

<b>Zeitschrift:</b>	Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles
<b>Herausgeber:</b>	Société Vaudoise des Sciences Naturelles
<b>Band:</b>	38 (1902)
<b>Heft:</b>	145
 <b>Artikel:</b>	Contribution à l'étude du développement de la capsule surrénale de la souris
<b>Autor:</b>	Roud, Auguste
<b>DOI:</b>	<a href="https://doi.org/10.5169/seals-266765">https://doi.org/10.5169/seals-266765</a>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 11.01.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles

Vol. XXXVIII.

N<sup>o</sup> 145.

1902

---

## CONTRIBUTION A L'ÉTUDE

DU

### Développement de la Capsule surrénale de la Souris

PAR LE

**Dr Auguste ROUD,**

Professeur extraordinaire d'anatomie à l'Université de Lausanne.

(Planches XXXV-XXXVIII.)

---

## PREMIÈRE PARTIE

Il a paru dans ces dernières années un grand nombre de travaux sur le développement de la capsule surrénale. Malgré l'abondance des documents, cette question ne progresse guère et les publications les plus récentes n'ont pas réussi à faire régner l'accord entre les anatomistes.

Pourtant, à plusieurs points de vue, il y aurait un réel intérêt à connaître d'une façon exacte le mode de formation de la capsule surrénale. La connaissance du développement pourrait, dans une large mesure, contribuer à déterminer la nature encore discutée de cet organe.

Au sujet de la nature de la capsule, les anatomistes se partagent en effet en deux groupes.

Pour les uns, la capsule tout entière est un organe unique, épithéial, glandulaire, une glande close dont le produit de sécrétion est déversé dans les vaisseaux sanguins ou dans les vaisseaux sympathiques.

Pour d'autres anatomistes, la capsule surrénale, comme

l'hypophyse, est formée de deux organes différents, l'écorce et la moelle : le premier, d'origine épithéliale et de nature glandulaire, le second, d'origine nerveuse.

En faveur de la nature glandulaire, on peut faire valoir un certain nombre de faits.

On peut citer à cet égard l'hypertrophie compensatrice qui survient après l'extirpation unilatérale et qui intéresse non seulement l'écorce, mais aussi, dans une certaine mesure, la substance centrale.

On peut signaler aussi le fait qu'il existe parfois dans les cordons cellulaires de la substance corticale des lumières étroites, autour desquelles les cellules sont disposées d'une façon régulière. Si la présence de ces lumières glandulaires est exceptionnelle et contestée chez les vertébrés supérieurs, leur existence paraît bien établie chez les vertébrés inférieurs. Pettit (19)<sup>1</sup> a montré que chez l'anguille tous les cordons cellulaires forment des cylindres creux, dans lesquels s'accumule une substance dérivée des cellules glandulaires. Chez l'anguille, la capsule est une glande au sens propre du mot. Elle est le siège de phénomènes sécrétaires se traduisant par des processus histologiques.

D'après Guieysse (7), on observe chez le cobaye, pendant la gestation, des modifications importantes des cellules corticales dénotant une activité sécrétoire énergique.

Dans la substance médullaire, il y a aussi des dispositions anatomiques et des processus histologiques qui parlent en faveur de sa nature glandulaire.

Une disposition importante à signaler, c'est le rapport intime des cellules médullaires et des vaisseaux. Ces derniers, très nombreux, sont pour la plupart de larges capillaires dilatés dont la paroi est formée uniquement par l'endothélium vasculaire. Les cellules médullaires sont dis-

<sup>1</sup> Ce chiffre et les suivants se rapportent à la bibliographie placée à la fin de ce travail.

posées assez régulièrement autour de la lumière des vaisseaux et reposent directement sur la mince membrane endothéiale. En certains points, comme l'ont montré les recherches de Manasse (16) et celles plus récentes d'Andersson (10), l'endothélium fait défaut. En ces points, les cellules médullaires forment à elles seules la paroi vasculaire, et une de leurs faces est baignée par le sang.

A l'intérieur des vaisseaux du parenchyme, on trouve à l'examen microscopique une masse formée par un grand nombre de petits grains colorés en brun clair par l'acide chromique. Ce serait là un produit élaboré par les cellules médullaires.

