

EXTRAIT  
DES  
ARCHIVES DE BIOLOGIE

FONDÉES PAR

Ed. VAN BENEDEN ET Ch. VAN BAMBEKE

CONTINUÉES PAR

O. VAN DER STRICHT ET A. BRACHET,  
puis par A. BRACHET et H. de WINIWARTER,  
puis par H. de WINIWARTER et P. GÉRARD

PUBLIÉES PAR

P. GÉRARD

Professeur à l'Université de Bruxelles.

Tome LXII. — Fascicule 1.

Observations sur le développement  
des ganglions crâniens  
chez *Lampetra fluviatillis* (L.).

PAR

H. DAMAS

(Laboratoire de Morphologie des Chordés, Institut Ed. Van Beneden,  
Université de Liège)

(6 figures dans le texte)

LIÈGE

H. VAILLANT-CARMANNE, S. A., IMPR. DE L'ACADÉMIE

4, PLACE SAINT-MICHEL, 4

1951

21034

**Observations sur le développement  
des ganglions crâniens  
chez *Lampetra fluviatillis* (L.).**

PAR

H. DAMAS

*(Laboratoire de Morphologie des Chordés, Institut Ed. Van Beneden,  
Université de Liège)*

---

(6 figures dans le texte)

---

**Introduction**

Le développement des ganglions crâniens à partir des placodes et de la crête neurale a été fréquemment décrit. Chez les Amphibiens notamment, les recherches de l'école américaine (KNOUFF, LANDACRE, STONE) ont précisé l'origine respective des divers constituants des nerfs. A l'heure présente, l'étude descriptive de ce développement peut être considérée comme achevée.

Il n'en est pas de même du problème posé par le mécanisme de leur formation. La littérature embryologique est très pauvre en renseignements à ce propos. Comme pour les autres dérivés de l'ectoblaste, l'intervention de phénomènes d'induction paraît évidente à priori. Mais, la difficulté des interventions chirurgicales semble avoir empêché jusqu'à présent toute recherche systématique à ce propos. VAN CAMPENHOUT (1943) paraît être le seul à avoir abordé directement ce problème (chez le Poulet). En dehors de son travail, on trouve quelques documents sur l'origine des

placodes dans les résultats d'expériences portant sur le germe entier : les translocations équatoriales de DALCQ (1940), l'étude de l'action des sels de lithium.

Les observations qui suivent sont également le résultat d'une attaque indirecte du problème. Les larves de *Lampetra fluviatilis* sont, comme il a été montré ailleurs (H. DAMAS, 1948), très sensibles à l'action des rayons lumineux. Dans un lot de larves élevées depuis la fécondation sous l'influence de la lumière du jour, un pourcentage important d'individus se révélèrent microcéphales. Bien peu ont atteint le stade de 3-4 mm. où la différenciation des tissus est assez avancée pour permettre leur analyse. 14 larves seulement ont pu être étudiées. Elles présentaient des anomalies très variées. La moelle, les organes des sens, les ganglions, la chorde, le pharynx, le squelette, les muscles étaient touchés à des titres divers et d'une façon très inégale. L'action de la lumière sur une larve n'est évidemment pas comparable à celle d'une solution saline qui entoure tout l'animal. Les rayons lumineux agissent d'un seul côté et l'orientation des œufs étant *a priori* quelconque, on doit s'attendre à ce qu'il n'y ait pas deux individus lésés de la même façon. Aussi rien d'étonnant à ce qu'il n'y ait pas dans cette culture, deux larves présentant les mêmes anomalies.

Les ganglions crâniens étaient en nombre réduit chez 6 des 14 larves anormales, la déficience pouvant aller jusqu'à la disparition totale (1 cas), 3 de ces embryons ont été reconstitués (par méthode graphique) et leur étude semble apporter quelque lumière sur le problème de l'induction des ganglions crâniens.

### Méthode

L'étude des larves a été faite sur coupes sériées, à 10  $\mu$ , de larves fixées au Bouin alcoolique — Coloration au Biondi

modif  
1945)  
graph

Ce  
dans  
à la t  
1894-  
dans  
il est

Con  
aux d  
dorsal  
façon  
profon  
celle  
mand  
les se  
vague  
pour s  
sième  
corps  
montr  
de cha  
tandis  
réunis

Pou  
détach  
parfois  
embry  
de la c  
tance

modifié dont la formule a été donnée ailleurs (H. DAMAS, 1945). Les dessins sont basés sur des reconstructions graphiques.

### Développement normal des ganglions chez la Lamproie

Ce développement a été décrit à plusieurs reprises tant dans des travaux spéciaux que dans des études consacrées à la tête entière (SCOTT, 1882 ; SHIPLEY, 1887 ; v. KUPFFER, 1894-1895 ; KOLTZOFF, 1901 ; H. DAMAS, 1944). Bien que, dans le détail, les auteurs ne s'accordent pas toujours, il est possible de le résumer de la façon suivante.

Comme chez les autres Vertébrés, les ganglions se forment aux dépens de la crête neurale et de deux séries de placodes dorsales et épibranchiales. La série dorsale apparaît d'une façon absolument segmentaire : la placode de l'ophtalmique profond ( $V_1$ ) se trouve en avant du segment mandibulaire ; celle du maxillo-mandibulaire ( $V_2$ ) entre les segments mandibulaire et hyoïdien ; celle de la capsule otique entre les segments hyoïdien et le premier post-otique ; celle du vague se forme entre les 2 premiers segments post-otiques pour s'étendre ensuite largement jusqu'à la limite du troisième segment, puis se prolonger jusqu'à l'extrémité du corps dans la placode du nerf latéral. La série épibranchiale montre l'ébauche d'un ganglion au niveau du sommet de chaque poche, mais les 2 premiers seuls sont indépendants tandis que les six derniers constituent un cordon allongé réunissant les dernières poches branchiales.

Pour fournir les ganglions définitifs, ces placodes se détachent de l'épiblaste et subissent des déplacements parfois importants. Le tableau ci-contre résume cette embryogénèse, sans toutefois tenir compte de l'intervention de la crête neurale, intervention certaine, mais dont l'importance chez *Lampetra* n'a pas encore été estimée.



Les parties olfactives et épiphysaires du *cerveau* sont épithéliales. La région optique est assez normale mais les nerfs optiques sont aplatis, à parois minces, à cavité assez vaste. Ils possèdent tous deux une rétine (*r*) petite

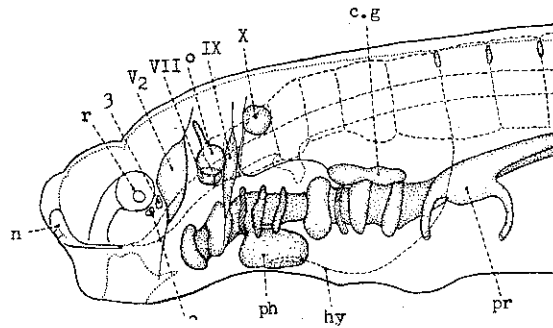


FIG. 1. — Individu 22-1, reconstitution de la moitié gauche.

Dans toutes les figures, le contour du cerveau et de la cavité buccale est représenté en pointillé ; celui des myotomes et de la chorde en traits interrompus. Les baguettes cartilagineuses sont hachurées. Pour les autres indications voir le texte.

et peu différenciée : elle est terminale à gauche, située à mi-longueur du nerf à droite. A gauche, quelques cellules épidermiques se sont groupées en un tout petit cristallin.

