

L. GALLIEN

Professeur à la Sorbonne

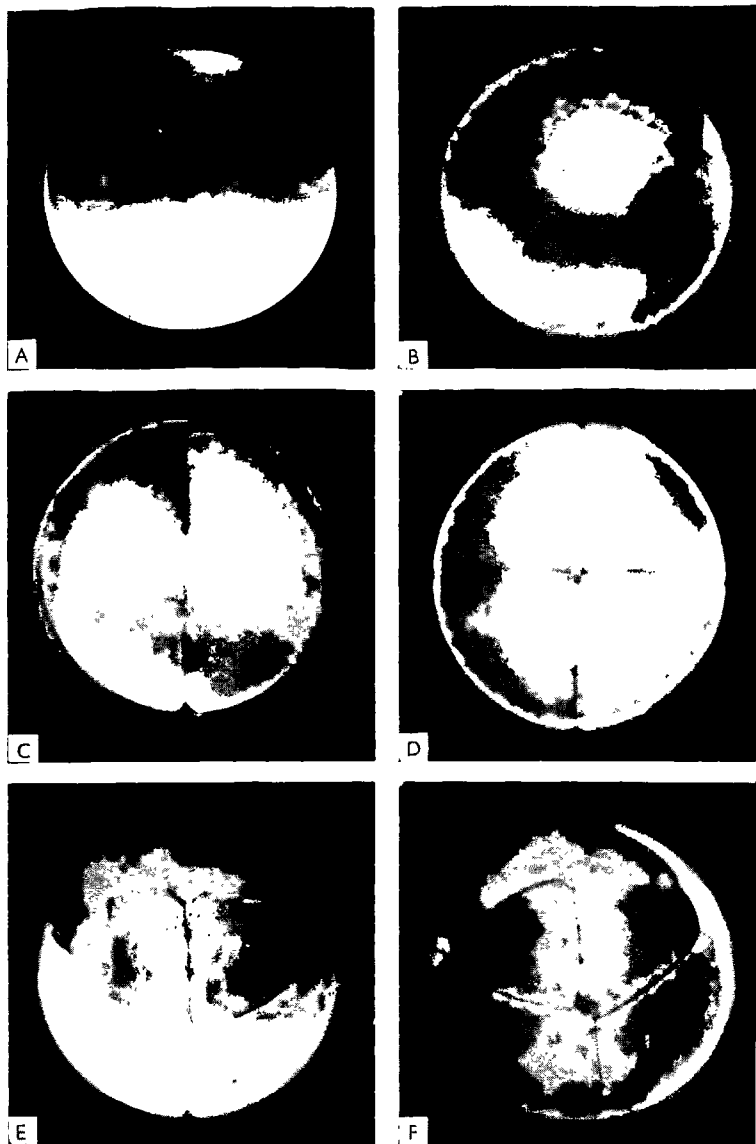
**PROBLÈMES ET CONCEPTS DE
L'EMBRYOLOGIE
EXPÉRIMENTALE**

L'AVENIR DE LA SCIENCE

collection dirigée par
JEAN ROSTAND

nouvelle série — n° 4

GALLIMARD



Photographies de quelques aspects de l'œuf de Pleurodèle au début du développement : A. Œuf fécondé en vue latérale. Tache de maturation au pôle animal; B. Œuf fécondé vu obliquement par le pôle animal au moment où débute le premier clivage. Position du globule polaire au milieu de la tache de maturation. Celle-ci s'étire. A droite, on voit l'annonce du sillon du premier clivage. A gauche, la zone plus sombre en V correspond au point de pénétration du spermatozoïde fécondant; C. Stade 2 blastomères; D. Stade 4 blastomères, l'un et l'autre vus par le pôle animal; E et F. Stade 8, vue oblique intéressant essentiellement l'hémisphère animal. Les 4 blastomères supérieurs sont pigmentés. En E, côté dorsal montrant le relèvement de la zone pigmentée qui s'arrête à la limite inférieure des blastomères animaux. Au-dessous, région du croissant dépigmenté. En F, côté ventral, le pigment noir descend au-delà des blastomères animaux et couvre une importante partie des blastomères végétatifs. L'indication de la symétrisation est extrêmement nette. (Original.)