Andersson a étudié la formation de cette substance chez le chat et le lapin. Après fixation de la capsule par le bichromate de potasse et coloration des coupes à l'hématoxylie ferrique de Heidenhain, on constate dans les cellules médullaires la présence de nombreux grains colorés, les uns en brun clair, d'autres en brun foncé, d'autres en noir. Ces mêmes grains, on les retrouve en nombre parfois considérable dans les vaisseaux. On peut observer leur passage à travers l'endothélium vasculaire, mais c'est principalement aux points où cet endothélium fait défaut que ces grains émigrent hors des cellules et pénètrent dans le sang. Ces grains constituent un produit de sécrétion cellulaire déversé directement dans le courant sanguin.

Ayant traité des capsules surrenales de chat par la méthode d'Andersson, nous avons obtenu des figures semblables à celles publiées par cet auteur.

Les anatomistes qui voient dans la substance médullaire un organe essentiellement nerveux se basent sur les considérations suivantes.

Il existe dans la substance médullaire — mais parfois aussi dans la substance corticale — des cellules nerveuses ganglionnaires, typiques, en relation avec des fibres ner-

veuses. L'abondance des éléments nerveux sympathiques peut s'expliquer en partie par la richesse de la capsule en vaisseaux sanguins. Il semble d'ailleurs que quelques anatomistes se sont plu à exagérer l'importance et le nombre de ces cellules ganglionnaires. Sans doute, elles sont nombreuses chez certaines espèces animales (homme, veau) ; chez d'autres elles sont rares et font même complètement défaut chez la souris.

La présence de cellules nerveuses ne suffit pas pour faire du parenchyme médullaire un organe nerveux, mais quelques anatomistes ont prétendu qu'il existe des formes de transition entre les cellules nerveuses et les cellules médullaires. Ces dernières ne seraient donc que des cellules nerveuses modifiées.

Enfin pour beaucoup d'anatomistes, la nature nerveuse de la substance centrale découle de son origine aux dépens d'un ganglion du sympathique.

La connaissance de l'organogenèse de la glande surrénale est donc d'une grande importance et seule elle nous permettra de décider si la capsule représente un organe unique ou deux organes emboîtés l'un dans l'autre.

Si la substance médullaire n'est qu'une portion différenciée de l'ébauche épithéliale primitive, nous serons forcés de reconnaître dans la capsule un organe unique, épithérial, glandulaire.

Si, au contraire, l'étude du développement nous apprend que la moelle a une origine spéciale, nous serons amenés à admettre dans la capsule la présence de deux organes différents : l'un épithérial, glandulaire, l'autre d'origine nerveuse, mais profondément modifié et fonctionnant peut-être comme une glande.

Avant d'exposer nos recherches personnelles sur ce sujet, nous voulons donner un court aperçu des travaux faits par d'autres anatomistes dans les différentes classes des vertébrés.

### Sélaciens.

Les sélaciens possèdent deux groupes différents d'organes considérés, à tort ou à raison, comme les homologues de la capsule surrénale des vertébrés supérieurs.

L'un de ces groupes consiste en une série d'organes pairs désignés sous le nom de corps suprarénaux ou capsules paires.

La seconde formation consiste en un corps impair, appelé corps interrénal ou capsule impaire.

D'après *Balfour* (2), les capsules paires sont représentées par deux rangées de petits corps disposés segmentairement de chaque côté de la colonne vertébrale, sur les branches de l'aorte dorsale. Chaque capsule se compose d'un certain nombre de lobes et se divise en une couche périphérique formée de cellules disposées en colonnes et une substance centrale formée de cellules polygonales irrégulières. Ces corps renferment de nombreuses cellules nerveuses ganglionnaires.

Le corps interrénal est un organe impair, situé entre l'aorte dorsale et la veine caudale, au devant des capsules paires dont il est indépendant. Ce corps est entouré d'une tunique propre. Il est divisé par des cloisons en compartiments remplis de cellules polygonales contenant des globules graisseux.

Pour *Balfour*, les capsules paires dérivent des ganglions sympathiques. L'ébauche de chaque ganglion se divise en deux parties, l'une nerveuse, l'autre glandulaire. La première forme les ganglions sympathiques de l'adulte, la seconde forme les capsules surrénales.

Le corps interrénal se développe aux dépens de cellules mésoblastiques indifférentes, entre les deux reins, à la place qu'il occupe chez l'adulte.

*Balfour* admet que chez les vertébrés supérieurs le corps interrénal et les capsules paires se réunissent pour former

la capsule surrénale. Le corps interrénal, d'origine méso-blastique, est l'homologue de la substance corticale, tandis que les capsules paires, d'origine nerveuse, représentent le parenchyme médullaire de la capsule des mammifères.

