourd'hui qu'il n'en est rien et « qu'ils deviennent inutiles aussitôt même qu'ils sont formés ».

Il nous faut d'abord étudier leur mode de formation; nous verrons ensuite quelle est leur origine, quelle est leur destination.

D'après M. Robin, chez les mammifères et quelques animaux inférieurs, les néphélis en particulier, les globules polaires ne se montreraient qu'après la fécondation. Nous verrons plus loin que chez certains animaux (astéries), cette production des globules polaires peut se faire avant l'arrivée des spermatozoïdes.

Les globules polaires naîtraient par gemmation (Robin) à la surface du vitellus.

Au point où va paraître le premier globule polaire, on voit les granulations vitellines se condenser vers le centre de l'œuf, d'où la formation d'un espace lenticulaire et transparent à la surface du vitellus. Puis se montre une légère élevure conique qui bientôt deviendra cylindrique. Enfin, ce cylindre s'étranglera à sa base et le premier globule polaire se trouvera formé.

Ces phénomènes durent de vingt-cinq à trente minutes. Cinq ou six minutes après, sous le premier globule polaire s'en développe un second, toujours par le même mécanisme. Chez certains mollusques se forme un troisième

globule polaire, qui vient se mettre en contact avec les deux premiers, souvent réunis en un seul. Mais tandis que les deux premiers globules s'étaient formés à la surface du vitellus, ce dernier semble provenir de la profondeur de la substance vitelline. Une fois formés, les globules polaires se réunissent en un seul, et de cette réunion résulte un globe plus volumineux qui reste accolé à côté de l'embryon (Robin). On peut voir d'après cette description résumée de la formation des globules polaires, que d'après M. Robin, ils auraient pour origine la surface du vitellus, à l'exception du troisième qui, nous l'avons vu, semble émerger du centre de l'œuf.

M. Robin compare ce phénomène de gemmation à la segmentation du vitellus chez les insectes. Chez ces derniers, en effet, le vitellus n'est point comme chez les mammifères le siège d'une segmentation endogène. Les éléments qui doivent plus tard former le blastoderme naissent à la surface du vitellus. Ce mode de développement exogène par gemmation des globules polaires, serait chez les vertébrés comme un reste de ce qui se passe chez les animaux inférieurs, en particulier les insectes.

Ainsi donc les globules polaires n'auraient pas pour origine la vésicule ou la tache germinatives, ainsi que le pensait Pouchet, mais la substance même du vitellus.

Nous avons déjà vu plus haut, comment disparaissait la vésicule germinative et les opinions différentes qui ont été émises à ce sujet. Nous avons vu aussi que les recherches de Hertwig et de Fol nous avaient ramenés à la théorie de Pouchet qui considérait les globules polaires comme le résultat de l'expulsion de la vésicule germinative.

Reprenons la description de Fol sur l'œuf de l'astérie au moment où la vésicule germinative a été remplacée par le premier amphiaster parallèle encore à une corde sous-tendant un arc de la circonférence de l'œuf.

Bientôt, l'amphiaster se place dans une direction perpendiculaire à la première, c'est-à-dire qu'il devient parallèle au rayon de l'œuf (Pl. II, fig. xi). Un des asters se trouve donc situé à la périphérie du vitellus. En ce point, on voit alors se produire une élevure qui deviendra un cylindre bientôt étranglé à sa base et ainsi se trouvera formé la première globule polaire. On peut encore pendant quelque temps, dans la substance hyaline du premier globule polaire, observer les restes de l'aster qui en a déterminé la formation. (Fig. 13 et 14, pl. II.)

Une fois que le premier aster a été expulsé, les restes de l'amphiaster semblent se relever dans le vitellus, puis une nouvelle figure rayonnée se montre à l'extrémité du fuseau de segmentation (Pl. II, fig. xiii). L'amphiaster est de nouveau constitué.

Alors le phénomène qui avait donné lieu à la formation du premier globule se reproduit et un nouvel aster est expulsé sous la forme du second globule polaire.

Fol, Semper, donnent à ces deux asters ainsi successivement expulsés le nom d'*asters de rebut*.

Mais nous voyons qu'il reste toujours un aster dans l'intérieur du vitellus. Bientôt l'aster persistant perdra ses rayons et prendra la forme d'un noyau clair qui tendra à reprendre sa place au centre de l'œuf. C'est à cet élément que Auerbach, Van Beneden, Fol, Hertwig ont donné le nom de pronucléus femelle. En résumé, d'après

ces auteurs, ces globules polaires proviendraient d'une portion de la vésicule germinative.

Si nous nous demandons maintenant quel est le rôle des globules polaires, nous voyons qu'ils semblent exercer une influence assez considérable sur la direction des sillons de segmentation du vitellus, d'où leur nom de globules de direction (Müller).

Rabl. (56) faisant remarquer que ces globules polaires se forment toujours au niveau du pôle animal de l'œuf, les considère comme des coussinets destinés à empêcher la compression de l'embryon sur la membrane vitelline. Il n'est pas besoin de réfuter une pareille théorie. Je crois qu'il vaut mieux avec Fol, Semper, Selenka, voir dans les globules polaires une portion de l'œuf qui ayant accompli ses fonctions devient désormais inutile. Fol leur donne le nom de corpuscules de rebut.

Giard (57), Robin, Balbiani voient dans ces globules des éléments rudimentaires ayant une signification atavique; c'est je crois la signification la plus rationnelle qu'on puisse leur accorder.

Maintenant si nous nous demandons à quel moment se produisent les globules polaires, on voit en lisant les auteurs qu'il est difficile de fixer une époque précise.

Suivant les espèces animales, suivant peut-être les individus observés, on voit la formation des globules polaires précéder la fécondation ou bien ne se manifester qu'après l'arrivée des spermatozoïdes.

C'est ainsi que van Beneden, Coste (*loc. cit.*), ont pu retirer, chez la lapine, d'un ovisac non rompu des ovules sur

lesquels la production des globules directeurs était déjà à peu près accomplie.

Il faut dire cependant que chez ces lapines l'accouplement avait déjà eu lieu. Mais nous savons que peu d'auteurs ont admis la pénétration des spermatozoïdes à travers la paroi de l'ovisac.

Sur l'étoile de mer, Fol a constaté que la formation des globules polaires peut se faire avant l'imprégnation spermatique, et que cette dernière ne faisait que rendre le phénomène beaucoup plus actif.

CHAPITRE IV.

FORMATION DU NOYAU VITELLIN.

Quand les globules polaires ont terminé leur évolution, un élément dont l'importance va devenir capitale, se montre au centre du vitellus. C'est le noyau vitellin, nom que lui donna pour la première fois M. le professeur Robin, en 1862. Ce noyau avait été déjà aperçu et décrit par un grand nombre d'observateurs. Votg (58), en 1846, lui donna le nom de vésicule transparente.

M. de Quatrefages (52) ayant observé les noyaux vitellins après le début de la segmentation, leur donne le nom d'espaces clairs. D'autres auteurs considéraient le noyau vitellin comme la vésicule ou la tache germinative persistante (Bischoff). Nous avons démontré plus haut que cette manière de voir ne pouvait être adoptée.

Coste (1845) les appelle globules graisseux ou oléagineux. M. Robin a démontré que ce noyau ne se montre que chez les animaux dont le vitellus présente la segmentation endogène. Chez les insectes (tipulaires culiciformes), les cellules du blastoderme se formant par gemmation, il n'y a pas de noyau dans le vitellus.

