CONTRIBUTION
A
L'EMBRYOGÉNIE DE LA GLANDE PINÉALE
DES
AMPHIBIENS

PAR

Ed. BÉRANECK

Professeur à l'Académie de Neuchâtel.

Avec les planches IX, X et XI.

Les conclusions auxquelles je suis arrivé en étudiant, chez les Sauriens, la nature des relations existant entre l'épiphyse et l'œil pariétal, m'ont engagé à reprendre cette question chez les Amphibiens¹. Pour ne pas surcharger ce travail en faisant l'historique complet du sujet, ce qui serait fastidieux et inutile, je renverrai le lecteur désireux de connaître plus en détail cet historique, aux excellents mémoires de FRANCOTTE² et de LEYDIG³.

Plusieurs auteurs avaient pressenti le rôle sensoriel qu'a dû jouer la glande pinéale dans la série des Vertébrés, mais c'est

¹ BÉRANECK, *Sur le nerf pariétal et la morphologie du troisième œil des Vertébrés*, Anatom. Anzeiger, 1892.

² FRANCOTTE, *Recherches sur le développement de l'épiphyse*, Archives de biologie, 1888.

³ LEYDIG, *Das Parietalorgan der Amphibien und Reptilien*, Francfort a/M., 1890.

en 1886 seulement que DE GRAAF¹ et SPENCER² démontrèrent l'existence chez les Sauriens d'un troisième œil qui serait, selon eux, une simple différenciation de l'extrémité distale de la glande pinéale. Cette extrémité distale à fonction visuelle se séparerait généralement de la portion proximale de la glande, de sorte que, dans les Reptiles adultes, l'œil pariétal n'est plus en relation directe avec l'épiphyse dont il est censé dériver.

Comme le troisième œil des Vertébrés représente un organe actuellement en voie de dégénérescence, il était naturel de chercher dans la genèse de cet organe la preuve indiscutable des vues ingénieuses de DE GRAAF et de SPENCER. Jusqu'à présent, nous ne connaissons les premiers stades embryogéniques de l'œil pariétal des Sauriens que chez *Lacerta* et *Anguis*. Dans un article récent, DE KLINCKOWSTRÖM³ a décrit quelques-unes des phases évolutives de cet organe visuel chez *Iguana*, et il conclut de ses recherches que l'œil pariétal est une simple différenciation de la glande pinéale ou épiphyse. Je discuterai ailleurs le point de vue de ce savant, je ferai seulement remarquer que les déductions qu'il tire des embryons d'*Iguana* par lui étudiés ne sont pas concluantes. Il manque à sa démonstration l'examen de stades encore plus jeunes que ceux dont il a disposé. Sans ces stades antérieurs, il est impossible d'affirmer que le thalamencéphale donne naissance à un seul diverticule, l'épiphyse, dont l'extrémité distale se différencie plus tard en un œil pariétal.

Les données embryogéniques plus complètes que nous possédons sur le troisième œil d'*Anguis* et de *Lacerta* ne confirment pas l'hypothèse de DE GRAAF et de SPENCER. L'existence d'un organe visuel pariétal chez les Vertébrés est, selon moi, indis-

¹ DE GRAAF, *Bijdrage tot de Kennis van den Bouw en de ontwikkeling der Epiphyse bij Amphibien en Reptilien* (Leiden, 1886).

² SPENCER, *On the presence and structure of the Pineal eye in Lacertilia*, Quart. Journ. of Microsc. Science, 1886.

³ DE KLINCKOWSTRÖM, *Le premier développement de l'œil pinéal, l'épiphyse et le nerf pariétal chez Iguana tuberculata*, Anatom. Anzeiger, mars 1893.

cutable, mais rien ne prouve que chez les Reptiles cet organe représente l'extrémité distale de l'épiphyse. S'il paraît en être ainsi chez *Anguis* — ce qui est sujet à caution — chez *Lacerta*, par contre, la vésicule optique et l'épiphyse se forment aux dépens de deux diverticules parallèles s'évaginant de la même région du cerveau intermédiaire, ainsi que STRAHL, C.-K. HOFFMANN et moi l'avons montré. Ces deux diverticules, quoiqu'ils soient en contact, ne procèdent pas l'un de l'autre, et cette disposition si caractéristique du genre *Lacerta* ne milite pas en faveur de l'hypothèse qui fait de l'œil pariétal une différenciation de l'extrémité distale de l'épiphyse, et de cette épiphyse elle-même, le pédicule optique de cet œil.

Il y a encore une autre difficulté que soulève l'hypothèse de l'origine épiphysaire de l'organe pariétal des Vertébrés. Je ne la signalerai qu'en passant. Comment expliquer, au point de vue morphologique, que le nerf desservant le troisième œil ne dérive pas de l'épiphyse, laquelle est censée jouer cependant le rôle d'un pédicule optique? J'ai découvert dans des embryons d'*Anguis* un nerf complètement indépendant de la glande pinéale, nerf qui relie l'œil pariétal à un centre cérébral particulier situé dans la voûte du thalamencéphale, un peu en avant du pied de l'épiphyse. Ce faisceau nerveux a été observé aussi par DE KLINCKOWSTRÖM chez *Iguana*; il présente, chez ce dernier genre, les mêmes caractères que chez *Anguis* et n'a aucune relation avec la glande pinéale. Il y a dans ce fait une anomalie qu'il me semble difficile d'interpréter en se plaçant au point de vue soutenu par DE GRAAF et SPENCER.

Pour élucider la nature des rapports existant entre l'œil pariétal et l'épiphyse, il est utile d'étudier ces organes dans tous les groupes de Vertébrés qui les possèdent. Les Amphibiens sont pourvus, comme les Sauriens, d'un organe frontal ou *Stirnorgan* découvert chez les Anoures par STIEDA¹. Cet organe est-

¹ STIEDA, *Ueber den Bau der Haut des Frosches*, Archiv für Anat. und Physiol., 1865.

il l'homologue du troisième œil des Reptiles? dérive-t-il de la glande pinéale? quelle a pu être sa fonction ancestrale? Telles sont les questions qui font l'objet de la présente communication.

GÖTTE¹ fut le premier à montrer que la glande frontale des Amphibiens dérive de l'épiphyse, qui elle-même représente une évagination cérébrale, mais il a faussement interprété la glande pinéale, admettant qu'elle correspondait au neuropore de l'*Amphioxus*. DE GRAAF, dans son important mémoire déjà cité, établit que l'épiphyse prend naissance aux dépens de la voûte du thalamencéphale. L'extrémité distale de cette épiphyse se renfle, se sépare de l'extrémité proximale, s'applique contre la peau et devient la glande frontale de STIEDA. DE GRAAF propose pour cet organe le nom de *corpus epitheliale*, parce que la cavité dont il est primitivement creusé se remplit plus tard de cellules épithéliales. Cet auteur admet que la glande frontale des Anoures est l'homologue de l'œil pariétal des Sauriens et qu'elle représente par conséquent une vésicule optique dégénérée. DE GRAAF a étudié plusieurs espèces d'Anoures, mais les figures qu'il donne, pour illustrer la genèse de l'épiphyse et du *corpus epitheliale*, se rapportent exclusivement au *Bufo cinerea* ou *vulgaris*.

I. PARTIE SPÉCIALE

Les séries de coupes dont je décrirai les plus importantes dans le cours de cette communication, ont été faites sur de jeunes stades embryonnaires de *Rana esculenta* et de *Bufo vulgaris* parmi les Anoures. La longueur de ces embryons est comprise entre 3^{mm} et 14^{mm}. Les larves les plus développées que j'ai étudiées mesuraient 35^{mm} et la paire antérieure de pattes, quoique bien visible sous la peau, n'était pas encore devenue libre. Parmi les Urodèles, j'ai principalement suivi l'évolution de la glande pinéale chez *Salamandra maculosa*.

¹ GÖTTE, *Entwicklungsgeschichte der Unke*, Leipzig, 1875.

J'ai observé la première apparition de l'épiphyse chez des larves de *Rana esculenta* mesurant 3^{mm} à $3^{\text{mm}},5$; dans ces jeunes stades, le cerveau intermédiaire n'est pas encore différencié du cerveau antérieur. Cette épiphyse apparaît dans la région cérébrale d'où procèdent les vésicules optiques. En ce point, la voûte encéphalique est mince, formée d'une seule couche de cellules neurales et montre une petite évagination bien visible sur des coupes transversales (fig. 1 et 2 *ep*). Cette évagination est creusée d'une cavité centrale qui communique avec la cavité cérébrale sous-jacente. Elle est ellipsoïdale et mesure $44\ \mu$ en hauteur, $64\ \mu$ en largeur et environ $30\ \mu$ en longueur. L'ectoderme est légèrement épaissi au-dessus de l'épiphyse naissante; cette dernière est recouverte, de même que la région cérébrale dont elle dérive, d'une rangée de cellules mésodermiques qui la sépare de l'ectoderme. Ces cellules sont pourvues de noyaux allongés et sont assez clairsemées.

Dans les stades suivants, l'évagination épiphysaire paraît se reporter vers l'extrémité antérieure de la tête, par suite de la courbure plus accusée que manifeste l'encéphale. La glande pinéale s'épaissit, elle s'allonge d'arrière en avant et se sépare toujours plus nettement de la voûte du cerveau intermédiaire.

Les figures 3 et 4 se rapportent à des larves de $5^{\text{mm}},5$ de longueur; elles représentent des coupes transversales montrant que, dans ces jeunes stades, l'épiphyse tend à s'appliquer contre l'ectoderme. Cette épiphyse est plutôt cylindrique. Elle est déjà en grande partie remplie de cellules neurales; sa cavité interne est réduite (fig. 4 *ep*) et peut même avoir complètement disparu (fig. 3 *ep*). Chez des embryons de cet âge, les cellules constituant la glande pinéale ont la même structure histologique que celles dont les parois des vésicules cérébrales sont formées. La première ébauche de l'épiphyse ne renferme pas — chez *Rana* du moins — la tache pigmentaire signalée par DE GRAAF dans de jeunes embryons de *Bufo cinerea*.

