

Extrait des *Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique*,
Tome 93, 1962-1963, fasc. 1, pp. 121 à 136.

LA FORMATION DU PHARYNX CHEZ *SALMO FARIO*

par H. DAMAS ET L. PIROTTE.

Institut Ed. Van Beneden, Liège, Laboratoire de Morphologie animale.

LA FORMATION DU PHARYNX CHEZ *SALMO FARIO*

par H. DAMAS ET L. PIROTTE.

Institut Ed. Van Beneden, Liège. Laboratoire de Morphologie animale.

Résumé.

1. — Le développement du pharynx de *Salmo trutta fario* L. a été suivi depuis le stade d'apparition de la plaque médullaire jusqu'au stade 5 mm.
2. — Comme chez tous les Vertébrés, le pharynx se forme au dépens de l'entoblaste céphalique, dérivé lui-même de la plaque préchordale.
3. — Une ébauche ectoblastique cunéiforme, la lame bucco-faciale, apparue sous le cerveau et croissant vers l'arrière, fournit le revêtement inférieur de la tête, les placodes nasales, le cristallin, le revêtement de la sphère vitelline et le stomodeum.
4. — Il est très possible qu'au niveau des zones de contact, des cellules ectoblastiques se mêlent à l'épithélium pharyngien.

(English summary at the end of the article.)

INTRODUCTION.

Dans une étude récente F. BERNARD (1958) est arrivé à la conclusion que « l'épithélium qui tapisse la bouche, le pharynx et les fentes branchiales semble bien être, chez la Truite, de nature ectodermique » (p. 135). Cette opinion contredit les notions classiques sur l'organogenèse des Vertébrés, notions acquises surtout par l'étude des Cyclostomes, Sélaciens, Amphibiens et Amniotes chez qui la bouche provient d'un stomodeum ectodermique tandis que le pharynx et ses poches dérivent de l'extrémité antérieure de l'endoderme.

A vrai dire, une enquête bibliographique montre qu'à propos des Téléostéens, les opinions des auteurs sur ce problème ont fort varié. Rappelons pour mémoire la première en date, celle de RATHKE (1832) d'après laquelle la bouche, aussi bien que les branchies de ces poissons, est de nature endodermique. La plupart [HENNEGUY (1888), SWAEN ET BRACHET (1900), VIALLETON (1908), N. HOLMGREN (1943), MAHON ET HOAR (1956)] admettent que les faits observés chez les autres Vertébrés peu-

vent se retrouver chez les Téléostéens. Mais GOFFART (1902) ne peut expliquer la présence des dents pharyngiennes que par une extension de l'ectoderme sur l'endoderme du pharynx, opinion reprise par EDWARDS (1929) et GRIEB (1932). D'autre part, GÖTTE (1902) estime que chez tous les poissons, les cavités branchiales sont d'origine endodermique mais que, chez les Séla-ciens et les Téléostomes, les filaments branchiaux sont fournis par l'ectoderme sauf au niveau de l'évent. Cette situation résulterait d'un recul de l'endoderme après le percement des membranes obturantes.

L'opinion catégorique de F. BERNARD rendait nécessaire une révision des faits car les processus généraux de la séparation des ébauches sont si uniformes dans la série des Vertébrés que pareille exception mérite contrôle.

MATÉRIEL.

L'étude a été faite sur l'espèce qui avait servi à F. BERNARD, la truite de rivière (*Salmo trutta fario* L.). L'élevage des œufs a lieu au laboratoire, où malheureusement il nous était impossible de maintenir une température constante : elle a varié de 8 à 13° C. La composition de l'eau de la ville de Liège a, d'autre part, montré des modifications notables de sa teneur en calcaire, ce qui influence aussi le développement. Il fut donc impossible de classer les embryons simplement d'après leur âge. Ils ont été sériés en tenant compte de leur taille, et du degré de développement de leurs divers organes.

MÉTHODES.

Notre premier espoir avait été d'aborder ce problème par voie expérimentale mais il fallut rapidement l'abandonner.

Ainsi que PASTEELS (1937) et ses élèves l'ont constaté, les marques colorées, si souvent utilisées pour déceler les déplacements de tissu, ne se conservent pas bien dans l'embryon de la Truite. Ils disparaissent toujours lors de l'inclusion à la paraffine. Nous avons constaté à notre tour qu'il eut été nécessaire de renforcer les marques chaque jour. Or l'invagination du stomodéum et la différenciation de la bouche prennent une huitaine de jours. Après ce temps, des tissus, d'abord superficiels, sont profondément cachés par la position de l'embryon sur la boule vitelline.

Des exérèses auraient aussi pu aider à la solution du problème. Mais la fragilité de l'œuf de la Truite est bien connue.

DEVILLERS (1957) a utilisé avec un succès relatif le milieu de WHITE (1946) pour la culture d'explants de morula, de blastula ou de jeunes gastrulas de Truite. Nous avons essayé le même milieu pour l'élevage d'embryons dégangués au stade bourgeon caudal. Leur survie fut d'une semaine pendant laquelle les animaux ont montré d'abord une légère croissance (environ 1 mm) puis des signes de développement anormal. Au total, en une semaine, les progrès de l'organisation de ces embryons n'ont pas dépassés ceux d'un embryon témoin de deux jours.

Nous avons donc dû nous rabattre sur la méthode classique des coupes et des reconstructions. Les embryons ont été fixés au Bouin (alcoolique ou aqueux). Dans le cas d'embryons très jeunes, l'œuf entier a été plongé et ouvert dans le fixateur. Les embryons âgés ont été dégangués dans une solution de NaCl 7 ‰, et après essorage du vitellus au papier filtre, transportés dans le fixateur.

Il y a lieu de remarquer que les embryons sont toujours asymétriques : ils sont couchés sur un flanc (généralement gauche) contre le globe vitellin, l'autre côté plaqué contre la coque. La moitié de l'embryon imprimée dans le vitellus montre souvent un développement retardé. L'embryon se présente tordu et il est difficile, à ces stades, de faire des coupes parfaitement orientées.

Les embryons inclus à la paraffine ont été coupés à 7 μ et colorés, les plus jeunes au Biondi ou au Dominici, les plus âgés au trichromique de Masson ou à l'Azan.

OBSERVATIONS.