La *chorde* (*c*) présente au-dessus de la 4<sup>e</sup> poche branchiale une protubérance ventrale énorme, protubérance dont la

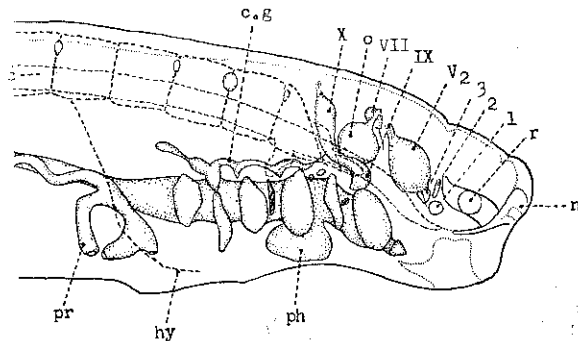


FIG. 2. — Individu 22-1, reconstitution de la moitié droite.

hauteur dépasse un moment celle de la corde elle-même (1). Les *poches branchiales* sont au nombre de 7 de chaque côté. Comme, de part et d'autre, le ganglion du glossopharyngien (IX) est en situation normale, au-dessus de la seconde poche viscérale, il faut admettre que la poche manquante est une des dernières. Les poches se creusent de l'avant vers l'arrière. Il est donc vraisemblable que la huitième poche serait apparue un peu plus tard dans le développement. Son absence n'est donc pas une véritable anomalie. A droite, seule la première poche, qui est petite, ne touche pas l'épiderme. A gauche, les troisième et quatrième sont minuscules, massives et complètement recouvertes par les muscles branchiaux et par une couche épaisse de tissu en voie de transformation en membrane élastique, tissu par conséquent d'origine méséctodermique. Les arcs branchiaux sont volumineux. Des arcs cartilagineux plus ou moins développés existent derrière les 2<sup>e</sup>, 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> poches à droite, les 2<sup>e</sup>, 5<sup>e</sup> et 6<sup>e</sup> à gauche, par conséquent, toujours derrière des poches touchant l'épiderme.

Le nombre des *ganglions* pré-otiques est, de part et d'autre, anormal. A droite (fig. 2), existe un très gros ganglion d'où sort un seul nerf qui se dirige vers le milieu de la bouche, passant par conséquent largement en arrière des ébauches oculaires. Il ne peut donc être que le ganglion maxillo-mandibulaire ( $V_2$ ). De l'ophtalmique profond, aucune trace n'a pu être repérée. Le second ganglion présent est petit, situé en dedans et au-dessus de la capsule otique (*o*), dans une position fort anormale par conséquent. Le nerf qui s'en échappe n'a pu être suivi très loin. Mais les rapports de ce ganglion avec la capsule otique, spécialement la position de sa racine en dedans du canal endolymphatique, permettent de l'interpréter comme le ganglion du facial (VII),

---

(1) A plusieurs reprises, seront signalées des anomalies chordales et des aspects histologiques pouvant s'interpréter comme des chordalizations. Mais ceci soulève un problème tout différent. Pour la clarté de l'exposé, il paraît utile de réserver son étude détaillée pour un autre travail.

au r  
par  
E  
seco  
gang  
obliq  
gien  
pas,  
otiq  
ter  
est  
mier  
dess  
du v  
juxt  
qui  
bran  
enc  
rale  
peti  
D  
que  
cap  
par  
lair  
pro  
pha  
se d  
et  
les  
bra  
poc  
L  
au-  
tro  
un

me (1).  
 e côté.  
 haryn-  
 econde  
 quante  
 nt vers  
 poche  
 ement.  
 droite,  
 s l'épi-  
 scules,  
 s bran-  
 trans-  
 équent  
 t volu-  
 éloppés  
 2e, 5e  
 poches

'autre,  
 anglion  
 de la  
 ere des  
 anglion  
 aucune  
 ent est  
 ue (o),  
 Le nerf  
 rapports  
 a posi-  
 atique,  
 l (VII),

chordales  
 chorda-  
 la clarté  
 pour un

au moins comme la portion de ce ganglion qui est formée par prolifération de la capsule otique.

En dessous de la capsule otique, réunissant celle-ci à la seconde poche branchiale, se trouve une grosse masse ganglionnaire. Ses rapports avec la seconde poche viscérale obligent à l'interpréter comme le ganglion du glossopharyngien (IX). D'ailleurs cette masse ganglionnaire ne s'insinue pas, comme le ferait le ganglion du facial, entre la capsule otique et le cerveau mais se dirige vers l'arrière pour remonter jusqu'au contact du ganglion du vague (X). Celui-ci est situé en arrière de la capsule otique au-dessus des premiers myotomes. Il a été impossible de décider si, comme le dessin le représente, les ganglions du glossopharyngien et du vague forment une seule masse ou s'ils sont simplement juxtaposés. Du ganglion du vague, part un cordon nerveux qui se rattache à la grosse chaîne ganglionnaire supra-branchiale (*cg*), surmontant les 4 dernières poches, chaîne encore divisée en massifs correspondant aux poches viscérales. Chose curieuse, au-dessus de la 3<sup>e</sup> poche, existe un petit nodule ganglionnaire absolument indépendant.

Du côté gauche (fig. 1), la situation est analogue, bien que plus simple. Un seul ganglion existe en avant de la capsule otique, ganglion que sa forme et la direction suivie par son nerf démontrent être celui du maxillo-mandibulaire ( $V_2$ ). Ici, également, le ganglion de l'ophtalmique profond manque. Les ganglions du facial (VII), du glossopharyngien (IX) et du vague (X) sont normaux. Du vague se détache un nerf qui, après un long trajet, rejoint une courte et épaisse chaîne ganglionnaire qui surmonte uniquement les trois dernières poches branchiales. Les placodes épibranchiales ne se sont donc pas formées au-dessus des poches 3 et 4 qui ne touchent pas l'épiderme.

Les premiers ganglions spinaux typiques se trouvent au-dessus de la région du pronéphros. Plus en avant, on trouve, à gauche à hauteur de la sixième poche viscérale, un petit élément qui peut être un ganglion. A droite,



3 ganglions existent au-dessus de la région branchiale : le premier petit, le second anormalement grand, le troisième petit, accompagné d'une quantité énorme de méssectoderme.

Les tissus dérivés du *mésoblaste* sont à peu près normaux. Cependant les myotomes droits sont un peu moins développés que les gauches et parmi ces derniers, le quatrième s'étend moins vers le bas que les autres (fig. 1). Il provoque une échancrure dans le bord ventral des muscles, échancrure située immédiatement en arrière de la hernie ventrale de la chorde. Aussi bien à droite qu'à gauche, les premiers myotomes sont fort riches en vitellus non utilisé et les extrémités externes de leurs myoblastes sont fréquemment creusées de vacuoles.

Les muscles labiaux et branchiaux sont normalement développés. Le pronéphros (*pr.*), bien que comptant peu de néphrostomes, le paraît également.

Quant au mésoblaste pré-otique, il est incomplet et asymétrique. Les segments hyoïdien et mandibulaire doivent s'être développés normalement. Les muscles labiaux et pré-branchiaux qui sont normaux aussi bien à droite qu'à gauche proviennent de leurs lames latérales. Dorsalement, existent à gauche entre l'œil et le ganglion maxillo-mandibulaire, deux massifs cellulaires denses qui rappellent entièrement les somites hyoïdien et mandibulaire (fig. 1-2, 3). De ce côté, il n'y a pas de trace d'un somite prémandibulaire, qui devrait être d'ailleurs facile à reconnaître car, à ce stade, il est normalement toujours bourré de plaquettes vitellines. A droite, par contre, se trouvent dans la même région 3 masses d'aspect très différent. La première, étroite, formée de petites cellules serrées, est intercalée entre l'œil et le ganglion du  $V_2$ , exactement à la place du somite mandibulaire (fig. 2-2). La seconde, plus grosse, plus ou moins pyramidale, de même aspect histologique, est placée sous le ganglion à la place que devrait occuper le somite hyoïdien (fig. 2-3). Enfin, plus en avant, existe une grosse

sphère bourrée de plaquettes vitellines qui se trouve en dessous et en arrière de l'extrémité du nerf optique (fig. 2-1). Mais cette masse ne paraît pas divisée en cellules. Il semble que son évolution histologique ait été arrêtée prématurément. Il s'agit probablement du segment prémandibulaire — ou peut-être de la plaque préchordale tout entière — dont le développement a été suspendu et qui demeure dans les tissus comme un corps étranger.