Dans des larves mesurant de 7^{mm},8 à 9^{mm}, dont la figure 5 *ep* donne une coupe transversale, la glande pinéale s'est encore un peu allongée. Elle conserve la forme cylindro-conique qu'elle avait précédemment, elle est toujours couchée d'arrière en avant sur la voûte du thalamencéphale et, dans les individus que j'ai examinés, elle ne possède plus de cavité centrale. Elle représente une masse cellulaire pleine, d'un calibre à peu près uniforme de son extrémité distale à son extrémité proximale. Elle tend à gagner en hauteur et à s'aplatir un peu latéralement. Le long de la ligne médiane du toit du cerveau antérieur court un vaisseau sanguin que l'on distingue très bien sur les coupes transversales (fig. 15 *v, s*). Il se dirige vers le thalamencéphale et s'insinue dans la couche épithéliale de la région encéphalique délimitant le cerveau antérieur d'avec le cerveau intermédiaire. C'est en ce point que prendront naissance les plexus choroïdes qui se développent relativement tard chez *Rana*.

L'encéphale subit d'importants changements dans les stades suivants; le cerveau antérieur augmente de volume et se différencie en les deux hémisphères cérébraux. Par suite de cette différenciation, la voûte encore épithéliale de la région cérébrale constituant la limite entre le cerveau antérieur et le thalamencéphale se plisse. Ce repli fait saillie dans la cavité du troisième ventricule, il reçoit le vaisseau sanguin dont je viens de parler et représente les plexus choroïdes en voie de formation. Remarquons en passant que le processus évolutif des plexus choroïdes des Anoures diffère notablement du processus observé chez les Sauriens pour le même organe. Chez *Lacerta*, par exemple, ces plexus apparaissent sous forme d'une évagination du toit du cerveau antérieur, et c'est plus tard seulement qu'ils se vascularisent; leur genèse est ainsi analogue à celle de la glande pinéale, ce qui n'est pas le cas pour *Rana*.

L'épiphyse de larves mesurant 10^{mm} à 11^{mm} paraît refoulée en arrière par l'accroissement en volume des hémisphères céré-

braux. Elle prend la forme d'un ellipsoïde dont le grand axe est parallèle à la surface du thalamencéphale. Elle repose toujours sur ce dernier par sa face ventrale, tandis que sa face dorsale s'applique contre l'ectoderme. A ce stade, l'épiphyse mesure $80\ \mu$ de hauteur, et la longueur de son grand axe est de $144\ \mu$. Dans bon nombre d'embryons, on n'observe pas dans cet organe de cavité centrale, la glande pinéale se présentant comme une excroissance pleine et sessile du cerveau intermédiaire. Cette glande n'est pas rattachée au thalamencéphale par un pédicule proprement dit et son extrémité distale ne montre aucune trace de différenciation.

La figure 6 est tirée d'une larve un peu plus âgée ayant 12^{mm} de longueur. La coupe, qui est sagittale, n'est malheureusement pas parallèle au plan médian de la région céphalique. Malgré son orientation défectueuse, j'ai figuré cette coupe afin de montrer un reste de cavité centrale dans l'épiphyse de cet embryon. La glande pinéale de larves de 12^{mm} est elliptique. Elle s'allonge davantage d'arrière en avant et commence à s'aplatir dorso-ventralement. Sur des coupes sagittales bien menées, on voit que cette glande repose encore presque dans toute sa longueur sur la voûte du cerveau intermédiaire.

L'allongement et l'aplatissement de l'épiphyse s'expliquent en partie par une dilatation de l'encéphale qui refoule le thalamencéphale et les hémisphères cérébraux contre l'ectoderme. C'est dans des embryons de 12^{mm} à 14^{mm} que ces phénomènes mécaniques du cerveau sont le plus accusés et que la glande pinéale subit les changements les plus importants. L'épiphyse, pressée entre le cerveau intermédiaire et l'ectoderme, continue à s'aplatir dorso-ventralement, si bien qu'elle ne mesure guère plus de $48\ \mu$ en hauteur, alors qu'elle en mesurait presque le double dans les stades précédents (10^{mm} à 11^{mm}). Ce qu'elle perd en hauteur, elle le gagne en longueur. Elle s'étend parallèlement à la voûte du thalamencéphale, repose toujours en grande partie

sur celle-ci, puis son extrémité distale vient butter contre la portion extra-ventriculaire des plexus choroïdes et la paroi postérieure des hémisphères cérébraux. Ensuite, l'extrémité distale de l'épiphyse se recourbe vers la face dorsale de la tête et, après s'être légèrement écartée du plan médian, elle vient s'insinuer comme un coin entre les hémisphères cérébraux et la peau à laquelle elle s'accôle. Elle devient alors encore plus comprimée et ne mesure que $32\ \mu$ de hauteur.

Le point de plus faible résistance de la glande pinéale est celui qui correspond au rebroussement dorsal de cette glande dont la croissance en avant est entravée par la paroi postérieure des hémisphères cérébraux. C'est en ce point que s'effectue la rupture entre l'extrémité distale et le reste de l'épiphyse (fig. 28 *ep*). Cette extrémité distale, qui deviendra le Stirnorgan ou *corpus epitheliale* de la Grenouille adulte, représente seulement le tiers environ de la longueur totale de l'épiphyse. Elle mesure $88\ \mu$ chez un embryon de 14^{mm} , tandis que le reste de cet organe mesure $160\ \mu$. La séparation de la glande pinéale en deux segments, l'un distal indépendant, l'autre proximal en connexion avec le thalamencéphale, est plutôt passive qu'active. Elle est le résultat non d'une différenciation proprement dite de la glande, mais d'actions mécaniques extérieures à cet organe et déterminées par les conditions de croissance de la région cérébrale à laquelle il appartient.

L'allongement marqué de l'épiphyse dans des stades larvaires de 12^{mm} à 14^{mm} modifie la répartition de sa masse cellulaire centrale. Les cellules épithélio-neurales remplissant cet organe dans des embryons moins âgés, tendent à s'accumuler aux deux extrémités de l'épiphyse et sont plus clairsemées dans le corps de celle-ci. Ainsi se formera à nouveau une cavité interne dans la glande pinéale, du moins dans la portion de cette glande qui est demeurée attachée à la voûte du cerveau intermédiaire (fig. 8 et 9 *ep*).

L'extrémité distale de l'épiphyse ou le futur *corpus epitheliale* est devenue indépendante chez des larves de 14^{mm} et, comme je l'ai montré, s'est insinuée entre les hémisphères cérébraux et l'ectoderme. Pour occuper cette position (fig. 10 *pa*), elle a dû traverser une région très vasculaire correspondant à la partie extra-ventriculaire des plexus choroïdes et franchir les méninges. Ces membranes sont du reste encore peu marquées et offrent en ce point peu de résistance, criblées qu'elles sont par les vaisseaux sanguins se déversant dans les plexus choroïdes. La figure 11 représente une coupe transversale montrant la communication qui existe entre la région crânienne occupée par le *corpus epitheliale* et les plexus sous-jacents. Ce *corpus* ne prend nullement, après sa formation, les caractères d'une vésicule optique. Il est constitué par un petit amas de cellules épithélio-neurales et ne possède pas chez *Rana* de cavité centrale. Il ne se produit, dans ses parois dorsale et ventrale, aucune différenciation permettant d'établir qu'elles ont respectivement joué le rôle d'un cristallin et d'une rétine dans les formes ancestrales de ces Anoures.

Je viens de suivre le développement de la glande pinéale chez *Rana* depuis sa première apparition jusqu'à sa séparation en un *corpus epitheliale* et en une épiphyse proprement dite. Ce sont surtout les premiers stades évolutifs de cette glande qu'il m'importait de bien mettre en lumière ; aussi je ne décrirai plus qu'une larve de Grenouille mesurant 35^{mm} de longueur. C'est un têtard, dont les membres postérieurs sont bien développés et dont les antérieurs font saillie sous la peau et vont bientôt entrer en activité. Les méninges se sont épaissies et le crâne cartilagineux se dessine. La voûte encéphalique s'est élargie, reportant la glande pinéale un peu en arrière et augmentant ainsi la distance qui la sépare du *corpus epitheliale*.

La figure 14 *ep* représente l'épiphyse de ce têtard de 35^{mm}. Cet organe communique avec le ventricule du thalamencéphale

par une région un peu renflée à cavité centrale relativement spacieuse, puis il se dirige d'arrière en avant, se rétrécit et se prolonge jusqu'aux plexus choroïdes. Il repose par sa face ventrale sur le toit du cerveau intermédiaire et s'appuie par sa face dorsale contre les méninges. L'épiphyse n'est pas régulièrement calibrée sur toute sa longueur, et son extrémité distale, en contact avec les plexus du troisième ventricule, tend encore une fois à se détacher du corps épiphysaire.

Les figures 12 et 13 se rapportent au même stade de *Rana*. La figure 12 montre la position occupée par le *corpus epitheliale*. Ce dernier est situé au-dessus des hémisphères cérébraux, dont il est séparé par les méninges et la future paroi crânienne. Il a la forme d'un ovoïde légèrement aplati à sa face dorsale, laquelle est adhérente à la peau. Le *corpus epitheliale* mesure $56\ \mu$ de hauteur et $88\ \mu$ de longueur, il est toujours dépourvu de cavité centrale. Les noyaux des cellules qui le constituent sont généralement devenus plus pâles et se colorent moins par le carmin. Dans ce stade, comme dans les précédents, le *corpus epitheliale* de *Rana esculenta* ne révèle par aucun caractère histologique ou morphologique qu'il représente un organe visuel dégénéré (fig. 13 *pa*).

