

Contribution
à l'étude tératologique du Brochet
Esox Lucius

THÈSE

présentée à la Faculté des Sciences de l'Université de Neuchâtel
pour l'obtention du grade de Docteur

par

ULYSSE KEHRLI

Médecin-Dentiste

Z u r i c h

Avec 43 figures dans le texte

1934

La Faculté des sciences de l'Université de Neuchâtel, sur le rapport de messieurs les professeurs Fuhrmann, Chable et Spinner autorise l'impression de la présente thèse sans exprimer d'opinion sur les propositions qui y sont contenues.

Neuchâtel, le 16 février 1934.

LE DOYEN :
Dr R. CHABLE

INTRODUCTION

Dans la reproduction artificielle du brochet, les cas de monstruosités ne sont pas rares. Ils peuvent même atteindre des proportions considérables. Ainsi, un élevage fait au laboratoire de zoologie de l'Université de Neuchâtel, pour le compte de l'établissement de pisciculture cantonal, a donné, outre la multitude des exemplaires normaux, des centaines de monstres de différentes formes. L'objet de ce travail, que m'a confié M. le Professeur FUHRMANN, est l'étude morphologique et anatomique de ces monstruosités. Et, comme les anomalies ont porté principalement sur la région céphalique, c'est de la tête que nous nous occuperons plus spécialement.

L'incubation des œufs, fournis par l'établissement de pisciculture du canton de Neuchâtel, à Boudry, a duré du 5 au 16 mars 1928, soit 11 jours. Elle a été faite dans des verres de Zoug, dont la caractéristique est d'assurer une rotation continue des œufs dans un courant d'eau pure. La température journalière de l'eau était de 10 à 12° C. Le jour de l'éclosion qui donna naissance à des milliers de jeunes brochets, il restait un fond d'œufs non développés qui furent recueillis, mis dans des verres de Petri et laissés sans soins spéciaux. Par suite de la température plus élevée qui régnait dans les verres de Petri, les œufs non éclos, au bout de quelques heures, donnèrent naissance à des centaines d'alevins anormaux et à quelques rares exemplaires normaux.

M. le Professeur FUHRMANN, dans le but d'étudier ce précieux matériel, en fixa une partie dans du sublimé acétique, une autre dans de l'acide picro-nitrique, et le reste enfin dans de l'alcool fort. En avril 1932, il me confia très aimablement cette étude, qu'il s'était réservée, ce dont je ne lui saurais être assez reconnaissant. Qu'il me soit permis de le remercier ici même pour la bienveillante attention qu'il a prêtée à mes travaux, ainsi que pour son aide efficace en toute occasion. Pour l'étude anatomique des monstres, il a été fait des coupes transversales, sagittales et horizontales en séries. (En tout 68 séries avec un total d'environ 5660 coupes.) Elles ont toutes une épaisseur de 10 μ ce qui facilite la reconstruction des organes pour leur comparaison éventuelle. Les colorations ont été faites à

l'hémalun ou aussi à l'hémalun et éosine. A titre de comparaison il a été fait également des coupes transversales, sagittales et horizontales en séries, de brochets normaux d'un jour, trois, six, sept, neuf, et 16 jours. (En tout 46 séries avec un total d'environ 5380 coupes.) Toutes ces coupes ont 10 μ d'épaisseur et ont subi la même coloration.

Tous les dessins de ce travail ont été exécutés avec l'oculaire à dessiner, ce qui permet leur comparaison exacte, du moins dans les limites morphologiques et anatomiques. Qu'il me soit permis de remercier très cordialement ici même M. Th. Delachaux, assistant de zoologie, qui a bien voulu se charger de l'illustration de ce travail avec la compétence qu'on lui connaît. Mes remerciements vont également à M. le Professeur Dr. K. Hescheler, directeur de l'Institut de Zoologie de l'Université de Zurich, ainsi qu'à ses assistants, M. le Dr. W. Knopfli et M. le Dr. H. Steiner, qui ont facilité très aimablement mes recherches à la bibliothèque de l'Institut.

PREMIERE PARTIE

Morphologie

Historique

La littérature concernant la tératologie du brochet n'est pas très abondante. A part quelques communications de moindre importance, il n'a été publié de 1850 à nos jours, sauf erreur, que trois travaux importants, dont nous donnerons ci-dessous un bref résumé.

VALENTIN (50) a été, sauf erreur le premier à donner une description scientifique des monstruosité du brochet. Dans un travail publié en 1851 et illustré de plusieurs figures en couleur, il décrit, avec force détails et minutie, un embryon double découvert tout fortuitement 102 heures après la fécondation artificielle, dans un élevage fait à l'Institut d'Anatomie de Berne. L'embryon, grâce à la parfaite transparence des œufs du brochet, put être continuellement suivi dans son développement. 245 à 246 heures après la fécondation artificielle, eut lieu l'éclosion donnant naissance à un monstre double, possédant un corps principal développé comme un embryon normal, et un corps accessoire assez réduit. Chaque corps possédait un cœur battant normalement. L'animal vécut une semaine, puis périt peu à peu. Après la mort de l'embryon, c'est-à-dire après que tous mouvements du corps eurent cessés, VALENTIN observa les battements des deux cœurs encore pendant trois jours.

Mis en éveil par cette découverte, VALENTIN entreprit, individu par individu, le contrôle de tout l'élevage, s'élevant à 803 alevins. Parmi ceux-ci, 743 étaient des alevins normaux, 49 avaient un sac vitellin paraissant double, 3 présentaient une atrophie du pigment (demi-albinos), 1 était nain, il y avait 6 embryons doubles, formés d'un corps principal et d'un corps accessoire, et un embryon présentait une certaine anomalie du cœur.

A part ces anomalies, VALENTIN ne semble pas avoir observé une seule monstruosité simple telle que nous les avons rencontrées par centaines dans notre élevage.

LEREBoullet (22) a publié dans des travaux échelonnés sur plusieurs années, les résultats de ses recherches sur les monstruosité du brochet. Ses observations, qui remontent à 1852 et sont fondées sur l'examen de milliers d'œufs fécondés, sont d'importance fondamentale, et il nous paraît indiqué de nous y arrêter un peu plus longuement.

Après avoir étudié dans différents travaux l'embryologie normale du brochet, LEREBoullet nous donne tout d'abord une classification des

monstruosités qu'il a observées dans l'œuf, en insistant tout spécialement sur la valeur du bourrelet embryogène, comme point de départ de toutes les formations embryonnaires régulières ou anormales. Puis dans un premier mémoire, présenté à l'Académie des Sciences de Paris, en 1855, il nous présente une description détaillée de 79 embryons monstrueux, qu'il a suivis au cours de leur développement, heure par heure ou jour par jour, et qu'il divise de la façon suivante :

1. Poissons doubles, à deux corps à peu près égaux, réunis en arrière dans une étendue plus ou moins grande.
2. Poissons doubles, composés d'un corps principal et d'un embryon accessoire réduit plus tard à un tubercule.
3. Poissons à deux têtes primitives, soudées plus tard en une seule.
4. Poissons composés de deux corps, dont l'un est à deux têtes.
5. Poissons doubles à deux corps, avec une seule tête et une seule queue.
6. Poissons doubles ou simples ayant les organes des sens incomplets ou nuls, et provenant d'une bandelette primitive rudimentaire.
7. Absence de bandelette embryonnaire primitive ; embryons réduits à une languette.

Pour chacun de ces groupes, LEREBoullet commente avec nombreux faits à l'appui, le mode de production des monstruosités, qui relèvent toutes de l'activité plus ou moins grande du bourrelet embryogène.

Enfin dans un second mémoire en trois chapitres, LEREBoullet examine l'influence des agents extérieurs sur la production de ces monstruosités. Le premier chapitre est consacré à la relation des expériences au nombre de 80, faites sur un total de plus de 200.000 œufs, appartenant à 18 fécondations différentes. Les œufs de chaque fécondation ont été partagés en un certain nombre de groupes, et soumis à l'influence d'agents extérieurs de nature diverse, dont les principaux sont : le froid, les brusques changements de température, l'obscurité, l'eau ou l'air non renouvelés suffisamment, le broyage avec des pinceaux, la compression, des gaz et solutions salines, etc. Les résultats de ces expériences sont résumés dans des tableaux placés à la suite de chaque série d'observation.

Le second chapitre est consacré à la comparaison des résultats obtenus et à leur appréciation au moyen de tableaux récapitulatifs.

Le troisième chapitre renferme le résumé général et les conclusions, dont voici les principales, tirées d'un extrait de l'auteur lui-même.

- « 1. Il se produit des monstres de tous genres parmi les œufs du brochet, que ces œufs soient ou qu'ils ne soient pas soumis à l'influence d'agents extérieurs.
- « 2. Les œufs d'une seule et même fécondation soumis à des influences diverses, ont très souvent fournis des résultats identiques, c'est-à-dire le même nombre et les mêmes formes de monstruosités.
- « 3. Les œufs de diverses fécondations qui ont été soumis aux mêmes influences, n'ont jamais donné les mêmes résultats, ni sous le rapport de la quantité proportionnelle des monstres, ni sous le rapport de leur forme.

- « 4. Ces deux circonstances, identité des résultats malgré la diversité des influences, diversité des résultats malgré des influences identiques, montrent qu'on ne saurait attribuer à ces influences seules la production des monstruosité.
- « 5. Les seules modifications qui m'ont semblé pouvoir être attribuées à l'influence d'agents extérieurs, consistent dans des arrêts de développement caractérisés par l'absence d'une portion plus ou moins considérable du corps embryonnaire. Ces arrêts se sont toujours trouvés intimement liés à un ralentissement dans la marche du développement de l'œuf.
- « Ces faits m'ont conduit à admettre les conclusions suivantes :
- « a) Il n'est nullement prouvé, que les monstruosité en général et particulièrement les monstruosité doubles soient occasionnées par les influences que les agents extérieurs ont pu produire sur les œufs.
- « b) Les seules modifications qui paraissent dues quelquefois à l'influence des agents extérieurs, sont des arrêts de développement, des déformations et des atrophies ; encore ces effets ne sont-ils pas constants.
- « c) Il n'est donc pas possible de produire à volonté des formes monstrueuses déterminées d'avance ; ni d'établir d'une manière positive la cause des monstruosité.
- « d) Cette cause pourrait bien être inhérente à la constitution primordiale de l'œuf et ne dépendre en aucune façon des conditions extérieures. »

Les observations de LEREBOLLET ont été faites avec une telle conscience et une telle précision, qu'en ce qui concerne le mode de production des monstruosité du brochet, la question semble être épuisée. Quant aux causes initiales de ces monstruosité, leur solution n'en est que reculée et ramenée à l'œuf lui-même, c'est-à-dire à un domaine qui ne livre pas facilement ses mystères.

RAUBER (31) dans un travail très fourni sur les théories des monstres excessifs, s'occupe plus spécialement des monstres doubles et triples de truites, de saumons, de brochets et de poulets. Il passe en revue les principales théories sur l'origine des monstres multiples et conclut par la théorie du développement radiaire des vertébrés. Concernant ses observations sur les monstruosité du brochet, RAUBER a trouvé parmi 325 œufs fécondés, 3 monstres simples et un monstre double dont il donne une description détaillée.

72 heures après la fécondation, il a constaté dans un œuf de grandeur normale, un embryon double possédant une portion caudale commune et dont les corps divergeaient antérieurement de 130° . A part la duplicité antérieure, il ne semble pas que son embryon présente d'autres anomalies. Les monstres simples ne sont que mentionnés et ne font l'objet d'aucune description.

Description de l'alevin de brochet d'un jour

Un alevin de brochet à sa sortie de l'œuf ressemble si peu à l'animal adulte, qu'il ne serait pas possible de le déterminer comme tel, si l'on n'était averti des transformations qu'il subira au cours de son développement. On

ne se trouve pas pourtant en présence d'une métamorphose qui présuppose une ou plusieurs formes intermédiaires différentes de l'animal adulte, mais plutôt d'une anamorphose selon la définition qu'en donne GEIGY (15), c'est-à-dire d'une organisation, ultérieure de l'individu, d'une transformation graduelle de l'alevin en animal adulte.

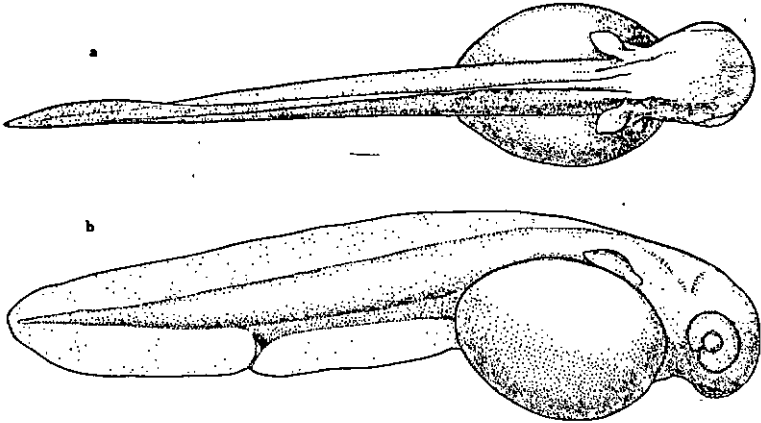


Fig. 1. Alevin normal d'un jour. a) Vue dorsale. b) Vue latérale.

Vu à la loupe ou à un faible grossissement, le jeune brochet qui vient d'éclore a un corps très allongé, reposant à sa partie antérieure sur un sac vitellin d'une longueur correspondant approximativement au tiers de l'animal. (Fig. 1.)

La longueur totale, du sommet de la tête à l'extrémité de la queue est de 9 mm. (8 mm. d'après SUPINO (42)). La tête en forme de petite sphère est fortement inclinée sur le sac vitellin et soudée à l'avant de celui-ci par sa face ventrale. Elle est constellée de pigment noir et caractérisée surtout par l'énorme développement des yeux qui l'occupent presque entièrement. Ceux-ci sont ovalaires, à grand axe incliné à environ 40° sur l'horizontale. Il n'y a pas encore traces apparentes de bouche, ni de fosses olfactives. La partie dorsale de la tête laisse voir par transparence le renflement de l'encéphale. La région scapulaire est marquée par deux minuscules nageoires pectorales, reposant par leur bord inférieur sur le sac vitellin. Celui-ci est ovalaire, de couleur brunâtre, et parsemé de pigment noir. Il est formé de deux vésicules emboîtées l'une dans l'autre. La vésicule externe, transparente, porte les cellules pigmentaires. La vésicule interne, le vitellus proprement dit, est opaque et de couleur brun-jaune. C'est elle qui donne sa couleur caractéristique au sac vitellin. Entre le vitellus et l'enveloppe externe se trouve une zone transparente dans laquelle on remarque le cœur, situé dans la région antérieure, immédiatement sous la partie viscérale de la tête. Primitivement le cœur est donc situé en dehors même du corps de l'embryon.



Fig. 2. Cellules pigmentaires du brochet.

Les dimensions moyennes du sac vitellin sont :
pour l'axe longitudinal, 2,73 mm.
pour l'axe transversal, 1,64 mm.
pour l'axe dorso-ventral, 1,44 mm.

A partir de son extrémité postérieure, nous voyons cheminer sous l'embryon même, la gouttière intestinale, terminée par l'anus au tiers postérieur du corps environ.



Fig. 3. Larves de brochets en position suspendue.

La partie caudale est très allongée et effilée. A part les pectorales, il n'y a pas encore de nageoires différenciées, mais une nageoire embryonnaire,

assez haute, courant tout le long de la ligne médiane. Elle prend naissance dorsalement à la hauteur de la ceinture scapulaire pour se terminer ventralement au sac vitellin. Dans la région de l'anus, elle est traversée par un canal rectal qui sera résorbé par la suite. (Fig. 1b.)