En résumé, cette larve présente, outre des anomalies chordales et cérébrales, des déficiences dans le mésoblaste, l'entoblaste et les ganglions crâniens. Le segment prémandibulaire manque à gauche, est histologiquement anormal à droite. La première poche branchiale droite, les 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> poches branchiales gauches ne touchent pas l'épiderme. Des deux côtés, le ganglion de l'ophtalmique profond manque. Le ganglion du facial est anormalement petit à droite. Enfin à gauche, la crête ganglionnaire supra-branchiale est absente au-dessus des poches 3 et 4.

#### INDIVIDU L 48, I-22-3

Le second individu étudié est une larve microcéphale d'environ 3,5 mm. de longueur. Son extrémité antérieure est arrondie car la lèvre antérieure, non encore dilatée, est toujours dirigée vers le bas. L'orifice nasal s'ouvre donc vers l'avant. La bouche est petite, bordée par des lèvres saillantes. Un peu d'œdème arrondit les contours de la région branchiale (fig. 3 et 4). Plus en arrière, l'animal devient asymétrique, sa moitié gauche étant plus développée que la droite.

Le *cerveau* est très anormal. En avant, il est absolument épithélial et ne paraît pas posséder de lobes olfactifs. Puis, à partir de la seconde moitié du diencephale, les parois latérales, devenues très épaisses, se rejoignent dans le plan médian en une sorte de commissure molle. La cavité est réduite à 2 pertuis, l'un dorsal, l'autre ventral, qui ne se réunissent de façon définitive que dans la moelle, à hauteur

des ganglions du vague. Dans le mésencéphale et le myélen-  
céphale, l'axe nerveux est asymétrique : son plan sagittal  
est déporté d'abord vers la gauche puis vers la droite et la  
portion exagérée du cerveau est creusée de nombreuses

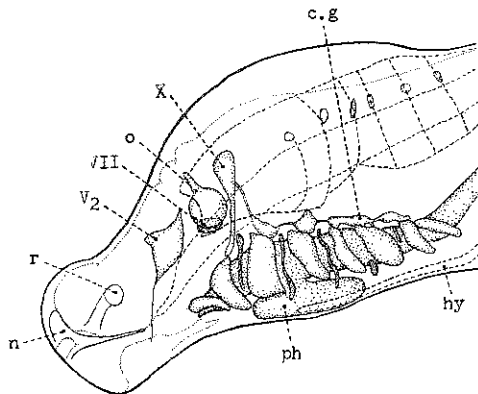


FIG. 3. — Individu 22-3, reconstitution de la moitié gauche.

cavités et vacuoles, rappelant souvent les vacuoles chordales.  
Le plancher de la moelle allongée est surchargé de vitellus  
et, par endroits, prend de ce fait une allure de tissu chordal  
jeune.

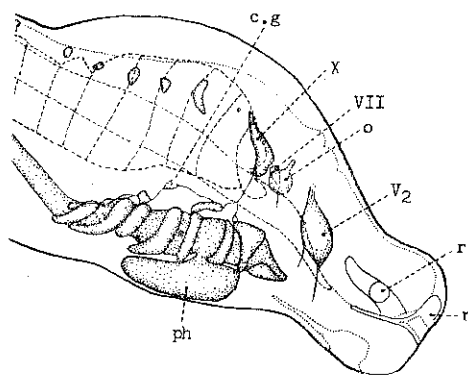


FIG. 4. — Individu 22-3, reconstitution de la moitié droite.

Des  
petit,  
n'attei  
sont r  
aplatis  
ébauch  
paroi  
mi-long  
elle est  
sorte d  
capsule  
presqu

Dan  
norma  
au-des  
par co  
l'épide  
les m  
arrière  
norma

Les  
assez  
et à  
pas la  
ment.  
fort ch  
tréma  
phary  
branch

L'œ  
veines  
de la  
et apl  
sont c  
gauch  
Toute  
touch

Des 3 *organes des sens*, seul le nez (*n*), encore que très petit, est à peu près normal. Le tube naso-hypophysaire n'atteint pas tout à fait l'extrémité de la chorde. Les yeux sont rudimentaires : les nerfs optiques sont des tubes aplatis, à paroi très mince. Ils présentent tous deux une ébauche de rétine (*r*) : un épaississement lenticulaire de leur paroi externe, une rétine terminale à gauche, située à mi-longueur du nerf optique à droite. Dans les deux cas, elle est nettement décollée de la paroi externe du nerf de sorte qu'aucune structure ne rappelle le tapetum. Les deux capsules optiques (*o*) sont inégales : celle de gauche est presque normale, celle de droite, minuscule.

Dans la région de la tête, la *chorde* est de forme à peu près normale. Tout au plus peut-on signaler un petit gonflement au-dessus des dernières branchies. En arrière du pronéphros, par contre, elle devient énorme et elle touche largement l'épiderme du côté droit. Par une sorte de compensation, les myotomes droits sont réduits à ce niveau. Plus en arrière, la taille de la chorde et des myotomes redevient normale.

Les *segments musculaires* de la région branchiale sont assez normaux, bien qu'inégalement développés à droite et à gauche. Ceux de droite, par exemple, n'atteignent pas la capsule optique, ceux de gauche la recouvrent légèrement. Au contact de la chorde, les myoblastes sont encore fort chargés de vitellus. Le bourgeon des myotomes hypotrématisques (*hy*) s'avance à gauche jusqu'à mi-longueur du pharynx. A droite, il est toujours en arrière de la région branchiale.

L'œdème qui afflige la larve a distendu l'aorte et les veines cardinales qui prennent par place près de la moitié de la hauteur de la section. Ce gonflement a comprimé et aplati dorso-ventralement le *tube digestif*. Les branchies sont en nombre normal, mais asymétriques car celles de gauche sont beaucoup plus fortes que celles de droite. Toutes, sauf la première à droite et la dernière à gauche, touchent largement l'épiderme. La reconstitution donne

une idée assez fausse de leur importance relative, car comme elles se recouvrent l'une l'autre, il a été indispensable de les séparer artificiellement dans le croquis. Elles sont à ce point contiguës que les arcs branchiaux manquent en plusieurs endroits : à gauche entre les 2 premières poches branchiales, à droite entre les deuxième et troisième, les sixième et septième. Une ébauche de corbeille branchiale entoure ces poches. A gauche, des baguettes ou des nodules cartilagineux s'observent derrière les poches 2 à 7. A droite, un seul nodule cartilagineux a été retrouvé, entre les 4<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> poches.

Les anomalies les plus curieuses se trouvent dans les *ganglions*. Aussi bien à droite qu'à gauche, il n'existe, en avant de la capsule otique, qu'un seul ganglion. Son nerf, dirigé vers le milieu de la bouche, passe largement derrière les ébauches oculaires. Il s'agit donc du second ganglion du trijumeau ( $V_2$ ) et le ganglion de l'ophtalmique profond manque. En dedans de la capsule otique, de chaque côté également, se trouvent les ganglions du facial (VII), celui de droite étant plus petit que celui de gauche. En arrière de la capsule, vient un gros ganglion le vague (X), confluant à gauche, rattaché par un cordon à droite, au ganglion surmontant la seconde poche branchiale (glossopharyngien IX). Un second cordon rattache le vague à une chaîne ganglionnaire suprabranchiale (*cg*) beaucoup plus importante à droite qu'à gauche. Les ganglions spinaux ont la disposition intermétamérique normale.

Il n'est pas facile d'avoir une opinion bien nette sur l'existence et la position des *segments préotiques*. Mais aucun doute n'est possible sur un point ; ils étaient moins développés que normalement. Ni à droite ni à gauche n'existe de segment prémandibulaire typique, car à ce stade il devrait être encore plus ou moins appendu à la corde et chargé de vitellus. Les 2 segments mandibulaires étaient certainement bien développés car la musculature labiale, dérivée de leurs lames latérales, est forte. Il faut rattacher probablement à ce segment un massif cellulaire

situé à droite derrière l'œil. A gauche, rien de semblable n'a pu être repéré. A droite, quelques fibres musculaires existent dans l'arc hyoïdien mais pas à gauche car les deux premières branchies sont étroitement collées l'une contre l'autre. L'absence ou la rareté de ces muscles hyoïdiens ne peut s'interpréter que soit par une inhibition mécanique du développement de la lame latérale, soit par une absence ou une réduction du segment lui-même.