Chez les néphélis, d'après M. Robin, le noyau vitellin se formerait par le processus suivant : un quart d'heure ou

vingt minutes après la formation du deuxième globule polaire, on voit les granulations vitellines se condenser vers le centre et celui-ci devenir plus sombre. Puis dans cet espace sombre se montre une petite tache claire de 10 μ . de diamètre qui augmente peu à peu de volume et au bout d'une heure arrive à un diamètre de 50 μ .; c'est là le noyau vitellin qui par segmentation fournira tous les noyaux des éléments du blastoderme.

Les nouvelles recherches de Hertwig, de Fol, de van Beneden, que j'ai signalées plus haut à propos de la tache germinative et des globules polaires, ont amené ces auteurs à donner de la formation du noyau vitellin une description tout autre que celle que je viens de résumer d'après les travaux de M. Robin.

Nous avons vu, d'après Fol, d'après Hertwig, etc., qu'après la pénétration des spermatozoïdes se formaient dans la couche superficielle du vitellus un ou plusieurs asters, appelés *pronuclei mâles*. D'autre part, nous savons que ces auteurs donnent le nom de pronucléus femelle à la portion du deuxième amphiaster qui reste dans le vitellus après la formation du second globule polaire. Cette portion persistante ne conserve pas ses rayons et perd les caractères d'un aster en même temps qu'elle tend à revenir au centre du vitellus. Elle peut être alors considérée comme un noyau.

Mais bientôt, grâce aux mouvements de contraction du vitellus, l'aster mâle se dirige aussi vers le centre et vient se fusionner avec le pronucléus femelle. De leur réunion résulte la formation du noyau vitellin ou noyau de segmentation.

Si nous nous rappelons comment s'est formé le pro-

nucléus femelle, nous voyons en somme que le noyau de segmentation est constitué par la moitié du fuseau du deuxième amphiaster et par une portion du spermatozoïde; la tête, d'après Butschli; le segment moyen, d'après Selenka.

Une fois que par la fusion des deux éléments mâle et femelle le noyau du vitellus est définitivement formé, la segmentation commence.

Segmentation.

Après avoir décrit le mode de pénétration des spermatozoïdes dans l'ovule, et avoir montré le processus formatif du nucléus mâle et du nucléus femelle, nous pourrions à la rigueur nous en tenir là. Il nous paraît toutefois préférable de donner quelques détails sur les premiers phénomènes qui succèdent immédiatement à la fusion des pronuclei, phénomènes connus sous le nom de segmentation du vitellus. Prévost et Dumas (1824) les premiers ont observé sur l'œuf de la grenouille que le début du développement était marqué par une division du vitellus. Celui-ci se creuse à sa surface d'un sillon circulaire qui gagne peu à peu en profondeur, jusqu'à ce que toute la masse, étranglée de la sorte, se divise en deux sphères (sphères de segmentation) qui s'appliquent l'une contre l'autre, et se subdivisant elles-mêmes de la même façon, transforment bientôt la masse vitelline, primitivement sphérique, en un amas à surface hérissée de nombreuses sphérules aux dépens desquelles se développera l'embryon. Bientôt survinrent de nombreuses recherches qui permirent de généraliser le phéno-

mène de segmentation qu'on observa chez les poissons, les mollusques, les zoophytes et plus tard chez la poule, les reptiles et les mammifères (Coste). Ce dernier auteur (1845) reconnut en outre que la division du noyau vitellin précède le fractionnement du vitellus, et M. Ch. Robin démontra que ce sont ces subdivisions du noyau qui constituent le noyau de chaque cellule blastodermique issue de la segmentation corrélatrice de la masse vitelline. « L'étude des phénomènes de segmentation, ajoute M. Robin, montre le noyau vitellin jouant anatomiquement et physiologiquement le rôle que joue le nucléus dans la plupart des cellules. »

Les recherches les plus récentes de Bütschli, Hertwig, Strasburger, Fol, etc., montrent en effet que les processus de segmentation des cellules, aussi bien chez les végétaux que chez les animaux, sont comparables entre eux et au mode de fractionnement du vitellus; mais avec cette réserve toutefois, que le procédé n'est pas aussi simple qu'on l'avait cru d'abord. Ce n'est pas à une scissiparité du noyau que l'on aurait à faire, mais à un phénomène beaucoup plus complexe, semblable à celui que nous avons déjà longuement décrit dans la formation de l'amphiasse de rebout, d'après Fol.

Voici en quelques mots comment les choses semblent se passer. Avant même que le noyau vitellin semble entrer en action, on voit ce noyau devenir le centre de radiations qui se différencient dans le vitellus. Grube, chez les hirudiniées, Khron, chez les ascidies, Meissner, chez l'oursin, Balbiani chez les araignées, etc., furent les premiers auteurs qui reconnurent cet arrangement radiaire du vitellus autour du noyau.

Les travaux plus récents de Hertwig, de Bütschli, de Bobretzki (59) et de Fol, nous ont fait connaître les phases qui succèdent à ce premier phénomène. Bientôt le noyau vitellin perd de sa netteté, ses contours disparaissent, et sa forme change, il s'allonge manifestement. C'est peut-être à cette phase qu'il faut attribuer l'opinion qui longtemps fut soutenue, de la disparition du noyau dans la division cellulaire (Reichert).

Quoi qu'il en soit, on voit bientôt aux deux pôles nucléaires se développer un centre d'attraction autour duquel se groupent les filaments unipolaires. Enfin des fils bipolaires avec granulations dans leur partie moyenne s'étendent entre les deux pôles du noyau et l'amphiaster est constitué, celui-ci change de forme, et s'allonge en s'étirant.

Les renflements intranucléaires, par leur ensemble, forment la plaque nucléaire de Strasbürger; bientôt cette plaque se clive en deux autres qui se rapprochent chacune de l'aster correspondant et vont contribuer à la formation des nouveaux noyaux.

En somme, d'après Fol, les nouveaux noyaux ne sont pas formés par toute la matière du noyau primitif, et ils absorbent en outre pour se constituer, diverses parties du protoplasme ambiant, parties qui sous forme de corpuscules occupent le centre des asters.

Quoi qu'il en soit, entre temps, le sillon de fractionnement apparaît à la surface du vitellus; la membrane vitelline se plisse au niveau du sillon circulaire, et quand la segmentation est complète, les deux nouveaux noyaux complètement développés ont remplacé les asters au voisinage desquels ils siégeaient, et ils vont devenir le point de

départ de phénomènes semblables à ceux que nous venons de décrire.

La direction des premiers fractionnements du vitellus coïncide avec la position des globules polaires, et d'après Fol n'est point influencée par le point de pénétration comme Selenka l'a avancé. Sans vouloir insister plus qu'il ne convient sur cette question de la segmentation qui ne tient plus qu'indirectement à la fécondation proprement dite, nous croyons devoir dire deux mots sur le rôle que l'on peut attribuer au noyau dans la division de la masse vitelline.

Si l'on s'en rapporte aux travaux de Strasbürger sur la division cellulaire chez les végétaux, une plaque de segmentation (plaque cellulaire) apparaîtrait après la division de la plaque nucléaire, et deviendrait rapidement le lieu de formation de la cloison séparatrice des deux nouvelles cellules. Rien de semblable n'a été observé chez les animaux, et l'on en est réduit aux conjectures et aux hypothèses pour expliquer comment la division du noyau peut entraîner la division du vitellus malgré l'énorme différence qui existe entre les masses en présence, la plus faible semblant avoir une influence de direction considérable sur la plus volumineuse.