Le pigment est répandu presque sur tout le corps, mais principalement sur la tête, les flancs, et la région anale. Vues à un fort grossissement, les cellules pigmentaires ont la forme de corps irrégulièrement étoilés, aux branches très ramifiées et enchevêtrées les unes dans les autres. (Fig. 2.)

Les larves écloses sont immobiles et se tiennent en général près de la surface de l'eau. Elles pendent aux végétaux ou aux pierres de leur entourage, curieusement accrochées par leur extrémité antérieure. (Fig. 3.) Avec leur corps allongé et leur complète rigidité, on ne pourrait mieux les comparer, je crois, qu'à de nombreux petits stalactites en miniature.

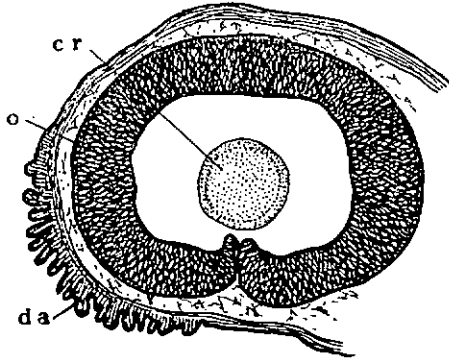


Fig. 4. Coupe sagittale à la hauteur de l'œil montrant la topographie des disques de fixation. (Pour les désinences, voir la liste des abréviations page 49.)

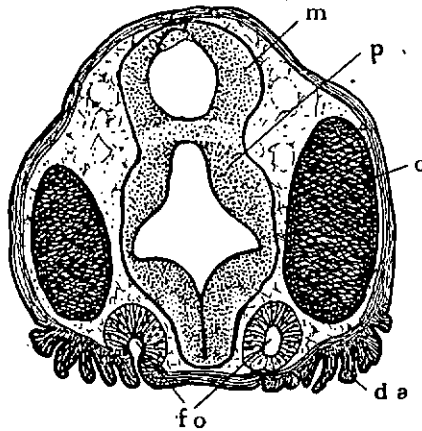


Fig. 5. Coupe transversale à la hauteur des fossettes olfactives montrant la topographie des disques de fixation.

Plusieurs auteurs décrivent les larves comme étant immobiles au fond de l'eau. Vient-on à les toucher, elles font quelques mouvements giratoires, puis retombent au fond de l'eau pour reprendre leur immobilité. Toutefois, d'après nos observations, leur position normale semble être la verticale.

Comme il n'y a pas encore trace de bouche, il était intéressant de voir d'un peu plus près l'appareil fixateur de ces larves. D'après ZIEGLER (51), il existe chez les larves de ganoides : « *Lepidosteus osseus* », « *Acipenser sturio* » un épaissement épidermique rond, situé devant la bouche et muni de nombreuses papilles. Cet épaissement servirait de disque adhésif pour la fixation de l'animal empêché de nager par son sac vitellin trop volumineux. D'après HERTWIG (17), le mécanisme de fixation serait dû à la sécrétion agglutinante des papilles de fixation. (Haftscheiben.)

Chez le brochet on remarque deux groupes de papilles de fixation, un à droite et un à gauche de la ligne médiane. Ils s'étendent dans l'espace compris entre la fosse olfactive, l'œil et le sillon qui donnera la bouche. Ils consistent en un fort épaissement épidermique de 50 à 70 μ environ et formé de grosses cellules ovales à petit noyau central. Les nombreuses papilles ou villosités occupent environ les deux tiers de cet épaissement (Fig. 4 et 5.) Les deux disques de fixation sont séparés sur la ligne médiane, entre les fosses olfactives, par un épiderme d'une épaisseur de 38 à 40 μ environ dépourvu de papilles. En arrière, les deux disques se touchent sur la ligne médiane.

Description des monstres

L'étude de notre matériel nous permet de faire préalablement quelques constatations d'ensemble. Bien qu'il soit plutôt malaisé, sinon impossible de les mesurer correctement à cause de leur corps plus ou moins recroquevillé, il est permis de dire qu'en général les monstres sont d'une taille inférieure à l'embryon normal. Ce sont plutôt des monstres par arrêt que par excès de croissance. Quelques corps gringalets mis à part, ils ne diffèrent pas beaucoup de taille entre eux, et on peut évaluer leur longueur moyenne à environ 6 mm. au lieu de 8 à 9 mm. qui est la longueur normale. Leur corps est rarement rectiligne. Il présente le plus souvent deux ou plusieurs axes formant une ligne brisée. La queue est presque toujours recroquevillée sur le sac vitellin. La tête au contraire s'en détache et se relève en prenant des formes fantaisistes, tantôt allongées, tantôt massives.

Comme nous l'avons déjà dit plus haut, la plupart des anomalies ont porté sur la partie antérieure du corps, et tout spécialement sur la tête qui peut être passablement réduite, ou même manquer totalement. Les organes des sens y sont atrophiés, ou manquent totalement ou en partie. A première vue, le reste du corps semble être à peine modifié, et ne présente pas extérieurement de profondes traces d'anomalies à part les cas de raccourcissement et relèvement de l'appendice caudal.

Nous n'avons pas trouvé un seul exemplaire de monstre double à corps complètement séparés, et réunis seulement par le vitellus comme c'est assez souvent le cas pour la truite ou le saumon par exemple. Par contre nous avons

rencontré quelques rares exemplaires de monstres doubles à portion caudale commune. D'autres présentent à droite ou à gauche un bourgeon latéral, dernier vestige d'un embryon en régression. (VALENTIN, LEREBoulLET.)

Enfin comme cas extrême, il n'est sorti de l'œuf qu'une masse informe, indéterminable à première vue, le plus souvent reliée au sac vitellin par un mince pédoncule, et qui serait une ébauche caudale. (LEREBoulLET.)

Les nageoires sont, sauf rares exceptions, intactes et ne semblent pas susceptibles de grandes anomalies. De même la pigmentation ne semble pas présenter de variations appréciables.

Au point de vue morphologique, nous diviserons nos monstres en 5 groupes :

I. Monstres doubles possédant une plus ou moins grande portion caudale commune.

II. Monstres simples avec un bourgeon latéral.

III. Monstres simples à tête réduite, privés partiellement d'organes des sens.

IV. Monstres simples acéphales.

V. Monstres amorphes.

Entre les groupes I, II, III et IV, tous les intermédiaires sont possibles.

GROUPE I

Monstres doubles possédant une plus ou moins grande portion caudale commune

Les monstruositées de ce groupe sont analogues à celles déjà décrites par VALENTIN, LEREBoulLET, RAUBER, dans des travaux remarquables. Dans un lot de 405 monstres divers, nous en avons trouvé deux, très curieux en ceci

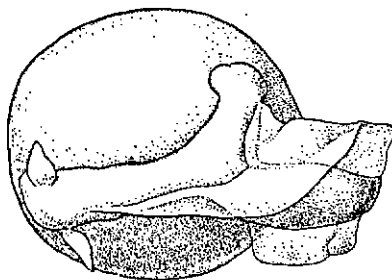


Fig. 6. Monstre double complètement acéphale.

qu'ils montrent en ce qui concerne la tête, les mêmes anomalies que les monstres simples des groupes III et IV.

Le premier monstre (Fig. 6) présente une portion caudale commune semblable à celle d'un embryon normal, donc avec une queue bien développée,

mais encore appliquée par sa face latérale sur la surface du sac vitellin. A son point d'insertion sur ce dernier, l'embryon se divise en deux, dont une partie, la plus développée, semble être la continuation de la partie caudale de l'individu. Nous la désignerons donc par corps principal, tandis que nous nommerons corps secondaire, l'embryon qui se détache sur la droite du corps principal et faisant avec lui un angle d'environ 120° . La nageoire embryonnaire bien développée prend naissance à la hauteur du point de jonction des deux



Fig. 7. Monstre double avec tubercules céphaliques plus ou moins atrophiés.

embryons. Le corps principal sur le sac vitellin a une longueur de 2,14 mm. et se termine par une hémisphère sans renflement, directement devant les pectorales, donc sans formation de tête. Quant au corps secondaire, il s'étend sur 1,36 mm. de longueur soit environ les deux tiers du corps principal et prend fin à la hauteur des pectorales dont on aperçoit des vestiges à droite et à gauche, tandis que la partie antérieure s'enfonce graduellement dans le vitellus, ne laissant comme marque terminale qu'un amas très abondant de pigment.

Le second monstre (Fig. 7) est encore complètement étalé sur le vitellus. La partie caudale commune appliquée par sa face latérale gauche, épouse un des méridiens du sac vitellin, tandis que les deux parties antérieures en suivent chacune également un autre. Les trois méridiens se coupent à environ 120° , de sorte que la forme générale de l'embryon peut être assez bien comparée à une étoile régulière, aux trois branches sensiblement égales. Les deux parties antérieures sont légèrement incurvées l'une contre l'autre. Celle de droite est un peu moins développée que celle de gauche, mais il serait vraiment malaisé ici de faire une distinction entre corps principal et corps secondaire. Nous les distinguerons donc par leur position. L'embryon de gauche mesure depuis le point de jonction jusqu'à l'extrémité de la tête 1,75 mm. Les deux nageoires pectorales sont bien développées. En avant de celles-ci la tête est relevée et allongée obliquement vers la droite. Elle est privée d'yeux ce qui lui donne un aspect un peu particulier en forme de petit boudin. L'embryon de droite mesure 1,44 mm. de longueur. Il est plus ramassé et se termine en avant des pectorales par une tête très courte, plus large que longue. Une tache sombre sur le milieu de la tête semble indiquer la présence d'une vésicule auditive.

La nageoire embryonnaire est bien développée et visible sur chaque embryon au delà du point de fusion des deux corps.

Dans un autre lot de plusieurs centaines de monstres, nous avons également trouvé 12 monstres doubles que nous pouvons grouper ainsi :

1. 3 monstres possédant une portion caudale commune bien développée et dont les corps divergent antérieurement respectivement de 100, 90 et 80°. Chez ces trois embryons la fusion des corps a lieu en arrière des pectorales. Le premier exemplaire présente deux corps antérieurs également développés et normalement constitués. Le degré de fusion n'est pas très avancé. Il s'est arrêté au 15^{me} myomère compté à partir des pectorales. Chez le second exemplaire, la fusion des deux corps est déjà plus marquée et a lieu peu après les pectorales. Celles-ci sont développées normalement, toutefois celles situées sur la ligne médiane des deux embryons fusionnent par leur extrémité. L'embryon de droite est plus développé que celui de gauche et normalement constitué. Le cœur, les yeux, les vésicules auditives sont nettement marqués, tandis que l'embryon de gauche moins développé présente des signes certains de dégénérescence (yeux, cœur, etc.).

Le troisième exemplaire présente un stade encore plus avancé de fusion. Les nageoires pectorales en regard ont complètement fusionné pour n'en former qu'une seule. Les deux têtes forment entre elles un angle d'environ 80°. Elles sont normalement constituées, mais d'un format réduit par rapport à l'embryon normal.

2. 5 monstres à deux têtes soudées à leur base. Chez l'un on aperçoit encore très nettement les quatre vésicules auditives tandis que chez les 4 autres exemplaires, les vésicules situées dans la zone de fusion ont complètement disparu. Chez le premier en outre, les yeux manquent et les deux têtes présentent les malformations caractéristiques que nous rencontrerons chez les monstres du troisième groupe. Chez les derniers, les têtes, indépendamment des parties fusionnées, semblent être constituées normalement, mais sont caractérisées par une microcéphalie très accentuée. L'angle de fusion varie pour ces cinq individus de 50° à 30°.

3. 3 monstres caractérisés par un corps principal complètement développé et un corps secondaire réduit, à gauche du corps principal, et formant avec lui un angle de 120°. Le corps secondaire présente les anomalies de réduction habituelles, absence d'yeux, etc.

4. 1 monstre double complètement acéphale. Les deux branches antérieures divergent en formant entre elles un angle de 120° et se sont arrêtées dans leur développement avant d'avoir atteint la région scapulaire.

Tous les monstres de ce second lot sont caractérisés par une partie caudale commune bien développée, détachée du sac vitellin et pourvue d'une nageoire embryonnaire normale. Leur taille par rapport à celle de l'embryon normal est sensiblement réduite, mais pas de la moitié comme on serait tenté de le croire suivant certains auteurs. À part la duplicité, les anomalies rencontrées sont analogues à celle des formes simples dont nous parlerons plus loin.

Quant au genre de duplicité lui-même, il est uniforme pour tout le groupe,

et se ramène aux classes 1, 2 et 6 de la classification de LEREBoullet ou au schéma 7 de la classification de RAUBER. Plus simplement, nous dirons que la forme type de nos embryons doubles peut être assez justement représentée par un Y, dans lequel la branche verticale représenterait la partie caudale commune aux deux embryons, et les branches supérieures, les deux corps embryonnaires distincts. Selon que ces deux branches s'écartent, ou se rapprochent et fusionnent, ou se développent également ou inégalement, il est facile de s'imaginer toutes les formes intermédiaires possibles. Indépendamment des autres anomalies qui peuvent se produire dans la branche verticale, c'est-à-dire dans la partie caudale, et dont nous n'avons pas d'exemple dans notre groupe, celui-ci constitue néanmoins une illustration des plus réussies des observations de LEREBoullet sur la fusion progressive d'arrière en avant des embryons doubles.

GROUPE II

Monstres simples avec un bourgeon latéral

Les monstres de ce groupe sont caractérisés par un corps en général bien développé. La tête est normalement constituée mais un peu réduite. Sur l'un des côtés du corps, nous rencontrons un bourgeon accessoire, ébauche, ou plutôt comme LEREBoullet l'a démontré, dernier vestige d'un embryon double,

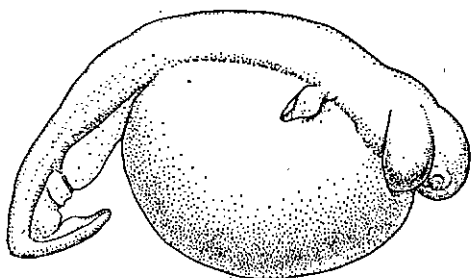


Fig. 8. Monstre simple avec un bourgeon latéral antérieur.

dont une partie a résorbé l'autre. La figure 8 qui nous montre un exemplaire de ce groupe peu nombreux, marquant la transition entre les monstres doubles et les monstres simples, nous dispensera d'une longue description. Le bourgeon, très petit, se trouve directement en arrière de l'œil. Il ne présente aucune trace d'organes des sens. Tout au plus, par sa forme, nous pourrions conclure à l'existence des vésicules auditives, ce qui est confirmé le plus souvent par l'examen de coupes microscopiques. A remarquer que chez cet exemplaire la partie dorsale de la nageoire embryonnaire est passablement réduite en hauteur.

Nous avons constaté, comme cas extrêmes, la présence du bourgeon

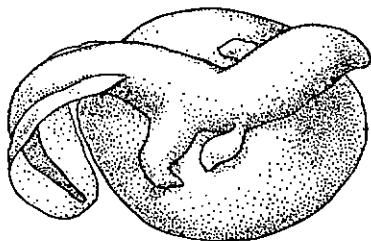


Fig. 9. Monstre simple avec un bourgeon latéral postérieur.

latéral, droit en arrière de l'œil et juste au point d'insertion de la partie caudale sur le sac vitellin. Entre ces deux points nous pouvons avoir tous les intermédiaires possibles (Fig. 9).