Cette larve présentait donc de très graves anomalies dans le cerveau et dans les organes des sens, anormalement petits. Elle se caractérise également par une forte asymétrie : dans le tronc, la chorde est exagérée du côté droit ; dans la tête, les branchies gauches ont une taille beaucoup plus forte que les droites. La première branchie droite et la huitième branchie gauche ne touchent pas l'épiderme. Le mésoblaste préotique est anormalement faible et le segment prémandibulaire, en particulier, n'a pu être retrouvé. Enfin, des deux côtés, le ganglion de l'ophtalmique profond manque et à droite, le ganglion du facial est plus petit que la normale.

#### INDIVIDU L 48, I-22-6

Cette larve (d'à peu près 4 mm. de longueur) est toute tordue : elle a le dos creusé, la tête redressée, l'abdomen distendu par une charge anormale de vitellus et sa moitié droite est un peu moins développée que la gauche. Enfin sa tête est anormalement courte car la région branchiale est à peine plus longue que le capuchon de la lèvre antérieure (fig. 5 et 6).

La torsion est due à une asymétrie profonde, touchant presque tous les organes. Ainsi les myotomes gauches sont assez normaux ; ceux de droite, très petits, ne dépassent pas ou à peine la chorde vers le bas, et vers le haut, ils s'arrêtent à mi-hauteur de l'axe nerveux. De même les branchies gauches, au nombre de 6, sont bien développées tandis qu'à droite, seule la présence des arcs aortiques permet de séparer les poches viscérales.

La moitié droite du corps, où les organes sont moins développés, semble en retard dans son évolution histologique car tous les tissus, mais spécialement le tube digestif, y sont surchargés de plaquettes et ont l'aspect de ceux

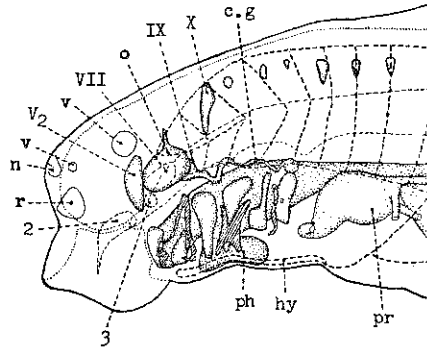


FIG. 5. — Individu 22-6, reconstitution de la moitié gauche.

d'une larve beaucoup plus jeune, d'environ 40 segments. En fait, il n'existe pas de système d'organes qui ne présente des anomalies plus ou moins fortes.

La *moelle* est, par places, très riche en vitellus et présente même parfois des vacuoles d'allure chordale, qui la rendent localement asymétrique. Le myélocéphale paraît normal

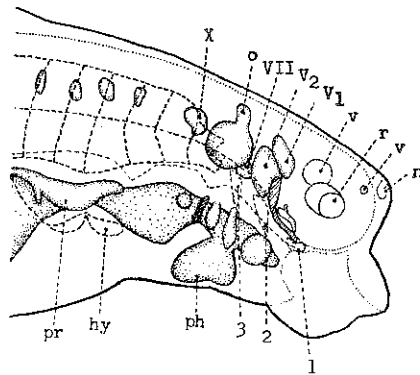


FIG. 6. — Individu 22-6, reconstitution de la moitié droite.

et se t  
typique  
très an  
sa cavi  
lines (u  
ressem  
dégéné  
cerveau  
cavité  
Deux a  
et gaud  
presqu  
pendan  
mi-hau  
externe  
rudime  
respons  
et leur  
une inc  
de trac

En a  
20 mic  
qui n'e  
Les cap  
droite

gros.  
La c  
chargée  
perd s  
semble  
malem

Les  
encore  
voisine  
import  
cellules

et se termine en avant par une commissure cérébelleuse typique. Plus en avant, la structure du cerveau devient très anormale. Sa paroi est relativement peu épaisse. Dans sa cavité exagérément grande, flottent deux sphères vitel-  
lines (*v*), libres de toute attache et creusées de vacuoles ressemblant aux vacuoles qui apparaissent dans les œufs dégénérés. Il n'existe pas d'épiphyse véritable mais le cerveau est surmonté d'une ampoule épithéliale dont la cavité ne communique pas avec celle du système nerveux. Deux autres ampoules se trouvent contre les faces droites et gauches. Celle de gauche, à parois très minces, est située presque en avant du cerveau dont elle est tout à fait indépendante (fig. 5, *r*). Celle de droite, plus grande, s'ouvre à mi-hauteur dans la cavité cérébrale et présente, du côté externe, un épaissement qui a tous les caractères d'un rudiment de rétine (fig. 6, *r*). Ces deux ampoules correspondent donc très probablement aux ébauches des yeux et leur caractère incomplet s'explique probablement par une induction insuffisante. Ni à droite ni à gauche, n'existe de trace de cristallin.

En avant du cerveau, se trouve une petite sphère de 20 microns environ de diamètre. C'est l'ampoule nasale (*n*) qui n'est pas prolongée par une ébauche hypophysaire. Les capsules otiques (*o*) sont à peu près normales. Celle de droite est surmontée par un canal endolymphatique assez gros.

La *chorde* est, dans sa moitié antérieure, anormalement chargée de vitellus. Au-dessus de la région branchiale, elle perd sa forme régulière, présente des sortes de lobes et semble s'être agrandie en absorbant l'hypochorde, anormalement grande et également fort vitelline.

Les *segments musculaires* sont assez normaux, mais sont encore fortement vitellins, spécialement dans leur portion voisine de la chorde. La charge vitelline est particulièrement importante dans les premiers myotomes droits, dont les cellules, encore très embryonnaires, sont en désordre.



Ainsi qu'il a été dit plus haut, les muscles gauches sont plus développés que les droits. Le fait se vérifie également dans les muscles de l'hypoglosse. A gauche (fig. 5, *hy*), on trouve, attachée au myotome du 12<sup>e</sup> segment une grande lame épithéliale qui pénètre dans l'hyposome et s'effile en pointe vers l'avant. Elle est prolongée par un cordon plus ou moins divisé en segments musculaires qui s'avance jusqu'au bord de la lèvre postérieure. A droite (fig. 6, *hy*), un petit cordon cellulaire rattaché au 10<sup>e</sup> segment descend dans l'hyposome jusqu'à mi-hauteur en se dirigeant vers l'avant. Il est prolongé par deux lames plus ou moins rectangulaires encore entièrement épithéliales.

Le *mésoblaste céphalique* ventral gauche est assez normal. Le pronéphros constitue un assez gros glomus d'où sortent 3 néphrostomes (fig. 5, *pr*). Plus en avant, le mésoblaste ventral gauche s'est transformé en muscles des branchies et des lèvres. Quant au mésoblaste céphalique ventral droit, il est très déficient. Le pronéphros (fig. 6, *pr*) est une masse allongée avec un seul néphrostome ouvert, tout à fait en arrière du glomus. Le canal de Wolf, toujours très chargé de vitellus, n'est pas régulier. Son diamètre varie de place en place. En certains endroits, il ne possède pas de lumière. Il est certainement demeuré à un état de développement peu avancé car il semble que les néphrotomes qui le constituent n'ont pas encore conflué entièrement.

Les lames latérales de la région branchiale droite sont inexistantes. Tout au plus trouve-t-on au bord inférieur des myotomes, quelques cellules très vitellines, mélangées aux cellules méséctodermiques et pigmentaires signalées plus bas. L'espace entre l'épiderme et la paroi gauche du pharynx est occupé par un tissu réticulaire, à substance fondamentale abondante qui est le premier stade de différenciation du « cartilage muqueux » de l'Ammocète. Or il a été démontré ailleurs (1944) que ce tissu est d'origine méséctodermique. Il n'y a, en tous cas, aucune trace de muscles, du côté gauche de l'animal, ni dans les arcs branchiaux ni dans les lèvres. Nous devons donc en conclure

à l'ab  
gauch  
Le  
galem  
ont p  
la po  
très  
vers  
l'aspe  
à un  
est tr  
s'app  
quest  
plus  
dispe  
gang  
sans  
supé  
segm  
en d  
se t  
Celu  
égal  
A  
cellu  
moi  
otiq  
mus  
gau  
en  
som  
lèvr  
Un  
exi  
riet  
du

es sont  
lement  
5, *hy*),  
nt une  
posome  
par un  
res qui  
re. A  
ché au  
auteur  
x lames  
éliales.  
normal.  
sortent  
oblaste  
anchies  
l droit,  
e masse  
fait en  
chargé  
e place  
umière.  
pement  
consti-

te sont  
eur des  
langées  
gnalées  
che du  
bstance  
e diffé-  
e. Or il  
origine  
race de  
s bran-  
onclure

à l'absence, ou non développement, des lames latérales gauches dans la région de la tête.