*Weldon* (29) fait dériver les capsules surrénales des sélaciens des reins primitifs.

Pour *van Wijhe* (31), l'ébauche de la capsule impaire est un épaississement de l'épithélium de la cavité du corps, situé à côté de la racine du mésentère. Au début, il existe deux ébauches qui plus tard se fusionnent en une seule. Les capsules paires dérivent des ganglions du sympathique.

*Aichel* (1) ne partage pas les vues de Balfour et de *van Wijhe* sur l'origine de la capsule des Elasmobranches. Pour lui, le corps interrénal qui apparaît le premier, a une ébauche paire. Cette ébauche consiste en une prolifération cellulaire de la paroi interne des néphrostomes des reins primitifs. Ces ébauches paires et segmentaires se réunissent en un corps impair.

Les corps suprarénaux n'apparaissent que beaucoup plus tard. Leurs ébauches paires et segmentaires dérivent des canalicules transversaux des reins primitifs.

### **Amphibiens.**

Chez les amphibiens les capsules surrénales sont fragmentées en de nombreux petits corps disséminés sur le trajet des vaisseaux afférents du rein.

*Semon* (24) a étudié leur développement chez l'*Ichthyophis glutinosus*. Il a constaté que ces corps dérivent de l'épithélium des corpuscules de Malpighi du rein précurseur. Ces capsules, paires et segmentaires, correspondent au corps interrénal des sélaciens.

*Semon* ne se prononce pas sur l'origine de la partie soi-disant nerveuse de la capsule, partie qui correspond aux corps suprarénaux des sélaciens. Dans cette partie ner-

veuse on ne constate d'ailleurs pas de cellules ganglionnaires chez l'*Ichthyophis glutinosus*, tandis qu'il en existe chez la grenouille.

*Srdinko* (25) a étudié le développement de la capsule de la grenouille, capsule dans laquelle on trouve des éléments corticaux et médullaires bien caractérisés. La partie corticale dérive de l'épithélium péritonéal sur la face interne du corps de Wolff. Les éléments médullaires apparaissent plus tard sur le côté postéro-interne du rein primitif. Il semble que *Srdinko* admet l'origine épithéliale de ces cellules médullaires, mais il ne le dit pas d'une façon explicite dans son travail. Des cellules nerveuses ganglionnaires pénètrent aussi dans la capsule. Chez l'embryon et chez l'adulte, il existe des formes de transition entre les cellules médullaires et les cellules corticales, probablement aussi entre les cellules médullaires et ganglionnaires.

### Reptiles.

Chez les reptiles, les capsules surrénales sont des corps allongés, jaunâtres, formés de deux sortes d'éléments situés, les uns du côté dorsal, les autres du côté ventral.

Du côté dorsal, ce sont des amas de cellules se colorant en brun par le bichromate de potasse. Elles correspondent par conséquent aux cellules médullaires des oiseaux et des mammifères.

Du côté ventral, ce sont des cordons ou des tubes formés de cellules riches en granulations graisseuses. Ces cordons cellulaires correspondent aux éléments corticaux des vertébrés supérieurs.

Pour *Waldeyer* (28) et *Leydig* (15) la capsule surrénale est un reste du corps de Wolff.

*Braun* (3) attribue une double origine à l'organe surrénal. Les masses dorsales (médullaires) dérivent du sympathique, comme les capsules paires des Elasmobranches. Les

cordons cellulaires situés du côté ventral apparaissent au sein du mésoderme dans le voisinage immédiat des veines cardinales et de la veine cave inférieure.

*Weldon* (29) soutient que les cordons cellulaires corticaux dérivent de l'épithélium des glomérules du corps de Wolff. L'ébauche de la capsule est en relation étroite avec la glande sexuelle.

*Mihalcovics* (17) n'admet pas cette origine de la capsule aux dépens du corps de Wolff. Pour lui, la glande génitale et la capsule proviennent toutes deux de l'épithélium du cœlome.

Pour *Hoffmann* (9), la partie corticale de la capsule dérive, comme la glande génitale, des corpuscules de Malpighi du corps de Wolff, tandis que la partie médullaire dérive du sympathique.

### Oiseaux et mammifères.

*Remak* (21) fait dériver la capsule surrénale du poulet du système nerveux génital. L'ébauche tout entière est d'origine nerveuse. Au centre de l'ébauche les cellules gardent leur caractère nerveux et forment la substance médullaire. Dans les couches périphériques elles s'infiltrent de graisse et forment la substance corticale.