GROUPE III

Monstres simples à tête réduite, privés partiellement d'organes des sens

Ce groupe ainsi que le suivant forment la majeure partie des monstres recueillis. Il est intéressant à plus d'un point de vue. Premièrement parce qu'il forme la base de notre travail. En effet nous ne nous arrêterons pas aux groupes I et II dans lesquels nous avons déjà relevé la similitude des anomalies de réduction pour chaque individu. En outre la question des monstres doubles ou multiples relève davantage de l'embryologie et n'entre pas dans le cadre de ce travail. Elle a d'ailleurs été déjà suffisamment traitée dans la littérature. Nous nous efforcerons plutôt de fixer morphologiquement les diverses formes de ce groupe, et, dans la seconde partie de notre travail, à l'aide de nombreuses coupes microscopiques, nous étudierons plus spécialement les lieux de prédilection des anomalies et leur aspect.

En outre, l'analogie des malformations dans les différents groupes permet de supposer qu'il existe une cause commune à ces malformations, indépendamment de la production des monstres multiples. Nous verrons si l'étude détaillée de ces anomalies donnera un indice ou une explication de leur origine, et si l'observation des différents degrés de réduction nous permettra de tirer quelques conclusions intéressantes.

Les monstres de ce groupe présentent en général un corps bien formé, mais rarement rectiligne comme l'embryon normal. Il est le plus souvent ondulé à la manière d'un lézard ou d'une salamandre. La partie caudale, détachée du sac vitellin, est enroulée en demi cercle soit à droite soit à gauche. Elle est de longueur normale et n'est que très rarement réduite. Dans ce dernier cas on observe un épaissement du corps en avant de l'anus et le relèvement dorsal de la queue. La nageoire embryonnaire impaire est bien développée, de même que les pectorales. Quant à la région céphalique, elle nous montre les aspects les plus divers, et à ce point de vue, ce groupe est

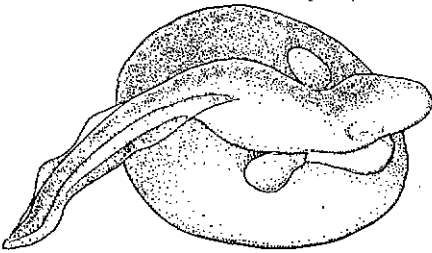


Fig. 10.

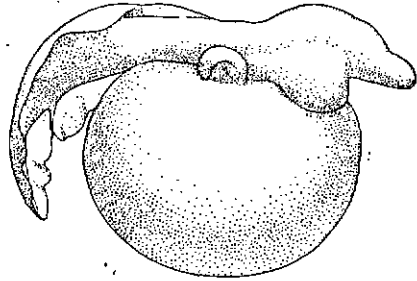


Fig. 11.

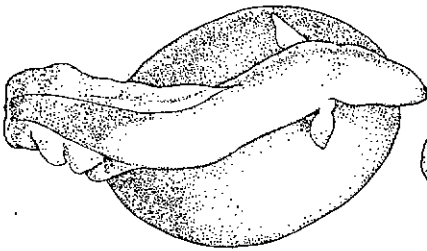


Fig. 12.

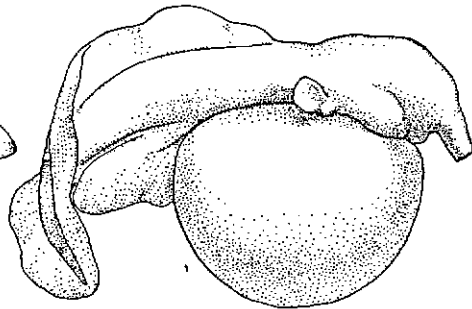


Fig. 13.

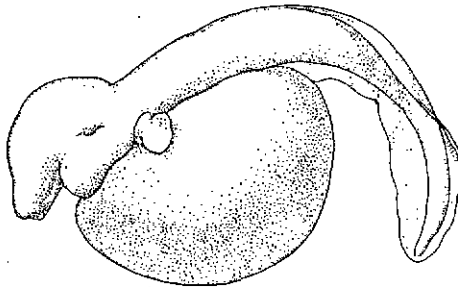


Fig. 14.

Figs. 10, 11, 12, 13 et 14. Différentes formes de monstres simples, à tête réduite, privés partiellement d'organes des sens.

certainement un des plus curieux. Devant les pectorales, sur le sac vitellin, on aperçoit un large bourrelet servant de plateforme à l'ébauche céphalique. Ce bourrelet n'est autre que la partie viscérale de la tête, dissociée en quelque sorte de la partie cérébrale. Celle-ci à l'encontre de ce que nous voyons chez l'embryon normal se détache du sac vitellin et prend les formes les plus fantaisistes. Tantôt c'est en bec d'aigle, tantôt en tête de mouton ou de chien (cette dernière forme est la plus courante) tantôt en un long boudin terminé par un bourgeon où l'on voit assez distinctement les papilles adhésives, tantôt le museau se termine par une petite trompe. Dans ces cas la tête est le plus souvent déviée à droite ou à gauche. L'absence d'yeux est fréquente, ou bien ils sont représentés par un amas de pigment. Il peut n'y avoir qu'un seul œil, dévié de sa position normale, ou bien deux yeux rapprochés de la ligne médiane. Parfois l'on voit une grande tête, allongée, avec des yeux très rudimentaires ou minuscules, ou bien une petite tête aplatie avec d'énormes yeux. Bref une diversité de formes que nous nous garderons bien de décrire longuement et fastidieusement. Les figures 10, 11, 12, 13 et 14 nous en montrent les principales formes, et il est facile en les combinant de se représenter la riche gamme des degrés de monstruosité de ce groupe.

GROUPE IV

Monstres simples acéphales

Ce groupe assez nombreux montre plus d'unité que le précédent. La fantaisie a fait place à plus de logique. Les différentes formes observées découlent pour ainsi dire les unes des autres, et l'on peut suivre le plus aisément du monde la régression du développement des formes, du groupe III au groupe V.

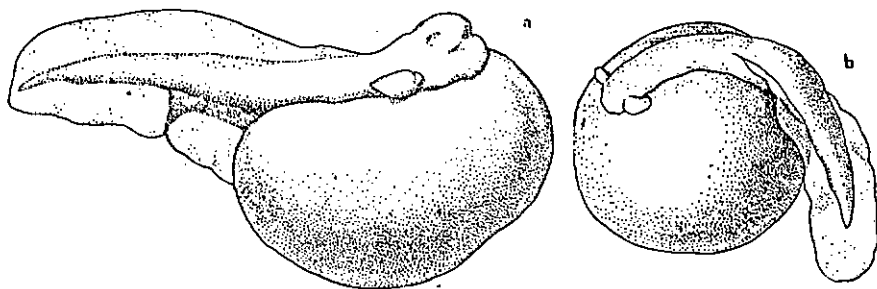


Fig. 15, a et b. Monstres simples acéphales.

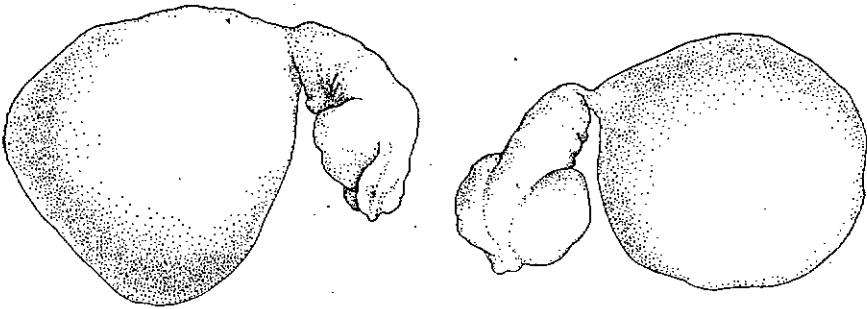
L'aspect général a subi un changement. Outre l'absence de la tête, la caractéristique du groupe est un corps réduit, plus maigre et plus court. La longueur des individus, mesurée depuis la partie terminale antérieure jusqu'au bout de la queue, varie entre 3 et 4,5 mm. Au contraire de ce que nous avons observé en général jusqu'ici, la partie caudale est le plus souvent écartée

du sac vitellin et redressée dorsalement. La partie antérieure se termine par un renflement hémisphérique ou simplement en s'enfonçant graduellement dans le sac vitellin soit à la hauteur, soit en arrière des pectorales. Celles-ci peuvent également disparaître. Dans ce dernier cas, l'individu est réduit à une portion infime de sa partie caudale, qui dans les cas extrêmes ne représente plus qu'une masse informe, marquant la transition entre les groupes IV et V. (Fig. 15a et 15b.)

GROUPE V

Monstres amorphes

A ce groupe appartiennent, en assez grand nombre, les moins différenciés de nos monstres. Ils ne se composent plus que du sac vitellin, de grandeur normale ou réduite, sur lequel a poussé une excroissance en forme de poire, de petite boule ou de bourse informe. Cette excroissance est reliée au sac vitellin par un pédoncule de grosseur variable, plus ou moins transparent. La membrane externe du sac vitellin recouvre également le pédoncule et toute la bourse. Dans celle-ci il n'y a aucune trace de corde dorsale, d'organe des sens, ou de système nerveux. C'est à peine si ici et là, une vague segmentation, marquant la présence de somites, nous permet de conclure avec LEREBoullet à l'existence d'une ébauche caudale. Le plus souvent aucun indice



Figs. 16 et 17. Forme générale de monstres amorphes.

ne permet de donner à cette excroissance une attribution spéciale, l'examen microscopique ne révélant qu'un tissu indifférencié avec peut être comme nous venons de le dire de vagues ébauches de somites et de vaisseaux. Indépendamment de leur forme, les monstres de ce groupe sont caractérisés par leur faible pigmentation. Les figures 16 et 17 étant par elles-mêmes assez explicites nous dispenseront d'une plus longue description.

DEUXIÈME PARTIE

Anatomie

Description anatomique des coupes d'individus normaux

De même que pour l'examen morphologique de nos monstres, une description détaillée de l'alevin normal est la base nécessaire à toute comparaison, de même, une description des coupes anatomiques normales s'impose avant tout examen et comparaison des anomalies anatomiques.

Parmi les nombreuses coupes fournies par un individu (de 60 à 120 environ), nous n'utiliserons pour nos mesures comparatives, que celles passant par l'axe de la plus grande extension des organes principaux (fosses olfactives, yeux, oreille, encéphale, etc.).

a) Coupes sagittales

Nous étudierons les coupes sagittales en partant de l'extérieur, et en nous rapprochant toujours plus du plan médian. C'est donc l'œil, qui par sa position proéminente caractéristique, s'offre le premier à notre observation. En une vingtaine de coupes successives, nous pouvons nous représenter aisément sa forme générale, qui est celle d'un ellipsoïde à grand axe antéro-postérieur. Toutefois nous n'avons pas à faire à un ellipsoïde parfait. Souvent la face ventrale, avec sa fente choroidienne, est plus ou moins aplatie, tandis que la face tournée du côté du mésencéphale présente une légère dépression, qui au cours du développement ira en s'atténuant. Dans quelques rares cas, par suite du resserrement de l'œil entre le mésencéphale et la partie antérieure de la tête non encore développée, nous voyons, dans les coupes les plus rapprochées de l'encéphale, le plus grand axe de l'œil devenir subitement dorso-ventral. Mais c'est là une exception, indiquant un état de développement moins avancé. La longueur maximale de l'axe antéro-postérieur de l'œil varie, suivant les sujets, de 0,51 à 0,72 mm., celle de l'axe dorso-ventral de 0,49 à 0,53 mm.

Quant au cristallin, ses deux axes sont le plus souvent égaux ou à peu près, leur écart étant de l'ordre du centième de mm. Sa forme est donc le plus souvent sphérique ou très légèrement elliptique. Sa grandeur varie également suivant les individus entre 0,14 et 0,17 mm.

A lui seul l'œil occupe presque toute la partie antérieure de la tête (fig. 18). Antérieurement et ventralement, il touche directement à l'épiderme, c'est-à-dire que toute la partie qui constitue le museau si caractéristique du

brochet n'existe pas encore. En arrière, il s'étend jusqu'à la masse compacte de tissu embryonnaire contenant les ébauches des arcs branchiaux et de la bouche. Dorsalement, il est limité par un champ de cellules lâches, au milieu duquel on remarque bientôt les premières sections du mésencéphale. L'œil n'est pas encore bien différencié. Il est encore à l'état de globe invaginé (coupe optique d'après PERRIER) enfermant le cristallin. La fente choroïdienne est à peine fermée. Il n'y a pas encore de différenciation en sclérotique, cornée,

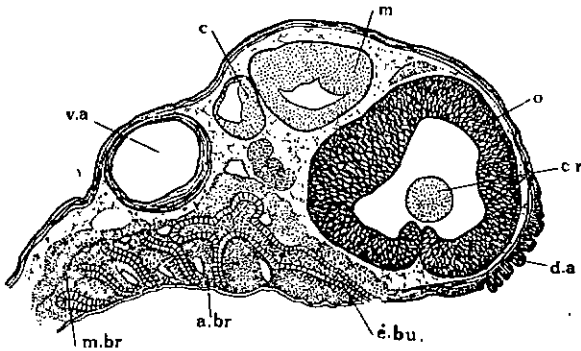


Fig. 18. Coupe céphalique sagittale passant par le plus grand axe longitudinal de l'œil. Embryon normal d'un jour. (Pour les désinences, voir la liste des abréviations page 49).

choroïde, rétine, etc. Nous sommes en présence d'un tissu embryonnaire, dans lequel on peut remarquer tout au plus une certaine orientation radiaire des cellules, et, à la périphérie, l'apparition de la zone pigmentaire. Le cristallin est également formé de tissu embryonnaire, mais sa capsule épithéliale et son corps sont déjà délimités. Ainsi que nous pouvons nous en rendre compte par ce bref examen anatomique, le jeune brochet, à sa naissance est encore aveugle. C'est probablement l'une des causes de son immobilité caractéristique des premiers jours dont nous avons déjà fait mention au commencement de ce travail.

Nous avons déjà mentionné également à l'occasion de la description de l'alevin normal, que l'œil était limité en avant et ventralement par l'agglomération des papilles de fixation ou disques de fixation. Ceux-ci se présentent en coupe comme un épaississement épidermique muni de nombreuses papilles ou villosités. L'épaisseur maximale de ces disques se trouve juste à l'extrémité antérieure de la tête, et mesure de 50 à 70 μ suivant les individus (voir fig. 4 et 5), tandis que l'épiderme ne mesure ordinairement que 10 μ .

Immédiatement en arrière de l'œil s'étend ventralement, sur une longueur de 0,85 mm. et une hauteur de 0,19 mm., la masse cellulaire contenant les ébauches de la bouche et des arcs branchiaux. De petites ouvertures autour desquelles les cellules sont groupées symétriquement marquent l'emplacement des vaisseaux sanguins, tandis que le pourtour de chaque arc est déjà marqué par une rangée de cellules épithéliales. Les arcs branchiaux ne sont pas encore

séparés les uns des autres et forment une masse compacte, légèrement arquée, dont la concavité regarde le sac vitellin.

L'ébauche de la cavité buccale est représentée par un tracé cellulaire plein, à quatre rangées de cellules, s'étendant de la racine du premier arc branchial au point de jonction de la tête sur le sac vitellin. Ce point est situé à la hauteur de l'œil, droit au-dessous de la fente choroidienne. Les deux rangées extérieures de ce tracé présentent déjà l'ordonnance régulière d'un épithélium. L'examen des coupes d'embryons éclos le même jour mais plus développés, montre de très intéressante façon comment peu à peu entre les rangées cellulaires internes du tracé, la cavité buccale se forme et progresse vers l'extérieur. Remarquons également en passant, que l'épithélium buccal se continue au dehors dans la couche profonde de l'épiderme.