Le premier stade étudié, correspond à l'apparition en surface de la plaque médullaire. C'est à peu près le stade représenté par PASTEELS dans sa figure 2 E.

L'aire embryonnaire est transparente sauf au niveau de son pourtour (bord d'enveloppement) et spécialement en un point de celui-ci qui s'est gonflé en une sorte de bouton. Ce bouton comprend vers l'extérieur le nœud terminal et vers le centre une masse arrondie creusée d'une dépression axiale, la plaque médullaire.

A ce stade l'embryon de Truite a une composition simple : ectoderme avec ébauche neurale dont le 1/3 antérieur particulièrement épais représente le futur cerveau ; chordo-mésoblaste où la disposition des cellules indique déjà la future chorde terminée en pointe sous le renflement maximum du cerveau ; entoblaste

lamellaire, moins étendu latéralement que les autres tissus. Les 3 feuillets sont en continuité au niveau du bouton terminal. En avant les deux feuillets profonds se confondent en une plaque préchordale qui dépasse parfois l'ébauche cérébrale. Celle-ci se continue en avant dans le recouvrement de la cavité sous germinale, membrane très mince sauf au niveau de la zone de contact avec le cerveau où les cellules sont cubiques et assez hautes (fig. 1 et planche 1 - fig. 2, 3).

A part l'absence de toute cavité archentérique — absence que PASTEELS a longuement discutée — cet embryon a la structure classique d'une très jeune neurula.

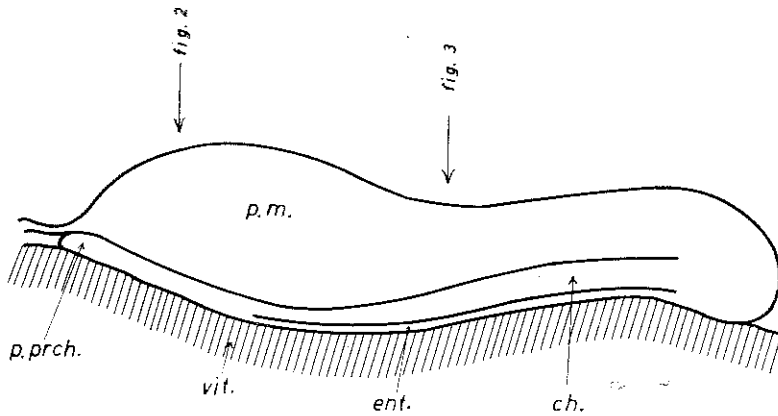


FIG. 1. — Stade d'apparition de la plaque médullaire.

Reconstitution d'une section sagittale. La plaque préchordale (p. prch.) dépasse en avant la plaque médullaire (p. m.) et se continue en arrière dans la corde (ch.) et l'entoblaste (ent.). Les flèches indiquent les positions des fig. 2 et 3.

Un embryon de sept paires de somites constitue notre second stade. Il a la forme d'un petit bâtonnet de 1,3 mm de longueur, courbé sur la surface de l'œuf, renflé en avant par l'apparition des ébauches oculaires. Les coupes sagittales sont à première vue très semblables à celles du stade précédent : dorsalement, l'ébauche nerveuse avec un cerveau toujours massif ; plus profondément, la corde et l'entoblaste superposés, fusionnés en avant en une plaque préchordale renflée touchant presque la surface antérieure de l'embryon. Les limites de cette plaque et du cerveau vis-à-vis du revêtement du corps ne sont pas facile à suivre.

Dorsalement, le futur épiderme est une lame extrêmement mince, de cellules très étirées. En avant du cerveau, cette lame

s'épaissit en un bloc de forme plus ou moins triangulaire en coupe. C'est que, entre la plaque préchordale et le cerveau s'est insinuée une sorte de coiffe, de coupe triangulaire, mal délimitée vis-à-vis du cerveau d'ailleurs. Cette invagination est surtout bien visible dans les coupes parasagittales où un léger décollement la sépare des autres structures (*fig. 4*). C'est le début d'une poussée antéropostérieure d'une ébauche que BERNARD a nommé « lame prébuccale » et qu'il vaudrait mieux appeler comme on le verra plus loin « lame bucco-faciale ».

Par suite de la descente de la plaque neurale, en forme de quille comme chez tous les Téléostéens, dans le massif vitellin, les couches profondes ont pris, sauf tout en avant, une disposition en U ou en V. La plaque préchordale de structure simple au stade précédent, tend à se cliver en deux couches superposées encore mal séparées (*fig. 5*). La plus profonde, de 2 couches cellulaires d'épaisseur en général, est continue du bord droit au bord gauche de l'embryon. En arrière, elle se prolonge dans la lame entoblastique. Dans l'espace compris entre le cerveau, le renflement épidermique qui fournira les placodes et la lame profonde, existe une bande de tissu arquée, qui correspond évidemment au mésoblaste céphalique. Le clivage est encore imparfait : il n'est pas continu et n'existe pas dans la région tout à fait antérieure de l'embryon.

A ce stade par conséquent, se séparent le mésoblaste et l'entoblaste céphaliques pendant que s'ébauche la future lame bucco-faciale. Comme chez les autres Vertébrés étudiés, le mésoblaste céphalique se porte immédiatement sur les côtés du cerveau.

Chez un embryon de 13-15 somites, de 2,3 mm de longueur, les globes oculaires et les capsules otiques sont apparues. Dans la coupe sagittale (*fig. 6*) l'entoblaste ne dépasse plus vers l'avant la région du futur infundibulum, région la plus haute de l'ébauche cérébrale. Il semble être resté sur place tandis que le système nerveux et le mésoblaste céphalique (latéral) étaient portés vers l'avant par la poussée de l'embryon sur la masse vitelline. Par contre, la lame bucco-faciale est étendue vers l'arrière. Elle touche l'extrémité de l'entoblaste sous l'infundibulum. Dans la coupe sagittale, elle occupe l'ancien emplacement de la plaque préchordale à laquelle elle semble s'être substituée. Cette substitution est le résultat d'un triple mouvement : le recul relatif de l'entoblaste, la migration latérale de la partie mésoblastique de la plaque préchordale et la progression de la lame faciale.

Comme l'extrémité antérieure de l'embryon est devenue plus forte et s'est enfoncée dans la boule vitelline, la lame bucco-faciale s'insinue entre elle et le vitellus en une sorte de bride concave vers le haut. Cette bride relativement large au point où elle touche la surface de l'embryon, s'amincit au fur et à mesure qu'elle approche du plan médian où elle est parfois soudée au cerveau.