*His* (8) et *Waldeyer* (28) considèrent la capsule surrénale du poulet comme un reste du corps de Wolff.

*Von Brunn* (4) qui a étudié le développement de la glande surrénale chez le poulet, le chien, le lapin, admet que cet organe se développe aux dépens des cellules du feuillet moyen. Il y a deux ébauches, l'une pour l'écorce, l'autre pour la moelle. Le blastème de la substance corticale est situé dans le voisinage de l'aorte, celui de la substance médullaire est accolé à la veine cardinale.

*Kölliker* (14) soutient que chez l'embryon de lapin du douzième jour, la capsule apparaît au sein du mésoderme.

Les deux capsules sont réunies à leur extrémité inférieure de façon à former un seul organe. Il reconnaît les rapports intimes de l'ébauche surrénale et d'un ganglion nerveux, et il admet que le même blastème donne naissance, par sa partie supérieure à la capsule, par sa partie inférieure au plexus solaire.

*Janosik* (12) a étudié la formation de la capsule chez des embryons d'oiseaux (poulet, pigeon, caille) et de mammifères (porc, chien, lapin). L'ébauche suprarénale dérive de l'épithélium péritonéal. Au début, elle est en rapport intime avec l'ébauche de la glande sexuelle. Plus tard, ces deux organes sont séparés par des vaisseaux et s'éloignent l'un de l'autre. La masse cellulaire, dérivée de l'épithélium du cœlome, donne naissance aux deux substances de la capsule. Le sympathique ne joue aucun rôle dans la formation du parenchyme médullaire. Il ne fournit que les éléments nerveux.

Pour *Mitsukuri* (18) l'ébauche de la capsule apparaît chez le lapin au sein du mésoderme. Cette ébauche primitive, mésodermique, ne donne naissance qu'au parenchyme cortical. La substance médullaire dérive du sympathique. Les cellules d'un ganglion du plexus abdominal pénètrent dans l'ébauche primitive. Elles occupent d'abord les couches périphériques, gagnent ensuite le centre de l'ébauche et se transforment en éléments médullaires.

*Gottschau* (6) constate que chez les mammifères (lapin, mouton, porc) la première ébauche de la capsule est un amas cellulaire accolé à la paroi des gros vaisseaux veineux (veine cave inférieure, veine rénale, veine spermatique). Ces cellules qui paraissent dériver du mésoderme non épithéial s'ordonnent ensuite en cordons réguliers. Dans les périodes tardives du développement embryonnaire ou seulement après la naissance, la substance médullaire se forme aux dépens de la substance corticale. Cette transformation des couches profondes de la substance corti-

cale en parenchyme médullaire se poursuit encore chez l'adulte.

Des éléments du sympathique pénètrent bien à l'intérieur de la capsule, mais ils ne prennent aucune part à la formation de la moelle. Ils ne fournissent que des éléments nerveux.

D'après *Mihalcovics* (17), la glande surrénale des mammifères dérive de l'épithélium du cœlome. Elle apparaît au devant de l'extrémité proximale de la glande génitale, sur le bord interne du rein primitif, sous la forme de cordons cellulaires séparés par des septa conjonctifs. Bientôt ces cordons se détachent de l'épithélium, s'enfoncent dans le tissu mésodermique entre l'aorte et le corps de Wolff.

*Semon* (24) admet que chez le poulet la glande génitale et la glande surrénale proviennent des canalicules et des corpuscules de Malpighi du corps de Wolff.

Pour *Valenti* (27) les deux glandes génitale et surrénale du poulet dérivent de l'épithélium du cœlome.

*Inaba* (11) a étudié le développement de la capsule de la souris. Chez ce rongeur, la substance médullaire occupe le centre de l'organe et est nettement séparée de l'écorce. Parfois cependant elle présente une disposition anormale. Chez une souris nouveau-née, la substance médullaire de la capsule gauche donne naissance à un prolongement qui traverse l'écorce, atteint l'enveloppe conjonctive et se rapproche d'un petit ganglion du plexus sympathique. Les cellules médullaires présentent une grande analogie avec celles du ganglion. Chez deux souris âgées de trois jours, la substance médullaire se continue avec le ganglion nerveux. Ces dispositions anormales suffisent à *Inaba* pour affirmer l'origine ganglionnaire de la moelle. Il reste à montrer, pense-t-il, à quelle époque et de quelle façon les éléments nerveux pénètrent dans la glande.