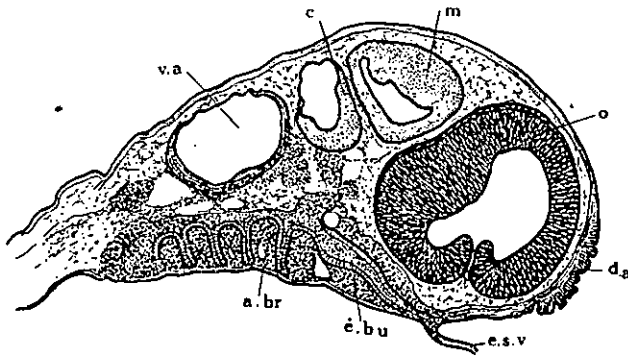


Fig. 19. Coupe céphalique sagittale passant par le plan de plus grande extension de la vésicule auditive.

Au-dessus des arcs branchiaux, et séparée d'eux par un vaste sinus sanguin, se trouve la vésicule auditive (fig. 19). Elle est située droit en arrière du cervelet, et longe latéralement le myélocéphale. En coupe elle présente d'abord une section ovalaire devenant au maximum de son extension légèrement trapézoïdale. Son plus grand diamètre est antéro-postérieur et mesure 0,48 mm., le plus petit diamètre est dorso-ventral et mesure 0,36 mm. L'intérieur de la vésicule ne présente pas encore de divisions ou formations quelconques. Ses parois sont inégalement développées. La paroi dorsale par endroits légèrement plissée, est formée d'une seule couche de cellules allongées, tandis que les parois antérieure, postérieure et ventrale sont formées de plusieurs couches de cellules disposées radiairement. De même que l'œil, la vésicule auditive est donc en voie de différenciation et certainement encore impropre à fonctionner.

La plus grande partie du champ compris entre l'œil et la vésicule auditive est occupée par les premières coupes de la paroi latérale du cervelet et du mésencéphale. A mesure que nous nous rapprochons du plan médian, nous voyons apparaître successivement les différentes parties du cerveau,

qui remplit peu à peu tout l'espace de la cavité céphalique. A ce point de vue, il est intéressant de remarquer que si chez l'embryon le cerveau est très volumineux et remplit à peu près toute la cavité céphalique, il est au contraire réduit à une portion ridiculement petite chez l'adulte, en regard du développement considérable du reste de la tête. En désignant par 1/1 la relation de volume entre le cerveau et le reste de la tête chez l'embryon, nous constatons, par des mesures faites chez des adultes, que cette relation devient au cours du développement 1/6 et même 1/10, c'est-à-dire que l'accroissement du reste de la tête, après l'éclosion est de 6 à 10 fois plus fort que celui du cerveau.

Toujours nous rapprochant du plan médian, nous rencontrons bientôt dans le champ de nos coupes la fossette olfactive. Elle est formée par une invagination de la couche profonde de l'épiderme et constituée de plusieurs

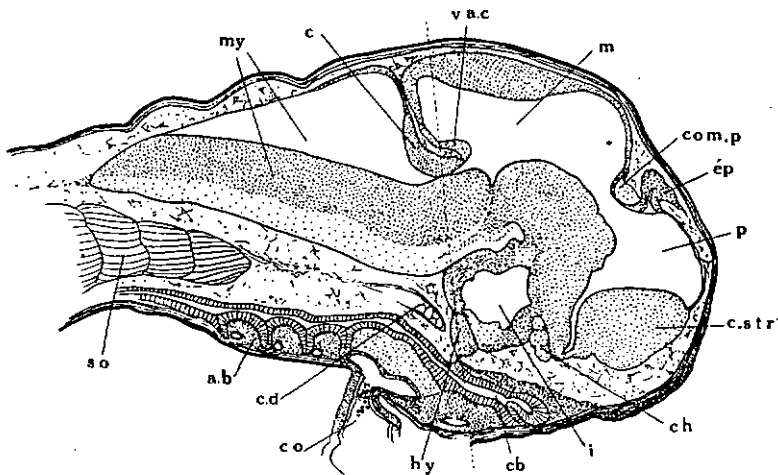


Fig. 20. Coupe médiane de la tête d'un embryon normal d'un jour. (La ligne pointillée indique approximativement le plan suivant lequel ont été faites les coupes transversales.)

rangées de cellules ovales, disposées radiairement, ou plus justement en éventail autour d'une ouverture excentrique. En regard de celle-ci, un petit cratère de la couche externe de l'épiderme marque la place de l'orifice extérieur de l'organe olfactif. A quelques exceptions près, la plupart de nos coupes ne présentent pas encore de communication de la cupule olfactive avec l'extérieur. Le petit cratère qui fournira bientôt cette communication est creusé dans le bord de l'épaissement épidermique des disques de fixation. La fossette olfactive elle-même, en forme de grain de haricot, est située au sommet antérieur de la tête, sur le bord médian du disque de fixation. Elle mesure 0,16 mm. de longueur sur 0,10 mm. de largeur. Comme la partie antérieure de la tête n'est pas encore développée, le fond de la fossette olfactive entre en

contact direct avec l'extrémité antérieure du prosencéphale encore peu différencié. Comme nous le voyons ici, il y a une notable différence entre l'anatomie de l'embryon et celle de l'adulte, caractérisé par l'allongement typique de ses nerfs olfactifs. Cette différence va en s'accroissant dès que nous nous approchons des coupes médianes. C'est à dessein que je dis les coupes médianes, car il est extrêmement difficile d'obtenir une coupe médiane idéale avec des embryons n'atteignant pas même le millimètre comme diamètre transversal. Un simple coup d'œil sur l'une de ces coupes (fig. 20) nous montre déjà l'immense différence entre l'adulte et l'embryon. Alors que l'adulte est caractérisé par l'énorme développement du squelette facial et des organes qu'il contient, l'embryon sous ce rapport en est réduit à la plus simple expression. La tête antérieurement n'est pas développée et se termine en calotte directement devant le prosencéphale. Celui-ci est également peu développé et replié vers la face ventrale. Comme nous l'avons déjà mentionné plus haut, les lobes olfactifs ne sont pas encore formés, les fossettes olfactives entrent directement en contact avec la masse cellulaire compacte formant le plancher du prosencéphale (corps striés). La paroi antérieure et dorsale de celui-ci est épendimoteuse. Dorsalement elle est limitée par l'évagination de l'épiphyse, qui se présente tantôt sous la forme d'un bourgeon triangulaire, dont la pointe la plus effilée est dirigée en avant, tantôt sous forme d'une petite vésicule ovalaire. Ventralement et postérieurement au corps strié, nous rencontrons le chiasma des nerfs optiques, auquel fait directement suite l'infundibulum. Celui-ci est orienté d'avant en arrière et de haut en bas. Par suite de l'inclinaison de la partie antérieure du cerveau vers la face ventrale, la paroi postérieure de l'infundibulum entre en contact avec le plancher du cerveau postérieur. A son extrémité libre, nous remarquons l'hypophyse, encore en relation avec la voûte de la cavité buccale. A l'intérieur, l'infundibulum présente une cavité irrégulière et assez grande. A l'entrée de celle-ci, juste au-dessus du chiasma des nerfs optiques, un gros amas cellulaire (le cerveau intermédiaire, diencéphale, thalamencéphale) s'avance à la rencontre de l'étranglement séparant dorsalement le cerveau antérieur du cerveau moyen. Le cerveau moyen (mésencéphale, lobes bijumeaux), est à peine plus grand que le cerveau antérieur. Son plancher n'est pas encore différencié. La paroi antérieure du mésencéphale, au-dessus de la commissure postérieure, est membraneuse, tandis que le toit et la paroi postérieure sont formés d'une masse cellulaire plus ou moins épaisse. Le cerveau postérieur enfin présente un plancher très volumineux où nous voyons la substance blanche recouvrir d'une épaisseur sensiblement égale la substance grise interne. La voûte est épendimoteuse, tandis qu'aux dépens de la partie inférieure de la paroi antérieure, nous voyons se former la valvule du cervelet, pénétrant sous le toit du mésencéphale et contribuant à la formation d'un aqueduc de Sylvius assez court. En arrière le cerveau postérieur ne présente pas de différenciation remarquable, et passe peu à peu à la moelle épinière.

Dans son ensemble le cerveau de l'embryon présente donc trois vésicules inégalement développées, se succédant suivant une ligne arquée dont la concavité regarde le sac vitellin. Le cerveau postérieur est de beaucoup le plus

développé et mesure entre la pointe de la valvule du cercelet et le point de flexion nuchale 0,97 mm. Vient ensuite le mésencéphale mesurant dans sa plus grande extension 0,70 mm. et enfin le prosencéphale mesurant depuis la commissure postérieure jusqu'à sa face antérieure, 0,41 mm. Ces chiffres n'ont naturellement qu'une valeur relative, et ne peuvent être utiles que pour une comparaison entre individus développés et placés dans les mêmes conditions.

Nous avons déjà dit que l'encéphale occupait en surface les $\frac{3}{4}$ de notre coupe. Dans la petite partie ventrale restante, nous remarquons, droit au dessous du cerveau postérieur, la corde dorsale qui s'étend jusqu'au point de jonction de l'infundibulum avec l'hypophyse. Celle-ci se présente comme un amas de cellules irrégulièrement disposées, adhérant d'une part à l'extrémité libre de l'infundibulum qui est légèrement invaginé, et relié d'autre part à la couche profonde de l'épithélium buccal par un court et fort pédoncule. Ventralement nous voyons le tube digestif déjà formé sur toute sa longueur, mais encore privé de l'ouverture buccale. Latéralement et au-dessous du tube digestif, une masse cellulaire compacte marque la naissance des arcs branchiaux, que nous avons déjà décrits plus haut. Enfin ventralement, à la hauteur du premier arc branchial, mais en dehors de la section céphalique, nous avons le cœur, en forme de petit sac, plongeant dans la masse du sac vitellin. Ses dimensions sont 0,38 mm. de long sur 0,19 mm. de large. Il communique avec un sinus placé devant le premier arc branchial et dont les prolongements en avant et en arrière sont creusés à même dans la masse cellulaire environnante.

b) Coupes transversales

De même que pour les coupes sagittales, nous étudierons les coupes transversales en progressant de l'extrémité antérieure vers l'extrémité postérieure, c'est-à-dire depuis le sommet antérieur de la tête vers le corps. Cependant, il est important de remarquer auparavant, que les premières coupes de

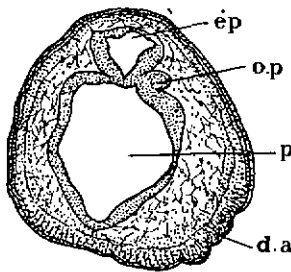


Fig. 21. Coupe céphalique transversale d'un embryon normal, passant par le prosencéphale et l'épiphyse.

notre série, par suite de l'inclinaison de la tête sur le sac vitellin, ne sont pas rigoureusement transversales, mais plutôt dorso-frontales et que seulement vers la fin de la tête elles deviendront peu à peu vraiment transversales. Ce

point est important pour la compréhension d'une figure montrant par exemple, dans une seule et même coupe, une section passant en même temps par le mésencéphale, les yeux et les fossettes olfactives. Cette remarque établie, voyons maintenant nos coupes d'un peu plus près.

A peine avons-nous franchi la calotte épidermique, dont la section forme un cercle parfait, que nous rencontrons le prosencéphale surmonté de l'épiphyse (fig. 21). Tous deux se présentent comme des vésicules ovalaires, le prosencéphale ayant la pointe tournée ventralement, l'épiphyse ayant son grand axe transversalement. Leurs deux cavités communiquent par une ouverture assez large. Entre l'épiphyse et le prosencéphale, sur le côté droit, on peut remarquer une petite masse cellulaire impaire représentant probablement l'organe parapinéal. La paroi antérieure, en réalité dorsale, du prosencéphale est membraneuse, elle est formée de cellules embryonnaires disposées sans aucun ordre. Les parois latérales par contre se différencient assez tôt.

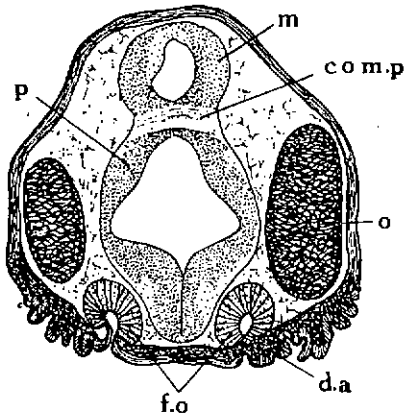


Fig. 22. Coupe céphalique transversale d'un embryon normal, passant par les fossettes olfactives.

Chez l'épiphyse, elles s'épaississent notablement réduisant peu à peu la lumière de la cavité, tandis que la voûte est membraneuse et ne présente qu'une seule rangée de cellules. Les parois latérales du prosencéphale sont fortement épaissies dans leurs moitiés supérieures et inférieures, tandis qu'à l'équateur elles restent membraneuse sur un petit espace. Les parties ventrales, faisant une saillie assez volumineuse à l'intérieur de la cavité, constituent les corps striés, d'où partiront en avant les bulbes olfactifs. Les épaississements de la paroi du prosencéphale se font aux dépens de sa cavité, tandis que la forme extérieure reste inchangée. Nous remarquons à l'extérieur l'apparition d'une mince zone de substance blanche.

Les mesures de plus grande extension de l'épiphyse sont pour l'axe dorso-ventral 0,10 mm. pour l'axe transversal 0,14 mm. Pour le prosencéphale, axe dorso-ventral 0,35 mm., axe transversal 0,25 mm.

Directement accolées aux corps striés, nous remarquons les fossettes

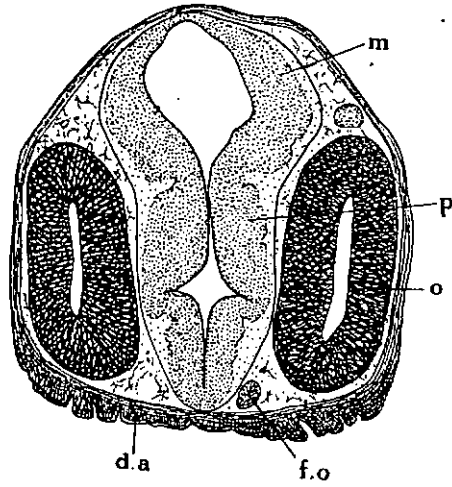


Fig. 23. Coupe céphalique transversale d'un embryon normal dans la région antérieure de l'œil.

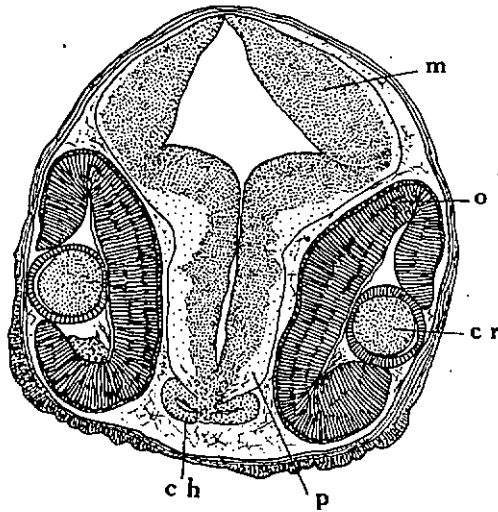


Fig. 24. Coupe céphalique transversale d'un embryon normal dans le plan de plus grande extension de l'œil.

olfactives (fig. 22). Elles ne présentent pas de différences notables avec la description que nous en avons faite à propos des coupes sagittales. Notons seulement leur position caractéristique sur le bord médian des disques adhésifs.