Il ne me reste plus à décrire qu'un phénomène particulier, qui commence presque immédiatement après la disparition de la vésicule germinative, et se continue jusqu'au moment où la segmentation du vitellus est terminée.

Aussitôt que la vésicule germinative a disparu, on voit le vitellus présenter des mouvements de déformation et de

rotation sur lui-même. D'après M. Ch. Robin ces mouvements seraient de nature amiboïde.

Tantôt le vitellus s'aplatit à ses deux bouts et prend la forme d'un tonneau, ou bien il se rétrécit vers son milieu, des sillons se forment à sa surface puis disparaissent, etc.

En même temps le vitellus subit un mouvement de rotation qui lui fait accomplir un tour complet en 50 ou 55 minutes (Robin).

Quand le premier globule polaire se montre les mouvements s'arrêtent et recommenceront le globule une fois formé.

Quand le deuxième globule apparaît, même phénomène, arrêt, puis reprise du mouvement.

Le mouvement, plus lent il est vrai, continue pendant la segmentation. Lorsque le vitellus est divisé en deux, le mouvement s'arrête encore pour recommencer quand les deux globes se segmenteront à leur tour.

Ces mouvements du vitellus, ne cessent définitivement que quand la segmentation est complètement terminée.

CHAPITRE V.

DE LA PRÉFÉCONDATION.

Dans les chapitres précédents, nous venons d'étudier toutes les modifications que subit l'ovule depuis son expulsion de l'ovisac jusqu'à la formation des globules polaires que la segmentation du vitellus va suivre bientôt.

Ces phénomènes peuvent être divisés en trois classes :

1° Ceux qui se produisent avant la fécondation ;

2° Ceux qui se manifestent après ;

3° Enfin ceux qui sont communs à ces deux périodes.

Cependant, si nous nous rappelons ce qui se passe chez les invertébrés, nous voyons que cette classification, au point de vue de la physiologie générale, n'est pas absolument l'expression de la vérité, certains phénomènes, en effet, se produisent et évoluent avant l'arrivée de l'élément mâle ; la fécondation ne fait que les activer, et si cette dernière n'a pas lieu, ils n'en continuent pas moins à suivre leur cours.

A propos des phénomènes de la première classe, il est une question qu'il faut se poser : Comment se fait-il que l'ovule puisse présenter toutes les modifications qui se manifestent sur lui depuis son état de simple cellule, à peine

différenciée de ses voisines, jusqu'à la disparition de la vésicule germinative, et même à la formation des globules polaires? Ces phénomènes sont-ils le résultat de propriétés physiologiques communes à tous les éléments anatomiques, c'est peu probable; car pour tous les autres éléments des tissus animaux, la cellule semble être le degré le plus extrême d'organisation qu'ils puissent atteindre, et nous avons déjà vu qu'avant la fécondation l'ovule peut dépasser le type cellule pour atteindre un degré de perfectionnement supérieur. L'ovule serait donc une cellule perfectible (qu'on me permette l'expression). Mais cette impulsion qui pousse l'ovule à se modifier avant l'arrivée du spermatozoïde, la possède-t-il en lui-même, ou bien lui est-elle fournie par un élément étranger.

Nous avons vu, dans les quelques considérations anatomiques que j'ai données plus haut, à propos de l'ovule, qu'à côté de la vésicule germinative, se montrait un autre élément que Von Wittsch (60) vit pour la première fois sur l'ovule de l'araignée et que Balbiani (10) a observé chez plusieurs mammifères, et même chez la femme. Nous savons que Milne-Edwards (61) lui a donné le nom de *cellule* ou de *vésicule embryogène*. (Pl. II, fig. 2, 3 et 4.)

D'après Balbiani la vésicule embryogène est une véritable cellule munie d'un noyau et d'un nucléole. Mais cette cellule d'où vient-elle, s'est-elle formée dans l'ovule même? ou bien vient-elle du dehors et représente-t-elle un élément qui par un mécanisme particulier aurait pénétré dans l'ovule à un moment donné. C'est à cette dernière hypothèse que se rattache Balbiani. Rappelons-nous ce que nous avons dit à propos de la spermatogénèse. Nous avons vu que le tube

séminifère, chez beaucoup d'animaux, contenait des éléments analogues aux ovules femelles, et que Balbiani depuis longtemps considère comme tels. Des recherches récentes du professeur Ch. Rouget (62) sur l'évolution comparée des glandes génitales mâle et femelle sont venues (1879) confirmer la manière de voir de Balbiani.

Dans l'ovaire il en serait de même que pour le testicule. La couche granuleuse du follicule de Graaf constitue autour de l'ovule femelle une couche d'éléments mâles.

Dans le testicule, l'ovule femelle disparaît après avoir fécondé l'élément mâle. Dans l'ovaire l'élément femelle est aussi fécondé par une des cellules de revêtement du follicule qui joue par rapport à lui, le rôle d'élément mâle. Mais ici c'est ce dernier qui disparaît, tandis que l'ovule femelle persiste. Le fait anatomique est indiscutable, mais les déductions physiologiques qu'en a tirées Balbiani sont-elles acceptées par tous les physiologistes, je n'ose l'affirmer. Cependant je crois que beaucoup d'entre eux aujourd'hui adoptent, du moins en partie, l'opinion du professeur du Collège de France.

La vésicule embryogène serait donc une des cellules de la couche granuleuse du follicule de Graff qui pénétrerait dans l'ovule encore à l'état cellulaire et y déterminerait par une sorte de fécondation préalable les modifications qui chez les mammifères arrivent jusqu'à la disparition de la vésicule germinative et chez d'autres animaux, à un degré de perfectionnement bien plus élevé encore.

Ce phénomène de *préfécondation*, même chez les vertébrés, peut dans certains cas faire dépasser à l'ovule la période de disparition de la vésicule germinative. C'est ainsi que

depuis Bischoff beaucoup de physiologistes ont pu voir des œufs de chienne, de truie arriver jusqu'à la segmentation du vitellus sans avoir subi la fécondation spermatique.

On sait que chez la poule, les œufs non fécondés subissent dans l'oviducte un commencement de segmentation. Il y a donc, même chez les vertébrés, une tendance à la parthénogénèse, phénomène qui ne peut s'expliquer que par la théorie de l'atavisme.

Je ne puis insister ici sur la parthénogénèse chez les insectes. Qu'il me suffise à ce sujet de renvoyer le lecteur aux travaux de M. le professeur Balbiani, et en particulier à son mémoire sur la génération des aphides (pucerons), publié en 1869 dans les *Annales des sciences naturelles*.

Avant de terminer, je ferai remarquer que cette théorie de la préfécondation, qui semble devoir être bientôt définitivement démontrée, pourra peut-être un jour nous donner des notions précises sur l'*imprégnation* et la *superfétation*, problèmes pour la solution desquels nous n'avons encore que les données les plus vagues et les plus indécises.

BIBLIOGRAPHIE

SPERMATOGÉNÈSE.