*Tous droits de traduction, de reproduction et d'adaptation
réservés pour tous les pays, y compris la Russie.
© 1958 Librairie Gallimard.*

Les problèmes que pose le développement embryonnaire sont tous ceux que comporte la vie ramassée sous son aspect le plus condensé, en un germe riche des possibilités de son avenir, de sa capacité de créer un organisme inventeur d'adaptation, éventuellement créateur du psychisme le plus élevé.

Albert DALCQ.
(1948)

PRÉFACE

Cet ouvrage a été conçu comme une introduction aux études d'embryologie expérimentale. Son but est de présenter les éléments de base de cette discipline à l'intention d'étudiants dont les études biologiques sont déjà avancées.

Exposer les problèmes, montrer comment leur solution a progressé, définir les concepts auxquels on a abouti, marquer les limites de nos connaissances, présenter les incertitudes qui demeurent, telles ont été les voies majeures de l'effort tenté dans cette synthèse.

Le développement considérable pris au cours des dernières décennies par les recherches embryologiques, la tendance constante vers une analyse causale des phénomènes, ont élargi un champ que les études descriptives permettaient naguère de définir assez facilement. Actuellement, en effet, la cytologie, les mécanismes de la sexualité, la biochimie, la génétique physiologique, l'endocrinologie, sont des domaines qui interfèrent constamment dans l'étude des problèmes du développement. Aussi n'est-il pas tellement aisé de tenter une synthèse des faits connus, et de présenter leur enchaînement. En fait, à un niveau donné, cette tâche sollicite la collaboration de divers spécialistes travaillant en équipe.

Lorsque, voici quelques années, j'ai entrepris de préparer ce livre, je n'ai certes pas sous-estimé les difficultés qui se présentaient, pas plus que les limites et les imperfections qui devaient en résulter. Mais d'autre part, j'avais le sentiment que notre littérature biologique de langue française n'était pas tellement riche en mises au point ayant un caractère général. Il y a aussi quelques avantages didactiques à exposer selon une vue unitaire l'ensemble des problèmes du développement embryonnaire.

L'ouvrage devant rester par son volume d'une ampleur raisonnable, je me suis limité à la présentation des données fondamentales. J'ai réduit l'exposé des questions touchant à la gamétogenèse, à la biochimie, au développement larvaire, et j'ai laissé de côté les problèmes de la régénération. Nous disposons déjà pour ces sujets d'excellentes mises au point. En revanche, j'ai donné une certaine ampleur aux trois derniers chapitres. Deux sont relatifs au rôle du noyau dans le développement embryonnaire, le troi-

sième traite de la lignée germinale dans l'ontogénèse. Cette extension se légitime, à mon sens, par l'avenir promis à ces domaines et aussi, pour le dernier chapitre, parce que j'ai éprouvé un plaisir particulier à traiter des questions qui me sont plus spécialement familières.

Dans le choix des faits, je me suis efforcé de retenir souvent des cas concrets. Sans négliger les contributions apportées par l'ensemble des chercheurs, j'ai préféré pour un problème donné, analyser avec quelques détails une expérience ou un groupe d'expériences typiques, plutôt que de faire une revue extensive des travaux connus. L'illustration, aussi abondante que possible, a été exécutée avec talent par la dessinatrice de mon laboratoire, M^{me} Rognié-Tiannot, que je remercie vivement de son dévouement et de sa collaboration.

La bibliographie est divisée en deux parties. Une première série de références se rapporte aux ouvrages généraux et à des articles de mise au point. Dans une seconde partie sont groupés les travaux cités dans le cours de l'ouvrage. Ainsi le lecteur sera-t-il à même de trouver les éléments d'une information plus poussée, sur des points sollicitant particulièrement son attention. Un index des auteurs et des matières complète la présentation.