En continuant l'examen de nos coupes, nous rencontrons en arrière de l'épiphyse, la commissure postérieure. Droit au-dessus de celle-ci, la coupe passe à travers la paroi antérieure du mésencéphale ; elle est constituée par un tissu très lâche formé de cellules irrégulièrement enchevêtrées. De chaque côté de l'encéphale, de grandes masses cellulaires elliptiques marquent l'emplacement des yeux. Entre-temps, les corps striés se sont rejoints sur la ligne

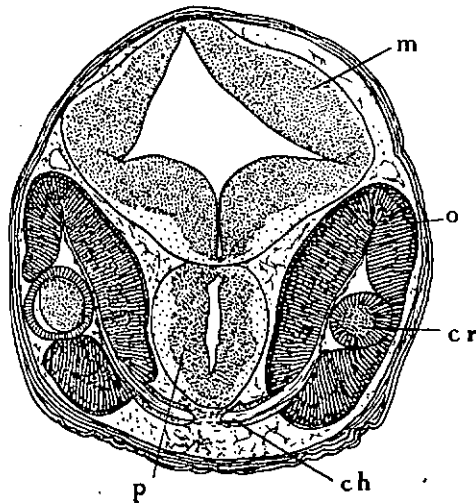


Fig. 25. Coupe céphalique transversale d'un embryon normal passant par le chiasma des nerfs optiques.

médiane pour former un plancher massif, tandis que la cavité du ventricule s'allonge et se rétrécit vers le haut pour former l'ouverture de communication avec la cavité du mésencéphale. Les parois latérales de celui-ci sont également bien développées. Seule leur jonction sur la ligne médiane et dorsale reste épendimateuse. En ce moment (14, 15 et 16^{me} coupe) l'encéphale occupe toujours la hauteur de la tête. Le mésencéphale est encore placé directement au-dessus du prosencéphale, par le fait que les coupes transversales dans la partie antérieure de la tête sont en réalité dorso-frontales. Il mesure 0,30 mm. de hauteur sur 0,38 mm. de largeur, tandis que le prosencéphale mesure 0,46 mm. de hauteur sur 0,27 mm. de largeur. Tout l'espace latéral compris entre le prosencéphale et l'épiderme est occupé par l'œil, dont le grand diamètre est dorso-ventral. Presque tout l'épiderme de la face ventrale contribue à la formation des disques adhésifs, qui se touchent sur la ligne médiane (fig. 23).

La section de la cavité du prosencéphale est réduite à un petit carreau se rétrécissant toujours davantage pour ne plus présenter à la hauteur des couches optiques du thalamencéphale qu'une mince fente verticale. Celle-ci s'ouvre de nouveau peu à peu à mesure qu'on s'approche de l'infundibulum.

Peu avant d'atteindre le chiasma des nerfs optiques, l'œil atteint sa plus grande extension (fig. 24). Il a la forme d'un grand C, dont les deux extrémités enchassent le cristallin. Le plus grand diamètre dorso-ventral mesure 0,513 mm., le plus grand diamètre transversal 0,23 mm. Il n'y a pas encore de zones différenciées à part la couche pigmentaire disposée à la périphérie et formant enveloppe. Le cristallin est constitué par un noyau formé de cellules allongées, disposées en couches concentriques et recouvert extérieurement par la capsule épithéliale.

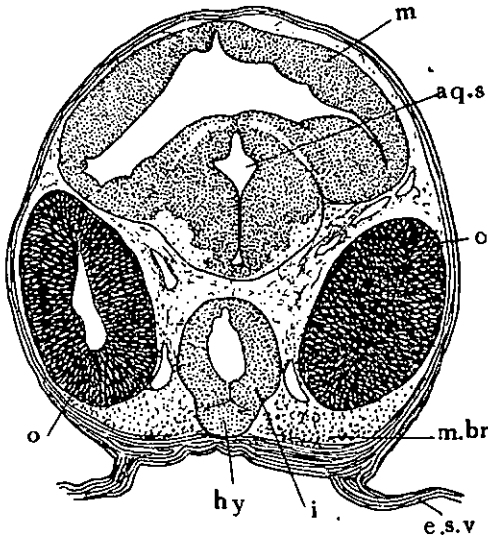


Fig. 26. Coupe céphalique transversale d'un embryon normal passant par l'infundibulum et le mésencéphale.

Un examen de la vingtième coupe nous montre une section céphalique légèrement pentagonale. Elle est occupée entièrement par l'encéphale et les yeux. Sur la face ventrale, nous remarquons encore les disques adhésifs se touchant sur la ligne médiane. Peu à peu, à la vingt-cinquième coupe, nous voyons se produire une délimitation entre le mésencéphale et le prosencéphale. De l'extrémité inférieure de celui-ci part le chiasma des nerfs optiques qui pénètrent dans l'œil tout près de son extrémité inférieure (fig. 25). Le mésencéphale s'est passablement développé et mesure 0,75 mm. de largeur sur 0,47 mm. de hauteur. Ses parois sont très épaisses et réduisent sa cavité en lui donnant une forme en fer de lance. Le prosencéphale au contraire diminue de volume et passe peu à peu à l'infundibulum, qui présente tout d'abord une

section à peu près circulaire. Au-dessous de celui-ci se développe un espace de tissus très lâches, faisant place peu à peu à une prolifération cellulaire abondante. Sur la ligne médiane, nous distinguons la prolifération de l'hypophyse. Sur les côtés, à droite et à gauche, au-dessous des dernières coupes de l'œil, nous remarquons les champs cellulaires d'où naîtront les arcs branchiaux. Depuis ceux-ci, de larges sinus sanguins remontent le long du bord médian de l'œil jusqu'au mésencéphale qui atteint maintenant 0,65 mm. de largeur et qui s'étale comme une cape sur les assises de la valvule du cervelet (fig. 26). Celle-ci se soude au plancher du mésencéphale pour former l'aqueduc de Sylvius. Celui-ci s'ouvre bientôt sur la ligne médiane dorsale et débouche dans le ventricule du cerveau postérieur. Une coupe céphalique transversale à la hauteur du cerveau postérieur ou myélencéphale, présente une section en forme de fer à cheval. Le sommet de celui-ci est occupé par le myélencéphale, dont les parois latérales et dorsales sont épendimateuses. Le

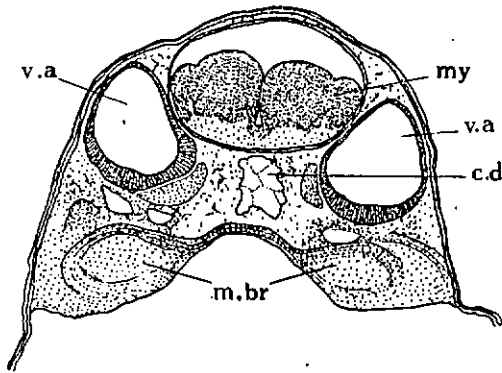


Fig. 27. Coupe céphalique transversale d'un embryon normal passant par les vésicules auditives.

plancher, au contraire, très volumineux, est séparé presque complètement en deux moitiés symétriques par une fissure médiane verticale. Du plancher du myélencéphale partent, de chaque côté, les racines des derniers nerfs crâniens. Il est facile d'en apercevoir des ébauches mais plus difficile par contre de les déterminer. Dans le voisinage immédiat des racines nerveuses, nous rencontrons la section de la racine de l'aorte longeant le myélencéphale. Droit au-dessous de celui-ci, sur la ligne médiane, se trouve la corde dorsale présentant une section assez irrégulière. L'ouverture du fer à cheval est occupée au milieu par l'ébauche du tube digestif et latéralement par la masse cellulaire des futurs arcs branchiaux. Juste au-dessous de l'ébauche du tube digestif, sur la ligne médiane, nous voyons des vastes sinus, creusés à même dans la masse cellulaire et marquant la proximité du cœur. Celui-ci n'existe malheureusement pas dans la plupart de nos coupes, ayant été éliminé lors de l'ablation des sacs vitellins.

Enfin entre le myélencéphale, auquel elles touchent directement et l'ébauche des arcs branchiaux dont elles sont séparées par un sinus, s'étendent les vésicules auditives (fig. 27). Dans leur plus grande extension elles ont un aspect piriforme à grand axe dorso-ventral mesurant 0,21 mm. et un petit diamètre transversal de 0,17 mm. de longueur.

Les coupes suivantes nous montrent comment insensiblement la cavité du myélencéphale diminue, et comment le revêtement épéndimoteux de cette dernière recouvre peu à peu le plancher du myélencéphale, qui passe peu à

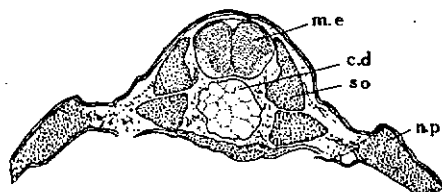


Fig. 28. Coupe transversale d'un embryon normal à la hauteur de la ceinture scapulaire.

peu dans la moelle épinière. L'espace occupé auparavant par les vésicules auditives est bientôt envahi par les formations musculaires des premiers myomères. La corde dorsale devient volumineuse et présente une section de grandeur égale à celle de la moelle. Ventralement elle touche au feuillet pariétal du sac vitellin. La section de notre embryon est devenue triangulaire, et au deux angles inférieurs, nous voyons apparaître la coupe des nageoires pectorales (fig. 28).

c) Coupes horizontales

Nous avons fait et examiné également plusieurs séries de coupes horizontales de nos embryons. Comme elles n'apportent en somme aucun élément nouveau pour notre sujet, il nous semble superflu d'en faire ici une description détaillée, allongeant inutilement cette partie de notre exposé. Nous nous bornerons cas échéant, dans l'étude du prochain chapitre, à faire quelques comparaisons entre les coupes normales et celles de nos monstres.

Description anatomique des coupes d'individus anormaux

Nous avons déjà relevé lors de leur description morphologique, que les anomalies du troisième groupe de notre classification formaient la base de notre étude, puisque nous retrouvions ces mêmes anomalies dans les groupes I et II. Nous étudierons donc dans ce chapitre, les monstruosité de nos brochets à partir du troisième groupe, en laissant intentionnellement les deux premiers de côté, qui feront peut-être l'objet d'un autre travail.

a) Monstres simples à tête réduite, privés partiellement des organes des sens

Nous avons déjà parlé plus haut des formes éminemment fantaisistes de ce groupe. Pour cette raison, il nous sera rarement donné d'avoir des cou-

pes strictement sagittales, transversales ou horizontales. Au contraire, par suite de leur forme tourmentée et recroquevillée, nous aurons le plus souvent chez un même individu, des coupes mixtes, qu'il s'agira de coordonner pour avoir un aperçu anatomique exact. Ainsi nous rencontrerons chez un individu, par suite de la torsion de la tête sur l'axe longitudinal, une coupe céphalique horizontale ou semi-transversale avec une coupe sagittale du corps ou inversement.

Pour l'examen des anomalies de ce groupe nous avons effectué 30 séries de coupes, dont 26 transversales et 4 sagittales.

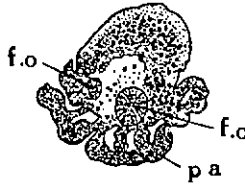


Fig. 29. Coupe transversale montrant une anomalie courante des fossettes olfactives et des disques adhésifs. (Pour comparaison voir fig. 5.)

Déjà un premier examen superficiel révèle les graves perturbations subies par nos embryons dans leur développement. La tête, par suite du manque d'yeux, ou avec ses rudiments d'yeux est réduite à un simple tube, à section à peu près circulaire ou ovale, dont la grandeur atteint environ les deux tiers de celle de l'embryon normal. Quand l'absence des yeux est totale, cette réduction peut aller jusqu'à la moitié de la grandeur normale. Nous n'avons pas trouvé un seul cas d'hypertrophie céphalique.

Concernant la forme générale, nous en avons déjà dit l'essentiel lors de la description morphologique du groupe III. Tout au plus, nous pourrions relever comme caractéristique une certaine disjonction entre le développement cérébral et viscéral de la tête, ainsi que la répartition désordonnée du pigment et des différents groupes cellulaires.

Pour plus de facilité, et pour les motifs déjà indiqués, nous examinerons nos monstres principalement dans les coupes transversales en progressant d'avant en arrière. Les premières anomalies attirant notre attention sont les **anomalies des disques adhésifs et des fossettes olfactives.**

Sur 30 individus mis en coupe, nous avons observé trois à quatre cas seulement d'épaississement épidermique sans formation de papilles de fixation. Le plus souvent les papilles sont bien formées. Quelquefois même, elles semblent vouloir suppléer par leur longueur inaccoutumée au déficit de leur étendue. Tel est le cas par exemple pour les museaux très pointus, qui sont terminés parfois par une véritable petite touffe de tentacules. (Fig. 29.) En général leur étendue est proportionnée à la réduction qui a frappé la région céphalique. En aucun cas nous n'avons pu distinguer deux groupes de papilles comme dans l'alevin normal. Le plus souvent elles forment une petite couronne ventrale quelquefois plus développée d'un côté que de l'autre. Plus rarement,

nous ne voyons que trois ou quatre papilles en regard des fossettes olfactives (quand celles-ci existent, car la présence des papilles de fixation n'est pas liée à l'existence des fossettes olfactives).

Ces dernières présentent déjà un plus grand nombre d'anomalies. Sur 26 séries de coupes, nous ne rencontrons qu'une seule paire de fossettes séparées par un encéphale très réduit. Ces fossettes elles-mêmes sont de taille un peu en dessous de la normale (0,13 mm. au lieu de 0,17 mm.).

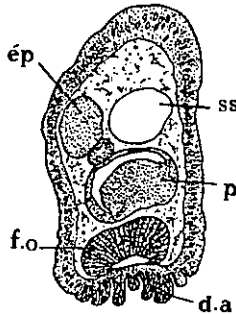


Fig. 30. Coupe transversale montrant une anomalie typique du prosencéphale et des fossettes olfactives. (Comparaison avec fig. 22.)

Un tiers environ des individus examinés présente deux fossettes olfactives soudées en une masse compacte située sur la ligne médiane (fig. 30). Un second tiers possède une fossette plus ou moins bien formée, située sur la ligne médiane, droit en dessous de l'encéphale. Un seul individu présente une fossette assez grande à droite tandis que la gauche est réduite à un amas cellulaire minuscule. Enfin le reste des individus observés est privé de fossettes olfactives.

Anomalie des yeux. — A l'examen des yeux, nous remarquons que le degré de monstruosité s'est fortement accentué. Un seul exemplaire sur 27 individus possède encore les deux yeux. Encore ceux-ci sont-ils très réduits et présentent les anomalies que nous décrirons plus loin. Alors que normalement leur grand axe mesure 0,52 à 0,72 mm. de longueur, nous n'avons plus maintenant dans le cas le plus favorable qu'un grand axe de 0,28 mm.

Le cristallin également réduit mesure 0,09 mm. contre 0,14 à 0,17 normalement (fig. 31).

Chez 14 individus nous ne trouvons qu'un œil situé le plus souvent ventralement à peu près sur la ligne médiane. L'œil unique en position latérale normale est plutôt une exception. Les mesures du plus grand axe varient entre 0,10 et 0,22 mm. de longueur; celles du cristallin entre 0,07 et 0,09 mm. La réduction de l'œil dans son développement est si accentuée, qu'il n'est plus même perceptible à l'extérieur. Le degré de monstruosité varie peu d'un individu à l'autre, et la figure 32 nous en montre la forme la plus courante. Quelquefois, seul un petit amas cellulaire avec quelques taches de pigment trahit la présence de l'œil.

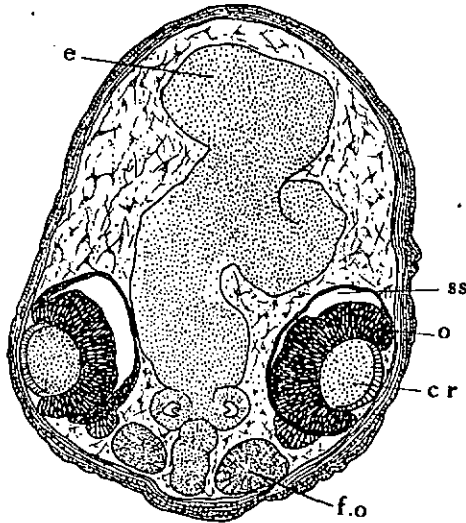


Fig. 31. Coupe transversale montrant un développement informe de l'encéphale, deux fossettes olfactives et deux yeux réduits. (Comparez avec fig. 24.)