Le mésoblaste préotique est, lui aussi, développé indépendamment des deux côtés. A droite, 3 masses indépendantes ont pu être repérées. La première se trouve en dehors de la pointe de la corde (fig. 6-1). C'est une bande de cellules très vitellines, collées contre le cerveau et se dirigeant vers le dehors et l'arrière. Cette bande présente tout à fait l'aspect du segment prémandibulaire au stade de 40 segments, à un stade beaucoup plus jeune par conséquent. Mais elle est très éloignée de l'ébauche oculaire. Son bord postérieur s'applique contre une barre cartilagineuse dont il sera question plus loin. Une seconde masse (fig. 6-2), beaucoup plus grosse, également très vitelline, aux cellules assez dispersées existe à côté de la corde, en dessous du second ganglion du trijumeau. Elle se prolonge vers l'hyposome, sans y pénétrer et s'arrête le long de l'angle antéro-supérieur de la première poche viscérale. On peut y voir le segment mandibulaire demeuré à l'état d'ébauche. Enfin, en dessous de la capsule otique, derrière le ganglion du facial, se trouve un troisième amas de cellules vitellines (fig. 6-3). Celui-ci aussi se dirige vers l'hyposome mais il s'arrête également au contact de la seconde poche viscérale.

A gauche, existe en premier lieu, une grande traînée de cellules peu différenciées, encore riches en vitellus, plus ou moins dispersées en avant et en dessous du seul ganglion préotique (fig. 5-2). Cette traînée se continue dans les fibres musculaires, assez peu nombreuses, qui occupent la moitié gauche de la lèvre antérieure. La position de cette masse, en majeure partie dans la lèvre, c'est-à-dire dans l'hyposome, et sa continuité avec les fibres musculaires de la lèvre la font interpréter comme le segment mandibulaire. Une seconde masse, plus petite, également fort vitelline, existe entre le ganglion du  $V_2$ , celui du VII et la face antérieure de la capsule otique. Elle occupe donc la position du segment hyoïdien (fig. 5-3).

L'asymétrie du *pharynx* (*ph*) a déjà été signalée plus haut. A gauche (fig. 5), à première vue, le pharynx paraît normal. Il ne compte cependant que 6 poches branchiales au lieu de 8. Chose anormale, la première est largement ouverte. La poche hyo-mandibulaire, qui ne se perfore jamais chez la Lamproie, est donc absente et aucune trace n'en apparaît devant celle qui a été dessinée. Les poches 2, 3 et 5 sont également ouvertes. La quatrième est séparée de l'épiderme par une épaisse couche de tissu d'origine méséctodermique : du « cartilage muqueux » où s'est développée une grosse plaque de cartilage hyalin. La sixième n'est pas perforée mais comme elle touche l'épiderme par son angle inférieur, il est vraisemblable que l'ouverture de la branchie se serait produite un peu plus tard dans le développement.

La moitié droite du pharynx (fig. 6, *ph*) rappelle celle d'un embryon beaucoup plus jeune. Les cellules y sont encore indifférenciées, surchargées de vitellus, aussi bien dans l'endostyle que dans la paroi latérale. Le pharynx s'étend horizontalement vers l'extérieur et dessine ainsi des rudiments de poches. Il en a été distingué quatre, très inégales, dont les deux premières ne peuvent être séparées que parce qu'un arc aortique déprime entre elles la paroi entoblastique. Aucune de ces poches ne touche l'épiderme, mais c'est là certainement un état secondaire car le tissu qui les sépare est d'origine méséctodermique : c'est du « cartilage muqueux ». Evidemment aucune de ces ébauches de poches n'est ouverte.

Le *squelette* de cet individu est lui aussi, extrêmement anormal et asymétrique. A gauche (fig. 5), il est confiné dans la région branchiale. On peut y retrouver, malgré ses caractères aberrants, 5 arcs branchiaux précartilagineux placés derrière les 5 premières poches. Mais le deuxième arc est réuni au premier par-dessus la seconde poche et possède en bas une pointe à direction antérieure. Les troisième et quatrième sont largement unis à mi-hauteur en dehors de la quatrième poche branchiale qui est de plus surmontée

par un  
cinqième  
la ligne

Par  
que de  
derrière  
sembla  
dant.  
par so  
tissu p  
chordé  
entre  
remon  
jusqu'  
signifi  
l'allur  
une si  
la poi  
le cerv  
crânie  
métar  
pigme  
s'app  
plaide  
seraie

A d  
3 gan  
le de  
un ga  
de l'  
gang  
du g  
supra  
bran  
trouv  
mése

haut.  
ormal.  
u lieu  
verte.  
s chez  
paraît  
s sont  
derme  
ique :  
grosse  
rforée  
rieur,  
serait  
  
e d'un  
ncore  
endo-  
hori-  
nements  
dont  
parce  
tique.  
est là  
épare  
tilage  
oches  
  
ment  
nfiné  
é ses  
neux  
e arc  
ssède  
ne et  
rs de  
ontée

par un petit nodule isolé. Enfin, l'extrémité inférieure du cinquième s'incurve vers le dedans et dépasse légèrement la ligne médio-ventrale.

Par contre, il n'existe dans la région branchiale droite que deux pièces précartilagineuses : une au-dessus, l'autre derrière la troisième poche branchiale. Ce sont très vraisemblablement des fragments de l'arc branchial correspondant. La pièce supérieure est encore attachée à l'épiderme par son extrémité. Mais une quantité assez importante de tissu précartilagineux se trouve le long de la pointe de la corde (fig. 6). Il s'agit de nodules qui longent la corde entre les segments prémandibulaire et mandibulaire et remontent d'autre part le long de la face externe du cerveau jusqu'au bord antérieur des ganglions du trijumeau. Leur signification est difficile à déterminer. Ils ont, par places, l'allure d'une ébauche de parachordal mais ils occupent une situation légèrement plus antérieure : chez l'Ammocète, la pointe de la corde est libre entre les trabécules. Contre le cerveau, ils apparaissent comme des rudiments de capsule crânienne, mais celle-ci n'existe que chez la Lamproie métamorphosée. D'autre part, ils sont gainés de cellules pigmentaires et le bord externe de leur extrémité antérieure s'appuie nettement contre la peau. Ces deux caractères plaident en faveur d'une origine méséctodermique. Ils seraient donc les fruits d'un processus anormal d'induction.

A droite (fig. 6), les *ganglions dorsaux* sont assez normaux : 3 ganglions en avant de la capsule otique ( $V_1$ ,  $V_2$  et VII), le dernier, le facial, est remarquablement petit ; en arrière, un ganglion de vague (X) relativement petit puis, à partir de l'espace intermétamérique 6-7, la série régulière des ganglions spinaux. Par contre, il n'existe pas de ganglions du glossopharyngien ni de véritable chaîne ganglionnaire suprbranchiale. Mais depuis la région de la troisième poche branchiale jusqu'à l'espace intermétamérique 5-6, on trouve à la limite épisode-hyposome, un amas de cellules méséctodermiques, pigmentaires et ganglionnaires mal

détaché de l'épiderme, amas qui correspond vraisemblablement aux ébauches de ces ganglions.

A gauche (fig. 5), il n'existe qu'un seul ganglion en avant de la capsule otique. Il est encore peu différencié histologiquement et n'émet pas de nerf. Sa position et sa forme suggèrent cependant qu'il s'agit du ganglion du  $V_2$ . La capsule otique est encadrée de 2 ganglions. L'antérieur est évidemment celui du VII, le postérieur celui du IX. Le dernier se prolonge sans solution de continuité avec une chaîne ganglionnaire qui surmonte les quatre dernières poches branchiales. Le ganglion du vague (X) est long mais étroit et ne semble pas avoir absorbé, comme d'habitude, le premier ganglion spinal car la série de ceux-ci est complète.