Chez l'embryon de souris de quatorze jours, on constate pour la première fois que les nerfs du sympathique pénè-

trent dans l'ébauche épithéliale par sa face interne. Au quinzième jour, la pénétration des cellules nerveuses est très active. Au seizième jour, les cellules ganglionnaires très nombreuses forment dans la substance corticale un réseau de cordons. Sur les coupes elles se présentent sous la forme de petits groupes isolés de cellules. Parmi ces groupes, ceux qui se trouvent près de la surface sont en relation avec un ganglion annexé à la capsule.

Plus tard, ces groupes de cellules nerveuses embryonnaires forment au centre de l'organe une masse compacte, la substance médullaire, qui au dix-huitième jour perd toute relation avec le ganglion nerveux. Dans quelques cas exceptionnels, ces relations avec le ganglion peuvent persister jusqu'à la naissance et au delà.

Pour Inaba, l'ébauche de la substance corticale dérive de l'épithélium péritonéal.

*Rabl* (20) fait dériver la capsule du poulet de la partie distale du pronéphros, du rein précurseur. Il admet l'origine nerveuse de la substance médullaire.

D'après *Fusari* (5), l'ébauche surrénale du poulet et des mammifères apparaît sous la forme de cordons cellulaires dérivés de l'épithélium péritonéal. Entre ces lobules épithéliaux s'engagent des cordons cellulaires, issus d'un ganglion sympathique du voisinage. Chez les oiseaux, ces groupes cellulaires d'origine nerveuse persistent entre les lobules épithéliaux. Chez les mammifères, les cellules ganglionnaires s'accumulent principalement au centre de la capsule où ils forment à eux seuls le parenchyme de la substance médullaire.

*Sedgwick Minot* (23) fait dériver la capsule surrénale de deux ébauches, l'une mésodermique, l'autre sympathique. L'ébauche mésodermique apparaît dans le voisinage de la veine cave inférieure. L'ébauche sympathique s'accorde de bonne heure à l'ébauche épithéliale et envoie des prolongements à son intérieur. Toutefois, cette ébauche sympa-

thique ne joue probablement aucun rôle dans la formation de la substance médullaire ; la plupart de ces cellules ganglionnaires disparaissent. L'ébauche mésodermique fournit les deux parenchymes. A la périphérie, les cordons cellulaires prennent une disposition radiaire, au centre, ils forment des cordons plus irréguliers.

*Schultze* (22) admet que chez la chauve-souris, la capsule surrénale tout entière dérive du sympathique.

*Aichel* (1) a trouvé chez l'embryon de lapin, entre le corps de Wolff et la racine du mésentère, une série d'invaginations tubuliformes, issues de l'épithélium du cœlome. La partie profonde de ces tubes prolifère et les amas cellulaires résultant de cette prolifération constituent l'ébauche surrénale qui bientôt perd toute connexion avec l'épithélium péritonéal.

En comparant ces faits aux résultats de ses recherches chez les sélaciens — résultats qui ont été indiqués plus haut — *Aichel* se croit autorisé à considérer les tubes dérivés de l'épithélium péritonéal, comme les vestiges des néphrostomes du corps de Wolff.

Chez la taupe, l'ébauche de la capsule apparaît libre dans le mésenchyme. On n'observe jamais son union avec l'épithélium du cœlome. *Aichel* explique ce fait en supposant qu'à une époque précoce du développement les néphrostomes du corps de Wolff qui doivent former la capsule se sont isolés dans le mésenchyme.

Dans le cours ultérieur de développement, l'ébauche épithéliale se différencie en écorce et en moelle.

Le sympathique ne prend pas part à la formation du parenchyme médullaire, il ne fournit que les éléments nerveux.

*Wiesel* (30) admet aussi l'origine épithéliale de l'ébauche primitive de la capsule ; mais, pour lui, le parenchyme médullaire provient du sympathique.

Chez un embryon de porc de 5,1 cm., les cellules épi-

théliales sont déjà agencées en colonnes régulières, entre lesquelles existent des espaces vasculaires. Tout autour de l'ébauche, on trouve des éléments du sympathique.

Chez un embryon de 6,3 cm., les cellules nerveuses commencent à envahir l'ébauche épithéliale. Cette pénétration des cellules ganglionnaires ne se fait pas en un point déterminé, mais sur toute l'étendue de la surface. Les cellules nerveuses forment de petits amas arrondis, disséminés dans les couches périphériques de l'ébauche épithéliale.