1. LEUVENHOECK. *Opera omnia*, t. I, 1722.
2. PELLETIER. *Sur l'origine et le développement des zoospermes de la grenouille*. — *L'Institut*, 1838, p. 132, et *Comptes rendus Acad. des sc.*, 1840, t. XI, p. 816.
3. R. WAGNER. *Die Genesis der Samen Thierchen*. *Müller's Arch.*, 1836, et *Histoire de la génération et du développement*. Bruxelles, 1841.
4. HALLER. *Elementa physiologiæ*, t. VII.
5. BUFFON. *Histoire des animaux*, ch. VII.
6. SPALLANZANI. *Opusculs de physique*, 1777, t. II.
7. GLEICHEN. *Abhandl. ueber die sämen und infusions*, Thierschen, 1778. Traduct. de l'allemand, an VII.
8. PRÉVOST et DUMAS. *Mémoires de la Soc. de physique de Genève*, 1821, t. I, et *Ann. des sc. nat.*, 1824, t. I et t. II. *Nouvelle théorie de la génération*.
9. HILL. *History of animals*, 1752.
10. CZERMAK. *Beiträge zur Lehre von den Spermatozoen*. Vienne, 1833.
11. VALENTIN. *Ueber die Spermatozoen des Bären*. *Nova acta Acad. natur. curios.*, t. XXIX, p. 239.
12. SCHWANN. *Mikroskopische untersuchungen*. Berlin, 1839.
13. F. A. POUCHET. *Théorie positive de l'ovulation spontanée et de la fécondation*. Paris, 1847.
14. GERBER. *Allgemeine anatomie*, p. 210.
15. DUVERNOY. *Cours professé au Collège de France*. Paris, 1841.
16. MILNE-EDWARDS. *Physiologie et anat. comp.*, t. VIII.
17. HALLMANN. *Müller's Arch.*, 1840.
18. LALLEMAND. *Ann. des sc. nat. zool.*, 2^e série, t. XV.
19. KOLLIKER. *Die Bildung der Samenfäden in Bläschen*, 1846.
20. Id. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, VII, 1856.
- 20 bis. Id. *Éléments d'histologie humaine*, trad. franç., 1872.
21. ROBIN. *Compte rendu de l'Acad. des sc.*, 1848.

22. REICHERT. *Handbuch der Eingeweidelehre*, 1866, id. 1847
23. LEUCKART. *Art. Zengung in R. Wagner's Handwörterbuch der Physiolog.*, IV, 1853.
24. ANKERMANN. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, 1837.
25. FUNKE. *Lehrbuch der Physiologie*, II, 1866.
26. HENLE. *Handbuch der Eingeweidelehre*, 1866.
27. GODARD. *Mémoire sur la monorchidie et la cryptorchidie chez l'homme*, 1857.
28. SERTOLI. *Il Morgagni*, 1864, et *Arch. per le scienze mediche*, II, 1877-1878.
29. EBNER. *Rollet's untersuch.*, aus dem physiolog. Institute in Graz. 2 Hefte, 1871.
30. MIHALKOVICS. *Beiträge zur Anat. und. hist. des Hodens*. Leipzig, 1873
31. POUCHET et TOURNEUX. *Précis d'histologie humaine*, 1878.
32. SWEIGER-SEIDEL. *Ueber die Samenkörperchen und ihre Entwicklung in Arch. f. mikrosk. Anat.*, 1865.
33. BALBIANI. *Leçons sur la génération des vertébrés*. Paris, 1879.
34. NEUMANN. *Untersuchungen über die Entwicklung der Spermatozoen in Arch. f. mik. Anat.*, 1875.
35. MERKEL. *Ueber die Entwicklungsvorgänge im Innern der Samenkanälchen in Reichert's Arch.*, 1871.
36. VON SIEBOLD. *Ueber die Spermatozoen der Locustinen (Acta Acad. nat. curios., t. XXI).*
Ueber die Spermatozoen der Crustaceen, Insecten, etc. (Muller's Arch. für Anat. und Physiol., 1836).
Keine Flimmerorgane an den Spermatozoen der Salamander (Froep's Neue notizen, 1837, t. II).
37. PAASCH. Voir Balbiani, loc. cit.
38. LEYDIG. *Anat. histol. untersuch. über Fische und Reptilien*, 1853, et *Lehrbuch der histologie*, 1857.
39. BAUDELLOT. *Recherches sur l'appareil générateur des mollusques gastéropodes*. (Th. Faculté des sc., Paris, 1863.)
40. MATHIAS DUVAL. *Recherches sur la spermatogénèse étudiée chez quelques gastéropodes pulmonés. Revue des sc. nat., t. VII, 1879.*
Études sur la spermatogénèse chez la Paludine vivipare. Revue des sciences naturelles, 1879.
41. SEMPER. *Das Urogenitalsystem der Plagiostomen*, 1875.
42. LAVALETTE SAINT-GEORGES. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, III, 1867; V, 1870; X, 1874; XII, 1876, et Stricker's *Handbuch, der Lehre von den Geweben*, I, 1871.
43. BRUCH. *Ueber die Mikropyle der Fische. Zeitsch. für wissensch. zool.*, 1854, t. VII, et *Études sur l'appareil de génération des sélaciens*. Strasbourg, 1860.
44. COSTE. *Histoire du développement des corps organisés*, 1849.

FÉCONDATION.

1. SPALLANZANI. *Opusculs de Physique*, 1777, t. II.
Expériences pour servir à l'histoire de la génération des animaux et des plantes. Genève, 1786.
2. ROSSI. *Opusculi scelli di Milano*, t. V, 1782.
3. GIRAULT. *Étude sur la génération artificielle dans l'espèce humaine*. Paris, 1869, et *l'Abeille médicale*, 1869.
4. SIMS. *Sur la chir. utérine*, traduction française. Paris, 1836.
5. RUYSCH. Voir *Dict. Encyclopéd.*, art. *Fécondation*.
6. HAUSSMANN. *Ueber der Mangel der Samenthierchen bei Hansthieren*, 1844.
7. VON BAER. *Die Metamorph. deseies der batrachier*. Muller's, arch., 1834.
— *Untersuch. uber die entwicklungsgesch. der Fische*. 1834, Leipsig.
8. Z. GERBE. *Développement et métamorphoses de la Coryna squamata in Journ. de l'anat. et de la phys.* XI, 1875.
9. COSTE. *Recherches sur la génération des mammifères*, 1834.
Développement des corps organisés, 1849.
Comptes rendus acad. des sc., 1845 (sur les premières modifcat. de la matière diaphane).
10. BALBIANI. *Note relative à l'existence d'une génération sexuelle chez les infusoires in journal de la physiologie*, 1858, t. I.
Rech. sur les phén. sexuels des infusoires, id. t. IV, 1861.
Sur la reproduct. et l'embryogénèse des pucerons, id. III, 1866.
Mémoire sur la génération des Aphidés. (*Ann. sc nat.* 5^e série XI, 1869, XIV, 1870.)
Sur la constitution du germe dans l'œuf avant la fécondation. — *C. rend. Ac. des sc.* LXVIII, 1864.
Leçons sur la génération des vertébrés, 1879.
11. ROBIN. *Mémoire sur le développement des Hirudinées. Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, XL, 1876.
Journal de la Physiologie, 1862; *Sur les phénomènes qui se passent dans l'ovule avant la segmentation du vitellus*. — *Leçons sur les humeurs*, 1874. Pages 462 et 463. — Dans Béraud, *Éléments de physiologie*. Paris, 1858. *Journal de la physiologie*, 1874.
Sur les mouvements du vitellus qui précèdent ceux de l'embryon dans l'œuf. *Soc. de Biologie*, 1861. 3^e série, t. III. — Art. *Fécondation* du *Dict. Encyclopédique*. — 4^e Série, t. I.
12. HENLE. *Anatomie générale* (traduction par Jourdan). Paris, 1853.
Handbuch der eingeweidelehre, 1866.
3. HENSEN. *Beobacht. über der L. Befrucht. und Entwicklung des kanis*