Cette larve se caractérise donc surtout par son asymétrie. La moitié droite de la tête est en retard par rapport à la moitié gauche. Les myotomes y sont plus petits, les branchies moins nombreuses et moins évoluées, le pronéphros mal ébauché. D'autre part, le mésoblaste prémandibulaire paraît normal à droite tandis qu'à gauche manque le segment prémandibulaire. Le cerveau antérieur est épithélial, le nez à peine ébauché, l'épiphyse et les yeux réduits à des ampoules à paroi mince. Les ganglions dorsaux paraissent normaux à droite, mais aucune placode ventrale ne semble s'être différenciée. A gauche, par contre, tous les ganglions se retrouvent à l'exception de l'ophtalmique profond. Enfin, le squelette de la larve est tout à fait aberrant : à gauche, la corbeille branchiale est hypertrophiée, à droite elle est réduite à deux nodules mais des cordons précartilagineux entourent l'extrémité de la chorde et les ganglions du trijumeau.

### Discussion

Les caractères aberrants de ces trois larves sont en partie le résultat de lésions directes et sont en partie causées par un trouble des mécanismes inducteurs. Sont, par exemple, certainement des anomalies primaires, les malformations

de la  
tissus  
ont  
contre  
gange  
vraie

a)  
Le ca  
48-22  
son é  
moins  
paroi  
histol  
alors  
Dans  
(com  
de la  
une  
un tr  
unila  
Le  
Lamp  
mont  
peme  
la ga  
fonde  
certa  
expos  
les tr  
male  
Leur  
Les  
48-22  
pas

de la chorde, du pharynx, des segments mésoblastiques, tissus que les expériences de greffe ou d'élevage *in vitro* ont montré capables de différenciation autonome. Par contre, les caractères anormaux du système nerveux, des ganglions et du squelette cartilagineux dérivent selon toute vraisemblance de troubles dans le mécanisme inducteur.

### I. — Anomalies primaires

a) Ces trois larves sont, à des degrés divers, asymétriques. Le cas extrême est représenté par le pharynx de l'individu 48-22-6. La moitié droite contraste avec la moitié gauche par son état de développement retardé : les poches branchiales, moins nombreuses, sont de simples tubercules mousses ; la paroi pharyngienne, surchargée de vitellus, a une structure histologique rappelant celle d'une larve de 25 à 40 segments alors que l'individu en question en comporte environ 70. Dans ce cas, on est tenté d'attribuer l'asymétrie de l'animal (comme également le développement inégal des myotomes de la région moyenne du corps de l'individu 48-22-3) à une action asymétrique des rayons lumineux. Déjà, dans un travail précédent (1948), ont été signalées des lésions unilatérales donnant naissance à des blastulas asymétriques.

Le mode d'action des rayons lumineux sur les œufs de Lamproie demeure encore inconnu. Il a été seulement montré qu'une attaque forte provoque l'arrêt du développement soit au cours de la segmentation soit au cours de la gastrulation. On peut penser qu'une action moins profonde ralentit ou même suspend le développement de certaines régions de l'œuf, régions plus sensibles ou plus exposées. Il est symptomatique, à ce point de vue, que dans les trois larves décrites, de nombreux tissus étaient anormalement riches en vitellus : moelle, myotomes, pharynx. Leur évolution histologique semble donc avoir été retardée. Les boules vitellines libres dans la cavité cérébrale (ind. 48-22-6), les segments prémandibulaires qui ne semblent pas avoir évolué et sont devenus comme étrangers aux

structures voisines (ind. 48-22-1 à droite et 48-22-6 à droite), le non-développement des lames céphaliques droites (ind. 48-22-6) sont également des exemples de lésions particulièrement localisées.

b) L'absence de la dernière poche branchiale (ind. 22-1 des 2 côtés, 22-6 à gauche) peut s'expliquer plus aisément par un simple retard dans le développement, car les branchies apparaissent successivement, de l'avant vers l'arrière. Ce n'est donc pas une anomalie très profonde.

c) L'absence de la branchie hyomandibulaire (ind. 22-6 à gauche) et du segment prémandibulaire (ind. 22-1 à gauche, ind. 22-6 à gauche) est plus difficile à interpréter. Cependant, comme il s'agit des structures terminales de l'entoblaste et du mésoblaste, leur absence peut être mise en relation avec le trouble provoqué dans les mouvements de gastrulation, par l'influence des rayons lumineux. Ceux-ci — le fait a été décrit ailleurs (1948) — peuvent provoquer un début d'exogastrulation. Lorsque, après une lésion faible, la larve se rétablit, l'encoche blastoporale n'apparaît pas dans sa position normale, mais est déplacée vers le pôle végétatif. Il s'agit donc d'un phénomène rappelant les expériences d'exogastrulation partielle décrites par HOLTFRETER (1933) et dont le résultat était également la disparition des structures terminales.

Lorsqu'un segment prémandibulaire s'est formé à droite et pas à gauche (22-1 et 22-6) il y a lieu, semble-t-il, d'interpréter ce fait comme le résultat d'une action asymétrique des rayons lumineux, combinée avec une légère exogastrulation.

## II. — Anomalies résultant de l'induction

a) L'importance du trouble intervenu dans les mécanismes inducteurs est prouvée par la structure étrange du cerveau de ces 3 larves : télencéphale épithélial (ind. 22-1 et 22-3), mésencéphale allongé et partiellement comblé par une commissure molle (ind. 22-3) yeux et épiphyse

transformés en ampoules minces (ind. 22-6). Il est vain de tenter d'expliquer toutes ces malformations. Cependant, un point mérite d'être relevé : la fréquence des structures épithéliales. Les tissus n'ont pas évolué vers leur structure fonctionnelle. On peut en conclure à une induction quantitativement insuffisante. Le caractère progressif de l'induction nerveuse a déjà été suggéré par divers auteurs parmi lesquels il y a lieu de citer en particulier DALCQ et PASTEELS (1937) dans leur théorie du « potentiel morphogénétique ». GALLERA (1947) et H. DAMAS (1947) étudiant le résultat de greffes de fragments de plaque neurale jeune, ont été amenés à interpréter certaines ampoules épithéliales à paroi mince, comme le résultat d'une induction nerveuse minimale. Les ampoules épithéliales qui remplacent l'épiphyse et l'œil gauche de l'individu 22-6, sont vraisemblablement passibles de la même interprétation.

Pourquoi cette induction insuffisante ? Ici deux hypothèses se présentent qu'il est difficile de départager. La première — et la plus plausible — est d'en chercher la raison dans la structure anormale du mésoblaste. Le désordre des cellules musculaires parachordales, l'absence de certains segments préotiques et surtout la richesse en vitellus de tout le chordo-mésoblaste, indiquent à suffisance une différenciation atypique des régions inductrices du cerveau. On doit admettre que ce tissu, incapable d'atteindre son développement histologique normal, a été aussi incapable de sécréter d'une façon correcte, les substances responsables de l'induction. Les anomalies cérébrales seraient donc bien, dans cette hypothèse, des anomalies secondaires. Mais il est impossible d'écarter l'idée, moins plausible parce qu'elle suppose une coïncidence, que l'ectoblaste a été également touché et que sa « compétence » a été réduite.

b) Les larves décrites présentent, toutes trois, un nombre anormal de ganglions crâniens. Un seul ganglion de l'ophtalmique profond a été trouvé : dans la moitié droite de l'individu 22-6. Le ganglion du facial est anormalement petit



dans les moitiés droites des individus 22-1 et 22-3. Celui du glossopharyngien manque dans la moitié droite de l'individu 22-6. La chaîne ganglionnaire suprabranchiale, enfin, est incomplète dans la moitié gauche de l'individu 22-1 et manque totalement à droite dans l'individu 22-6. Sont donc absents aussi bien des dérivés des placodes dorsales (ophtalmique profond) que des placodes épibranchiales (glossopharyngien, chaîne ganglionnaire du vague).