Je compléterai les observations que je viens de décrire en étudiant un second genre d'Anoures, le genre *Bufo*. Pour le moment, je crois utile de comparer la genèse de la glande pinéale de *Rana* à celle du même organe chez les Urodèles. J'ai choisi comme représentant de cet ordre d'Amphibiens la *Salamandra maculosa*. Dans un embryon de 8mm , l'épiphyse est visible sous forme d'un diverticule faisant saillie sur la voûte encore étroite du thalamencéphale. Ce diverticule longe le cerveau intermédiaire, il est à peu près cylindrique et sa paroi est constituée par une épaisse couche de cellules; il est creusé d'un canal central (fig. 16 *ep*).

La figure 17 se rapporte à une larve de 12mm . L'épiphyse a

augmenté de volume, elle devient piriforme et la cavité centrale dont elle est creusée communique par un étroit canal avec le troisième ventricule. Sa face dorsale est un peu aplatie et l'épiphyse commence à s'étendre d'arrière en avant; elle n'est pas appuyée contre l'ectoderme. Dans ce stade, les plexus choroïdes ont pris naissance aux dépens d'un repli de la région cérébrale établissant le passage entre le cerveau intermédiaire et les hémisphères cérébraux (fig. 17 *pl, ch*).

Chez des embryons de 14^{mm}, la glande pinéale n'atteint pas le même développement que chez les larves de *Rana* de taille correspondante. Cette glande s'est aplatie dorso-ventralement, elle s'est allongée, mais ne s'étend pas jusqu'aux plexus choroïdes. Sa paroi ventrale, qui repose sur la voûte du cerveau intermédiaire, est plus épaisse que sa paroi dorsale. Cette dernière est formée par une seule couche de cellules plus ou moins en contact avec l'ectoderme. A cet âge, l'épiphyse a la forme d'un ovoïde allongé possédant une cavité centrale assez spacieuse qui communique avec le troisième ventricule (fig. 18 et 19 *ep*). Plus tard, dans des larves de *Salamandra* de 18^{mm}, la cavité épiphysaire devient close, car son canal de communication avec le troisième ventricule s'oblitére.

La glande pinéale s'accroît en avant et en arrière, de sorte que l'ovoïde qu'elle représente est rattaché au cerveau intermédiaire par un court pédicule plein un peu asymétrique. Elle ne s'étend pas encore jusqu'aux plexus choroïdes dont la partie extra-ventriculaire est pourtant beaucoup plus développée que chez *Rana* et montre déjà des vésicules épithéliales qui se sont détachées des replis choroïdaux. La glande n'est plus en contact avec la peau dont elle est maintenant séparée par une mince rangée de cellules mésodermiques dessinant les futures membranes protectrices de l'encéphale.

Le stade le plus âgé de *Salamandra maculosa* que j'aie étudié mesure 37^{mm} de longueur. Les figures 20 à 25 en donnent

différentes coupes transversales et sagittales. Les caractères de la glande pinéale n'ont guère changé. Cette glande est plus aplatie que précédemment. Sa face ventrale assez épaisse est accolée à la voûte du thalamencéphale, laquelle est en ce point légèrement déprimée. Sa face dorsale mince est toujours formée par une seule rangée de cellules se mettant en contact avec la paroi crânienne en voie de développement (fig. 24 *ep*). L'épiphyse s'est allongée d'arrière en avant, comprimée qu'elle est entre le cerveau intermédiaire et le crâne embryonnaire, de sorte que sa cavité centrale s'est rétrécie. Son extrémité distale ne s'avance pas même dans ce stade jusqu'à la partie extraventriculaire des plexus choroïdes et elle n'a aucune tendance à se séparer du corps épiphysaire. Les conditions mécaniques qui ont déterminé la rupture de l'extrémité distale de la glande pinéale chez *Rana* et sa transformation en un *corpus epitheliale* ne sont pas réalisées au même degré chez *Salamandra*; aussi la vésicule pinéale embryonnaire reste-t-elle entière, indivise, dans ce genre d'Urodèles.

Le court pédicule médian qui rattachait, dans les précédents stades, l'épiphyse au thalamencéphale s'est élargi et paraît s'être reporté en arrière sous l'influence de la poussée postéro-antérieure exercée sur la glande pinéale (fig. 24 et 22 *ep*).

J'ai rencontré sur des coupes transversales un organe énigmatique dont la figure 25 *pa* donne la reproduction. Cet organe est situé sur le plan médian de la région céphalique, il répond aux hémisphères cérébraux et il est intercalé entre la paroi crânienne et la peau à laquelle il est accolé. Tant par sa position que par sa forme, il rappelle le *corpus epitheliale* de la grenouille. Il ne dérive pas de l'épiphyse; c'est un *pseudo-Stirnorgan*. Il me paraît être de nature glanduleuse; peut-être est-il formé par une accumulation de cellules glandulaires dermiques émigrées de la peau. Je ne crois pas que ce soit un organe constant, car je n'ai pu le retrouver sur quelques séries de coupes sagittales.

Le développement de la glande pinéale chez *Salamandra maculosa* et chez *Rana esculenta* suit une marche parallèle jusque dans les stades embryonnaires assez avancés de ces deux genres d'Amphibiens. Le diverticule pinéal fait d'abord saillie sur le toit du thalamencéphale, puis il s'allonge d'arrière en avant et prend la forme d'un ovoïde aplati dorso-ventralement. Chez *Salamandra*, l'épiphyse s'étend à peine dans les stades âgés jusqu'à la partie extra-ventriculaire des plexus choroïdes ; aussi l'extrémité distale de cet organe ne se détache-t-elle pas pour former dans l'adulte un corpus epitheliale. Chez *Rana*, l'expansion des différentes régions encéphaliques et principalement celle des hémisphères cérébraux, soulève l'extrémité distale de l'épiphyse et en détermine la rupture d'avec le corps épiphysaire. Cette partie détachée de la glande pinéale devient le *corpus epitheliale* de l'adulte. Cet organe ne se remplit pas, par la suite, de cellules épithéliales comme pourraient le faire supposer les dessins et la description de DE GRAAF. Chez *Rana* du moins, lors de sa séparation d'avec l'épiphyse il constitue déjà un corps non vésiculeux rempli par les cellules épithélio-neurales qui ont proliféré dans le diverticule pinéal primitif.

Parmi les Anoures, le genre *Bufo* paraît être celui dans lequel la glande pinéale a le mieux conservé l'empreinte de son rôle sensoriel ancestral. C'est du moins en s'appuyant sur les caractères embryogéniques de cette glande chez *Bufo* que DE GRAAF et ses successeurs ont soutenu l'homologie du *corpus epitheliale* des Amphibiens avec l'œil pariétal des Sauriens. J'ai étudié différents stades embryonnaires de *Bufo vulgaris* compris entre 4^{mm},8 et 21^{mm} de longueur.

La figure 29 représente en coupe sagittale l'évagination épiphysaire d'un embryon de 4^{mm},8. Cette évagination fait saillie sur le toit du cerveau intermédiaire et vient s'appliquer contre l'ectoderme. Elle est un peu aplatie dorso-ventralement et sa paroi postérieure est plus épaisse que sa paroi antérieure. A ce

stade, la glande pinéale est creusée d'une cavité spacieuse communiquant avec celle de l'encéphale. Elle mesure $112\ \mu$ en longueur et $64\ \mu$ en hauteur. Les larves de cet âge que j'ai eu l'occasion d'observer ne montraient pas encore de dépôts pigmentaires dans la cavité de l'épiphyse comme l'indique DE GRAAF dans la figure 23 de son mémoire déjà cité. La voûte encéphalique est plus ou moins en contact avec l'ectoderme, surtout dans la région du cerveau antérieur, elle se déprime légèrement dans la région du cerveau intermédiaire, et c'est à cette dépression que répond l'évagination pinéale.

Dans des embryons de 8^{mm} , la forme de l'épiphyse s'est un peu modifiée. Cet organe est devenu piriforme, sa longueur est toujours de $112\ \mu$ comme dans le stade précédent, mais sa hauteur s'est accrue, elle est maintenant de $96\ \mu$. L'épiphyse s'appuie encore contre l'ectoderme qui paraît s'amincir en ce point, tandis que la voûte encéphalique s'en écarte, faisant disparaître la légère dépression du cerveau intermédiaire signalée plus haut. Les parois de l'évagination épiphysaire se sont épaissies et les cellules neuro-épithéliales du thalamencéphale ont, en grande partie, envahi la cavité centrale de cette évagination, rétrécissant ainsi son orifice de communication avec le ventricule encéphalique sous-jacent (fig. 30 *ep*). Le pigment se dépose non seulement dans la cavité de l'épiphyse, mais aussi dans les parois de cet organe, ainsi que le montre la figure 30 *pi*.

La glande pinéale d'embryons de 9^{mm} à 10^{mm} reste piriforme. Elle mesure $104\ \mu$ en hauteur et $96\ \mu$ seulement en longueur. Elle est donc un peu plus élancée que dans les stades précédents. Il est à remarquer que chez *Bufo*, la croissance de l'épiphyse se fait surtout en hauteur, tandis que chez *Rana*, elle s'effectue surtout en longueur.

Dans des larves de cet âge, l'évagination épiphysaire tend à se transformer en une vésicule, les parois antérieure et postérieure s'accolant l'une à l'autre à la région basilaire de cet or-

gane. La cavité centrale de la glande pinéale est en partie remplie par un dépôt pigmentaire (fig. 31 *pi*). Je n'ai observé dans les stades embryonnaires décrits jusqu'à présent aucune différenciation histologique des parois de la glande pinéale nous renseignant sur le rôle sensoriel ancestral que cette glande a dû jouer. Le dépôt pigmentaire est le seul indice qui permette d'assigner à l'épiphyse des *Bufo* et partant des Amphibiens une fonction visuelle primitive, mais c'est là, il faut l'avouer, une base de discussion bien fragile. Ce dépôt de pigment ne se retrouve plus, du reste, dans les stades subséquents de *Bufo*. S'il constitue réellement un caractère de dégénérescence, pourquoi fait-il défaut chez *Rana esculenta*, chez *Salamandra maculosa*, dont la glande pinéale est probablement encore plus dégénérée que celle du *Bufo vulgaris*? L'épiphyse n'est pas le seul organe dans lequel du pigment se dépose et j'ai rencontré chez *Salamandra*, en d'autres points de la région céphalique, des amas pigmentaires semblables à celui qui s'est accumulé dans la cavité épiphysaire des larves de *Bufo*.