- chens, und meerschweinsch. Zeitschrift für anatomie und Entwicklungsgeschicht vonis. Leipzig, 1875.
Centralblatt, f. die Med wiss., 1869.
14. LIÉGEAIS. Voir Dict. Encyclop. Art. Fécondation, p. 344-345.
15. RACIBORSKI. De la puberté et de l'âge critique. Paris, 1854.
Mémoire de l'Acad. de méd. Décembre 1842.
Voir Dictionnaire encyclopédique (art. FÉCONDATION, 4^e série. t. I).
16. FABRICE D'ACQUAPENDENTE. De formatione ovi et pulli de formato foetu, opera omnia anatomica et physiologica. Lugduni Batavorum, 1737.
17. DE GRAAF. De mulierum organis generationi inservientibus. Leyde, 1672.
18. KRUICKSHANK. Philosophical transactions, 1797.
19. PRÉVOST ET DUMAS. 1^o Observations relatives à l'appareil générateur des animaux mâles. Annales des sciences naturelles, 1824, t. I.
2^o Second mémoire sur la génération (Annales des sciences naturelles, 1824, t. II).
20. PURKINIE. Symbole ad ovi avium historiam ante incubationem. Leipzig, 1830.
21. WAGNER. Prodromus historiae generationis. Leipzig, 1836. Traité de Physiologie, histoire de la génération et du développement, traduction française. Bruxelles, 1841.
22. SAPPEY. 1^o Anatomie descriptive. Paris, 1773.
2^o Mémoire, 1863.
23. PFLUGER. Ueber die eierstache der Saugethiere und des Menschen, 1863.
24. WALDEYER. Eierstock und Ei. Leipzig, 1870.
25. REMAK. Untersuch über die Entwicklung der Wirbelthiere, 1865.
26. VAN BENEDEN. Recherches sur la composition de la signification de l'œuf. Mémoires de l'Acad. de Belgique, 1870, t. XXXIV.
La maturation de l'œuf, la fécondation, etc. (Lapin). Bulletin de l'Acad. de Belgique, 1875.
Contribution à l'histoire de la vésicule germinative, id. 1876.
Recherches sur l'embryogénie des crustacés, id. 1869 et 1870.
27. VON WITICH. Zeitschrift für Wissen Zool., t. IV, 1873.
28. CARUS. Von d. ausseren lebensbeding d. weiss. und kaltblutigenthier, 1824.
29. VON SIBOLD. Ueber das receptaculum seminis der Weiblichen urudelen. Zeitschrift. f. wiss. Zoologie, 1858.
30. LEIDIG. Zeitschr. f. wiss. Zool., 1849. Vol. I, 1850, vol. II. Mullersarch, 1854. Anat. und. histol. der Fische und Reptilien, 1870.
31. BURMEISTER. Voir Dict. Ency. Art. Fécondation.
32. LEUVENHOECK. Arcana naturæ.
33. PRÉVOST et DUMAS. Voir 17.
34. PARNY. Researches in embryolog. 3 séries. Philosoph. transac. Royal Soc. London, 1838-40.

35. BISCHOFF. *Traité du développement*. Paris, 1843, traduct. française. *Annales des sciences naturelles*, 1844.
Entwicklung geschichte des Hunderies, 1845.
Bestatig des v. Doct. Newport und Doct. Barry behaupt Giessen, 1854.
Ueber Ei..... bei Ascaris Mystax Zeitsch f. Zool., 1855.
36. MEISSNER. *Beiträge zur. Anat. und Physio. von Mermis Albicans*. *Zeitsch. f. wissen. Zool.*, 1853, t. V.
Beobachtungen ueber das Eindringen der Samen elemente in den Dotter. Zeitsch. f. W. n. Zool., 1854, t. VI.
37. NEWPORT. *On the impregnation of the Ovum in the Amphibia*, 2^e série. *Philosoph. Transac.*, 1853-54.
38. NELSON. *The reproduction of Ascaris Mystax*, *Philos. Trans.*, 1852.
39. HERTWIG. *Beiträge zur. Kent. der Bild. der thierischen Eies. Morph.*, vol. III, 1877.
Weitere Beiträge, id. mai 1877 ; id. mars 1878.
40. FOL. *Sur le premier développement d'une étoile de mer*, in *Compt. rend.* LXXXIV, 1877. — *Sur quelques fécondations anormales chez l'étoile de mer*, in *Compt. rend.*, LXXXIV, 1877. — *Notes sur la fécondation de l'étoile de mer et de l'oursin*, in *Compt. rend.*, LXXXV, 1877. — *Encore un mot sur la fécondation des échinodermes*, in *Comp. rend.*, LXXXV, 1877. — *Sur les développements des Ptéropodes*, in *Compt. rend.*, LXXX, 1875. — *Étude sur le développement des mollusques*, in *Arch. de zool. expérim.*, IV, 1875. — *Die erste Entwicklung der Geryonideneies in Ienaische Zeitchr. fr. Naturwiss.*, VII, 1873. — *Beiträge zur Anatomie und Entwicklung der Rippenquallen*. Berlin, 1869. — *Sur les phénomènes intimes de la fécondation*, in *Compt. rend.*, LXXXIV, 1877. — *Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie*, traduct, franç. 1879.
41. SELENKA. *Zur Entwicklung der Holothurien* *Zeitsch. f. W. Zoolog.*, *Beobachtung ueber die Befruchtung..... von Toxopneustes variegatus* Erlangen, 1877.
Zoologische Studien, etc. von Toxopneustes variegatus, 1878.
A consulter encore : *Archive f. Zoologie* t. I, 1872.
42. KUPFER. *Die Stammverwandtschaft zwischen Ascidien in Mém. de l'Acad. des sc. de Pétersbourg*, 7^e série, X, 1866.
43. CALBERLA. *Zeitsch. f. Wissen Zoologie*, XXX, 1878.
44. VAN BAMBECKE. *Sur la présence du noyau de Balbiani dans l'œuf des poissons osseux*. *Bull. Soc. méd. de Gand*, 1873.
Recherches sur l'embryologie des batraciens. Mém. de l'Acad. roy. de Belgique, 1876.
45. AUERBACH. *Organologische studien* Breslau, 1874. — *Zelle und zellkern bemerkungen zu Strassburgerschrift Cohn's beiträge*. Breslau, 1876.
46. STRASSBURGER. *Sur la formation et la division des cellules*. Traduct. française. Paris, 1876.