Chez les embryons les plus avancés de ce stade, le bord supérieur de la lame bucco-faciale est épaissi en placode cristallinienne en face de l'ébauche de l'œil. L'espace délimité par cette lame, l'épiderme et l'extrémité antérieure du cerveau est occupé par des cellules en désordre, dérivées de la plaque préchordale et de la crête neurale.

Derrière l'infundibulum, la bride ectodermique s'amincit. Sur elle se place, à droite et à gauche d'abord, puis au centre, un groupe de cellules de taille plus forte, où, de place en place, s'aperçoit une grosse granulation dentoplasmique. C'est l'extrémité antérieure de l'entoblaste, maintenant séparé du mésoblaste. En 4 coupes maximum, donc sur une longueur d'environ 25 μ , l'entoblaste se substitue à l'ectoblaste. Les deux tissus sont soudés intimement au niveau des bords externes du pharynx car l'ectoblaste entoure la lame ectoblastique d'un bourrelet (au dessus) et d'une lame aiguë (en dessous) (*fig. 7*).

Durant 4 ou 5 coupes (à 7 μ), l'entoblaste occupe ainsi la largeur de l'embryon et touche vers l'avant ou latéralement le revêtement du corps. Cette zone de contact, dessinant en fait un V ouvert vers l'arrière, est la première indication de la région stomadéale. Derrière cette région d'apposition, l'entoblaste se rétracte vers la ligne médiane et n'occupe plus que la moitié ou le tiers de la largeur de l'embryon.

Un peu en arrière, à mi-distance entre la fin de la lame bucco-faciale et la pointe de la chorde, l'entoblaste s'étend brusquement vers le dehors et le haut jusqu'à toucher le revêtement du corps (*fig. 8*). C'est la première ébauche de la poche hyomandibulaire. Ici encore, le contact ectoderme-endoderme est à la fois bref (20 μ) et intime : l'extrémité enflée de la poche est entourée d'une enveloppe épidermique. Le mésenchyme entoure cette ébauche aussi bien du côté ventro-latéral que du côté dorso-médian. En arrière de la poche, il se creuse bientôt, dans ses portions ventrales droite et gauche, d'une cavité tapissée d'endothelium : l'ébauche péricardique.

Une seconde poussée latérale de l'entoblaste, semblable à la première mais moins redressée vers le haut, existe sous l'extré-

mité antérieure de la capsule otique. Cette fois, le contact entre la pointe de l'ébauche branchiale et l'ectoderme est plus intime et se prolonge sur environ 70 μ . Une pointe ectodermique pénètre dans l'embryon et se place contre la face antérieure de l'ébauche branchiale. En arrière, au contraire l'endoderme perforé l'épiderme, arrive pratiquement en surface dans le creux séparant l'embryon proprement dit et la région péricardique et les deux tissus se continuent l'un dans l'autre (*fig. 9*).

Dans les coupes plus postérieures l'entoblaste est réduit à un épais cordon axial, dont le mode de formation a été décrit par SWAEN et BRACHET.

Au stade 20 somites environ (long. 2,5 mm), l'embryon se caractérise par le perfectionnement du cerveau (les vésicules sont maintenant reconnaissables) et la réunion dans la région médio-ventrale des deux cavités péricardiques en un ensemble dans lequel est suspendu le tube cardiaque. Les relations entre la lame bucco-faciale et l'entoblaste ne sont pas modifiées. Trois expansions latérales du pharynx sont visibles : les deux premières touchent l'épiderme et au niveau de chacune s'observe la pénétration de l'entoblaste dans le revêtement du corps, signalé au stade précédent pour la première poche branchiale seulement. Devant et entre les expansions pharyngiennes, le mésenchyme est condensé et forme les ébauches des organes contenus dans les arcs mandibulaires, hyoïdiens et branchiaux.

Au stade de 33 somites (long. env. 3,4 mm), l'extrémité caudale de l'embryon se détache de la boule vitelline sur une longueur de 0,3 mm, mais la tête y est toujours plongée. La lame bucco-faciale, qui s'amincit, occupe toujours la même place et peut toujours se suivre jusque derrière l'infundibulum où elle adhère encore au cerveau dans la ligne médiane.

Toujours dans la ligne médiane, ce n'est que sous la corde qu'apparaît l'extrémité antérieure du pharynx. Ce point est relié à la lame bucco-faciale collée à l'infundibulum par une traînée de cellules très étirées dont l'aspect ne permet pas de décider si elles sont ecto ou endodermiques. Sur les côtés, par contre, deux cornes endodermiques bien reconnaissables apparaissent beaucoup plus en avant, à hauteur de l'infundibulum lui-même. Il est très probable que la membrane étirée réunissant les régions nettement ecto et endodermiques, représente la première indication du stomodeum qui a donc un pourtour postérieur arrondi.

Le pharynx présente toujours trois paires d'expansions latérales. La poche hyomandibulaire est dirigée obliquement vers le haut et le dehors. Elle s'est pratiquement détachée de l'ectoderme auquel elle n'adhère plus que par une ligne. Les deux autres sont dirigées plus transversalement. Elles touchent toujours l'ectoderme en y adhérant fortement au niveau où les parois latérales de l'embryon se détachent de la boule vitelline. L'intrication des cellules est telle qu'il est très difficile de tracer une limite entre les tissus. Il semble que, devant chaque poche, l'ectoderme pénètre légèrement vers l'intérieur de l'embryon.

Presque partout, les parois pharyngiennes sont constituées de deux couches de hautes cellules cylindriques fortement appliquées l'une contre l'autre. La fente virtuelle entre les couches deviendra la cavité pharyngienne. Celle-ci commence à se creuser à hauteur de la deuxième poche branchiale, sous forme de petites lacunes indépendantes les unes des autres. Dans la région post-céphalique de l'intestin, ces lacunes sont plus importantes et plus nombreuses.

Un embryon de 4 mm (environ 50 segments) commence à se détacher du vitellus aussi bien en avant qu'en arrière. La queue est libre sur 1 mm de longueur environ. En avant, la tête n'est guère dégagée que jusqu'au niveau du chiasma, c'est-à-dire sur 1,5 mm. Cette libération est produite grâce au clivage de la lame bucco-faciale. Dans la région infundibulaire, la lame occupe encore la même situation qu'au stade précédent, mais les cellules s'ordonnent en deux couches séparées par places par des fentes. Le clivage qui se produit ainsi, sépare deux couches de revêtement : celui de la face inférieure de la tête et celui de la boule vitelline.