La figure 31 nous montre, dans des embryons de 9^{mm} à 10^{mm}, un petit diverticule du cerveau intermédiaire (fig. 31 *o*, *pr*) qui naît droit en avant de la glande pinéale et dont j'indiquerai plus tard l'importance. Ce diverticule est compris entre la glande pinéale et le repli encéphalique, duquel procèdent les plexus choroïdes du troisième ventricule.

La figure 32 représente une coupe sagittale d'une larve de 11^{mm}. L'épiphyse, toujours piriforme, s'est un peu aplatie selon son axe vertical; elle mesure en hauteur 80 μ et en longueur 108 μ . La voûte encéphalique, qui s'est écartée de l'ectoderme, en est maintenant séparée par une mince couche conjonctive représentant les futures méninges. Comme la glande pinéale fait fortement saillie sur le toit du cerveau intermédiaire, la couche conjonctive ne se développe pas encore en ce point-là; elle est donc interrompue et paraît avoir été traversée par la glande pinéale, ce qui n'est pas le cas (fig. 32 *me*).

Dans ce stade, cette glande est accolée à l'ectoderme, lequel se soulève légèrement en cette région. Elle se détache peu à peu du thalamencéphale dont elle est dérivée, car ses parois antérieure et postérieure se sont complètement fusionnées dans la partie basilaire ou proximale de cet organe, transformant ainsi le diverticule pinéal primitif en une vésicule encore adhérente au cerveau intermédiaire. La cavité épiphysaire s'est presque entièrement oblitérée et ne communique plus du tout avec le ventricule sous-jacent (fig. 32 *ep*). Le dépôt pigmentaire qui remplissait cette cavité dans le stade précédent s'est déjà résorbé.

DE GRAAF représente, dans les figures 23 à 26 de son mémoire précité, des phases évolutives de l'épiphyse correspondantes à celles que je reproduis dans les figures 29 à 32 du présent travail. A en juger par mes préparations de *Bufo vulgaris*, les dessins de DE GRAAF sont un peu théoriques. Selon cet auteur, le diverticule pinéal, tôt après sa formation, se différencie en une vésicule distale et en une tige creuse rattachant celle-ci au thalamencéphale. Cette tige se rétrécit à son point d'union avec la vésicule et cette dernière s'en détache pour devenir le *corpus epitheliale* de l'adulte. Mes observations ne concordent pas tout à fait avec celles de DE GRAAF. Le diverticule pinéal s'accroît surtout verticalement, il devient piriforme, mais ne se différencie pas, dans ces jeunes stades, en une vésicule pinéale et en une tige épiphysaire. Cette différenciation n'est pas même réalisée dans des embryons de 11^{mm}. Les deux lèvres du diverticule pinéal s'accolent l'une à l'autre dans le cours de l'ontogénèse, de sorte que l'épiphyse paraît être simplement greffée sur la voûte ininterrompue du thalamencéphale (fig. 32 et 33 *ep*). Dans des larves de 11^{mm}, on distingue un vaisseau sanguin qui longe la face dorsale du cerveau intermédiaire, passe sous l'épiphyse et vient aboutir aux plexus choroïdes. A première vue, ce vaisseau peut prêter à confusion et

être pris pour un pédicule épiphysaire, mais un examen plus attentif rectifie aisément cette interprétation erronée.

La glande pinéale de larves de 11^{mm},8 s'est un peu allongée; elle mesure 80 μ de hauteur sur 118 μ de longueur. Elle se détache toujours plus du thalamencéphale (fig. 33 *ep*) et, tandis que ce mouvement de séparation s'accroît, la région du cerveau intermédiaire à laquelle cette glande adhère encore, se renfle légèrement et devient l'épiphyse proprement dite. Les méninges se sont accusées et enserrant le pied de la vésicule pinéale; cette dernière fait donc saillie dans l'espace compris entre les méninges et l'ectoderme.

La vésicule pinéale, qui est sur le point de s'individualiser, est en grande partie remplie par des cellules neuro-épithéliales. Sa cavité centrale est réduite à une fente longitudinale courbée en croissant qui s'étend à la face dorsale de l'organe (fig. 33 *ep*). Cette fente est limitée dorsalement par une mince couche cellulaire formant la paroi même de la vésicule pinéale et ventralement par l'amas de cellules qui remplit l'intérieur de cette vésicule. Ces cellules montrent déjà des caractères de dégénérescence; les unes ont un noyau sphérique, pâle, fixant peu les matières colorantes, les autres possèdent des noyaux plus volumineux, granuleux, tantôt sphériques, tantôt allongés selon l'axe vertical de l'organe. Elles ne sont pas disposées en couches comme celles de la rétine du troisième œil des Sauriens. C'est dans les larves de 11^{mm} à 12^{mm} que la différenciation histologique de la glande pinéale du *Bufo vulgaris* est la plus marquée, mais elle ne l'est pas assez pour nous dévoiler l'activité fonctionnelle qu'a dû posséder cet organe.

La présence d'une paroi dorsale mince, plus ou moins transparente, la disposition radiaire de certains noyaux cellulaires par rapport à la cavité de la vésicule pinéale, les granulations pigmentaires déposées dans quelques cellules, tels sont les seuls indices sur lesquels on puisse s'appuyer pour prétendre que

l'épiphyse des *Bufo* est un œil dégénéré. Ces indices sont loin d'être probants; ils sont tout à fait insuffisants. Dans ces stades larvaires, je n'ai pas réussi à découvrir des fibres nerveuses unissant la vésicule pinéale au toit du thalamencéphale.

Les embryons de *Bufo* de 11^{mm} à 12^{mm} présentent une disposition intéressante qui contribuera, je crois, à éclairer la morphologie de l'œil pariétal des Vertébrés. Un peu en avant de l'épiphyse, entre celle-ci et les plexus choroïdes, la voûte du cerveau intermédiaire donne naissance à un second diverticule dont j'ai déjà signalé l'apparition dans des larves de 9^{mm}. Ce diverticule a une forme conique, sa base est plus large que son sommet. Il ne peut être confondu avec les replis des plexus choroïdes; il fait saillie comme l'épiphyse sur le toit du thalamencéphale.

Ce diverticule se montre relativement tard et ne s'observe que pendant quelques stades embryonnaires. Son apparition tardive, sa disparition précoce, sa nature rudimentaire en font un organe profondément dégénéré qui a perdu son individualité et ne se détache plus du cerveau intermédiaire, dont il tire son origine. Cette évagination antérieure du thalamencéphale est séparée de la glande pinéale par un faisceau fibrillaire transversal se développant dans la voûte encéphalique et répondant à la commissure supérieure (fig. 33 o, *pr* et *com. sup.*).

Je n'aurais peut-être pas attribué grande importance à cette petite évagination encéphalique, si je n'avais eu connaissance du mémoire de HILL¹ sur le développement de l'épiphyse chez *Coregonus albus*. Dans mon précédent travail, je disais déjà à ce sujet² : « HILL a décrit dans les larves de *Coregonus albus* deux diverticules encéphaliques partant du thalamencéphale; le diverticule postérieur persiste et devient l'épiphyse, tandis que

¹ Ch. HILL, *Development of the Epiphysis in Coregonus albus*, Journal of Morphology, décembre 1891.

² BÉRANECK, *Op. cit.*, Anatom. Anzeiger, 1892, p. 685.

le diverticule antérieur subit un arrêt dans son évolution et finit sans doute par disparaître. La formation de ce dernier diverticule aux dépens du cerveau intermédiaire, sa position en avant de l'épiphyse, font de cet organe l'homologue de l'œil pariétal. Mais ce troisième œil des Téléostéens est beaucoup plus dégénéré que celui des Sauriens, il ne persiste pas dans l'adulte et a perdu ses caractères optiques. Il est intéressant de constater que chez *Coregonus* la vésicule homologue de l'organe pariétal ne dérive pas de la glande pinéale et se forme d'une manière indépendante. »

Cette vésicule pariétale décrite par HILL ne se rencontre pas seulement chez *Coregonus*, on l'observe aussi dans l'évolution embryonnaire de la plupart des Poissons, mais avec des caractères de dégénérescence encore plus marqués, car elle ne dépasse guère le stade d'un simple diverticule du cerveau intermédiaire. Ce diverticule ne se différencie même plus en une vésicule indépendante.

L'évagination antérieure du thalamencéphale signalée plus haut chez *Bufo vulgaris*, montre le même mode d'origine et présente avec l'épiphyse les mêmes rapports de position que la vésicule antérieure découverte par HILL chez les Corégones. Elle est l'homologue de cette vésicule et, si les déductions que je viens de formuler sont exactes, elle répond donc à l'œil pariétal des Sauriens. Cette évagination ne se retrouve pas chez tous les Anoures; elle s'est complètement atrophiée chez *Rana esculenta*. Elle paraît avoir persisté chez les larves de *Bombinator*, à en juger d'après deux ou trois figures de l'atlas qui accompagne l'ouvrage classique de GÖTTE sur le développement du *Bombinator igneus* (GÖTTE, fig. 283 et 284).