47. BUTSCHLI. *Verlaufige mittheilung..... im Befruchtetem Ei von Nematodem und Schnecken* Zeitschr. für W. Zool. XXV, 1875.
Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle die Zelltheilung und die conjugation der Infusorien, in Abhandl. der Senckenberg f. Gesell. zu Frankfurt, X, 1876.
Zur Entwicklungsgeschichte der Cucullanus elegans Zeits. für W. Zool. XXVI, 1876.
Zur Kenntniss der Theilung processen der Knorpelzellen Z. f. idem livre XXIX, 1877.
48. J. MULLER. *Ueber die larven und die Metamorphose der Echinodermen* Berlin, 1852.
Kleinere Mittheilungen zur Thierischen Gewebelehre Muller's, Archiv. 1854.
49. LEYDIG. Voir 30.
50. GEGENBAUR. *Zur Lehre von generation wechsel, etc... bei Medusen und Polypen* Wurtzburg, 1854.
Ueber den Bau und Entwicklung, etc. Archiv. f. Anatomie und Physiologie. 1861.
51. POUCHET. *Théorie positive de la fécondation.* Paris, 1846.
Note sur le développement des Lymnées. Ann. sc. nat. 2^e série, 1838.
52. DE QUATREFAGES. *Annales des sciences naturelles.* Paris, 1848.
Recherches expérimentales sur les spermatozoïdes des Hermelles et des Tarets (Ann. sc. nat., 3^e série, 1850).
Sur la vitalité des spermatozoïdes (Ann. sc. nat., 3^e série, t. XIX).
53. KRAUSE. *Arch. für Anat. und Physiol.* Berlin, 1837.
54. DUMORTIER. *Histoire naturelle des polypes composés d'un atôme. Embryologie des mollusques.* Ann. des sc. natur., 2^e série, 1837.
55. FR. MULLER. *Zur Kenntniss des Furchung processes im Schneckeneie.* In *Archiv. für Naturgesch.* Berlin, 1848, in-8°, t. I.
56. RABL. *Ueber die Entwicklungsgesch. der Moller muschen in Gien* Zeitsch. f. Naturw, X, 1876.
Ontogenie der Süswasser pulmonaten in Ienaische Zeitschif, 1875, IX.
57. GIARD. *Notes sur les premiers phénomènes du développement de l'oursin.* Compt. rend. Acad. des Sc. 1871. 9 avril.
Sur la fécondation des échinodermes, id., 1877, 1^{er} octobre.
58. VOGT. *Embryogénie de l'acteon.* (Ann. sc. nat. 1856).
59. BOBRETZKI. *Studien über die embryonale Anwicklung der Gasteropoden.* Arch. für Microsp. Anatomie. 1876.
60. VON WITTICH, *Zeitschrift für Wissen Zoologie, IV, 1863.*
61. MILNE-EDWARDS. *Physiologie et Anatomie comparée, tome VIII.*
62. ROUGET. *Evolution comparée des glandes génitales mâle ou femelle chez les embryons des mammifères.* Compt. rend. Acad. sc., 17 mars 1879.

AUTRES MÉMOIRES A CONSULTER.

- DE LACAZE-DUTHIERS. *Histoire du Dentale*. Paris, 1855.
 CAMPANA. C. r. Acad. des sc. Paris, 1877.
 OSWJANNIKOW. Bull. de l'Acad. des sc. de Saint-Petersbourg, XII, 1818.
 DUJARDIN. Sur les zoospermes des mammifères (Ann. sc. nat. 2^e série, VIII).
 ENGELMANN. Über Entwickel und Fortpflanz. von Infusorien in Gegenbaur's morphol. Jahrbuch. I, 1876.
 F. SCHULTZE. Über den Bau und die Entwick. von *Sycandra raphanus* in zeitsch. f. wiss. zool. XXV, suppl. 1875.
 J. BARROIS. Sur l'Embryologie de quelques éponges de la Manche. (Ann. sc. nat. zool. 6^e série, III, 1876.
 CARTER. In annals and Magazine of Natural History, 1856.
 (Voir pour le complément de la Bibliographie H. Fol. Fécondation et commencement de l'Hénogénie et R. Blanchard, Journal de l'Anat. et de la physiol. 1878-1879.
 82. De QUATREFAGES. Annales des sciences naturelles, Paris, 1818.
 Recherches expérimentales sur les spermatozoïdes des Hémellés et des Turritifères. Ann. sc. nat. 3^e série, 1850.
 Sur la structure spermatozoïde (Ann. sc. nat. 3^e série, I, XIX).
 83. KNAUS. Arch. für Anat. und Physiol. Berlin, 1837.
 84. DUMORTIER. Histoire naturelle des polypiers composés d'un alone. Embryologie des mollusques. Ann. des sc. nat. 2^e série, 1837.
 85. FR. MÜLLER. Zur Kenntnis des Kriechungsprocesses im Schneckenstiel. Archiv für Naturgesch. Berlin, 1842, in 2. I. I.
 86. RABL. Ueber die Entwicklungsgesch. der Mollusken in diesen Zeitsch. f. Naturw. X, 1876.
 Ontogenie der Säugetier pulmonalen in Zeitsch. f. Naturw. 1876, IX.
 87. GIARD. Notes sur les premiers phénomènes du développement de l'œuf. Compt. rend. Acad. des Sc. 1871, 2^e série.
 Sur la fécondation des échinodermes, id., 1877, 1^{er} octobre.
 88. VOLT. Embryologie de l'actéon. (Ann. sc. nat. 1850).
 89. BOERHAVE. Studien über die embryonale Entwicklung der Oostrophoden. Arch. für Microsc. Anatomie, 1876.
 90. VON WITTICH. Zeitsch. für Wissen. Zoologie, IV, 1863.
 91. MINE-ROWLAND. Physiologie et Anatomie comparée, tome VIII.
 92. ROBERT. Evolution comparée des glandes génitales mâles ou femelles chez les embryons des mammifères. Compt. rend. Acad. sc., 17 mars 1879.
 93. Sur les spermatozoïdes du mollusque *Physa*. C. r. des sc.

EXPLICATION DES FIGURES

PLANCHE I. — *Spermatogénèse.*

- Fig. 1.** Développement des spermatozoïdes du Lapin d'après Kölliker. — A. B. Grandes cellules observées dans les tubes spermatiques. *a.* un des noyaux. *b.* un spermatozoïde développé dans un des noyaux.
- Fig. 2.** Éléments des canalicules séminifères du Rat d'après Pouchet et Tourneux. — A. Mosaïque formée par la base des spermatoblastes. B. Cellules testiculaires. C. Spermatoblaste présentant contre sa base une cellule testiculaire. D. Spermatozoïde avec un fragment du corps du spermatoblaste adhérent à la tête.
- Fig. 3.** Fragment de canalicule du testicule d'un jeune Chat de six mois, d'après Balbiani, sous l'influence du réactif (Bichromate d'ammoniaque) le contenu du canalicule s'est séparé de la paroi. Les cellules épithéliales *e* sont lâchement unies entre elles et entre-croisent leurs extrémités dans l'axe du tube. *o.* Ovules primordiaux renfermés dans leur follicule.
- Fig. 4.** Fragment d'une coupe du testicule de *Paludina vivipara* en avril, d'après Mathias Duval. — *b.* Grosse grappe de gros spermatoblastes. *a.* Petite grappe de petits spermatoblastes. N. P. Le noyau principal de la cellule mère de la grappe de spermatoblastes.
- Fig. 5.** Spermatozoïde filiforme du même après l'action de l'acide chromique (Math. Duval).
- Fig. 6.** A. B. Gros spermatoblastes du même obtenus par dissociation et coloration avec l'hématoxyline. C. Gros sper-

- matoblaste (mai) après l'action de l'acide osmique.
(Math. Duval.)
- Fig. 7. Fragment d'une coupe de testicule de la *Paludine* en juin
a. Faisceau de spermatozoïdes filiformes. *b.* Grappe de
gros spermatoblastes. *c.* Faisceau de gros spermatoblastes très allongés. *d.* Faisceau de spermatozoïdes filiformes (Math. Duval).
- Fig. 8. Le même fin mai.
- Fig. 9. Groupe de follicules primordiaux du pli progerminatif du testicule d'une roussette, entourés des cellules épithéliales primitives, d'après Balbiani.
- Fig. 10. Spermatozoïdes de l'escargot d'après Math. Duval. A leur partie postérieure le filament spermatique est entouré d'une traînée de petites masses du protoplasma du spermatoblaste (*pp*). L'une de ces masses plus volumineuse contient le noyau *n* du spermatoblaste, *x* tête du spermatozoïde, *s* filaments spermatiques.
- Fig. 11. Grappe de spermatoblastes, S. B. de l'escargot d'après Math. Duval. — N noyau principal autour duquel sont disposées les têtes *x* des spermatozoïdes.
- Fig. 12. Spermatoblaste en raquette de l'escargot. *a.* Extrémité antérieure du filament spermatique. *b.* Extrémité postérieure ou caudale; *n x p*, comme Fig. 10 (Math. Duval).
- Fig. 13. Spermatoblaste dans le testicule du *Bufo vulgaris* adulte, d'après Balbiani, *s b* spermatoblastes à divers degrés de développement, *o* ovule entouré de cellules épithéliales parmi des faisceaux de spermatozoïdes mûrs.