Aux dépens de cette lame bucco-faciale sont apparues dans la partie déjà clivée, les placodes nasales et dans la partie encore invaginée, l'ébauche de l'adénohypophyse, d'ailleurs encore réduite à un simple épaissement cellulaire. Plus en arrière, la lame n'a pas changé : mince dans le plan sagittal, elle est épaisse sur les côtés, surtout au niveau de la future bouche, entre les épaisissements mésodermiques maxillaires et mandibulaires.

Le pharynx présente maintenant une quatrième ébauche branchiale. Les rapports des poches avec l'épiderme diffèrent. La poche hyo-mandibulaire, dirigée obliquement vers le haut, touche la paroi du corps — durant 10 μ environ — sur une ligne située à même hauteur que la base du myélocéphale. Les trois autres poches, par contre, sont orientées d'abord horizontalement, de

sorte qu'elles atteignent l'épiderme près de la limite dorsale du péricarde. Ensuite, elles se relèvent obliquement vers l'arrière : à mi-hauteur du pharynx, une même coupe transversale peut couper l'extrémité postérieure de la première poche branchiale définitive et plus ventralement l'extrémité antérieure de la deuxième poche. La première poche branchiale définitive commence à s'entrouvrir.

Au niveau de chacune de ces trois poches postérieures, il est possible de constater que l'épiderme pénètre dans l'embryon et revêt la face antérieure de l'expansion pharyngienne, tandis qu'en arrière, l'endoderme perfore le revêtement du corps.

A ce stade, la disposition des cellules pharyngiennes perd de sa régularité. Dans la partie axiale, les cellules, de forme irrégulière, sont tassées les unes contre les autres en 3 ou 4 niveaux. Dans les expansions branchiales, elles ont mieux conservé la disposition primitive en deux couches mais entre ces deux couches sont interposées des cellules isolées qui, vu la fermeture persistante de la bouche et des poches, doivent être d'origine endodermique.

Pour être complet, il convient de signaler qu'en arrière de la région branchiale apparaissent des condensations mésodermiques, ébauches des futures nageoires pectorales.

Au stade 5 mm, la déchirure de la membrane bucco-faciale s'amplifie. Dans le plan sagittal, la tête est dégagée jusqu'au niveau de l'infundibulum (*fig. 10*). La face ventrale de la tête ainsi exposée fera, évidemment, partie de la bouche. Pour l'y incorporer, il faudra une croissance vers l'avant des ébauches maxillaires et mandibulaires sur laquelle les auteurs précédents ont déjà attiré l'attention.

Dans la région postinfundibulaire, le creusement du stomodeum se continue. Les limites des tissus sont difficiles à préciser. Les coupes sagittales suggèrent que l'ectoderme glisse, sur une certaine longueur, au-dessus de l'endoderme, et que la cavité pharyngienne se creusera entre les deux. Mais il est impossible d'admettre que ce glissement ait déjà couvert toute la longueur du pharynx. Or les coupes transversales montrent les mêmes images au niveau de la première poche et au niveau de la quatrième. Dans la partie axiale du pharynx, constituée déjà au stade précédent de 3 ou 4 couches cellulaires, la future cavité apparaît sous forme de petits espaces qui clivent la masse en une couche dorsale mince et une couche ventrale plus épaisse (*fig. 11*). Dans les poches branchiales postérieures, les cellules

sont toujours disposées en deux couches de hautes cellules cylindriques.

Dans la poche hyomandibulaire et dans la première poche branchiale, le revêtement des poches qui se prépare est déjà constitué, dorsalement comme ventralement, d'une couche basale de cellules cubiques et d'une couche superficielle de cellules très étirées (*fig. 11*).

Cette disposition bistratifiée ressemble tout à fait à celle de l'épiderme. Elle peut être due à une division transversale des cellules pharyngiennes. De fait, un certain nombre de mitoses s'observent. Elle peut aussi être le résultat d'une réorganisation sur place de la muqueuse ou d'une infiltration de cellules ectodermiques. Or, au stade précédent, l'existence d'une coiffe ectodermique sur la face antérieure de chaque poche branchiale se constatait aisément. Au stade actuel, les réactions histologiques des tissus sont uniformisées de sorte qu'il est impossible de décider de leurs limites. Certaines images laissent penser que cette languette ectodermique servira surtout à revêtir l'orifice externe de la branchie. Au niveau de la première poche branchiale vraie, où la pénétration ectodermique était la plus forte, elle pourrait servir au revêtement interne de l'opercule dont le bourgeon apparaît à ce moment. Mais d'autres images s'interprètent mieux en admettant une intrication de cellules ectodermiques et endodermiques. La technique des coupes est évidemment incapable de trancher cette question.

Le dernier stade qu'il soit nécessaire d'étudier est un embryon de 6 mm. Il est presque détaché de la boule vitelline auquel il n'adhère plus que par le champ mésobranchial et la région abdominale.

La bouche s'est ouverte. Le bord antérieur de la lèvre inférieure se situe à hauteur de l'infundibulum mais les ébauches maxillaires avancent jusque sous l'œil. La cavité buccale, à ce stade, n'est pas profonde car 0,1 mm derrière le bord de la lèvre inférieure s'aperçoivent les poches hyo-mandibulaires, cul-de-sac pharyngiens dirigés vers les capsules otiques. La première poche branchiale vraie est largement ouverte. Son orifice a été reporté ventralement par la croissance de l'opercule. Les autres fentes sont creusées de lacunes parfois réunies à une cavité pharyngienne assez vaste, mais ne communiquent pas avec l'extérieur.

A ce stade, les épithélia tapissant les cavités buccale et pharyngienne se continuent insensiblement l'un dans l'autre et il est impossible de trouver une limite entre eux et même entre eux

et le revêtement du corps. La cavité buccale, la poche hyomandibulaire et la première poche branchiale par exemple ont, comme éléments particulièrement caractéristiques, des cellules cubiques remplies de granulations d'aspect mucoïde, se colorant par le bleu d'aniline mais ne donnant pas la réaction P.A.S. Les mêmes cellules se retrouvent sur la face ventrale de la tête dans les régions libérées par le clivage de la lame ectodermique et spécialement dans les replis branchiaux externes. L'observation a déjà été faite par F. BERNARD. Les tissus pharyngiens et ectodermiques présentent donc une indéniable ressemblance.