Je dois à l'amitié de Jean Rostand d'avoir préparé ce livre. Il m'avait demandé naguère une courte mise au point sur le sujet. Avec beaucoup de libéralité il a encouragé le développement du projet primitif. Il m'est agréable de lui exprimer mes remerciements. C'est avec le même plaisir que je les adresse aux éditeurs, les directeurs de la Librairie Gallimard, qui ont bien voulu accepter l'ouvrage pour leur belle collection « l'Avenir de la Science. »

Saint-Briac
15. IX. 56.

CHAPITRE I

L'EMBRYOLOGIE

Introduction. — Aperçu historique. — Les étapes du développement embryonnaire. — Signification de l'œuf et du développement embryonnaire.

INTRODUCTION

L'embryologie se propose de suivre le développement de l'individu, depuis l'œuf jusqu'au moment où, les organes essentiels étant mis en place et ayant acquis une capacité fonctionnelle suffisante, le jeune peut mener une existence libre. Cette phase initiale de l'ontogenèse couvre essentiellement la période préfonctionnelle de l'individu. Elle est caractérisée par des divisions et des mouvements cellulaires, des différenciations cytologiques, histologiques et morphologiques.

Le développement embryonnaire conduit, selon des séquences ordonnées, de l'état d'organisation relativement simple représenté par l'œuf fécondé, aux structures de plus en plus complexes dont l'adulte manifeste le plein épanouissement.

C'est un fait d'observation banal, en effet, que la vie d'un organisme est de courte durée, si on considère celle-ci à l'échelle du temps géologique. Périodiquement, l'individu après avoir atteint la haute différenciation structurale de l'adulte, meurt et c'est à partir d'un état plus simple, l'œuf précisément, qu'un nouvel être, relayant le parent, assurera la pérennité de la lignée. Ce retour périodique à l'état unicellulaire apparaît ainsi comme s'il était une conséquence de la complexité de l'adulte. Le phénomène est si général chez les êtres vivants qu'on le considère comme un des critères permettant de définir la vie.

Il existe un second mode de reproduction dit asexué, beaucoup moins répandu. Dans ce cas, c'est une partie plus ou

moins importante de l'individu souche qui se détache du parent. Ce fragment, après avoir subi une véritable embryogénie partielle, reconstitue un individu. Les faits de bouturage, de reproduction par propagules, par bourgeons, par scissiparité, correspondent à ce type de transmission de la vie, et, en un sens, on peut considérer que c'est le même individu qui continue. Les faits de reproduction asexuée, liés d'ailleurs à ceux de régénération, sont encore un aspect du développement embryonnaire.

APERÇU HISTORIQUE

Les problèmes du développement embryonnaire sont de ceux qui, dès les temps les plus reculés, ont sollicité la curiosité de l'esprit humain. Ils s'imposent dans la vie courante à tous les hommes, qu'il s'agisse de notre propre genèse ou de celle des animaux domestiques. Leur étude est même directement abordable sous sa forme la plus simple, la plus immédiatement sensible, lorsqu'on considère par exemple le développement de l'œuf d'une poule, celui d'une ponte de grenouille, ou encore le fœtus d'un Mammifère.

Longtemps, malgré tout, les tentatives n'ont guère pu dépasser une observation grossière, et c'est seulement avec le XIX^e siècle que l'embryologie s'est constituée sous sa forme moderne. Toute connaissance valable, tout progrès en ce domaine sont liés en effet à d'impérieuses servitudes.

Les stades initiaux de l'embryogenèse se déroulent dans l'œuf, c'est-à-dire à l'échelle microscopique. La plupart des œufs des Invertébrés accessibles à l'observation ont une dimension de l'ordre de 100 à 200 μ ¹, ceux des Amphibiens mesurent généralement de 1,5 à 2 millimètres. Il est certes de gros œufs, tels ceux des Poissons et des Oiseaux. Cependant le volume total, dans ce cas, ne doit pas faire illusion. Ainsi, dans la cellule-œuf de la poule représentée par le jaune, la zone fondamentale, au moins au début, est la cicatricule, c'est-à-dire la petite plage blanchâtre située superficiellement au pôle supérieur. Il résulte de cette première servitude que faute de moyens optiques appropriés — microscope, loupe perfectionnée — toute observation reste nécessairement superficielle. Or, le microscope fut inventé en 1590 par les Hollandais Hans et Zacharias Janssen, la première notion de cellule, d'ailleurs très approchée, est due à Robert Hooke (1665).