PLANCHE II. — Fécondation.

- Fig. 1. Un cordon de Pflüger, montrant les ovules qui en occupent le centre, d'après Kölliker.
- Fig. 2. Jeune follicule de Graaf de l'ovaire de la femme d'après Balbiani. L'ovule présente en *vg* la vésicule germinative, en *ve* la vésicule embryogène entourée de granulations vitellines.
- Fig. 3. Follicule ovarien du *Geophilus electricus*. La vésicule embryogène *ve* s'éloigne de la surface de l'épithélium *e* et

refoule le vitellus qui présente des stries rayonnantes au point de contact, *p* pédoncule du follicule *vg* vésicule germinative (Balbiani).

Fig. 4. Un follicule de l'ovaire du lapin d'après une préparation communiquée par M. H. Beauregard.

Fig. 5. *a*. Coupe à travers le micropyle du saumon. *b*. Spermatozoïdes, d'après His.

Fig. 6. Pénétration du zoosperme dans l'ovule de l'*asterias glacialis* d'après Fol. — *sa* Le cône d'attraction, la rencontre du zoosperme *zc*. — Couche limitante du vitellus *ev*.

Fig. 7 et 8. Deux phases de l'entrée du zoosperme. *km*, cratère de la membrane vitelline. *Mv* membrane vitelline (Fol).

Fig. 9. Soulèvement de la membrane et cône d'exsudation *sc*. — Deux autres spermatozoïdes s'approchent de l'enveloppe muqueuse *em* de l'œuf (Fol).

Fig. 10. Portion d'un vitellus coagulé d'*asterias glacialis* quinze minutes après sa sortie de l'ovaire, d'après H. Fol. EN Couche limitante du noyau; *nog* fragments détachés de la tache germinative. — *ai* aster intérieur de l'amphiaster de rebut.

Fig. 11. Vitellus du même au moment où le premier globule polaire commence à se montrer, d'après Fol. — *ar*. Amphiaster de rebut. *cr* premier corpuscule de rebut. *Fc*. Renflements intranucléaires *v* vitellus.

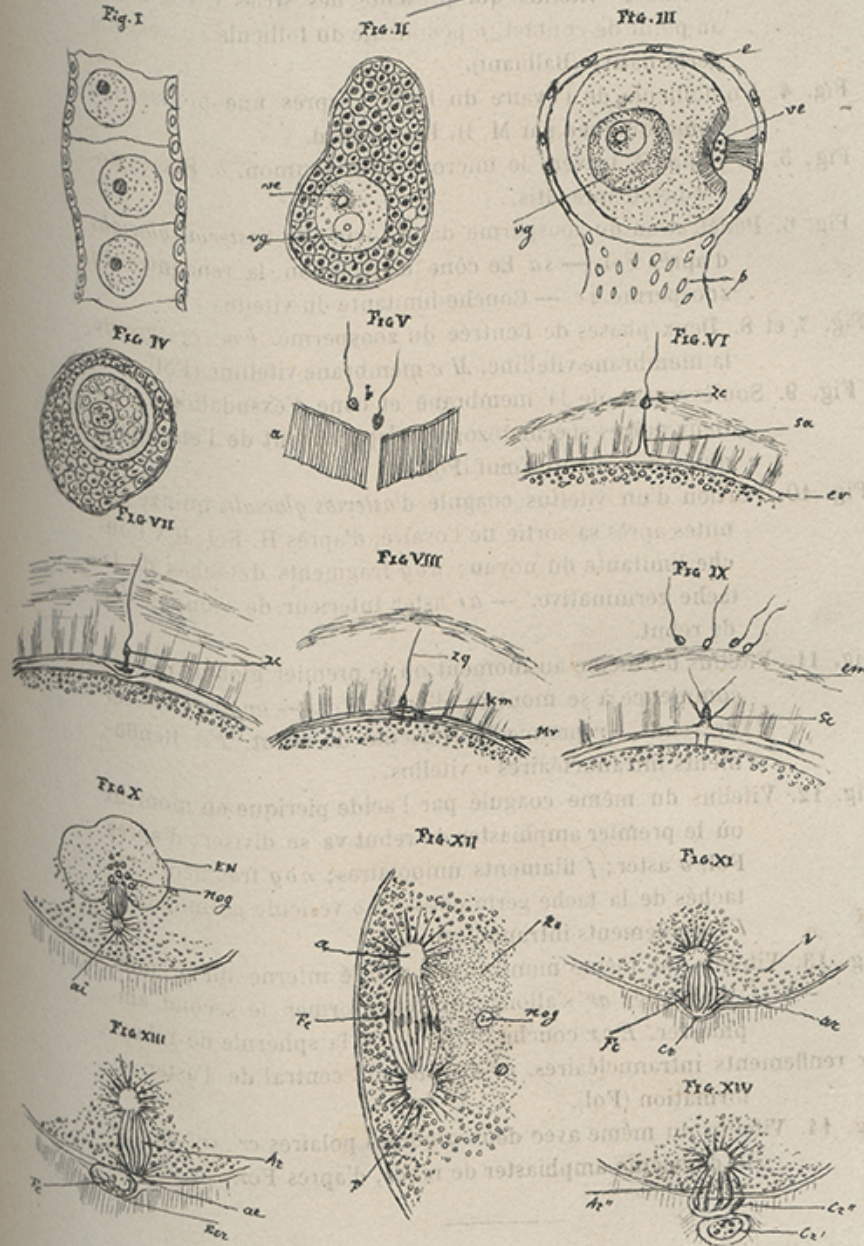
Fig. 12. Vitellus du même coagulé par l'acide picrique au moment où le premier amphiaster de rebut va se diviser; d'après Fol, *a* aster; *f* filaments unipolaires; *nog* fragments détachés de la tache germinative. *no* vésicule germinative, *Fe* renflements intranucléaires.

Fig. 13. Vitellus du même montrant la moitié interne du premier amphiaster *ar* s'allongeant pour former le second amphiaster. *Ecr* couche limitante de la sphérule de rebut. *Fc* renflements intranucléaires. *ac* Corpuscule central de l'aster en formation (Fol).

Fig. 14. Vitellus du même avec deux globules polaires *cr'*, *cr''* en *ar'* le deuxième amphiaster de rebut, d'après Fol.