DISCUSSION.

1. — D'après les observations précédentes, la région pharyngienne de la Truite passe par des stades embryologiques très semblables à ceux présentés par les Vertébrés mieux étudiés : Cyclostomes, Sélaciens, Amphibiens.

Immédiatement après l'invagination gastruléenne, la région antérieure de l'embryon se compose de 2 feuillets : sous l'ectoderme déjà différencié dans le plan sagittal en ébauche nerveuse, se trouve une forte plaque préchordale qui atteint l'extrémité antérieure du futur cerveau. Lorsque les somites se différencient, cette plaque se clive en mésenchyme préotique et intestin antérieur. Les mêmes phénomènes ont été constatés et la séparation des deux ébauches décrite en détail dans l'espèce voisine *Salmo salar* par N HOLMGREN (1943) et par MAHON ET HAARS (1956) chez *Oncorhynchus keta*.

Dans la suite du développement, l'entoblaste se concentre vers la région médiane mais envoie vers l'ectoderme des excroissances paires, ébauches des poches hyomandibulaires et branchiales. Aussi longtemps que les tissus sont reconnaissables histologiquement, les images observées sont identiques à celles qu'on pourrait trouver dans tous les autres groupes de Vertébrés.

Les particularités du développement de Salmonides résident dans l'intervention de l'ectoderme à deux niveaux : la membrane bucco-faciale et les orifices branchiaux externes.

2. — La membrane bucco-faciale apparaît comme une sorte de coussin qui s'insinue entre l'extrémité du cerveau et la boule vitelline. Son apparition coïncide avec le moment où le mésoblaste préchordal se déplace vers les côtés de l'œil. Dans les coupes sagittales par conséquent, « l'endoderme primitif » (suivant l'ancienne terminologie embryologique), semble reculer

devant la progression de cette lame ectodermique. Comme l'a déjà signalé incidemment HOLMGREN, la lame faciale et l'ébauche pharyngienne s'accolent sous le cerveau dans la région infundibulaire.

La lame bucco-faciale sculpte l'extrémité antérieure du corps. Tout le revêtement antérieur de la tête en dérivera, ainsi que quelques annexes : les placodes nasales, les cristallins, l'adénohypophyse et le stomodeum. Ce dernier est pratiquement invisible dans les coupes sagittales. C'est que chez la Truite, la bouche ne se forme pas par invagination mais par croissance vers l'avant des bourgeons maxillaires et mandibulaires, croissance à peine ébauchée dans le dernier stade étudié ici. Ce n'est que sur les côtés que, très tôt, le stomodeum est visible comme un épaissement ectodermique accolé aux cornes antérieures du pharynx, et autour duquel se différencieront les mésenchymes mandibulaire et maxillaire.

Longtemps, la lame bucco-faciale demeure interposée entre la tête et la boule vitelline. Lorsque l'embryon atteint la taille d'environ 5 mm, elle se déchire et constitue alors à la fois l'épiderme facial et le revêtement d'une partie de la boule vitelline.

Dans tout ceci, les observations présentes confirment celles de F. BERNARD.

3. — Au niveau des poches pharyngiennes, l'évolution est complexe. Les deux premières ébauches apparaissent au stade 13-15 somites, la troisième au stade 20 somites, la quatrième au stade 50 somites, la cinquième au stade 5 mm. Au début, toutes sont des expansions latérales du pharynx endodermique. Leur future cavité est, comme celle du pharynx, représentée par la zone de contact entre deux couches de hautes cellules cylindriques. C'est le prolongement vers l'avant des structures de l'intestin et la continuité des structures ne peut être mise en doute. Ces stades sont par conséquent identiques à ceux décrits chez les autres Vertébrés. Toute l'ébauche pharyngienne de la Truite est donc endodermique.

Mais dès que ces expansions pharyngiennes touchent l'ectoblaste, elles prennent avec lui des rapports très intimes. L'extrémité de la poche hyomandibulaire elle-même s'insinue temporairement dans l'ectoderme mais elle s'en détachera rapidement. Au niveau de chaque poche branchiale proprement dite, les mêmes processus se répètent : la pointe endodermique encore massive s'insinue entre les cellules ectodermiques et rompt le

revêtement du corps ; les cellules ectodermiques et endodermiques s'ordonnent et les tissus se continuent l'un dans l'autre ; sur la face antérieure de chaque poche s'étalent des cellules ectodermiques qui pénètrent en biseau entre le mésenchyme et l'entoblaste. Ainsi l'intrication des cellules est extrême. Au moment où s'ouvriraient les poches, ce qui ne se produit pour la première poche branchiale qu'entre les stades 5 et 6 mm et plus tard encore pour les autres, il est impossible de fixer la limite exacte entre les tissus.

La distinction est d'autant plus difficile à faire qu'à ce moment la disposition des cellules de la paroi pharyngienne se modifie. Jusqu'au stade 4 mm, le revêtement du pharynx était un épithélium unistratifié composé de hautes cellules cylindriques. Au moment où les poches sont perforées, il est bi-stratifié : une couche basale de cellules cubiques, une couche superficielle de cellules étirées. A ce moment, l'épithélium pharyngien ressemble très fort à l'épiderme, d'autant plus d'ailleurs que, comme F. BERNARD l'a déjà signalé, existent de part et d'autre des cellules remplies de granulations mucoïdes colorables par le bleu d'aniline.

Comme il est exposé page 130, la transformation de l'épithélium pharyngien peut s'expliquer soit par des mitoses dans les cellules pharyngiennes, soit par une réorganisation de ces cellules, soit par une infiltration de cellules ectodermiques. Peut-être les trois phénomènes jouent-ils simultanément ; le dernier serait favorisé par l'intrication des ébauches ectodermiques et endodermiques existant dès l'origine et pourrait expliquer la présence de cellules identiques dans la peau et la paroi pharyngienne ainsi que le développement ultérieur des dents et des corpuscules tactiles pharyngiens.

4. — L'étude actuelle arrive donc, sur un matériel fort semblable, à un résultat très différent de celui de F. BERNARD. Il semble que cette contradiction peut s'expliquer aisément par deux faits.