La vésicule pinéale d'embryons de *Bufo* de 12^{mm} à 13^{mm} mesure de 76 à 80 μ de hauteur et de 112 à 128 μ de longueur. Elle s'est maintenant détachée du toit du thalamencéphale et représente le futur *corpus epitheliale*. Ce détachement me

paraît se produire sous deux influences : d'un côté, la voûte encéphalique tendant à s'écarter toujours plus de l'ectoderme, la vésicule pinéale enserrée par les méninges résiste à cette traction opérée sur elle et s'isole du cerveau intermédiaire; d'un autre côté, les hémisphères cérébraux, augmentant de volume, exercent sur le thalamencéphale adjacent une pression antéro-postérieure qui le refoule un peu en arrière. Aussi la vésicule pinéale de ces larves se trouve-t-elle reportée au-dessus des plexus choroïdes, tandis que la région légèrement renflée du cerveau intermédiaire à laquelle cette vésicule adhérerait devient postérieure par rapport à cette dernière et s'étale à la face dorsale de la voûte encéphalique (fig. 34 à 36 *pa* et *ep*). La partie basilaire de l'organe pinéal, restée adhérente à la voûte cérébrale, représente l'épiphyse proprement dite du *Bufo* adulte. Elle est d'abord à peu près pleine, puis, tout en s'allongeant, elle se creuse d'une cavité plus ou moins marquée (comp. fig. 32, 33 et 34 *ep*).

Dans les larves de 12^{mm} à 13^{mm}, la vésicule pinéale, que j'appellerai dorénavant le *corpus epitheliale* ou organe frontal, prend une forme elliptique. Elle est remplie par les cellules neuro-épithéliales et la cavité que l'on y distinguait dans le stade précédent a presque complètement disparu. Par places, il s'est déposé dans les cellules des granulations pigmentaires, mais ces petits dépôts ne sont pas distribués d'une manière régulière dans la masse de l'organe.

Le *corpus epitheliale* n'est pas rattaché à l'épiphyse par un faisceau nerveux. Si cette épiphyse a réellement joué autrefois le rôle d'un pédicule optique, elle n'a conservé, dans l'évolution embryonnaire des *Bufo*, aucun caractère histologique rappelant sa fonction primitive. Le *corpus epitheliale* est séparé de l'encéphale par les méninges, qui se sont épaissies et montrent encore l'orifice par lequel la partie basilaire de ce *corpus* adhérerait à la voûte du cerveau intermédiaire. Par cet orifice pénètre une

lame conjonctive que la vésicule pinéale a entraînée avec elle et qui est formée, en grande partie, aux dépens des méninges. Cette lame revêtait déjà la partie basilaire de l'organe pariétal avant que celui-ci ne se fût détaché du thalamencéphale. Elle s'est développée dans les stades subséquents, recouvrant tout le cerveau intermédiaire des plexus choroïdes aux lobes optiques (fig. 35 à 36 *l, c*). Elle devient alors vasculaire et est traversée par un vaisseau sanguin important. Celui-ci part de la toile choroïdienne formant le toit du cerveau postérieur, il longe la face dorsale des cerveaux moyen et intermédiaire, passe sur l'épiphyse, pénètre dans la lame conjonctive et aboutit aux plexus choroïdes du troisième ventricule (fig. 37 *v, s*).

La figure 37 est tirée d'un embryon de 13^{mm} dans lequel la voûte encéphalique est pigmentée sur une certaine longueur en arrière de l'épiphyse, dans la région correspondant aux lobes optiques. On voit par là combien le caractère de la pigmentation est variable et peut se manifester, suivant les individus, en des points très différents de l'encéphale.

La figure 38 représente une coupe sagittale d'une larve de 14^{mm}. Le *corpus epitheliale* a une forme à peu près ovoïde et mesure en hauteur 96 μ , en longueur 140 μ ; il a donc légèrement augmenté de volume. Par suite de l'expansion des hémisphères cérébraux, ce *corpus* est reporté, dans ce stade, en avant des plexus choroïdes; il n'est pas accolé à l'ectoderme et repose sur les méninges et la future paroi crânienne. Quelques-unes des cellules neuro-épithéliales remplissant cet organe sont en voie de se résorber, leurs noyaux pâles, finement granuleux, se désagrègent, de sorte que les noyaux restants sont inégalement répartis dans la masse du *corpus epitheliale*. Ce dernier a certainement dégénéré, si on le compare à ce qu'il était dans les stades de 11^{mm} à 12^{mm}. Des granulations pigmentaires ont continué à se déposer dans les cellules de cet organe, mais ces dépôts sont peu accusés et on en observe de beaucoup plus

importants dans les plexus choroïdes, par exemple. Les amas pigmentés de ces plexus rappellent tout à fait celui que j'ai dessiné dans la cavité du diverticule pinéal de larves de 9^{mm} à 10^{mm} (fig. 31 *pi*).

La partie de la lame conjonctive vasculaire qui s'étendait du thalamencéphale au *corpus epitheliale* s'est atrophiée et il n'en reste plus qu'un petit vaisseau sanguin perforant les méninges et la future paroi crânienne droit au-dessous de ce *corpus*. L'épiphyse s'est allongée, elle est couchée sur le toit du cerveau intermédiaire et s'y accole plus ou moins. Elle est creusée d'une cavité irrégulière qui communique par un petit orifice avec le troisième ventricule. L'extrémité antérieure de cet organe se termine en pointe et ne s'étend pas jusqu'au niveau des plexus choroïdes. Pas plus dans ce stade que dans les précédents, je n'ai constaté la présence d'un faisceau nerveux reliant le *corpus epitheliale* à l'épiphyse.

Je ne décrirai pas de larves plus âgées de *Bufo vulgaris*, car elles ne présentent rien de particulier au point de vue qui nous occupe. Le *corpus epitheliale* paraît se reporter toujours plus en avant et la paroi crânienne le sépare maintenant de l'encéphale. Il est intercalé entre cette paroi et la peau et par sa position répond aux hémisphères cérébraux.

En résumé, dans le genre *Bufo*, le diverticule pinéal devient piriforme tôt après son apparition; il est à peu près vertical par rapport à la voûte du cerveau intermédiaire et n'augmente pas beaucoup en volume jusqu'au moment de sa séparation d'avec le thalamencéphale. En effet, ce diverticule mesure déjà 112 μ en longueur, 64 μ en hauteur dans des larves de 4^{mm},8, tandis qu'il mesure 118 μ en longueur, 80 μ en hauteur dans des larves de 11^{mm},8 dont l'évagination pinéale est sur le point de s'individualiser en un *corpus epitheliale*. La croissance de cette évagination s'effectue donc surtout selon son axe vertical, ce qui n'est pas le cas chez *Rana*.

Dans les premières phases de son développement, le diverticule pinéal présente des dépôts pigmentaires transitoires que je n'ai pas observés chez *Rana*. Ces dépôts n'existent pas encore lors de la formation même de l'évagination pinéale, ainsi que le figure SPENCER (op. cit., pl. XX, fig. 2 et 3). Enfin, chez *Bufo*, c'est le diverticule dans son ensemble — à l'exception de sa région basilaire — qui se détache du thalamencéphale pour constituer le *corpus epitheliale*, et l'épiphyse proprement dite s'accroît seulement après que cette séparation s'est effectuée. Chez *Rana*, au contraire, l'épiphyse commence par s'allonger, et c'est son extrémité distale qui seule s'en sépare pour devenir le *corpus epitheliale* de l'individu adulte.

II. PARTIE GÉNÉRALE

Quelles sont les conclusions qui découlent des faits que je viens d'exposer? Au commencement de ce travail, j'énonçais les questions suivantes, que je me proposais de résoudre : 1° le *corpus epitheliale* dérive-t-il de la glande pinéale? 2° est-il l'homologue de l'œil pariétal des Reptiles? 3° a-t-il rempli dans les formes ancestrales des Amphibiens une fonction sensorielle et quelle a dû être cette fonction? Voyons comment les données embryogéniques relatives à la genèse de l'épiphyse permettent de répondre à ces questions.

Le *corpus epitheliale* ou organe frontal n'a été signalé jusqu'à présent que chez les Anoures. Les Urodèles ne le possèdent point; j'ai cependant observé, dans une larve âgée de *Salamanca maculosa*, un organe qui répond, par sa position, par sa forme, au *corpus epitheliale*, mais qui ne dérive pas de l'épiphyse. Il est probablement de nature glandulaire et ne me paraît pas être une formation permanente de la région céphalique des Salamandres. C'est un pseudo-organe frontal.

Chez les Anoures, mes observations confirment d'une manière

générale celles de GÖTTE et de DE GRAAF. Les recherches de ce dernier auteur ont surtout porté sur *Bufo cinerea (vulgaris)*, espèce dans laquelle les transformations de l'évagination pinéale en un *corpus epitheliale* sont faciles à suivre. J'ai déjà montré, dans le cours de ce travail, en quoi mes observations diffèrent de celles de DE GRAAF, je n'y reviendrai pas; il suffit, pour se rendre compte de ces divergences, de comparer mes figures à celles qui accompagnent le mémoire de ce savant.

Dans la *Rana esculenta*, dont je me suis servi comme terme de comparaison, la genèse du *corpus epitheliale* aux dépens de l'épiphyse me paraît se rattacher à un processus évolutif plus dégénéré que celui observé chez *Bufo vulgaris*. Le diverticule épiphysaire commence par s'allonger, il s'étend en avant jusqu'aux hémisphères cérébraux après avoir traversé la région extra-ventriculaire des plexus choroïdes, et l'on peut suivre, pour ainsi dire, les conditions mécaniques qui ont déterminé la rupture de son extrémité distale d'avec le corps de l'organe. Plus la dégénérescence de la glande pinéale s'accroît, plus aussi la tige épiphysaire prend d'importance par rapport au *corpus epitheliale*.

Chez *Bufo*, la vésicule pinéale se dessine tôt après la formation du diverticule pinéal, elle constitue la presque totalité de ce diverticule et se sépare du toit du thalamencéphale pour devenir l'organe frontal; l'épiphyse proprement dite se développe plus tard. Chez *Rana*, c'est l'extrémité distale seule de la glande pinéale qui s'en détache pour former le *corpus epitheliale*, et cette séparation se produit relativement tard dans l'évolution embryonnaire. Il me semble que *Rana* occupe une position intermédiaire entre *Bufo*, chez lequel la vésicule pinéale, devenant l'organe frontal, joue un rôle prépondérant, et *Salamandra*, chez laquelle le diverticule pinéal ne donne plus naissance à un *corpus epitheliale* et ne répond qu'à l'épiphyse de l'adulte. Cette épiphyse de *Salamandra* et des Urodèles en

général correspond, il va sans dire, à l'organe frontal et à la tige épiphysaire des Anoures, seulement la dégénérescence de la glande pinéale s'accusant davantage chez les Urodèles, la partie distale de cette glande reste fusionnée au corps de l'épiphysse.