Deux exemplaires présentent certainement le record de l'originalité en nous montrant chacun un œil unique, développé dans la masse même du thalamencéphale. Cet œil unique, formé de la coupe optique (globe oculaire) et du cristallin occupe tout l'emplacement réservé chez l'embryon normal à l'infundibulum (fig. 33).

Presque toujours le cristallin est bien formé quoique réduit de volume. Il est coiffé du côté de l'encéphale d'un globe oculaire réduit, à peine plus grand que lui (fig. 34), en forme de demi-lune, recouvert de la couche pigmentaire.

Chez plusieurs individus, nous rencontrons tout autour de l'œil de grandes vacuoles sanguines. Un exemplaire nous montre une ébauche d'œil sans cristallin tandis que dans 12 cas, c'est-à-dire presque la moitié des séries de coupes observées, les yeux manquent totalement.

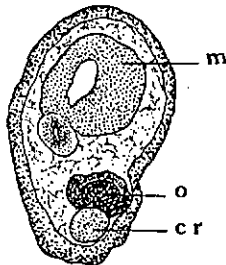


Fig. 32. Coupe transversale montrant une forme courante de la réduction des yeux. Un seul œil réduit en position ventrale. (Voir fig. 24.)

Anomalies de l'encéphale. — Avec l'examen des fossettes olfactives et des yeux, nous avons déjà pris contact avec les premières coupes de l'encéphale, qui est certainement l'organe le plus atteint par le développement anormal de nos embryons. A partir des fossettes olfactives, le prosencéphale se présente le plus souvent comme une petite vésicule, à peine plus grande que les fossettes olfactives elles-mêmes. Son plancher est formé par une masse

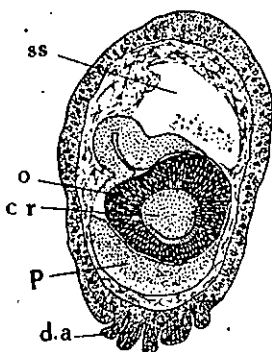


Fig. 33. Coupe transversale montrant un œil complètement inclus dans le thalamencéphale.

compacte, sans sillon longitudinal sur la ligne médiane, séparant les deux moitiés ventrales. La cavité du prosencéphale est réduite à un mince croisissant, dont la convexité est tournée vers le haut. Quelquefois une simple masse cellulaire sans cavité représente le cerveau antérieur, qui fait place bientôt au mésencéphale. En moyenne les mesures du prosencéphale sont : pour l'axe dorso-ventral 0,15 mm., pour l'axe transversal 0,19 mm. Les mesures de l'embryon normal sont respectivement pour l'axe dorso-ventral 0,35 mm. et pour l'axe transversal 0,25 mm., ce qui implique chez les anormaux une sensible réduction du développement du prosencéphale. Nous constatons en outre un renversement des valeurs axiales. Par suite de l'absence ou du développement réduit des yeux, l'axe de plus grande extension du prosencéphale devient transversal (fig. 35).

Le cerveau antérieur ainsi réduit ne présente aucune différenciation de sa face ventrale. Donc pas de chiasma, pas de thalamencéphale, ni d'infundibulum, et nous ne pouvons parler de ces régions qu'approximativement. Par contre la face dorsale, pour autant que le prosencéphale ne soit pas réduit à une portion infime, présente toujours une épiphyse. Celle-ci est normalement constituée, malgré les variations considérables du prosencéphale et d'une taille à peine au-dessous de la normale. C'est dans la majorité des cas une petite vésicule ovalaire, communiquant avec la cavité du cerveau antérieur et mesurant presque invariablement 0,09 mm. de hauteur (normalement 0,10 mm.). Ainsi l'épiphyse semble bien être un des éléments les plus stables du cerveau (fig. 35).

Le mésencéphale est également caractérisé par une notable réduction

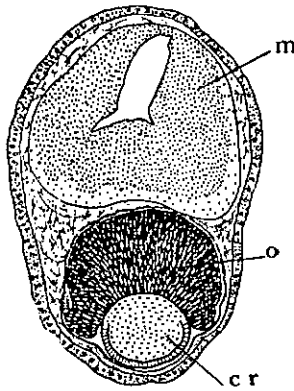


Fig. 34. Coupe transversale montrant un œil unique en position ventrale. (Voir fig. 24.)

de son développement. Son axe transversal mesure de 0,38 à 0,51 mm. de longueur, son axe dorso-ventral environ 0,47 mm. de hauteur. Il est rarement étalé en largeur comme chez l'embryon normal, mais au contraire comprimé latéralement, de sorte que le plus grand diamètre est généralement dorso-ventral. Dans le sens longitudinal, il mesure en moyenne 0,44 mm. de longueur contre 0,70 mm. normalement. Il représente en général un tube simple, dont les parois sont également épaissies, sauf sur la ligne médiane dorsale qui reste membraneuse (fig. 34). Très souvent aussi, un seul des côtés est développé tandis que l'autre reste membraneux. Exceptionnellement, le mésencéphale peut présenter une rotation de 90° sur son axe longitudinal de telle façon que la face normalement ventrale devient latérale. Nous n'observons pas d'aqueduc de Sylvius, ni de valvule du cervelet, de sorte que la transition du cerveau moyen au cerveau postérieur est excessivement simple.

Le cerveau postérieur est formé d'un plancher volumineux et de parois latérales et dorsales membraneuses, limitant une cavité assez spacieuse. Le plancher est constitué par une masse compacte. Il ne possède pas de sillon longitudinal médian, partageant la masse cellulaire en une moitié ventrale

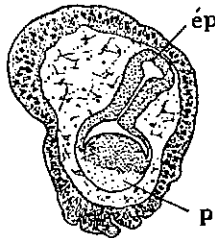


Fig. 35. Anomalie courante du prosencéphale, coupe transversale. (Voir fig. 21.)

gauche et une moitié ventrale droite. Celle-ci s'avance dans la cavité du myé-lencéphale en la réduisant peu à peu à la forme d'un mince croissant.

A la hauteur des vésicules auditives, une section transversale du plancher du myé-lencéphale peut être assez bien représentée par un pentagone, dont la moitié inférieure est occupée par la substance blanche et la moitié supé-rieure par la substance grise. Tandis que la moitié supérieure ne présente que peu de variations, la moitié inférieure, par suite de la disposition anormale des vésicules auditives, est comprimée latéralement, et peut être passable-ment réduite (fig. 36). La substance blanche est réduite à une petite portion

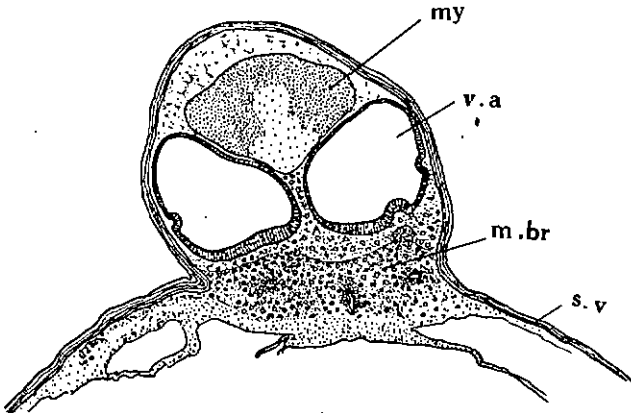


Fig. 36. Coupe transversale montrant le rapprochement des vésicules auditives sur la ligne médiane par suite de l'absence de corde dorsale. (Comparez avec la fig. 27.)

ventrale tandis que la substance grise envahit peu à peu tout le plancher du myé-lencéphale qui prend une forme elliptique à grand axe latéro-latéral et petit axe dorso-ventral. Dans la moelle allongée, nous avons, à peu de chose près, la même disposition avec, en plus, la formation du canal médullaire et une accentuation de la symétrie bilatérale. Quant à la moelle épinière, elle ne présente pas de notables différences avec celle de l'embryon normal.

Dans les cas extrêmes de malformations encéphaliques, nous n'avons plus à faire qu'à des amas cellulaires indifférenciés, très lâches et où il n'est plus possible de faire une distinction précise quelconque.

Enfin, indépendamment des anomalies anatomiques, mentionnons une irrégularité topographique assez courante, la torsion du tube encéphalique sur son axe longitudinal. Elle a lieu généralement entre le cerveau moyen et le cerveau postérieur, mais souvent aussi dans le cerveau postérieur de façon que le myé-lencéphale et le mésencéphale sont en hétéro-position soit à gauche ou soit à droite. Dans quelques rares cas, cette torsion peut atteindre 90° de sorte que la disposition normale dorso-ventrale devient latéro-latérale. Une illustration de ce cas nous montre la figure 37, où nous voyons, en coupe sagittale, le mésencéphale et l'œil présentant une torsion de 90° sur l'axe longitudinal.

Une des anomalies les plus caractéristiques de nos monstres est l'absence presque générale de notochorde dans la région céphalique et même souvent bien au-delà de cette région, alors que nous la voyons chez l'embryon normal s'avancer jusqu'à l'infundibulum. Il en résulte pour l'embryon monstre une anatomie topographique assez différente de la normale. L'influence de l'absence de notochorde sur l'anatomie topographique est illustrée de la façon la plus marquante dans la région des vésicules auditives. Alors que celles-ci, normalement sont assez éloignées l'une de l'autre, nous les trouvons maintenant se touchant presque sur la ligne médiane, et séparées seulement par un mince

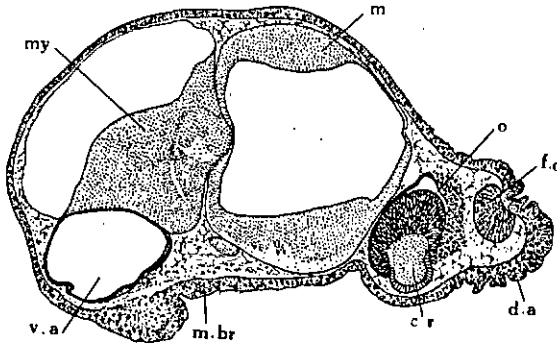


Fig. 37. Coupe céphalique sagittale montrant la torsion de l'encéphale sur l'axe longitudinal. Oeil tourné ventralement. Mésencéphale tourné de 90°. (Voir fig. 19.)

filet de tissu embryonnaire (fig. 36). Leur grand axe est moins incliné sur l'axe vertical médian que chez l'embryon normal et se rapproche parfois assez de l'horizontale. Il mesure suivant les individus 0,22 à 0,32 mm. de longueur, tandis que le petit axe mesure assez invariablement 0,19 mm.

Dans la plupart des cas, la vésicule auditive de nos monstres est donc à peine inférieure sinon égale à la vésicule auditive normale. Nous ne l'avons trouvée dégénérée que chez un seul individu sur 28 exemplaires examinés. Un caractère anatomique non moins important dans l'étude de ce groupe, est la disjonction existant entre le développement des parties cérébrales et viscérales de la tête, du moins dans sa partie antérieure. Pour un observateur non averti, elle pourrait facilement conduire à l'établissement d'un faux diagnostic morphologique en ce sens, que dans les cas où ces deux parties sont plus ou moins séparées l'une de l'autre, l'analogie avec un monstre double à deux têtes est assez frappante. A l'examen microscopique pourtant cette confusion est exclue.

Nous avons vu déjà que par suite de l'absence de corde dorsale, les vésicules auditives s'étaient rapprochées de l'axe médian presque au point de se toucher. Pour les masses cellulaires branchiales, si l'on peut appeler ainsi les masses cellulaires qui contiennent les ébauches des arcs branchiaux, et qui chez l'embryon normal forment deux larges assises céphaliques sur le

sac vitellin, le même phénomène se produit. Par suite de l'absence de thalamencéphale et d'infundibulum, les deux masses cellulaires latérales se sont rapprochées, et se sont soudées sur la ligne médiane pour ne plus former qu'une seule masse compacte. Celle-ci, antérieurement est très souvent isolée de la partie cérébrale de la tête et c'est ainsi que dans une coupe transversale, nous avons le tableau suivant : deux tubes superposés, dont le supérieur renferme l'encéphale, et l'inférieur, reposant sur le sac vitellin, les masses branchiales (fig. 38). Le point de jonction des deux tubes est variable dans le sens longitudinal et transversal, de sorte que nous avons une variété infinie de monstruosité ; comme nous en avons déjà parlé au chapitre concernant la morphologie du groupe ; nous n'y reviendrons pas ici.

Quelquefois la masse branchiale est à peine différenciée, et réduite à un mince pédoncule supportant la masse cérébrale. D'autres fois c'est l'inverse qui se produit et alors nous avons l'image trompeuse du monstre à deux têtes dont nous venons de parler plus haut.

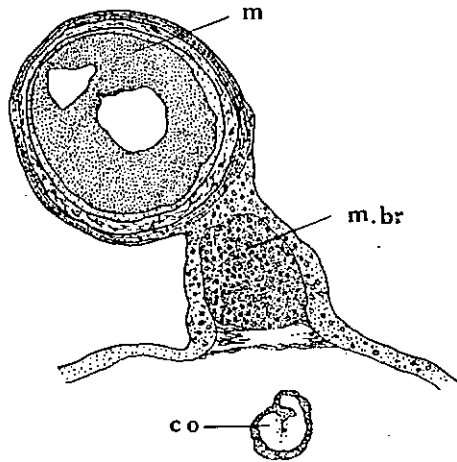


Fig. 38. Coupe transversale montrant la dissociation entre la partie cérébrale et viscérale de la tête. (Voir fig. 26.)

A part quelques cas où le développement est assez rudimentaire, l'organisation branchiale est déjà indiquée par les tracés épithéliaux que nous avons déjà décrits chez l'embryon normal.

Bien que nous nous soyons limités à l'étude de la tête, un petit examen du reste du corps ne laisse pas de nous révéler des détails intéressants. Si les monstruosité ont porté spécialement sur la tête, et y ont laissé les marques les plus apparentes, le reste du corps, malgré son aspect extérieur sensiblement normal, ne semble pas non plus avoir été épargné par les fantaisies de la nature. Ainsi chez certains sujets, une coupe à la hauteur de la ceinture

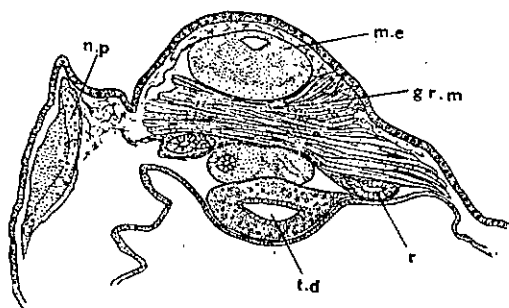


Fig. 39. Coupe transversale à la hauteur des nageoires pectorales montrant la soudure médiane des somites par suite de l'absence de corde dorsale. (Voir fig. 28.)

scapulaire nous montre une moelle épinière volumineuse occupant tout le large du corps. Latéralement, les myomères n'existent pas. Par contre, directement sous la moelle, à la place qui devrait être occupée par une volumineuse corde dorsale, nous apercevons de minces faisceaux de fibrilles musculaires, entrelacés et orientés transversalement (fig. 39). Parfois nous assistons presque à un volumineux chiasma musculaire.

Ailleurs la même coupe nous montre de nouveau une moelle volumineuse, mais déviée latéralement, et une corde dorsale minuscule. De chaque côté, les myomères forment deux masses étendues mais d'une structure assez désordonnée. Nous constatons parfois l'absence de la corde dorsale bien au-delà de la ceinture scapulaire. En général la section transversale du corps est triangulaire, la base, plus large que les côtés, est appliquée contre le sac vitellin. Le tube digestif est formé et ne présente pas d'anomalies apparentes. Le sommet du triangle est occupé par la moelle épinière, de section elliptique, avec grand diamètre latéro-latéral.