1. Le micron (μ) est le millième de millimètre.

Pendant une grande partie de son développement le germe, s'il se complique et si ses grands organes se définissent dans leur ensemble, reste longtemps très petit, le volume de l'œuf initial ne changeant guère. La position des nappes cellulaires et l'anatomie microscopique de l'embryon exigent pour être observés et compris une technique adéquate : celle des coupes qui permet l'étude de la structure interne des embryons, ainsi que leur reconstitution. C'est dans le dernier quart du XIX^e siècle que les techniques histologiques ont fait des progrès décisifs.

La confrontation des résultats descriptifs a permis de poser correctement les problèmes de l'embryologie et a conduit à l'expérimentation. Celle-ci exige l'emploi de techniques opératoires, qui feront leur apparition à partir de 1880. Chaque tournant dans les voies du progrès correspond à l'introduction de techniques nouvelles : micromanipulateur de Chabry, pratique des greffes embryonnaires de Spemann et son école, culture *in vitro* des explants, des tissus, des organes, détection et utilisation de substances hormonales puissamment morphogènes. La plupart de ces techniques ont été mises en œuvre au cours du présent siècle.

Il est une dernière servitude qu'on ne peut négliger : c'est l'esprit dans lequel les recherches sont conduites, c'est le climat intellectuel dans lequel vivent les chercheurs à une époque donnée. Il n'est peut-être pas de discipline biologique qui mène plus facilement que l'embryologie à des spéculations d'ordre métaphysique. Nous aurons l'occasion avec les travaux de Driesch d'en trouver un exemple éclatant. Une telle tendance est quasi inéluctable pour beaucoup d'esprits et, en elle-même, elle peut être un élément de progrès. L'essentiel est de bien séparer le domaine des faits de celui des idées. En bref, le principe du libre examen doit être à la base de toute recherche. L'esprit scolastique, le respect autoritaire de concepts révélés, pris à la lettre, a faussé pendant longtemps les démarches de la pensée. Ce n'est probablement pas simple hasard si le développement des idées libérales au XIX^e siècle est allé de pair avec l'établissement de la recherche embryologique sous sa forme moderne.

A cet égard, les dernières décennies du siècle actuel ne vont pas sans soulever quelques inquiétudes : doctrines autoritaires, mots tabous, puissance de conditionnement des propagandes, constituent un climat qui n'est guère favorable au plein épanouissement de la pensée libérale et au libre examen des problèmes.

Si on a dans l'esprit ces servitudes, on comprend le déroulement des grandes étapes par lesquelles est passée l'embryolo-

gie. Les philosophes et les naturalistes de l'antiquité n'ont pas manqué d'observer certains développements embryonnaires, d'en interpréter les aspects, et même d'ébaucher les principes de l'expérimentation. Dans la Grèce ancienne trois noms : Hippocrate, Aristote et Galien ont, à cet égard, dominé leur époque. Aristote (384-322 av. J.-C.) a laissé entre autres œuvres une embryogénie, avec son *Traité de la génération des animaux*. Les connaissances restent nécessairement superficielles faute de moyens techniques. Aux bases insuffisantes, Aristote suppléait par l'hypothèse ou la spéculation. Par exemple, dans la génération d'un organisme, la mère donne la matière de l'embryon, le père apportant la forme. La vie est conçue comme un principe immatériel animant la matière, et la nature est ordonnée par une intelligence suprême en vue d'un but, d'où le rôle des causes finales : animisme et finalité sont les fondements de la pensée d'Aristote.

Après l'effondrement du monde gréco-romain et l'action des Barbares, le Moyen Age sera marqué par une décadence de l'esprit de libre curiosité pour la nature. Ère de la Théologie et de la Scolastique, il ne verra guère de progrès dans l'ordre des sciences biologiques. En fait, jusqu'au XVIII^e siècle, la plus grande confusion régna quant à la genèse et au développement des êtres vivants.