Le cas de la chaîne ganglionnaire du vague sera évoqué en premier lieu. Il paraît, en effet, relativement simple. Les reconstitutions montrent que, là où elle existe, cette chaîne ganglionnaire a une disposition branchiomérique parfaite, conséquence logique de son mode de formation aux dépens de placodes épibranchiales. Dans l'individu 22-1, on trouve, à gauche, une masse ganglionnaire surmontant les 3 dernières poches, masse reliée au ganglion du vague par un long cordon nerveux. Aucune trace de placode ne s'observe en face des poches viscérales 3 et 4, *lesquelles ne touchent pas l'épiderme*. Cette constatation suggère que l'entoblaste intervient dans l'induction des placodes de la série épibranchiale.

On n'attribue généralement aucune action inductrice ou organisatrice à l'entoblaste. Cependant, divers auteurs ont déjà émis l'hypothèse inverse. D'après HOLTFRETER (1935), l'extrémité antérieure du pharynx interviendrait dans l'évocation du stomodæum et des dents chez les Amphibiens. TONDURY (1937) admet qu'une combinaison harmonieuse de facteurs entodermique et mésodermique est nécessaire pour le développement d'une tête normalement proportionnée. D'après HORSTADIUS et SELLMANN (1945), c'est l'entoblaste pharyngien qui, chez l'Axolotl, provoque la migration et la transformation cartilagineuse du méssectoderme. On ne peut donc plus considérer l'entoblaste comme purement passif dans l'embryogénèse. L'analyse des 3 larves microcéphales décrites ici suggère que, en plus des actions décrites par les auteurs précédents, l'entoblaste intervient dans l'évocation des placodes épibranchiales.

M  
suffi  
répo  
per  
le m  
nerv  
quer  
men  
l'ani  
point  
l'ext  
lage  
auto  
ne s  
en  
arr  
à ce  
le s  
ont  
les  
mûr  
d'ex  
que  
deu  
C  
droi  
moi  
rud  
pas  
der  
qui  
rist  
tiss  
ont  
jus  
neu  
par

Mais le contact des poches pharyngiennes avec l'épiblaste suffit-il pour provoquer l'apparition des placodes ? Une réponse à cette question peut être trouvée dans le développement normal de la Lamproie. En effet, chez une neurula, le mésoblaste est concentré à droite et à gauche du système nerveux et de la chorde, dans le futur épisode par conséquent. Ventralement, ectoblaste et entoblaste sont largement contigus, sur la plus grande partie de la surface de l'animal. Cependant, il ne se formera de placodes qu'en des points bien localisés. Au cours du développement, peu à peu, l'extension vers le bas des lames latérales, jointe au modelage de l'animal, amène une gaine mésoblastique complète autour du tube digestif. Seule la poche hyomandibulaire ne sera jamais recouverte de mésoblaste. Les autres poches, en croissant vers l'extérieur, repoussent le mésoblaste et arrivent une seconde fois en contact avec l'épiblaste. C'est à ce moment qu'apparaissent les placodes. Le premier et le second contact entre le pharynx et le futur épiderme ont donc une tout autre signification. Il est possible qu'entre les deux le développement du pharynx ait en quelque sorte mûri les tissus qui le constituent et les aient rendus capables d'exercer une action inductrice. Mais il est possible aussi que l'intervention du mésoblaste qui s'est glissé entre les deux tissus soit le facteur transformant la situation.

Considérons à ce point de vue l'individu 22-6. Sa moitié droite est moins avancée dans son développement que la moitié gauche. Sur le pharynx, 4 mamelons dessinent des rudiments de poches branchiales. Le mésoblaste ne s'étend pas au-delà de la limite épisode-hyposome. Entre l'épiderme et le pharynx, s'est insinuée une couche de cellules qui prennent l'allure de ce « cartilage muqueux » caractéristique de l'Ammocète. Or il a été démontré ailleurs que ce tissu dérive du mésectoderme. Les ébauches branchiales ont donc dû être longtemps en contact avec l'épiderme, jusqu'à ce que s'achève la migration des cellules de la crête neurale. Il ne s'est pas formé de véritables placodes ni, par conséquent, de chaîne ganglionnaire. Mais à la limite

épisode-hyposome, au contact du bord ventral du mésoblaste, existe une longue trainée de cellules pigmentaires et ganglionnaires dispersées, en continuité, par places, avec l'épiderme. Il est très vraisemblable que ces éléments anormalement situés correspondent à la chaîne ganglionnaire du vague. Ils se sont formés au bord ventral du mésoblaste, vraisemblablement avant la migration du mésectoderme, et par conséquent, le long de la ligne de contact pharynx-mésoblaste.

On peut donc admettre que le pharynx et le mésoblaste unissent leurs actions pour provoquer l'apparition des placodes épibranchiales du vague.

Si l'on admet, comme il vient d'être suggéré, que la chaîne ganglionnaire du vague apparaît sous l'influence directe des branchies, il est logique de croire qu'il doit en être de même pour toute la série des placodes épibranchiales. L'examen des 3 reconstitutions apporte d'ailleurs des arguments dans ce sens. En effet, l'absence du ganglion du glosso-pharyngien à droite dans l'individu 22-6 est passible de la même interprétation que l'absence de la chaîne ganglionnaire dans le même individu. De même, dans trois cas, les ganglions du facial sont anormalement petits (ind. 22-1, 22-3 et 22-6 à droite chaque fois) et dans ces trois cas, les poches hyomandibulaires ne touchent pas l'épiderme. La petitesse des ganglions peut donc s'expliquer par l'absence de la placode épibranchiale du facial. Le ganglion présent se serait constitué uniquement aux dépens de la crête neurale et de la face interne de la capsule otique.

Dans ces embryons, par conséquent, à chaque poche branchiale non différenciée ou ne touchant pas l'épiderme, correspond une déficience dans les ganglions. Cette constatation suggère évidemment très fort l'intervention du pharynx dans le développement des placodes de la série ventrale.

c) Les placodes de la série dorsale ne peuvent, évidemment, être induites de la même façon. Parmi elles, la placode auditive a déjà été l'objet de recherches. On admet que son inducteur normal se trouve dans le mésenchyme juxtachordal,

en an  
aux  
aucu

Il  
mom  
ces p  
les 3  
de  
anon  
dans

22-1

22-3

22-6

3

ne

pr

ou

dé

vi

in

q

en arrière de la plaque préchordale (DALCO, 1940). Quant aux autres, on n'a jusqu'à présent, présenté, semble-t-il, aucune hypothèse sur leur mode d'induction.

Il a été signalé plus haut que, chez la Lamproie, au moment de leur apparition, aux stades de 25 à 40 segments, ces placodes sont exactement intermétamériques. Or, chez les 3 larves microcéphales décrites dans ce travail, l'absence de ganglions pré-otiques coïncide avec une disposition anormale du mésoblaste antérieur. Le fait peut être résumé dans le tableau suivant :

Larves	Anomalies dans les ganglions	Anomalies dans le mésoblaste
22-1 côté gauche	absence du V <sub>1</sub>	segment prémandibulaire absent
côté droit	absence du V <sub>1</sub>	segment prémandibulaire arrêté dans son développement
22-3 côté droit	absence du V <sub>1</sub>	segment prémandibulaire vraisemblablement absent
côté gauche	absence du V <sub>1</sub>	segment prémandibulaire vraisemblablement absent
22-6 côté droit	aucune	aucune
côté gauche	absence du V <sub>1</sub>	segment prémandibulaire absent

La coïncidence est frappante. Dans le seul cas où les 3 ganglions préotiques sont présents, le mésoblaste est normal. Dans les 5 cas où le ganglion de l'ophtalmique profond manque, le segment prémandibulaire est absent ou réduit à une boule vitelline non cellularisée, qui semble devenue aussi étrangère aux tissus voisins que les sphères vitellines libres dans la cavité encéphalique d'un autre individu.