Entre la moelle et le tube digestif, tout l'espace est occupé par des formations musculaires irrégulières (fig. 40). Pour les coupes sagittales, nous pouvons faire les mêmes remarques que ci-dessus avec cette différence que

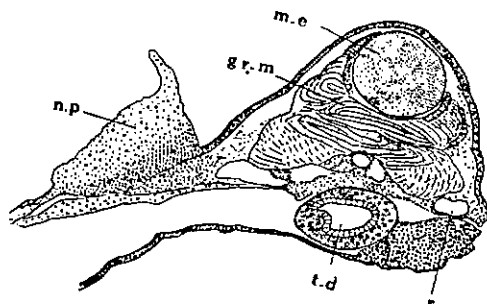


Fig. 40. Même coupe que la figure 39 chez un autre sujet.

les irrégularités de structure du système musculaire sont encore plus apparentes et nous montrent qu'en réalité les causes perturbatrices n'ont pas influencé le développement d'une partie du corps seulement, mais celui-ci tout entier.

b) Monstres simples acéphales

Dans ce groupe nous avons placé les embryons dont le développement s'était arrêté à la ceinture scapulaire, ou possédant encore un bourgeon terminal, dernier vestige de la tête. En réalité ces derniers appartiennent plutôt au groupe précédent, mais comme ce sont des figures de transition, il est assez indifférent de les étudier ici.

Nous avons préparé et examiné 14 séries de coupes de ces individus, dont 7 sagittales et 7 transversales. En général nous retrouvons les mêmes anomalies que dans le groupe précédent, mais avec un caractère réduit encore plus accentué. Le corps est moins élevé sur le sac vitellin que celui de l'embryon normal, souvent même il est antérieurement en partie noyé dans celui-ci-

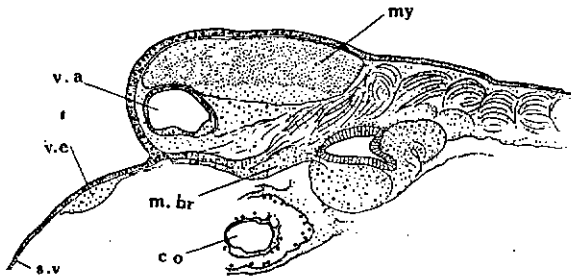


Fig. 41. Coupe médiane d'un monstre acéphale. (Voir fig. 20.)

En coupe sagittale, l'examen du bourgeon terminal nous fait voir une capsule auditive et un myélencéphale encore assez volumineux. Le bourgeon se termine en avant aux capsules auditives dont les deux axes présentent les mêmes mesures que nous avons déjà indiquées plus haut (grand axe 0,34 mm. petit axe 0,19 mm.). Droit au-dessus et en arrière de la vésicule auditive, nous rencontrons un myélencéphale assez volumineux, mais sans revêtement épendymaire et sans cavité. Devant le bourgeon terminal, soit sur le sac vitellin, soit dans celui-ci, nous trouvons parfois de petits groupes cellulaires que nous devons considérer comme des vestiges du tube encéphalique.

Droit en dessous de la vésicule auditive et du myélencéphale, se trouve la masse branchiale, le plus souvent réduite de moitié. Au-dessous de celle-ci et peu en avant, complètement immergé dans le sac vitellin, nous apercevons le cœur, en forme de petit sac, entouré de grosses lacunes (fig. 41).

La corde dorsale manque généralement. Quelquefois on la remarque encore sur un petit espace de l'appendice caudal. Le corps est très souvent court et trapu, et ses myomères ne sont pas encore divisés en moitiés ventrales et moitiés dorsales. Les fibrilles musculaires qui normalement sont

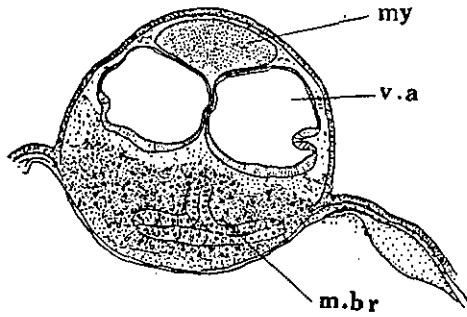


Fig. 42. Coupe transversale du bourgeon terminal d'un monstre acéphale. (Voir fig. 27.)

orientées longitudinalement, n'ont pas encore d'orientation bien définie et sont entrelacées un peu dans tous les sens.

En coupe transversale, le caractère dominant est l'absence de corde dorsale. De ce fait, les organes pairs se rapprochent de la médiane et se soudent même à leur point de contact, comme nous pouvons le voir pour les groupes musculaires. Tout à fait typique est la coupe passant par les vésicules auditives. Celles-ci se touchent sur la ligne médiane au point de ne plus avoir qu'une mince cloison commune (fig. 42). Elles peuvent aussi se souder sur la ligne médiane pour ne plus former qu'une seule cavité (fig. 43).

Le système circulatoire est plus ou moins lacunaire. La moelle épinière, qui normalement est entourée de substance blanche, ne présente plus qu'un petit noyau de cette substance encapsulé par la substance grise. Le canal axial manque. Les reins, réduits à deux petits canaux latéraux sont très écartés l'un de l'autre, et situés presque à la périphérie. Le tube digestif s'étend normalement le long de la face ventrale, mais ne présente pas de différenciations notables.

Enfin chez les individus ne possédant que l'appendice caudal, nous ne voyons pas non plus de corde dorsale. Tout le champ compris entre la moelle

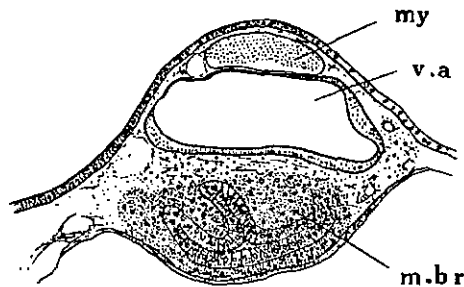


Fig. 43. Coupe transversale montrant la fusion des deux vésicules auditives sur la ligne médiane. (Voir fig. 27.)

épineière, réduite à un petit filet, sans canal axial, et le tube digestif, est occupé par du tissu embryonnaire. Bref, nous constatons toujours plus un arrêt de développement très accentué.

c) **Monstres amorphes**

Le point extrême de réduction est atteint par les monstres de ce groupe, chez lesquels nous ne distinguons plus que du tissu indifférencié, ou à quelques rares exceptions des somites plus ou moins différenciés. Nous ne nous arrêterons donc pas à ce groupe qui ne représente plus qu'une valeur morphologique, et nous chercherons à souligner maintenant les points essentiels de notre examen anatomique.

Considérations générales

Si nous récapitulons les faits que nous avons observés au cours de notre travail, nous pouvons faire les constatations suivantes :

I. Par de nombreuses mesures comparatives, faites sur les embryons eux-mêmes et sur les coupes microscopiques, nous avons pu nous rendre compte, que tous nos monstres sont d'une taille inférieure à la normale. *Nous avons donc comme premier caractère commun à tous nos individus une certaine réduction de croissance.*

II. En ce qui concerne le type de monstruosité, nous avons d'une part, un groupe de 14 embryons doubles (groupe I), présentant divers degrés de duplicité, et dont les composants sont ou bien normaux, ou bien frappés de réduction. D'autre part, trois groupes d'embryons simples (groupes III, IV et V) tous caractérisés par des atrophies ou des arrêts de développement plus ou moins considérables et dont les exemplaires se comptent par centaines. Entre deux nous avons un groupe de transition ne comptant que trois exemplaires. Ce sont les monstres du deuxième groupe, présentant un embryon complet avec un tubercule latéral, c'est-à-dire des embryons originaires doubles, mais dont un des composants a été résorbé par l'autre. (VALENTIN, LEREBoulLET.) Ce groupe, que nous devons rattacher théoriquement au premier, nous donne, additionné avec lui, un total de 17 monstres doubles ou originaires doubles. En regard des centaines d'embryons simples et monstrueux que nous avons trouvés dans notre élevage (environ 1300), ce chiffre devient insignifiant et est en tous cas bien loin au-dessous des moyennes citées par LEREBoulLET. (LEREBoulLET indique comme rapport du nombre des monstres doubles au nombre total des monstres, 16 à 83 %. Ces chiffres ne peuvent naturellement pas être comparés au nôtre qui est de 1,4 % environ et qui ne concerne que des monstres éclos, tandis que LEREBoulLET a établi ses statistiques en comptant les monstruosité dans l'œuf. Or nous savons que par suite de la grande morbidité des œufs du brochet une comparaison devient impossible.)

Il s'ensuit que le type dominant de nos monstruosité est la monstruosité simple.

Cette constatation s'accorde en tous points avec les observations de LEREBoulLET sur la production homogène des formes monstrueuses dans une seule et même fécondation.

III. Si maintenant nous examinons systématiquement toutes les formes de monstruosité recueillies, nous avons le tableau suivant : premièrement des embryons paraissant complets et ne révélant des anomalies qu'à l'examen

microscopique. Puis les premières formes défectueuses, développées dans toute leur longueur, mais dont la tête est peu à peu réduite à un tube par suite de l'absence des yeux. Nous assistons ensuite à la réduction progressive de la partie antérieure de la tête, jusqu'à disparition de celle-ci. Ce sont les formes décrites au groupe III. Enfin la réduction continue son œuvre et nous avons les formes acéphales du groupe IV, dont le corps est terminé antérieurement soit par un tubercule mousse à la hauteur de la ceinture scapulaire, soit par son enfoncement graduel dans le sac vitellin. La réduction de développement gagne peu à peu tout le corps dont il ne reste plus que la partie caudale. Enfin celle-ci à son tour ne représente bientôt plus qu'une masse sans organisation, que nous avons déjà décrite au groupe V.

Tout bien considéré, nous avons fait au cours de notre inspection la marche inverse du développement et nous en arrivons à cette nouvelle constatation que nos monstres forment une longue série tératologique, c'est-à-dire que depuis l'embryon normal jusqu'au plus haut degré de monstruosité, nous possédons toutes les formes intermédiaires utiles permettant de suivre la genèse formelle de ces monstruosité. En d'autres termes, chacun de nos monstres correspond plus ou moins à un échelon de l'échelle embryonnaire, c'est-à-dire à une forme embryonnaire arrêtée à un certain moment de son développement. Nous pouvons donc ajouter à nos deux premières constatations celle-ci : *Les monstres de notre élevage sont des monstres simples, incomplètement organisés, dont la réduction est déterminée par un arrêt de croissance et non par une régression.*

Cette caractéristique est encore plus évidente si nous nous en remettons à l'examen de nos coupes microscopiques. La fusion des fossettes olfactives sur la ligne médiane, la cyclopie asymétrique ou médiane, accompagnée des troubles inévitables du développement des vésicules antérieures du cerveau, l'otocéphalie, c'est-à-dire le rapprochement sur la ligne médiane des deux vésicules auditives, l'absence de corde dorsale, enfin le développement incomplet du tube encéphalique ainsi que de la moelle épinière que nous pouvons suivre par degré d'avant en arrière, la réduction de la masse branchiale, etc., sont autant de signes certains des graves perturbations du développement de nos embryons. D'après ce que nous savons de l'embryologie du brochet, nous trouvons également un indice frappant de cet arrêt de développement dans le fait que dans chaque série de coupes, c'est toujours la partie antérieure de l'embryon qui présente les plus grandes anomalies, tandis que plus nous rapprochons du milieu du corps, plus nous rencontrons des formations régulières. Il est évident en effet que les plus grandes anomalies se trouveront toujours là où les éléments cellulaires sont les plus jeunes et les moins différenciés.

Quelle est maintenant la nature de ou des influences qui ont entravé le développement de nos embryons ? L'embryologie et la tératologie expérimentale nous donnent là-dessus de précieux renseignements.

Les premières observations classiques sur ce sujet sont celles de LEREBoullet que nous avons déjà citées au commencement de ce travail, et qui imputent surtout au froid, aux divers changements de température et peut-être

au manque d'air, la production des monstres acéphales et des tubercules, c'est-à-dire de monstres simples incomplets, caractérisés par un arrêt de croissance par défaut de nutrition. Toutefois LEREBoullet insiste sur le fait que ces effets ne sont pas constants et que la cause des monstruositéS pourrait bien être inhérente à la constitution primordiale de l'œuf. Après lui toute une série d'auteurs se sont attachés à l'étude de l'influence des agents extérieurs sur la production des monstruositéS.

Les expériences ont été faites le plus souvent avec des œufs d'oursins, d'étoiles de mer, de mollusques, de certains annélides, de poissons, d'amphibiens et d'oiseaux. Les agents employés ont été le battage, la pression, la force centrifuge, les agents chimiques, principalement des solutions salines, le manque d'oxygène, les différences de température, les piqûres, la cautérisation, les ligatures, etc.

TORNIER, dans un travail publié en 1911, nous donne par ordre chronologique une liste très intéressante de ces travaux, d'où il ressort que la production des monstruositéS n'est pas liée spécifiquement à tel ou tel agent extérieur.

En 1901, BATAILLON s'était déjà élevé contre l'idée de la spécificité des agents extérieurs, propagée par les travaux de HERBST, GURWITSCH et HERTWIG, qui attribuent au lithium et au sodium une influence dans la production des monstruositéS. D'après BATAILLON, l'action tératogène des substances employées est en rapport avec la plasmolyse qu'elles engendrent ; elle est mesurée par leur poids moléculaire et leur coefficient isotonique. A chaque température, toutes les solutions isotoniques se comportent de la même manière. Pour BATAILLON la production des monstruositéS est davantage liée à un processus physique que chimique, qui serait la pression osmotique.

En 1906, GEMMILL qui a étudié des cas de cyclopie chez des truites fraîchement écloses, explique cette anomalie par des pressions latérales sur l'embryon encore inclus dans l'œuf. Avec lui nous nous rapprochons de l'explication la plus probable de ces anomalies, qui a été donnée par TORNIER dans le travail déjà cité plus haut.

MORGAN (1904-1907), au contraire de BATAILLON, veut voir une influence chimique dans la production des monstruositéS et réfute la thèse de l'influence de la pression osmotique.

STOCKARD (1908-1911), qui expérimente l'action des sels de magnésium ($Mg Cl_2$) sur un poisson de mer, le « *Fundulus heteroclitus* », attribue tout d'abord au Mg une certaine spécificité pour la production de la cyclopie. Puis après des expériences effectuées avec de l'alcool, du chlorure d'éthyle et de l'éther en solution dans de l'eau de mer, il laisse tomber la spécificité pour ne plus attribuer qu'à l'action anesthésiante des substances employées la formation des anomalies.

De même CHIDESTER, en 1914, attribue à une solution de 3 % d'éther dans 100 cm³ d'eau douce la production de monstres cyclopes.

Enfin parmi les travaux les plus importants sur la causalité des monstruositéS, citons ceux de TORNIER, qui expérimente sur des œufs d'axolotl et de grenouille fécondés artificiellement. Comme agents extérieurs, il emploie

le manque d'air, les agents chimiques, le froid et le chaud, la pression, les piqûres, etc., mais spécialement le manque d'air dans des solutions sucrées de 5-10 %, dans lesquelles les œufs sont laissés jusqu'à l'éclosion ou seulement trois jours, puis retirés et lavés plusieurs fois dans de l'eau bien aérée.