Le prélude aux recherches embryologiques modernes se situe à la fin du XVII^e et au cours du XVIII^e siècle. Dans son livre de 1651, *Exercitationes de generatione Animalium*, Harvey, à la suite de ses observations sur l'œuf de poule et l'utérus gravide de Mammifères, établit la notion fondamentale que tout être vivant provient de l'œuf. Le dessin allégorique du frontispice de l'ouvrage porte l'axiome *Ex ovo omnia* qui deviendra *Omne vivum ex ovo*. Harvey décrit le développement du poulet comme une réalisation progressive. C'est exprimer là le concept de l'épigenèse qui s'oppose à celui de la préformation. L'utilisation du microscope permit à Leeuwenhoek, en 1677, de découvrir les « animalcules spermatiques », c'est-à-dire les spermatozoïdes. En 1672, Régnier de Graaf observe le follicule ovarien des Mammifères qui désormais porte son nom et qui contient l'ovule. Mais de Graaf considérait que le follicule représentait le gamète femelle, alors qu'en réalité ce follicule est l'édifice contenant l'ovule. Plus tard, Ludovic Jacobi (1725) réalise la fécondation artificielle de l'œuf de saumon; Réaumur et Bonnet (1740) découvrent la parthénogenèse chez les Pucerons; Spallanzani, entre autres expériences, réussit l'insémination artificielle chez la chienne (1780). Il montre, sur les grenouilles, que le sperme est fécondant, car si on l'empêche

d'atteindre les œufs, en protégeant les cuisses des mâles par de petits caleçons de taffetas ciré, les œufs ne se développent pas (1786). De cette époque datent encore les travaux d'Albrecht von Haller.

La thèse présentée en 1759, par un jeune médecin allemand G. F. Wolff, devant l'Université de Königsberg, marque une date remarquable dans la marche des études embryologiques. Étudiant le développement de l'œuf de poule, Wolff y pose clairement le concept de l'épigenèse. Il ne réussit pas d'ailleurs à convaincre ses contemporains.

En effet, la plupart des savants de l'époque sont favorables au concept préformiste, notamment Haller, Spallanzani, Réaumur, Bonnet. Celui-ci, vraisemblablement impressionné par ses observations sur la parthénogenèse des Pucerons, développe l'hypothèse de l'emboîtement des germes : l'ovaire d'Ève, mère de l'espèce humaine aurait contenu, emboîtés les uns dans les autres, tous les germes humains venus et à venir, d'autant plus petits qu'ils sont plus éloignés dans le temps de la première femme. On retrouve à propos de cet exemple la tendance à harmoniser les observations, avec les idées bibliques.

L'œuvre de ces pionniers reste marquée par le débat, aujourd'hui sans objet, entre ovistes et animalculistes. Pour les premiers, l'œuf est tout, le sperme ne compte guère. La parthénogenèse donnait évidemment un support apparent à ce concept. Pour les animalculistes, à la tête desquels on trouve assez naturellement Leeuwenhoek, ce n'est pas l'œuf, mais le spermatozoïde qui est l'élément dans lequel se tient ramassé le jeune préformé. L'œuf n'est que le terrain nutritif du germe. Dalenpatius et Hartsoecker dessinent même le fœtus ramassé dans la tête spermatique.

Au total, ces savants qui eurent à se débattre entre des observations partielles difficiles, l'emploi de moyens optiques encore primitifs, le conditionnement intellectuel par des idées reçues, couramment admises à l'époque, mais fausses, eurent un extrême mérite. Grâce à eux, la méthode expérimentale s'institue peu à peu, et les concepts de préformation et d'épigenèse, sur lesquels nous allons revenir, se trouvent posés.