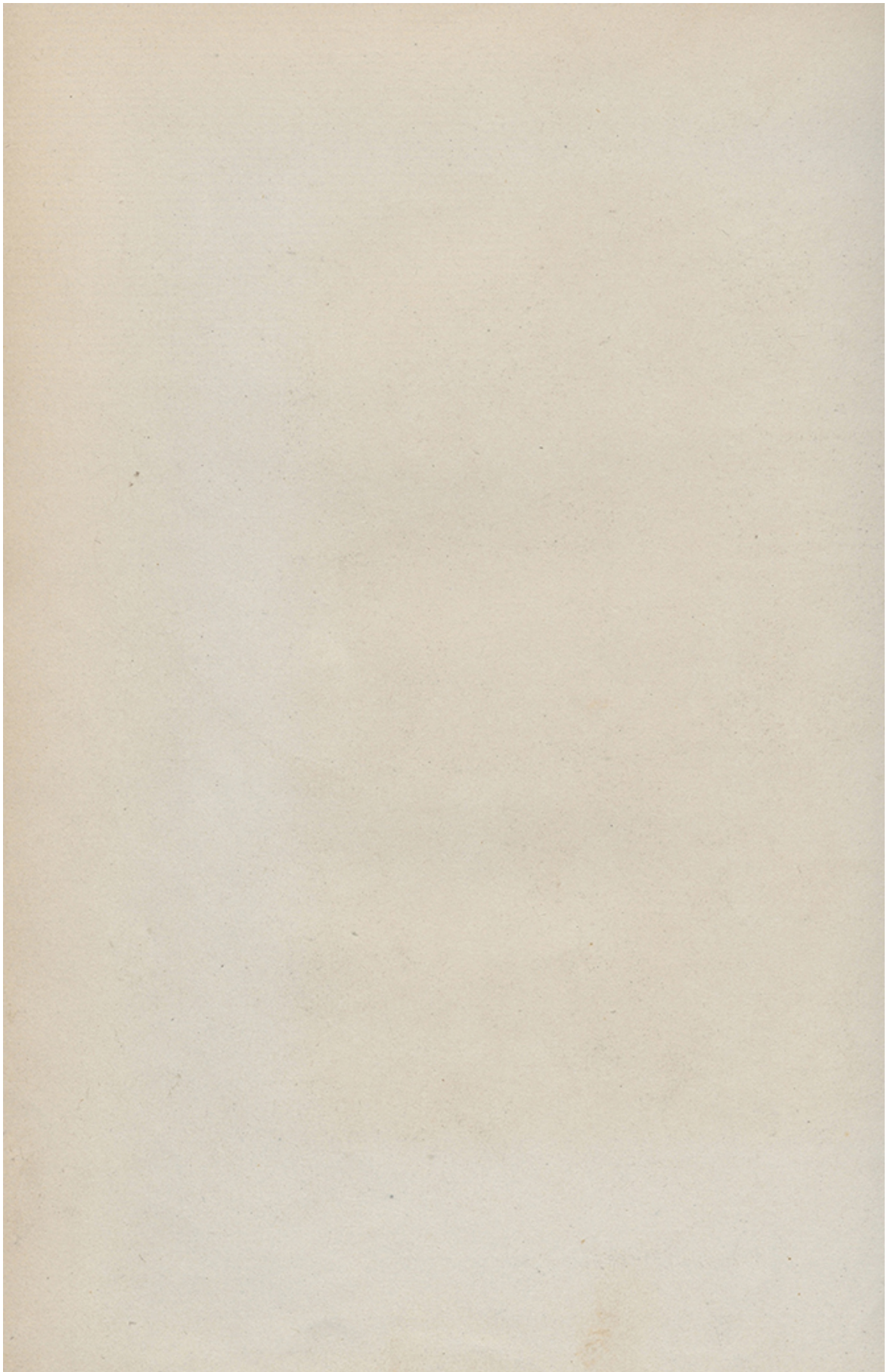
—————

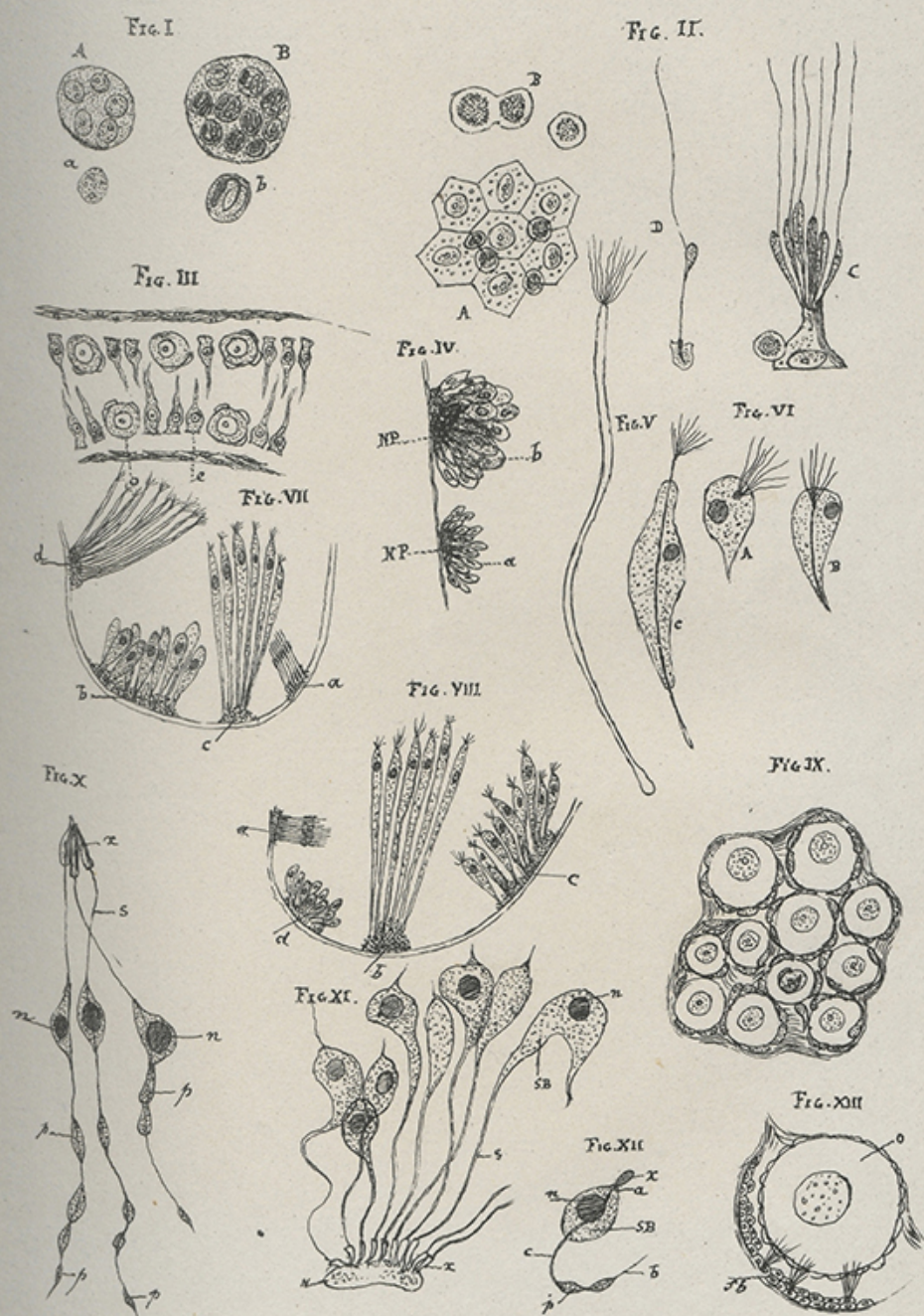
Plaque II



Imp. P. Fricke, de la V^e Estrapade, 17 et 19, Paris.

Fécondation.





Imp. P. Fricke, r. de la V^e Estrapade, 17 & 19, Paris.

Spermatogénèse.