Les embryons ainsi traités montrent tous un développement retardé, des mouvements lents, et sont tous frappés d'œdème du vitellus. La principale cause de ces anomalies résiderait dans le fait que les agents employés provoquent dans les cellules de l'embryon et spécialement dans le vitellus, un affaiblissement du protoplasme. L'équilibre de l'œuf serait rompu, ses éléments hygroscopiques et spécialement ceux du vitellus entreraient en action et en se chargeant d'eau provoqueraient un œdème. Celui-ci, par les surtensions qu'il occasionne à l'intérieur de l'œuf, provoque une atrophie du corps embryonnaire.

A l'aide de nombreuses figures adéquates, TORNIER nous montre la genèse des anomalies provoquées par l'œdème du vitellus. Ces anomalies sont caractérisées par le refoulement et l'écartement de la tête du sac vitellin, la formation de têtes mopses, le relèvement de la partie caudale, le repliement du corps sur son axe longitudinal en forme de ligne brisée. Bref, toutes figures en somme, qui caractérisent les monstres de notre élevage, depuis les anomalies de la tête jusqu'à sa suppression et au relèvement caudal de l'embryon. De même la microphthalmie, la cyclopie asymétrique que nous avons rencontrée chez nos embryons ainsi que tout développement asymétrique doivent être attribués à l'œdème du vitellus.

L'identité des formes monstrueuses de nos embryons avec celles que TORNIER a provoqué expérimentalement chez la grenouille et l'axolotl est typique, et bien que nous ne puissions naturellement pas constater de traces d'œdème après un séjour de quatre ans dans de l'alcool fort, il ne peut subsister cependant aucun doute quant à leur mode de production.

Quant à la cause initiale qui aurait pu provoquer chez nos embryons l'insuffisance du protoplasme, l'œdème du vitellus et ses malformations consécutives, nous ne pouvons naturellement la chercher que dans les phénomènes qui ont pu avoir de l'importance au moment de la fécondation et pendant l'incubation. Cette connaissance d'ailleurs ne serait pas indispensable puisque nous savons que le résultat des travaux de GURWIRSCH, JENKINSEN, BATAILLON, MORGAN, STOCKARD, TORNIER et d'autres, a été l'énoncé de la loi de la non-spécificité des agents extérieurs pour la formation des monstruosité.

Nous savons cependant qu'une eau peu aérée, les différences de température, particulièrement le froid ainsi que des œufs trop mûrs (TORNIER) ou bien des œufs trop mûrs ou pas assez, l'un et l'autre (ARENS), produisent des monstruosité.

Ce dernier facteur surtout, cité par ARENS à propos des monstruosité qui peuvent se produire dans l'élevage des truites ne me paraît pas négligeable.

En effet, notre élevage a donné un nombre considérable de poissons normaux, et le reliquat d'œufs non développés peut très bien être considéré comme le pourcentage normal des œufs à vitalité diminuée, que l'on rencon-

tre dans chaque fécondation. Il est en tous cas notoire que les œufs du brochet sont particulièrement délicats et se gâtent facilement. Le hasard probablement, qui a fait mettre ce reliquat d'œufs dans des verres de Petri, dont la température devait être passablement plus élevée que celle de l'eau d'incubation, a permis l'éclosion de centaines de monstres aux formes identiques à celles produites avec beaucoup de soins et de patience par des expérimentateurs éminents.

Il ne me paraît pas improbable que ce soit justement ces œufs, caractérisés selon TORNIER par un affaiblissement du protoplasme à cause de leur trop grande maturité ou par suite de leur non-maturité qui aient fourni le fort contingent de nos monstres. Il est très heureux que ces œufs, placés dans des conditions toutes particulières aient eu l'occasion de se développer et aient fourni en si grand nombre des formes si intéressantes, et illustrant aussi parfaitement la théorie de TORNIER dont l'autorité ne fait pas de doute.

Cependant il n'est pas impossible non plus que des différences de température et l'oxygénation de l'eau aient été des causes concomitantes à la production de nos anomalies. En effet le verre de Zoug qui a servi à notre élevage est alimenté par de l'eau de conduite. Il n'est pas impossible que la teneur en oxygène et la température de cette eau, surtout au mois de février, aient varié dans une proportion préjudiciable au développement d'œufs déjà prédestinés peut-être à une évolution anormale.

Il est naturellement difficile d'établir, longtemps après, la cause exacte d'un phénomène, et nous devons nous contenter de savoir que les conditions de réalisation de ce phénomène pouvaient en tous cas être remplies.

En résumé, au point de vue de la genèse causale de nos monstruosité, nous en sommes réduits à des conjectures, confirmées d'ailleurs par l'expérience. Concernant leur genèse formelle, les indices recueillis dans notre examen anatomique ne nous laissent par contre aucun doute sur le caractère de leur formation, qui est l'arrêt de développement.

Au cours de ce travail, bien des points ont suscité notre intérêt et mériteraient d'être développés davantage ; par exemple, la différence entre les anomalies par arrêt de croissance et celles résultant de l'expérimentation ; le caractère stable de l'épiphyse en face des profondes altérations des vésicules antérieures du cerveau et des yeux, la dissociation des parties cérébrales et viscérales de la tête, etc., etc., mais ce serait dépasser le cadre de ce travail, dont les limites étaient en somme tracées par le matériel lui-même. Il va de soi d'ailleurs que l'observation des faits pose plus de problèmes qu'elle n'en résout, et nous nous contenterons pour notre compte d'avoir apporté ici notre modeste tribut à l'observation tératologique.

Liste des abréviations

a. br	= arc branchial	i	= infundibulum
aq. S	= aqueduc de Sylvius	m	= mésencéphale
b	= bourgeon terminal	m. br	= masse branchiale
c	= cervelet	m. e	= moelle épinière
c. b	= cavité buccale	my	= myélocéphale
c. d	= corde dorsale	n. e	= nageoire embryonnaire
ch	= chiasma des nerfs optiques	n. p	= nageoire pectorale
co	= cœur	o	= œil (globe oculaire)
com. p.	= commissure postérieure	o. p	= organe parapinéal
c. st	= corps strié	p	= prosencéphale
cr	= cristallin	pa	= papille de fixation
d. a	= disque adhésif	r	= rein
e	= encéphale	s. v	= sac vitellin
é. bu	= épithélium buccal	so	= somite
ép	= épiphyse	s. s	= sinus sanguin
e. s. v	= enveloppe du sac vitellin	t. d	= tube digestif
f. o	= fossette olfactive	v. a	= vésicule auditive
gr. m	= groupe musculaire	v. c	= vestige de l'encéphale
hy	= hypophyse	va. c	= valvule du cervelet

Bibliographie

1. ARENS. Wodurch entstehen Defekte und Verkrüppelungen bei Forellen und Karpfen. *K. B. Fischzuechter*, Dresden 1930, 8, 206-208, 1930, 9, 247-248.
2. BAER, K. E. von. Ein Wort über einen blinden Fisch als Bildungshemmung. *Bull. Sci. Acad. Imp. St. Petersb.* 1862, 4, 215-220.
3. BATAILLON, E. Sur la valeur comparée des solutions salines ou sucrées en tératogénèse expérimentale. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 1901, 132, 852-854.
4. BÖSCH, J. Hechtabnormitäten. *Schweiz. Fisch. Zeitg.* Jahrg. 25, p. 325-326.
5. CHIDESTER, F. F. Twins in Fish, one with a cyclopic deformity. *Anat. Record*, 1914, 8, 367-369, 4 figs.
6. DARESTE, CAMILLE. Recherches sur la production artificielle des monstruosité. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 1861, 53, 2 sem. 294-298.
7. DARESTE, CAMILLE. Mémoire sur la production artificielle des monstruosité. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 1862, 54, 1212-1215.
8. DARESTE, CAMILLE. Nouvelles recherches sur la production artificielle de l'inversion des viscères. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 1870, 70, 761-763.
9. DARESTE, CAMILLE. Cause probable des monstruosité par arrêt de développement. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 1862, 55, 723-726.
10. DONNADIEU, A. L. Sur une hémiptérie de volume observée chez une carpe. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 1870, 70, 200-201.
11. FISCHER, A. Ueber normale und anormale Entwicklung des Auges. *Arch. f. Entwickl. mech.* 1921, T. 49.
12. FRIEDRICH, HANS. Entwicklung, Bau und Bedeutung der Parietalgegend bei Teleostern. *Inaugural-Dissertation*, Akad. Verlags Gesellsch. Leipzig, 1932.
13. FUHRMANN, Dr. O. Quelques monstruosité de truites. *Bull. Suisse de Pêche et Pisciculture*, 1904, N° 1.
14. FUHRMANN, Dr. O. Le brochet, sa nourriture et sa croissance. *Bull. Suisse de Pêche et Pisciculture*, 1933.
15. GEIGY, RUD. Die Metamorphose der Tiere als Entwicklungs-Mechanisches Problem. *Habilitations-Vortrag*, an der Universität Basel, 1933.
16. GEMMIL JAMES, F. Notes on supernumerary eyes and local deficiency and reduplication of the notochord in trout embryos. *Proc. Zool. Soc. London*, 1906, 449-452.
17. HERTWIG, Dr. O. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Jena.
18. HOFER, B. Ueber Missbildungen beim Hecht. *Allg. Fischerei Zeitung* 1901, 26. Jahrg. N° 1, 14-15.
19. HOFER, B. Handbuch der Fischkrankheiten, München, 1904.
20. JOEST, E. Zur Frage der biologischen Einteilung der Missbildungen. *Arch. Path. Anat.* 1921, 501-509.
21. KNAUTH, KARL. Zwei Fälle von latenter Vererbung der Mopsköpfigkeit bei Cyprinoiden. *Biol. Centralbl.* 1893, 13, 766-767.
22. LEREBoulLET, D. A. Résumé d'un travail d'embryologie comparée sur le développement du brochet, de la perche et de l'écrevisse. *Ann. Sci. Nat. (Zool)* 1854, 4 sér., 237-289. *Ibid*, 2, 39-80.
23. LEREBoulLET, D. A. Recherches sur les monstruosité du brochet observées dans l'œuf, et sur leur mode de production. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 1861, 53, 957-959.

24. LEREBoullet, D. A. *Idem*, *Ann. Sci. Nat. (Zool)* 1861, 4 sér., 16, 359-368.
25. LEREBoullet, D. A. Recherches d'embryologie comparée sur le développement du brochet de la perche et de l'écrevisse. *Mémoires Savants étrangers Acad. Sci. Paris*, 1862, 17, 447-805.
26. LEREBoullet, D. A. Expériences relatives à la production artificielle des monstruosités dans l'œuf du brochet. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 1862, 54, 761-763.
27. LEREBoullet, D. A. Recherches sur les monstruosités du brochet observées dans l'œuf, et sur le mode de production. *Ann. Sci. Nat. (Zool)* 1863, 4 sér., 20, 177-271.
28. LEREBoullet. *Idem*. *Ann. Sci. Nat. (Zool)* 1864, 5 sér., 1, 113-199 et 257-320.
29. LUNDBORG, H. Die Entwicklung der Hypophysis und des Saccus Vasculosus bei Knochenfischen und Amphibien. (Aus dem Zootomischen Institut der Universität zu Stockholm.)
30. MALME, GUST. O. A. N. Studien über das Gehirn der Knochenfische. *Bihang. Till: K. Svenska Vet. Akad. Handlingar. Band 17, Afd. IV, N° 3, 1891.*
31. MENCL, MANUEL. Ein Fall von beiderseitiger Augenlinsenausbildung während der Abwesenheit von Augenblasen. *Arch. Entw. Mech. Leipzig*, 1903, 16, 328-339.
32. NUSSBAUM, J. Zur teratologie der Knochenfische. Zugleich ein Beitrag zu deren Regeneration. *Arch. f. Entw. Mech. Leipzig*, 1907, 24, 114-123.
33. PANUM, P. L. Beiträge zur Kenntnis der physiologische Bedeutung der angeborenen Missbildung. *Arch. Path. Anat. Berlin*, 1878, 72, 69-91, 165-197, 289-324.
34. PERRIER, E. *Traité de Zoologie. Fasc. VI, Masson et Cie, Paris.*
35. RABAUD, ETIENNE. Caractères généraux des processus teratogènes, processus primitif, processus consécutif. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 1901, 32, 1150-1153.
36. RABAUD, ETIENNE. Fragments de teratologie générale. L'arrêt et l'excès de développement. *Bull. Sci. France et Belgique* 1901, 34, 481-511.
37. RAUBER, AUGUST. Die Theorien der excessiven Monstra. *Arch. Path. Anat. (Virchow)* 1877, 71, 33-206, 1878, 73, 551-594.
38. RAUBER, AUGUST. *Idem*. *Arch. Path. Anat.* 1878, 74, 66-125, mit Anhang von Jacobi. *Gastrodidymus des Lachses. Arch. Path. Anat.* 1879, 75, 553-554.
39. RANZI, SILVIO. Alcune leggi della teratogenesi. *Boll. Zool. Napoli* 1930, 2, 5-7.
40. SERRANE, FERNAND. *Le brochet. Bruxelles* 1908.
41. SPEMANN, HANS. Ueber experimentellerzeugte Doppelmissbildungen mit cyclopischen Defekt. *Zool. Jahrb. (Suppl.)* 1904, 7, 423. *Festschrift Weissmann.*
Theorien der Entwicklung im Lichte neuer Experimentalergebnisse. *Verhandl. Schweiz. Naturf. Ges., 113 Jahresversammlung, Thun* 1932.
42. SUPINO, FELICE. Sviluppo larvale e Biologia dei pesci delle nostre acque dolci. I. *Esos Lucius. Att. Soc. Ital. Sci. Nat., Vol. XLVIII, 197-218.*
43. SCHMITT, FRANZ. Systematische Darstellung der Doppelembryonen der Salmoniden. *Arch. f. Entw. Mech. Leipzig*, 1901, 13, 34-134, pl. 19 figs.
44. SCHULZE, WERNER. Zur Kausalität von Missbildungen. *Arch. Mikr. Anat. u. Entw. Mech.* 1924, 101.
45. SCHWALBE, ERNST. Die Morphologie der Missbildungen des Menschen und der Tiere. *Lehrbuch. Jena.*
46. STOCKARD, CHARLES. The artificial production of a single median eye in the fish embryo by means of sea-water solutions of magnesium chlorid. *Arch. f. Entw. Mech. Leipzig*, 1907, 23, 249-258.
47. STOCKARD, CHARLES. The development of artificially produced cyclopean fish. « The magnesium Embryo ». *Journ. Exper. Zool.* 1909, 6, 285-337.
48. TORNIER, GUSTAV. Ueber experimentelles Hervorrufen und Naturentstehen von Mopsköpfchen, Cyclopen und anderer vorgeburtlichen Kopfverbildungen bei Wirbeltieren. *Sitz. Berisch. Ges. Naturf. Freunde. Berlin*, 1908, 298-315.
49. TORNIER, GUSTAV. Ueber die Art wie äussere Einflüsse den Aufbau des Tieres ändern. *Verh. Deutsch. Zool. Ges.* 1911, 21-91.
50. VALENTIN, GAB. GUST. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Doppelmissgeburten. *Arch. f. Physiol. Heilkunde.* 1851, 10. Jahrg., 1-40.
51. ZIEGLER, H. E. *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere.*

Table des matières

Introduction	Page 3
------------------------	-----------

PREMIERE PARTIE

Morphologie

Historique	5
Description morphologique de l'alevin normal	7
Description morphologique des monstres	11
I. Monstres doubles	12
II. Monstres simples avec un tubercule latéral	15
III. Monstres simples à tête réduite, privés partiellement des organes des sens	16
IV. Monstres simples acéphales	18
V. Monstres amorphes	19

DEUXIEME PARTIE

Anatomie

Description anatomique des coupes d'individus normaux	20
Description anatomique des coupes d'individus anormaux	31
Considérations générales	44
Liste des abréviations	49
Index bibliographique	50