En premier lieu, le stade de départ de l'auteur français, embryon de 2,6 mm, et qu'il considère appartenir toujours à la période de gastrulation (le blastophore vitellin n'est pas complètement fermé) est trop âgé. Il correspond à peu près à notre troisième stade (2,3 mm, 13-15 somites). Or, à ce moment, la plaque préchordale s'est déjà dissociée en partie et surtout s'est portée sur les côtés. Cela a conduit BERNARD à minimiser la quantité de tissu entoblastique présent dans la région de la tête.

D'autre part, l'embryon de Truite, comme tous les embryons de Téléostéens, est compact. Les feuillettes et les ébauches sont serrés les uns contre les autres, sans qu'aucune cavité s'interpose. Au niveau des poches branchiales en particulier, les tissus s'insinuent souvent en biseau les uns entre les autres. Les coupes donnent des images de lecture difficile, d'interprétation ambiguë.

L'interprétation présentée ici s'appuie sur une série assez progressive de coupes, partant d'un stade très jeune. D'après elle, le pharynx de la Truite est essentiellement une structure entoblastique mais peut-être s'y incorpore-t-il, après le percement de la bouche et des poches branchiales, un certain pourcentage de cellules ectodermiques, comme l'ont déjà suggéré GOFFART (1902), EDWARD (1919) et GRIEB (1932).

SUMMARY.

1. *The development of the gut of Salmo trutta fario L. has been followed from the embryo with an incipient medullary plate to the 5 mm embryo.*
2. *As in other Vertebrates, the gut is build from cephalic entoblast which in turn originates in the prechordal plate.*
3. *An ectoblastic cuneiform anlage, the bucco-facial sheat, growing backwards under the brain, gives the ectoderm of the inferior face of the head, the nasal and lens placodes, a part of the ectoderm of the vitelline sac and the stomodeum.*
4. *It is quite possible that, at the contact zones, ectoblastic cells become mixed with the gut epithelium.*

BIBLIOGRAPHIE.

- BERNARD, F. (1957). — Recherches sur l'organogenèse de la bouche, des fentes branchiales et du coelome antérieur chez l'embryon de Truite. *Trav. Lab. Hydrobiol. et Pisciculture, Un. Grenoble*, 109-140.
- DEVILLÈRES, Ch., COLAS, J. ET RICHARD, L. (1957). — Différenciation in vivo de blastodermes de Truite. *Journ. Emb. exp. Morph.*, 5, 264-273.
- EDWARDS, L.F. (1929). — The origin of the pharyngeal teeth of the carp (*Cyprinus carpio*). *Ohio Jour. Sci.*, 29, 93-103, II - 1.
- GOFFART (1902). — Die Entwicklung der Mund. In *Handbuch d. vergl. u. exp. Entwiklunglehre*, O. HERTWIG, Iena.
- GOETTE, A. (1902). — Ueber die Kiemen der Fische. *Zeit. wis. Zool.*, 69, 533.
- GRIEB, A.W. (1932). — Zur Frage von der Entstehung der Kiemendarmes bei Teleostei. *Zool. Jahrb. Anat. Ont.*, 56, 37-53.
- HENNEGUY, F. (1888). — Recherches sur le développement des poissons osseux. Embryogénèse de la Truite. *J. Anat. et Phys.*, 24, 413-502 ; 525-617.
- HOLMGREN, N. (1943). — Studies on the Head of Fishes. *Acta zool.*, 24, 3-15.
- MAHON ET HAARS (1956). — The early development of the chum Salmon. *Oncorhynchus keta*. *J. of Morph.*, 98, 1-28.

- PASTEELS, J. (1932). — Etude sur la gastrulation des vertébrés méroblastiques. 1. Téléostéens. *Arch. Biol.*, **47**, 205-308.
- RATHKE, H. (1832). — Anat. phil. Untersuchungen über den Kiemenapparat und der Zungenbein der Wirbelthiere. RIGA UND ARPAT.
- SWAEN, A. ET BRACHET, A. (1899). — Etude sur les premières phases du développement des organes dérivés du mésoblaste chez les poissons téléostéens. Truite. *Arch. Biol.*, **16**, 173-311.
- VIALLETON, L. (1908). — Sur les arcs viscéraux et leur rôle topographique chez les Vertébrés. *Arch. Anat. micr.*, **10**, 1-122.
- WHITE, P.R. (1946). — Cultivation of animal tissues in vitro in nutrients of precisely known constitution. *Growth.*, **10**, 231-289.

2

3

4

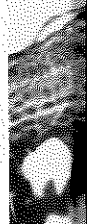
l.
buc.
fac.

PLANCHE I

FIG. 2. — Coupes transversales d'un embryon au stade d'apparition de la plaque médullaire: au niveau du futur cerveau (cerv.) - environ 130 diam.

FIG. 3. — Idem : dans la région médullaire (m.) - environ 130 diam.

FIG. 4. — Embryon de 7 somites — coupe parasagittale. — Apparition de la lame bucco faciale (l. buc. fac.) - environ 120 diam.