Dans la première moitié du XIX^e siècle, les recherches sont essentiellement consacrées à l'étude descriptive du développement des divers organismes. Prévost et Dumas (1824), reprenant les travaux de Spallanzani, réalisent la fécondation de l'œuf de grenouille. Ils observent la segmentation, sans en saisir la signification. K. E. von Baer, professeur à Königsberg et Saint-Petersbourg, domine l'époque. On lui doit en particulier la découverte du véritable ovule des Mammifères, et la

théorie des feuilletts germinatifs, selon laquelle les diverses parties de l'embryon se développent par différenciation successive de feuilletts primitifs. La notion d'ectoderme, de mésoderme, d'endoderme se dégage de l'œuvre de von Baer.

La seconde partie du siècle est caractérisée par un développement considérable des recherches embryologiques. Cet essor est dans une large mesure la conséquence de la publication par Ch. Darwin de son ouvrage, *l'Origine des Espèces* (1859), et du succès de la doctrine évolutionniste.

En 1864, Fritz Müller, adepte enthousiaste du transformisme, exposait, dans son opuscule *Für Darwin*, l'idée que les phases par lesquelles l'organisme passe au cours de son développement étaient un rappel transitoire, une répétition abrégée des états successifs atteints par l'Espèce au cours de l'Évolution. Cette idée, déjà suggérée par l'Allemand Meckel en 1815 et le Français Serres en 1842, fut reprise par E. Hæckel qui en fit la *loi biogénétique fondamentale* : le développement individuel ou ontogenèse, résume la phylogenèse, c'est-à-dire le développement de la lignée. Hæckel avançait sa théorie audacieuse de la *gastraea*, celle-ci étant l'hypothétique ancêtre des Métazoaires.

Dans la pensée de ces savants, l'étude de l'embryogénie, permettant de retrouver la trace des états antérieurs des organismes, devait dégager leur parenté réelle et reconstituer l'Évolution. Aussi l'embryologie descriptive des divers groupes d'animaux s'imposait-elle à l'attention des zoologistes. Il n'est pas sans intérêt de noter qu'en liaison avec cette tendance, s'ouvrent rapidement à partir de 1870 et un peu partout des laboratoires maritimes : Concarneau, Marseille, Banyuls, Roscoff, Wimereux pour la France, auxquels les noms de Coste, Marion, Lacaze-Duthiers, Giard, restent attachés, cependant qu'à l'étranger les Instituts de Naples, Messine, Plymouth, Helgoland, Bergen, Woodshole, Pacific Grove deviennent d'actifs foyers de recherche.

Si la marche des idées ne s'est pas pleinement infléchie dans le sens des idées de Hæckel, il reste que celles-ci ont été un puissant levain auquel les études d'embryologie descriptive doivent beaucoup.

En 1874, W. His formule l'idée que chez l'embryon parvenu à un certain stade du développement, les ébauches évoluent de façon autonome. C'était avancer le concept de la mosaïque. Au cours de ces années, les techniques d'observation faisaient des progrès décisifs, notamment avec la méthode des coupes qui permet l'étude de la structure interne des embryons, ainsi que leur reconstitution. L'utilisation de la loupe binoculaire

réalisée par Greenough vers 1895 a largement facilité l'observation sur le vivant et permis la microchirurgie des embryons.

Les progrès de l'embryologie au XIX^e siècle ont marché de pair avec d'autres disciplines biologiques, notamment la cytologie. Dujardin (1835), Schleiden (1838-1840), Schwann (1839), établissent la théorie cellulaire. Les gamètes seront alors correctement interprétés comme des cellules. L'analyse et la compréhension de la fécondation par Thuret (1854) chez le *Fucus*, O. Hertwig (1875), Selenka (1879) chez l'oursin, H. Fol (1876) chez l'étoile de mer est une nouvelle étape. Le mécanisme de la caryocinèse est élucidé entre 1873 et 1882 (Schneider, Bütschli, Strasburger, Flemming). Enfin, chez le Nématode *Ascaris megalocephala*, Van Beneden (1883), puis O. Hertwig (1890) révèlent respectivement les mécanismes de la maturation de l'œuf et ceux de la gamétogenèse.

Les découvertes de la cytologie ont évidemment une portée qui a dépassé le cadre de l'embryologie proprement dite. Mais elles ont été l'élément préalable à son développement ultérieur.