D'après ce qui précède, le *corpus epitheliale* représente la glande pinéale ou épiphysse primitive des Amphibiens, et constitue un organe réellement ancestral. Son point d'attache avec le cerveau intermédiaire s'est accru en longueur par suite du refoulement du thalamencéphale sous l'influence de l'expansion du cerveau antérieur et est devenu la tige épiphysaire, qui paraît, mais à tort, s'être seule maintenue chez les Urodèles adultes.

Il serait intéressant de savoir si la séparation de l'organe frontal d'avec la tige épiphysaire est due, chez les Anoures, à un processus de dégénérescence ou non. Dans l'individu adulte des Amphibiens ancestraux, le *corpus epitheliale* était-il aussi éloigné de son point d'origine que dans les espèces actuelles, et la tige épiphysaire s'étendait-elle alors jusqu'à lui? Les données embryogéniques ne permettent pas de répondre en connaissance de cause à cette question. Cependant il est probable que, chez les types ancestraux, l'organe frontal n'était pas reporté aussi en avant qu'il l'est aujourd'hui.

Le diverticule pinéal du *Bufo vulgaris* s'accroît surtout verticalement et c'est seulement dans des stades assez avancés que son déplacement relatif commence à se produire. Il n'en est pas tout à fait de même chez *Rana*, dont le diverticule pinéal, plus dégénéré, s'accroît plutôt en longueur qu'en hauteur. Cette manière de voir concorde avec les observations paléontologiques. Chez la plupart des Anoures actuels, la position de l'organe frontal est indiquée par une tache du tégument, la tache frontale. Celle-ci est située sur le plan médian de la région céphalique et répond presque au bord antérieur des yeux pairs.

Chez les Amphibiens paléozoïques, les Stégocéphales par exemple, dont le crâne était bien développé, les deux pariétaux laissaient entre eux un orifice, le *foramen parietale*, dans lequel était logé l'organe pinéal. Or, ce foramen se trouve en arrière des yeux pairs; il correspond certainement, chez les larves des espèces actuelles, à l'orifice des méninges par lequel la vésicule pinéale fait saillie et vient s'appuyer contre l'ectoderme. Cet orifice est situé au-dessus du thalamencéphale et en arrière des yeux pairs de ces larves. Puisque aujourd'hui l'organe frontal de l'adulte répond aux hémisphères cérébraux et se montre au niveau du bord antérieur des yeux pairs, il faut que sa position ait varié et qu'il se soit reporté plus en avant pendant la phylogenèse des Amphibiens.

Nous ne possédons que des documents incomplets pour nous renseigner sur la nature des relations qui ont dû exister entre la vésicule pinéale et la tige épiphysaire. J'ai déjà montré que DE GRAAF donne de ces relations des figures trop schématiques. Dans les formes ancestrales des Amphibiens, l'organe frontal a dû être rattaché au cerveau intermédiaire par un pédicule pendant toute la vie. Le mode de formation de cet organe, sa position entre la paroi crânienne et l'ectoderme, auquel il est plus ou moins accolé, indiquent clairement qu'il a joué un rôle sensoriel. On peut en inférer que le pédicule reliant le *corpus epitheliale* au thalamencéphale représentait un faisceau nerveux. Lorsque ce *corpus* eut perdu sa fonction sensorielle et qu'il fut reporté plus en avant par suite de l'expansion des hémisphères cérébraux, le faisceau nerveux dégénéra, s'atrophia si bien que, dans l'ontogenèse des espèces actuelles, sa partie proximale seule subsista sous forme d'épiphyse.

Chez les Amphibiens, l'épiphyse, qui répond à la portion basilaire du diverticule pinéal, a donc servi de nerf à l'organe frontal. Cette affirmation se déduit de considérations purement théoriques, car, pendant son développement embryonnaire, les cel-

lules des parois de l'épiphyse ne se différencient jamais en fibres nerveuses. Chez *Bufo*, du moins, la région du thalamencéphale à laquelle le pédicule pinéal est greffé se renfle légèrement et contribue à former l'épiphyse de l'adulte. Dans ce genre d'Amphibiens, la séparation de l'organe frontal d'avec le cerveau intermédiaire s'effectue tôt dans l'ontogenèse, de sorte que la croissance de la tige épiphysaire se produit surtout après cette séparation.

En résumé, le diverticule pinéal se transforme en le *corpus epitheliale* ou organe frontal, lequel était probablement relié au toit du thalamencéphale par un faisceau nerveux dont l'épiphyse de l'individu adulte représente la portion proximale. La disposition primitive est celle que nous rencontrons chez *Bufo*. Chez *Rana*, le mode de formation du *corpus epitheliale* me paraît indiquer un processus de dégénérescence.

Peut-être m'objectera-t-on que les faits précédents contredisent les résultats auxquels je suis arrivé en étudiant le troisième œil des Reptiles. Je me suis en effet refusé à admettre que l'épiphyse représentât le pédicule optique de l'œil pariétal des Sauriens. Cette apparente contradiction disparaîtra lorsque j'aurai répondu à la seconde question posée en tête de la partie générale de mon travail : l'organe frontal est-il l'homologue de l'œil pariétal des Reptiles ?

DE GRAAF a affirmé cette homologie et cette opinion a été généralement admise sans avoir été soumise à un examen critique assez approfondi. Mes recherches sur le développement des organes annexes du thalamencéphale chez les Sauriens et chez les Amphibiens m'ont conduit à un autre point de vue, que voici : L'organe frontal des Anoures est l'homologue de la glande pinéale ou épiphyse des Sauriens et non de l'œil pariétal de ces derniers. Pour le démontrer, nous n'avons qu'à comparer la genèse du *corpus epitheliale* des Anoures à celle de la glande pinéale dans d'autres groupes de Vertébrés. Avant tout, il

importe de se rappeler que chez *Bufo* le diverticule pinéal ne donne pas naissance à l'organe frontal par une différenciation secondaire de son extrémité distale, mais qu'il se transforme presque intégralement en cet organe, son point d'attache avec le thalamencéphale devenant l'épiphyse de l'adulte. Celle-ci ne s'accroît pas verticalement, mais horizontalement, et se couche sur la voûte du cerveau intermédiaire, à laquelle elle s'accrole plus ou moins.

Chez les Sauriens, les rapports entre l'organe pariétal et l'épiphyse devraient être encore mieux marqués que chez les Amphibiens, cet organe ayant conservé ses fonctions sensorielles ancestrales d'une manière plus accusée dans cet ordre de Reptiles. Il n'en est rien; dans les espèces de Sauriens dont l'évolution embryonnaire nous est connue, le diverticule pinéal ne se sépare jamais simplement du toit du thalamencéphale pour devenir l'œil pariétal.

Chez *Lacerta*, nous voyons se former l'une au-devant de l'autre deux évaginations encéphaliques dont l'antérieure se transforme en organe visuel, la postérieure en épiphyse. La croissance de ces deux évaginations est parallèle. L'épiphyse, qui reste attachée au cerveau intermédiaire, s'accroît verticalement et, dans les jeunes stades, son extrémité distale légèrement renflée se trouve à peu près au même niveau que la vésicule optique pariétale, mais en arrière d'elle.

Chez *Anguis*, dont le troisième œil n'est soi-disant qu'une différenciation de l'extrémité distale du diverticule pinéal, nous voyons la partie proximale de ce dernier ou épiphyse ne pas se développer selon l'axe même de ce diverticule, mais s'accroître dans le sens vertical, soit perpendiculairement à cet axe, et se rapprocher de l'ectoderme (voir FRANCOTTE, fig. 11). A ce stade de son évolution, l'épiphyse est renflée en massue et montre une ressemblance frappante avec la vésicule pinéale des *Bufo*, avant qu'elle se soit séparée du cerveau intermédiaire. Plus tard, par

suite des changements survenus dans la position relative des diverses régions de l'encéphale, l'épiphyse s'éloigne de l'ectoderme, devient inférieure par rapport à l'œil pariétal et commence à dégénérer. Chez certaines espèces de Sauriens, les *Cyclodus* par exemple, dont l'œil pariétal manque, le diverticule pinéal s'allonge. Son extrémité distale se renfle, vient se loger dans la dure-mère (SPENCER, op. cit., fig. 18), mais ne se sépare pas en une vésicule optique proprement dite. Nous avons là une disposition semblable à celle que l'on observe chez *Rana* parmi les Amphibiens, seulement la séparation entre l'extrémité distale et le corps de l'épiphyse ne s'achève pas chez les *Cyclodus*.

D'après ce qui précède, et sans entrer ici dans la discussion de l'individualité du troisième œil des Reptiles, nous voyons que chez les Sauriens l'œil pariétal et l'épiphyse n'ont pas entre eux les mêmes relations ontogéniques que celles existant entre l'organe frontal et la tige épiphysaire des Amphibiens. L'évagination pinéale des Anoures devient manifestement un organe frontal dont le pédicule plus ou moins court représente la future épiphyse, tandis que l'œil pariétal des Sauriens ne se forme pas aux dépens de l'évagination pinéale, mais aux dépens d'une évagination spéciale antérieure à la pinéale et bien visible chez *Lacerta*. Quant à l'épiphyse, elle s'accroît verticalement et une des phases de son évolution rappelle tout à fait la vésicule pinéale du *Bufo* avant sa séparation d'avec le thalamencéphale.