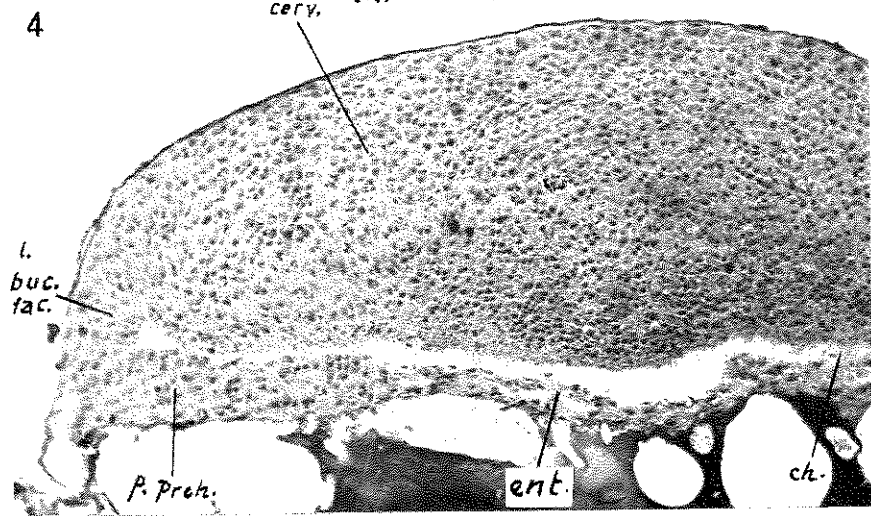
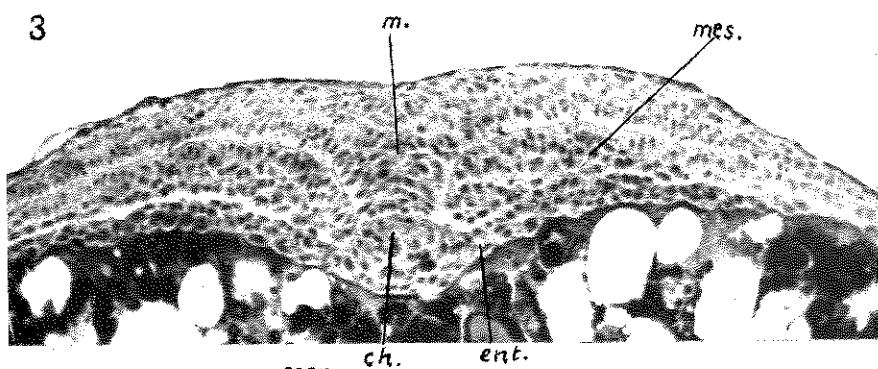
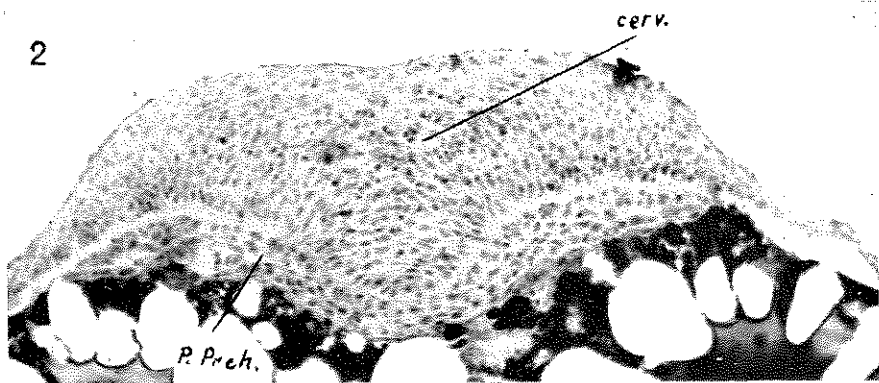


PLANCHE II.

FIG. 5. — Embryon de 7 somites — coupe transversale. — La plaque préchordale se clive en mésoblaste et entoblaste céphalique sous le cerveau prolongé par la crête neurale (cr. n.) - environ 200 diam.

FIG. 6. — Embryon de 13-15 somites — coupe sagittale. — Extension vers l'arrière de la lame bucco faciale - environ 160 diam.

FIG. 7. — Embryon de 13-15 somites — coupe transversale. — L'extrémité antérieure de l'entoblaste est entouré par un bourrelet et une pointe ectodermique représentant la région stomodéale (Stom.). Entre le cerveau et l'entoblaste, du mésenchyme céphalique (me. céph.) - environ 375 diam.

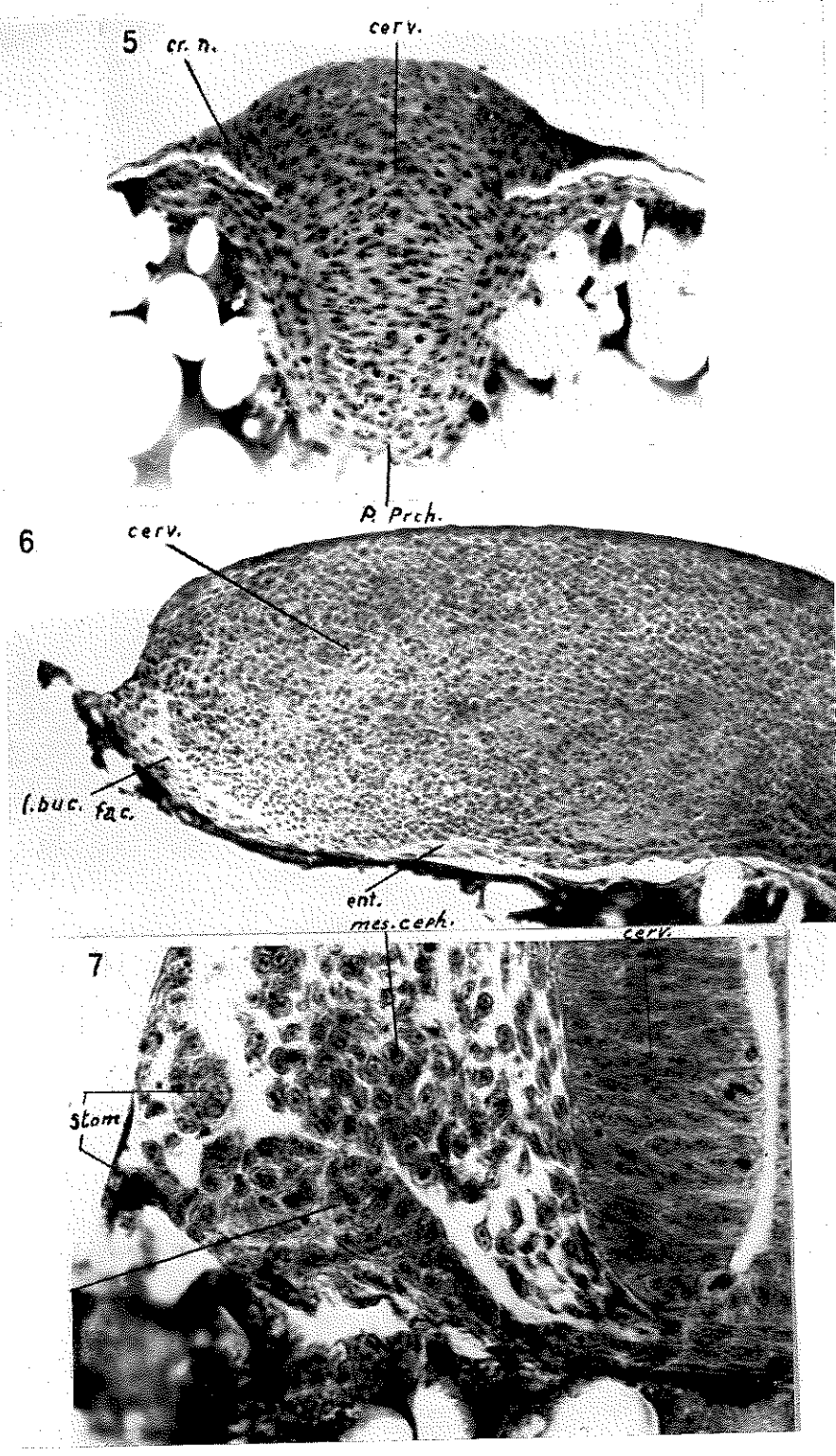


PLANCHE III.