Si l'embryologie fut nécessairement descriptive en ses débuts, la fin du siècle devait voir les premières tentatives expérimentales. L'Allemand W. Roux travaillant sur l'œuf de grenouille (1885-1887) et le Français Chabry opérant sur les œufs d'Ascidies (1887), furent les pionniers de cette orientation nouvelle de l'embryologie : mécanique embryonnaire (*Entwicklungsmechanik* de Roux), embryologie causale (A. Brachet), physiologie du développement, ou encore embryologie expérimentale, selon la terminologie qui tend à prévaloir actuellement.

L'analyse causale du développement prendra de plus en plus d'importance avec le présent siècle. Les études descriptives sans être abandonnées ont livré l'essentiel, et c'est désormais l'étude expérimentale qui sollicite dans tous les pays l'attention des biologistes. En fait, l'embryologie expérimentale est devenue une discipline majeure au sein de la biologie moderne. Elle a ses revues spécialisées : *Roux'Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen*, *Journal of Morphology*, *Journal of Experimental Zoology*, *Journal of Embryology and Experimental Morphology* (créé en 1953). Actuellement, un Institut international d'Embryologie, siégeant à Utrecht, se propose de coordonner les recherches et de faciliter les échanges d'informations entre les embryologistes du monde entier.

LES ÉTAPES DU DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

Si nous considérons un Métazoaire, on constate que son développement se présente comme une série de réalisations progressives, ordonnées selon une séquence définie et hiérarchisée, dont le point de départ est l'œuf fécondé. Il est commode, pour l'exposé des faits et pour utiliser un langage adéquat, de découper en quelques grandes étapes l'évolution de cet organisme. Chaque étape sera caractérisée par un événement morphologique ou physiologique majeur.

Nous partons de l'œuf fécondé, ce qui implique que nous laissons de côté les faits de reproduction asexuée et le cas de la parthénogenèse. S'il est évident que ceux-ci ne doivent pas être négligés, ils ne modifient pas la ligne générale que nous nous proposons de tracer. Nous aurons souvent en vue le développement des Échinodermes et des Amphibiens, parce que les concepts fondamentaux nés de l'expérimentation résultent, pour une large part, de l'étude du développement de ces formes. Au passage, nous indiquerons les variantes ou les réserves qu'impliquent la considération d'autres types.

Dans le développement d'un organisme, nous pouvons distinguer une première période dite préfonctionnelle, au cours de laquelle la différenciation morphologique et physiologique s'effectue, amenant les organes à être aptes à entrer en fonction. C'est la phase embryonnaire. On considère que celle-ci s'achève au moment où l'organisme commence à mener une vie individuelle libre, par exemple le *pluteus* de l'oursin, le jeune têtard, lorsque celui-ci commence à nager. Une seconde période suit, qualifiée de période fonctionnelle. Elle est caractérisée par la vie libre et couvre le reste de l'existence. Elle suppose que l'édification organique a abouti à un individu constitué en une unité harmonieuse, capable d'une adaptation constante aux variations des milieux et finalement aussi, capable de se reproduire.

PHASE EMBRYONNAIRE OU PRÉFONCTIONNELLE DU DÉVELOPPEMENT.

Le point de départ de l'ontogenèse est l'œuf fécondé. D'une manière constante, l'acte de la fécondation, marqué par des remaniements profonds, est suivi du clivage de l'œuf. Nous désignons désormais celui-ci par le terme très général de *germe*.

En fait, il est nécessaire pour aborder l'analyse expérimentale de remonter au-delà de la fécondation en étudiant attentivement la genèse des gamètes, et singulièrement l'édification et la constitution du gamète femelle.

La *segmentation* est la seconde étape que va traverser le germe. Celui-ci se clive en un certain nombre de cellules filles ou blastomères, sans que ceux-ci subissent des remaniements spatiaux sensibles et sans augmentation du volume total du germe. La multiplication cellulaire du germe entraîne celle des noyaux et, par voie de conséquence, modifie le rapport nucléoplasmatique des cellules embryonnaires. Le résultat du clivage est la formation d'une masse dont la surface externe présente l'aspect d'une mûre d'où le nom de *morula* donné au germe à ce stade. Avec la continuation des divisions cellulaires, on voit une cavité centrale, le blastocèle ou cavité de segmentation, se creuser dans le germe qui devient alors une *blastula*. La paroi est formée de blastomères de plus en plus petits et nombreux qui tendent à s'arranger en un feuillet. Un aspect typique de ce stade nous est fourni par la blastula de l'oursin (fig. 42 G).