L'homologie de l'organe frontal des Anoures avec la glande pinéale et non avec l'œil pariétal des Sauriens repose encore sur un fait important : la présence dans certains stades larvaires de *Bufo* d'une seconde évagination partant de la région antérieure du cerveau intermédiaire et séparée de l'épiphyse par un faisceau fibrillaire transversal, la commissure supérieure. Ainsi que je l'ai montré, cette évagination transitoire correspond à la vésicule thalamencéphalique antérieure décrite par HILL chez

Coregonus et partant à l'évagination pariétale des Sauriens. Les ancêtres des Amphibiens, comme ceux des Reptiles, ont donc dû posséder deux organes sensoriels dérivant du thalamencéphale : l'un antérieur, répondant à l'œil pariétal, l'autre postérieur, à la vésicule pinéale ou *corpus epitheliale*. Le second de ces organes a seul subsisté chez les Amphibiens actuels, où il est plus ou moins différencié; le premier s'est complètement atrophié ou n'est plus qu'une évagination rudimentaire et transitoire du cerveau intermédiaire.

Pour compléter et pour augmenter la valeur des considérations précédentes, comparons maintenant la glande pinéale des Amphibiens à celle des Cyclostomes. Malheureusement les données que nous possédons sur le développement des organes annexes du thalamencéphale chez ces derniers Vertébrés sont encore incomplètes. D'après SCOTT¹, l'épiphyse des Cyclostomes apparaît sous forme d'un diverticule encéphalique situé un peu en arrière des ganglions habenulæ. Ce diverticule augmente rapidement de volume, s'accroît en avant et vient se placer au-dessus de ces ganglions. Il se différencie en une vésicule se rattachant au cerveau intermédiaire par un court pédicule tubuleux. Au moment de la métamorphose des *Petromyzon*, la vésicule pinéale se reporte en avant des ganglions habenulæ et son pédicule, tout en s'allongeant, devient fibrillaire.

Pendant son évolution, l'épiphyse subit des changements histologiques et se transforme en un œil rudimentaire dont la tige épiphysaire représente le nerf. Le développement de la vésicule pinéale des Cyclostomes est identique, dans ses grands traits, à celui de l'organe frontal des Anoures. Les différences consistent en ce que cet organe frontal s'est séparé de sa tige épiphysaire et montre une dégénérescence très marquée, soit morphologique, soit histologique.

¹ SCOTT W.-B., *The embryology of Petromyzon*, Journal of Morphology, décembre 1887.

L'homologie entre le diverticule pinéal des *Petromyzon* et celui des Anoures me paraît incontestable. Mais, et c'est là un fait important, les Cyclostomes possèdent deux vésicules optiques épiphysaires. SCOTT déclare dans le corps de son mémoire : « I have no observations which show the mode of origin of the second epiphysial vesicle » (op. cit., p. 260); par contre, dans ses conclusions, ce savant écrit : « The epiphysis arises as in other Vertebrates..... a second vesicle is formed from the primary one, which enters into intimate relations with the left ganglion habenulæ » (op. cit., p. 299). Évidemment, SCOTT n'ayant pas d'observations personnelles sur le mode de formation de cette seconde vésicule optique, a simplement admis la manière de voir d'APHLBORN, d'après laquelle cette seconde vésicule dérive de l'organe pinéal même.

Cette opinion est sujette à caution et aurait besoin d'être confirmée par des données embryogéniques précises. Il me semble plus logique d'admettre que les deux organes sensoriels du thalamencéphale des Cyclostomes naissent indépendamment l'un de l'autre et correspondent aux deux évaginations pinéale et pariétale des Sauriens. Puisque la vésicule optique épiphysaire des *Petromyzon* est l'homologue du *corpus epitheliale* des Anoures et de l'épiphyse des Reptiles, leur seconde vésicule optique doit être l'homologue de l'évagination thalamencéphalique antérieure transitoire des *Bufo*, de la vésicule antérieure des Corégones et partant de l'œil pariétal des Sauriens.

Mon travail sur l'embryogénie de la glande pinéale des Amphibiens était trop avancé pour pouvoir me servir de l'important mémoire de STUDNICKA¹ que je viens de recevoir. J'en intercale ici les principaux résultats, qui confirment par de nouveaux faits l'individualité de l'œil pariétal des Sauriens et établissent son homologie avec la seconde vésicule optique des

¹ STUDNICKA F.-Ch., *Sur les organes pariétaux de Petromyzon planeri*, Prague, 1893.

Cyclostomes. Cette manière de voir est tout à fait conforme à celle que j'ai exposée dans ma publication précédente et dans le cours de ce travail.

STUDNICKA n'a pu suivre le mode de formation de cette vésicule, qu'il appelle organe parapinéal, mais il donne des arguments tout à fait probants à l'appui de son origine indépendante. D'après ce savant, l'épiphyse prend naissance en avant de la commissure postérieure et la seconde vésicule optique en avant de la commissure supérieure. De ces deux organes sensoriels, c'est l'épiphyse qui est le plus différencié au point de vue histologique. STUDNICKA appelle l'organe antérieur dérivant du cerveau intermédiaire *parapinéal* et l'organe postérieur *pinéal*. Il me semble préférable, afin de ne pas augmenter la synonymie, de conserver au diverticule thalamencéphalique antérieur le nom d'œil ou d'organe pariétal, qui le désigne déjà chez les Sauriens. Ce savant admet aussi l'homologie du *corpus epitheliale* et de l'épiphyse des Amphibiens avec la vésicule pinéale ou épiphysaire des Cyclostomes et, par conséquent, avec l'épiphyse des Reptiles.

Ainsi, les recherches de STUDNICKA donnent encore plus de poids à l'affirmation énoncée plus haut que l'organe frontal des Anoures n'est pas l'homologue de l'œil pariétal des Sauriens, comme l'ont soutenu DE GRAAF, SPENCER, etc., mais bien celui de l'épiphyse proprement dite de ces Reptiles.

Plus nous étendons nos recherches, plus s'affirme l'existence de deux organes sensoriels ancestraux dérivant du cerveau intermédiaire. Chacun de ces organes a mieux conservé, dans un des groupes actuels de Vertébrés, l'empreinte morphologique et histologique de ses fonctions sensorielles primitives. L'antérieur ou pariétal est le plus développé chez les Sauriens, où il constitue une vésicule optique encore reconnaissable. Il s'est complètement atrophié chez la plupart des Amphibiens, à l'exception de quelques genres d'Anoures, et forme une vésicule

optique rudimentaire chez les Cyclostomes; il a disparu chez les Oiseaux et les Mammifères. Le postérieur ou pinéal se différencie en un organe visuel chez les Cyclostomes seulement; il persiste, mais dégénéré, dans toute la série des Vertébrés, et, chez les Anoures, se sépare du thalamencéphale sous forme d'une vésicule, le *corpus epitheliale*, dont les caractères optiques primitifs se sont complètement effacés.

Pour pouvoir bien comprendre le rôle joué par l'épiphyse ou glande pinéale, il fallait commencer par déterminer le mode d'origine des deux organes visuels thalamencéphaliques des Cyclostomes. STUDNICKA y est parvenu et a montré que l'épiphyse représente comme l'organe pariétal un œil rudimentaire. C'est aussi à cette conclusion que je suis arrivé dans ce présent travail en m'appuyant sur les données embryogéniques incomplètes de SCOTT concernant le développement des Pétromyzontes. Je répondrai donc à la troisième et dernière des questions qui font l'objet de la partie générale de mon mémoire, en disant : Le *corpus epitheliale* des Anoures n'est pas une glande, mais un organe sensoriel dégénéré, lequel — étant donnée son homologie avec l'œil pariétal des Cyclostomes — a dû remplir autrefois des fonctions visuelles.

L'œil pariétal et l'œil pinéal ont-ils fonctionné simultanément, ou bien l'un est-il plus ancestral que l'autre? Dans l'état actuel de nos connaissances sur l'ontogenèse et la phylogenèse des Vertébrés, il est difficile de se prononcer pour l'une ou l'autre de ces hypothèses.

Pour moi, je tendrais à croire que l'œil pariétal est plus ancestral encore que le pinéal; car il s'est atrophié complètement dans les classes supérieures des Vertébrés et s'observe chez les Cyclostomes à un état plus rudimentaire que l'œil pinéal.

La vésicule optique pariétale des Pétromyzontes est actuellement recouverte par l'œil pinéal; il n'en devait pas être ainsi

dans les formes ancestrales de ces animaux, sans cela la fonction visuelle de l'organe pariétal devient incompréhensible. Forcément, cet organe faisait saillie sur la voûte cérébrale et était plus rapproché de la peau. Les changements qui se sont produits dans la position relative de ces deux vésicules optiques, le refoulement qu'a subi l'organe pariétal dans la phylogenèse, me paraissent plaider en faveur de sa plus grande ancienneté. Il en est de même de son apparition transitoire ou de sa disparition définitive dans la plupart des autres Vertébrés, à l'exception des Sauriens, dont les formes souches doivent être sans doute cherchées dans des périodes géologiques passablement reculées. Mon travail conduit encore à une autre conséquence : les formations encéphaliques que nous désignons sous le nom d'épiphyse ne sont pas tout à fait équivalentes dans la série des Vertébrés. Ainsi, l'épiphyse des Anoures adultes ne correspond pas à celle des Cyclostomes et à celle des Reptiles ; elle est incomplète, puisqu'il s'en est détaché l'organe frontal pendant l'évolution embryonnaire. Il faut réunir ces deux segments de l'évagination épiphysaire primitive pour avoir l'équivalent morphologique de l'épiphyse proprement dite des Sauriens. L'œil pinéal ou épiphysaire n'est pas une différenciation de la glande pinéale, il représente cette glande même, et s'il paraît parfois en être l'extrémité distale seulement, cela tient au processus de dégénérescence qui a frappé cet organe dans la suite des générations. Il suffit, pour le prouver, de comparer la genèse du *corpus epitheliale* chez *Bufo* et chez *Rana*.