On sait qu'il a été démontré par DETWILER et LEHMANN que dans le tronc, les cellules de la crête neurale se réunis-

sant en ganglions sous l'influence directe des somites. Elles s'agglomèrent dans les espaces intermétamériques et lorsqu'une intervention chirurgicale modifie assez tôt le nombre des segments, les larves naissent avec des ganglions et des nerfs en nombre correspondant à leur nouvelle structure. La métamérie du système nerveux troncal périphérique est donc secondaire, dérivée de celle du mésoblaste. N'en serait-il pas de même dans la tête ? Les quelques larves microcéphales étudiées plus haut tendent à le montrer : chez elles, la disparition du segment le plus antérieur est accompagnée de celle du ganglion le plus antérieur. Les deux structures se forment à des moments très différents et ne peuvent donc avoir été supprimées par la même cause. Mais l'absence d'un élément mésoblastique — lésion primaire — peut très bien avoir provoqué une anomalie dans le développement des ganglions et en particulier l'absence d'un d'entre eux.

Dans cette conception, les placodes de la série dorsale seraient induites toutes par le mésoblaste céphalique et apparaîtraient au niveau des espaces intermétamériques. Evidemment, cette conception n'est basée que sur l'étude d'un petit nombre de cas et ne peut donc être considérée comme absolument établie. Mais elle présente deux avantages indéniables. Le premier est d'étendre au système nerveux céphalique les résultats obtenus par DETWILER (1934) et LEHMANN (1927) sur le système nerveux troncal. Le même facteur serait responsable, dans toute la longueur de l'animal, de la formation du système nerveux périphérique.

Le second avantage de cette conception est d'expliquer le maintien des segments préotiques, chez tant de Vertébrés primitifs. Ces formations fugitives s'interprètent d'ordinaire comme des structures résiduelles, comme un héritage ancestral. La raison de leur maintien n'apparaissait guère, d'autant plus qu'ils se réduisent en majeure partie en mésenchyme après qu'un fragment de leur paroi

eut f  
comp  
si le  
norm

d)  
appo  
peme  
mont  
form  
l'épic  
HOR  
paroi  
mése

U  
dans  
auto  
du c  
direc  
ont  
miq  
de l  
tion  
le r  
sur  
cons

(  
port  
et c  
com  
més  
qui  
avo  
null  
gen  
exp  
un  
prob  
sub

eut fourni les ébauches des muscles oculaires. Mais on comprendrait qu'ils soient conservés s'ils ont un rôle actuel, si leur présence est nécessaire pour le développement normal des nerfs et ganglions crâniens (1).

d) Accessoirement, l'étude de ces 3 larves microcéphales apporte quelques documents intéressants sur le développement des cartilages céphaliques. Les reconstitutions montrent que les cartilages branchiaux ne se sont formés qu'au niveau de poches viscérales qui touchent l'épiderme, observation qui confirme les conclusions de HORSTADIUS et SELLMANN (1945) sur l'intervention de la paroi pharyngienne dans la transformation cartilagineuse du méséctoderme.

Une autre anomalie du squelette a été signalée également dans l'individu 22-6 : la présence de nodules cartilagineux autour de la pointe de la chorde et contre la paroi externe du cerveau, à droite. Ces nodules cartilagineux, en contact direct avec l'épiderme et intriqués de cellules pigmentaires ont tous les caractères d'éléments d'origine méséctodermique. Si l'on admet le caractère progressif, quantitatif, de l'induction nerveuse, ces cartilages occupant une position anormale s'interprètent avec vraisemblance comme le résultat d'une action insuffisante du matériel inducteur sur les cellules qui auraient dû former les placodes et par conséquent les ganglions.

---

(1) On objectera que s'il en est bien ainsi, toutes les opérations portant sur le mésoblaste antérieur devraient fournir des cas analogues et que des anomalies ganglionnaires devraient avoir été signalées comme le résultat de l'action du lithium ou de l'ablation du chordomésoblastique antérieur. En particulier, RANZI et JANESELLI 1940-41 qui ont décrit des larves microcéphales de *L. planeri* devraient nous avoir signalé des cas semblables. L'objection est sérieuse mais n'est nullement péremptoire car, en fait, il n'existe pas de travail de ce genre où la métamérie du mésoblaste préotique ait été étudiée. Les expériences ont toujours exigé de laisser développer les larves jusqu'à un stade où la segmentation antérieure a disparu. De sorte que le problème reste posé de la nature exacte des lésions mésoblastiques subies par les larves décrites.

## Résumé.

1) Ce travail décrit la tête de 3 larves microcéphales de *Lampetra fluviatilis* choisies parmi les larves survivantes d'un élevage effectué sous l'action de la lumière du jour. Des anomalies dans les ganglions crâniens, le mésoblaste préotique et le pharynx sont signalées.

2) Il est constaté que chaque fois qu'une poche pharyngienne ne touche pas l'épiderme, le ganglion épibranchial correspondant manque. Cette observation suggère l'intervention de la paroi pharyngienne dans l'induction des placodes épibranchiales. Cependant, l'étude du développement normal des branchies d'une part, d'une des larves en question d'autre part, suggère que l'action du mésoblaste doit être combinée à celle de l'entoblaste pour provoquer l'apparition des placodes de la série latérale.

3) L'absence du ganglion de l'ophtalmique profond coïncide avec l'absence ou le caractère anormal du segment prémandibulaire. Ce fait suggère l'intervention des somites dans la formation des ganglions crâniens. Les placodes dorsales apparaîtraient dans les espaces intermétamériques et seraient induites par le mésoblaste, comme dans le tronc, les ganglions se forment dans les espaces intermétamériques.

4) Il est suggéré que le maintien des segments préotiques chez beaucoup de Vertébrés inférieurs s'explique autant par leur intervention dans cette induction nerveuse que par le rappel phylogénétique qu'ils peuvent être.

## BIBLIOGRAPHIE

- DALCQ, A. — *Arch. Biol.*, **51**, 387-586 (1940).  
 DALCQ, A. et PASTEELS, J. — *Arch. Biol.*, **48**, 669-710 (1937).  
 DAMAS, H. — *Arch. Biol.*, **55**, 1-284 (1944); *Arch. Biol.*, **56**, 395-404 (1945); *Arch. Biol.*, **58**, 15-57 (1947); *Bull. Soc. Sc. Liège*, 286-292 (1948); *Belg. Nederl. Cyto-embryol. Dagen Gent*, 96-99 (1949).  
 DETWILER, S. R. — *Journ. Exp. Zool.*, **67**, 395-442 (1934).  
 GALLERA, J. — *Arch. Biol.*, **58**, 221-264 (1947).  
 HOLTFRETER, J. — *Arch. Ent. Mech.*, **129**, 668-797 (1933); *Arch. Ent. Mech.*, **133**, 427-494 (1935).

- HORSTADIUS, S. et SELLMANN, S. — *Nova Acta regiae soc. sc. Upsaliensis*, IV, **13**, 1-170 (1945).
- KNOUFF, R. A. — *Journ. Comp. Neur.*, **62**, 17-72 (1935).
- KOLTZOFF, N. K. — *Bull. Soc. Natural. Moscou*, **16**, 259-589 (1901).
- KUPFFER, C. von — Studien zur vergleichenen Entwicklungsgeschichte der Köpfe der Kranioten II München und Leipzig (1894); idem, III (1895).
- LANDACRE. — *Journ. Comp. Neur.*, **33**, 1-45 (1921).
- LEHMANN, F. E. — *Journ. Exp. Zool.*, **49**, 93-132 (1927).
- RANZI, S. et JANESELLI, L. — *Rend. Real. Ist. Lombardo Sc. Let.*, **73**, 451-456 (1940); idem, **74**, 403-436 (1941).
- SCOTT, W. B. — *Morph. Jahrb.*, **7**, 101-172 (1882).
- SHIPPLEY, A. E. — *Quart. Journ. Micr. Sc.*, **27**, 325-370 (1887).
- STONE, L. S. — *Journ. Comp. Neur.*, **48**, 311-330 (1929).
- TONDURY, G. — *Arch. Ent. Mech.*, **136**, 529-562 (1937).
- VAN CAMPENHOUT, E. — *Arch. Biol.*, **54**, 93-109 (1943).