FIG. 8. — Embryon de 13-15 somites — coupe transversale. — Contact entre l'ébauche de la poche hyo-mandibulaire (p. h. m.) et l'ectoblaste (ect.) - environ 375 diam.

FIG. 9. — Embryon de 13-15 somites — coupe transversale sous la capsule otique (cap. ot.). — L'ébauche entoblastique de la première poche branchiale (p. b. 1) perfore l'ectoblaste - environ 150 diam

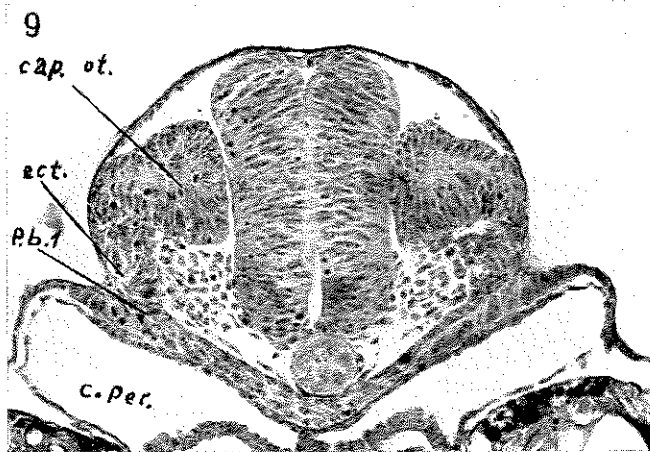
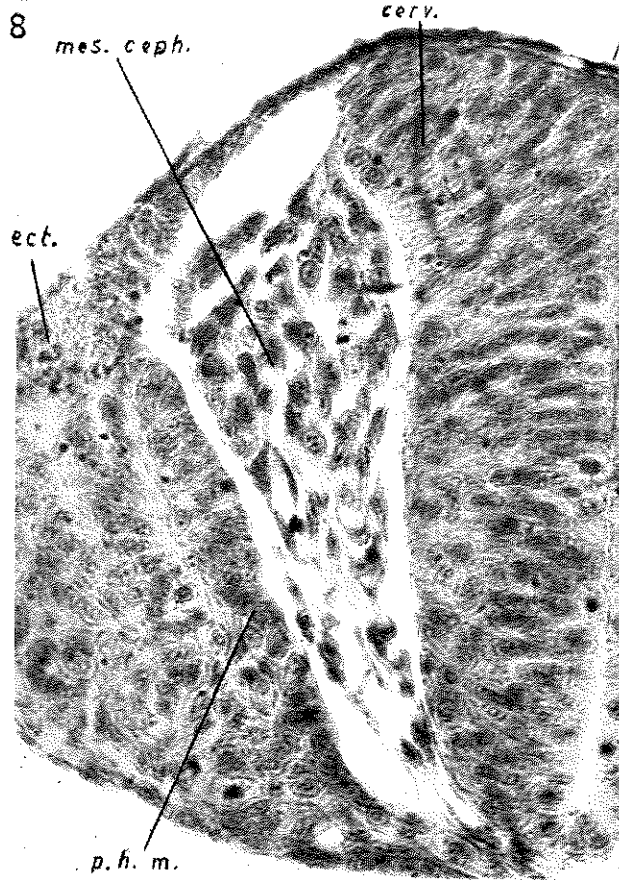
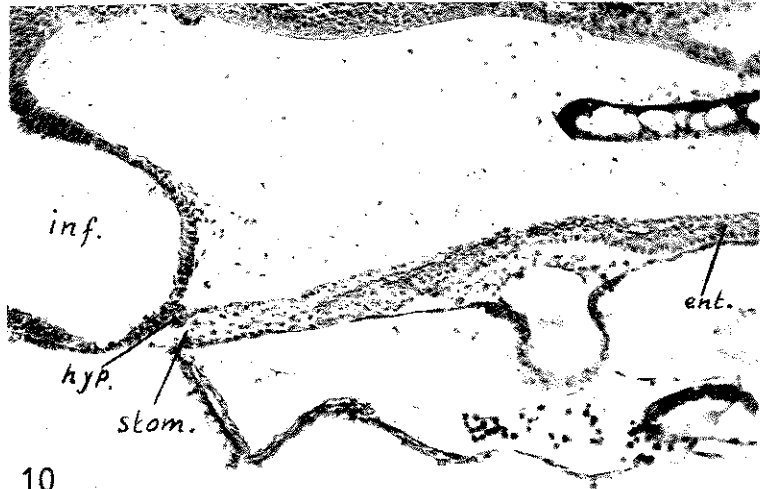


PLANCHE IV.

FIG. 10. — Embryon de 5 mm. — coupe sagittale. — Le stomodeum, très étroit, a formé l'adénohypophyse (Hyp.) sous l'infundibulum (Inf.). Il pénètre vers l'arrière en un cordon et rencontre l'extrémité antérieure de l'entoblaste. Les limites des deux tissus sont impossibles à tracer. Des cavités commencent à se marquer en arrière dans la région pharyngienne - environ 150 diam.

FIG. 11. — Embryon de 5 mm. — coupe transversale oblique. — A droite, ébauche de l'opercule (op.) — la deuxième poche branchiale endodermique (p. b. 2) touche l'épiderme. Plus bas, à droite et à gauche, le pli épidermique marque la fin de la première poche branchiale (p. b. 1). La cavité pharyngienne commence à se creuser et l'ordonnance des cellules endodermiques s'altère - environ 160 diam.



11