Clivage et blastula ne se présentent pas toujours sous cet aspect classique. Chez les Insectes par exemple, les divisions cellulaires s'effectuent, mais le cytoplasme ne se divise pas en même temps. Chaque énérgide constituée par un noyau et un centrosome baignant dans l'œuf indivis émigre à la périphérie et c'est alors seulement que les cloisons cellulaires apparaissent. Chez les Trématodes monogénétiques, le germe au début du clivage est une masse syncytiale peuplée de noyaux. L'homologue de la blastula chez les Mammifères est une masse pleine.

A la suite de la segmentation commence une étape capitale de la morphogenèse. Elle est caractérisée par des remaniements spatiaux, des mouvements cellulaires qui déplacent les diverses régions du germe les unes par rapport aux autres. Cependant l'unité de celui-ci est maintenu et l'ensemble reste cohérent. On donne le nom de *morphochorésis*, d'après le vocable d'Hoadley repris et généralisé par Dalcq, à l'ensemble de ces phénomènes. L'un des aspects les plus importants du morphochorésis correspond à la *gastrulation* caractérisée par l'immigration en profondeur de certains groupes cellulaires primitivement superficiels. Les modalités de la gastrulation sont complexes et variables selon les groupes. Dans un des types les plus simples, chez les Échinodermes, la gastrulation se traduit par l'enfoncement d'un hémisphère, l'hémisphère végétatif, dans l'autre, de sorte que le germe se présente comme une coupe à double paroi enserrant le blastocèle. L'orifice ouvert à l'extérieur et qui suit le trajet de l'invagination est

L. GALLIEN

PROBLÈMES ET CONCEPTS DE L'EMBRYOLOGIE EXPÉRIMENTALE

L'ouvrage a été conçu comme une introduction aux études d'embryologie expérimentale, à l'intention d'étudiants ayant déjà un fond de connaissances biologiques. C'est donc une synthèse des faits classiques, en même temps qu'une mise au point des données les plus récentes. L'une des idées directrices a été de dégager les grands concepts qui ont progressivement émergé des travaux au cours du présent demi-siècle et d'en montrer la liaison.

L'embryologie expérimentale suppose la connaissance préalable d'un fond descriptif. Un des premiers chapitres a donc été consacré à l'exposé du développement de quelques types fondamentaux : Spiralia, Echinodermes, Ascidies, Amphioxus, Amphibiens, Poissons, Oiseaux. Parce qu'il est bon pour le lecteur d'avoir une idée concrète de la manière dont les concepts ont pu naître, un autre chapitre traite des méthodes et techniques en embryologie.

Après un bref rappel historique, les faits relatifs au développement mosaïque et à la régulation sont passés en revue. De celle-ci émerge la notion de détermination progressive dans le germe. Une large place a été consacrée aux expériences poursuivies chez les Echinodermes et les Amphibiens.

La somme considérable de nos connaissances relatives à l'induction est exposée dans cinq chapitres : induction primaire, effets régionaux, nature de l'induction, inductions secondaires et d'ordre supérieur, xéno-inductions, induction et organogénèse.

Dans deux chapitres sont analysées les relations entre noyau et cytoplasme au cours de l'ontogénèse : activités géniques, hétéropléidie, rôle cytophysiologique du noyau dans l'hybridation.

Enfin l'étude du système germinal conçue comme une synthèse des processus embryologiques fait l'objet d'un dernier chapitre.

L'ouvrage comporte près de 600 pages, il est illustré de 221 dessins. La bibliographie est divisée en deux parties, l'une se référant aux ouvrages et articles généraux, l'autre aux travaux originaux. Un index des auteurs et des matières complète la présentation.