EXPLICATION DE LA PLANCHE IX

cart. = cartilage.

c. a. = cerveau antérieur.

c. i. = cerveau intermédiaire.

c. gl. = cellules glandulaires de la peau.

com. sup. = commissure supérieure.

cr. = crâne.

ec. = ectoderme.

ep. = épiphyse.

l. c. = lame conjonctive vasculaire.

me. = méninges.

més. = mésoderme.

n. o. = nerf optique.

o. pr. = organe pariétal.

pa. = organe frontal ou *corpus epitheliale*.

pal. = pallium.

pe. = peau.

pi. = pigment.

pl. ch. = plexus choroïdes.

tr. v. = troisième ventricule.

v. s. = vaisseau sanguin.

Les dessins ont tous été exécutés à la chambre claire.

Fig. 1. Coupe transversale de *Rana esculenta*; larve de 3^{mm}. Zeiss. apo. 16^{mm}, oc. comp. 12, gross. $\times 187$.

Fig. 2. Coupe transversale de *Rana esculenta*; larve de 3^{mm},5. Zeiss. apo. 16^{mm}, oc. comp. 12, gross. $\times 187$.

Fig. 3. Coupe transversale de *Rana esculenta*; larve de 5^{mm},5. Zeiss. apo. 16^{mm}, oc. comp. 12, gross. $\times 187$.

Fig. 4. Coupe transversale de *Rana esculenta*; larve de 5^{mm},5. Zeiss. apo. 16^{mm}, oc. comp. 12, gross. $\times 187$.

Fig. 5. Coupe transversale de *Rana esculenta*; larve de 7^{mm},8. Zeiss. apo. 16^{mm}, oc. comp. 8, gross. $\times 125$.

Fig. 6. Coupe sagittale de *Rana esculenta*; larve de 12^{mm}. Zeiss. apo. 16^{mm}, oc. comp. 4, gross. $\times 62$.

Fig. 7. Coupe sagittale de *Rana esculenta*; larve de 14^{mm}. Zeiss. apo. 16^{mm}, oc. comp. 4, gross. $\times 62$.

Fig. 8. Coupe transversale de *Rana esculenta*; larve de 14^{mm}. Zeiss. apo. 16^{mm}, oc. comp. 4. Extrémité proximale de l'épiphyse, gross. $\times 62$.

Fig. 9. Coupe transversale de *Rana esculenta*; larve de 14^{mm}. Zeiss. apo. 16^{mm}, oc. comp. 4. Région médiane de l'épiphyse, gross. $\times 62$.

Fig. 10. Coupe transversale de *Rana esculenta*; larve de 14^{mm}. Zeiss. apo. 16^{mm}, oc. comp. 4. Organe frontal, gross. $\times 62$.

Fig. 11. Coupe transversale de *Rana esculenta*; larve de 14^{mm}. Zeiss. apo. 16^{mm}, oc. comp. 4. Organe frontal en rapport avec la région extra-vasculaire des plexus choroïdes, gross. $\times 62$.

Fig. 12. Coupe sagittale de *Rana esculenta*; larve de 35^{mm}. Zeiss. apo. 16^{mm}, oc. comp. 2. Organe frontal, gross. $\times 31$.

Fig. 13. Même figure montrant l'organe frontal plus grossi. Zeiss. apo. 16^{mm}, oc. comp. 12, gross. $\times 187$.

Fig. 14. Coupe sagittale de *Rana esculenta*; larve de 35^{mm}. Zeiss. apo. 16^{mm}, oc. comp. 8. Épiphyse, gross. $\times 125$.

Fig. 15. Coupe transversale de *Rana esculenta*; larve de 7^{mm},8. Zeiss. apo. 16^{mm}, oc. comp. 8, gross. $\times 125$.

Fig. 16. Coupe transversale de *Salamandra maculosa*; larve de 8^{mm}. Zeiss. apo. 16^{mm}, oc. comp. 2, gross. $\times 31$.

EXPLICATION DE LA PLANCHE X

<i>cart.</i> = cartilage.	<i>més.</i> = mésoderme.
<i>c. a.</i> = cerveau antérieur.	<i>n. o.</i> = nerf optique.
<i>c. i.</i> = cerveau intermédiaire.	<i>o. pr.</i> = organe pariétal.
<i>c. gl.</i> = cellules glandulaires de la peau.	<i>pa.</i> = organe frontal ou <i>corpus epitheliale</i> .
<i>com. sup.</i> = commissure supérieure.	<i>pal.</i> = pallium.
<i>cr.</i> = crâne.	<i>pe.</i> = peau.
<i>ec.</i> = ectoderme.	<i>pi.</i> = pigment.
<i>ep.</i> = épiphyse.	<i>pl. ch.</i> = plexus choroides.
<i>l. c.</i> = lame conjonctive vasculaire.	<i>tr. a.</i> = troisième ventricule.
<i>me.</i> = méninges.	<i>v. s.</i> = vaisseau sanguin.

Les dessins ont tous été exécutés à la chambre claire.

- Fig. 17. Coupe sagittale de *Salamandra maculosa*; larve de 12^{mm}. Zeiss. apo. 16^{mm}, oc. comp. 8, gross. $\times$ 125.
- Fig. 18 et 19. Coupes transversales de *Salamandra maculosa*; larve de 14^{mm}. Zeiss. apo. 16^{mm}, oc. comp. 4. Partie proximale de l'épiphyse s'ouvrant dans le troisième ventricule et partie moyenne tubuleuse de l'épiphyse, gross. $\times$ 62.
- Fig. 20-23. Coupes transversales de *Salamandra maculosa*; larve de 37^{mm}. Représentent l'extrémité proximale, la région moyenne et l'extrémité distale de l'épiphyse. Dans la fig. 23, cette région moyenne est fortement grossie. Im. hom. $\frac{1}{8}$ Seib. oc. comp. 4 Zeiss, gross. $\times$ env. 300.
- Fig. 24. Coupe sagittale de *Salamandra maculosa*; larve de 37^{mm}. Zeiss. apo. 16^{mm}, oc. comp. 8, gross. $\times$ 125.
- Fig. 25. Coupe transversale de *Salamandra maculosa*; larve de 37^{mm}. Zeiss. apo. 16^{mm}, oc. comp. 4. Pseudo-organe frontal, gross. $\times$ 62.
- Fig. 26. Coupe transversale de l'épiphyse d'un Triton de 13^{mm}. Zeiss. apo. 16^{mm}, oc. comp. 4, gross. $\times$ 62.
- Fig. 27. Coupe sagittale d'un jeune embryon d'*Acanthias* montrant l'épiphyse en voie de formation chez les Sélaciens, gross. $\times$ 125.

Ed. Béreanek del.

Lith. Werner & Wulfer, Frankfurt a. M.

EXPLICATION DE LA PLANCHE XI

<i>cart.</i> = cartilage.	<i>més.</i> = mésoderme.
<i>c. a.</i> = cerveau antérieur.	<i>n. o.</i> = nerf optique.
<i>c. i.</i> = cerveau intermédiaire.	<i>o. pr.</i> = organe pariétal.
<i>c. gl.</i> = cellules glandulaires de la peau.	<i>pa.</i> = organe frontal ou <i>corpus epitheliale</i> .
<i>com. sup.</i> = commissure supérieure.	<i>pal.</i> = pallium.
<i>cr.</i> = crâne.	<i>pe.</i> = peau.
<i>ec.</i> = ectoderme.	<i>pi.</i> = pigment.
<i>ep.</i> = épiphyse.	<i>pl. ch.</i> = plexus choroïdes.
<i>l. c.</i> = lame conjonctive vasculaire.	<i>tr. v.</i> = troisième ventricule.
<i>me.</i> = méninges.	<i>v. s.</i> = vaisseau sanguin.

Les dessins ont tous été exécutés à la chambre claire.

- Fig. 28. Coupe sagittale de *Rana esculenta*; larve de 14mm. Zeiss. apo. 16mm, oc. comp. 4. Le *corpus epitheliale* vient de se détacher de l'épiphyse, gross. $\times 62$.
- Fig. 29. Coupe sagittale de *Bufo vulgaris*; larve de 4mm,8. Zeiss. apo. 16mm, oc. comp. 12, gross. $\times 187$.
- Fig. 30. Coupe sagittale de *Bufo vulgaris*; larve de 8mm. Zeiss. apo. 16mm, oc. comp. 12, gross. $\times 187$.
- Fig. 31. Coupe sagittale de *Bufo vulgaris*; larve de 9mm,7. Zeiss. apo. 16mm, oc. comp. 12, gross. $\times 187$.
- Fig. 32. Coupe sagittale de *Bufo vulgaris*; larve de 11mm. Zeiss. apo. 16mm, oc. comp. 12, gross. $\times 187$.
- Fig. 33. Coupe sagittale de *Bufo vulgaris*; larve de 11mm,8. Zeiss. apo. 16mm, oc. comp. 8, gross. $\times 125$.
- Fig. 34-35. Coupe sagittale de *Bufo vulgaris*; larve de 12mm,5. Zeiss. apo. 16mm, oc. comp. 8 (fig. 34), gross. $\times 125$ et oc. comp. 12 (fig. 35), gross. $\times 187$.
- Fig. 36-37. Coupe sagittale de *Bufo vulgaris*; larve de 13mm. Zeiss. apo. 16mm, oc. comp. 8, gross. $\times 125$.
- Fig. 38. Coupe sagittale de *Bufo vulgaris*; larve de 14mm. Zeiss. apo. 16mm, oc. comp. 8, gross. $\times 125$.

Béraneck, Ed. 1893. "Contribution à l'embryogénie de la glande pinéale des Amphibiens." *Revue suisse de zoologie* 1(2), 255–288.

<https://doi.org/10.5962/p.318222>.

View This Item Online: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/38483>

DOI: <https://doi.org/10.5962/p.318222>

Permalink: <https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/318222>

Holding Institution

MBLWHOI Library

Sponsored by

MBLWHOI Library

Copyright & Reuse

Copyright Status: NOT_IN_COPYRIGHT

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at <https://www.biodiversitylibrary.org>.