Dans le cours ultérieur du développement, la plupart de ces amas cellulaires gagnent le centre de l'organe où ils se transforment en substance médullaire. Quelques éléments nerveux pourtant persistent dans les couches périphériques, où on les retrouvera plus tard sous forme de petits amas de cellules médullaires situés dans la zone glomérulaire.

Nous pouvons résumer en quelques lignes les résultats des recherches des anatomistes sur l'origine de la glande surrénale.

Pour les uns, il existe une seule ébauche qui fournit les deux parenchymes de la capsule. Pour les autres, il en existe deux : l'une, primitive, qui donne naissance à l'écorce, l'autre, secondaire, qui forme le parenchyme médullaire.

Sur l'origine de la substance corticale, il y a cinq opinions différentes :

1<sup>o</sup> L'ébauche de la substance corticale (ébauche primitive) dérive de l'épithélium du cœlome (Aichel<sup>1</sup>, Fusari, Inaba, Janosik, Mihalcovics, Srdinko, Valenti, Wiesel, van Wijhe).

<sup>1</sup> D'après Aichel, cette ébauche dérive du corps de Wolff chez les sélaciens, de l'épithélium du cœlome chez le lapin, du mésoderme non épithélial chez la taupe.

2<sup>o</sup> Elle provient du corps de Wolff (Aichel<sup>1</sup>, His, Hoffmann, Leydig, Semon, Waldeyer, Weldon).

3<sup>o</sup> Elle apparaît au sein du mésoderme (Aichel<sup>1</sup>, Balfour, Braun, von Brunn, Gottschau, Kölliker, Mitsukuri, Sedgwick Minot).

4<sup>o</sup> Elle provient du rein précurseur (Rabl, Semon).

5<sup>o</sup> Elle dérive du sympathique (Remak, Schultze).

Sur l'origine de la substance médullaire, il y a trois opinions :

1<sup>o</sup> Le parenchyme médullaire dérive de l'ébauche primitive. Ecorce et moelle sont deux parties différenciées d'un organe unique (Aichel, Gottschau, Janosik, Sedgwick Minot, Remak, Schultze).

2<sup>o</sup> Il dérive d'une ébauche spéciale issue du mésoderme (von Brunn).

3<sup>o</sup> Il provient d'un ganglion du sympathique (Balfour, Braun, Fusari, Hoffmann, Inaba, Mitsukuri, Rabl, Wiesel, van Wijhe).

## DEUXIÈME PARTIE

Cette deuxième partie de notre travail contient nos recherches personnelles sur le développement de la capsule surrénale de la souris.

*Souris adulte.* — La capsule surrénale de la souris adulte est un petit organe ovoïde, blanc jaunâtre, situé au-dessus de l'extrémité céphalique du rein. Elle mesure environ 1.5 mm. de longueur, 1 mm. de largeur et 1.3 mm. d'épaisseur.

Cet organe se compose d'une membrane d'enveloppe et d'un parenchyme formé de deux substances, l'une périphérique, corticale, l'autre, centrale, médullaire.

<sup>1</sup> D'après Aichel, cette ébauche dérive du corps de Wolff chez les sélaciens, de l'épithélium du cœlome chez le lapin, du mésoderme non épithéial chez la taupe.

En général la substance médullaire occupe le centre de l'organe et est complètement entourée par l'écorce. Cependant la moelle peut être excentrique; elle peut atteindre la surface de la capsule sur une étendue plus ou moins considérable et, dans ce cas, elle n'est pas entièrement enveloppée par la substance périphérique.

L'écorce et la moelle diffèrent par le mode d'arrangement de leurs éléments anatomiques, par les caractères morphologiques de leurs cellules, et par leurs réactions micro-chimiques.

L'acide chromique et le bichromate de potasse colorent en brun la substance médullaire. Il s'agit d'une coloration intéressant les corps cellulaires.

Sur les pièces fixées par le sublimé et colorées par l'hématoxiline, l'écorce est très claire, la moelle très foncée. Le protoplasma des cellules corticales est à peine teinté en gris-bleu, celui des éléments médullaires est coloré en bleu foncé. Les mêmes différences de teinte s'observent après coloration par le carmin aluné.

Après double coloration à l'hématoxiline et à l'éosine, la substance corticale est rose, la substance médullaire d'un bleu plus ou moins foncé.

Sur les coupes colorées par l'éosine et le bleu de toluïdine, l'écorce est rose, la moelle bleu-lilas. Les noyaux des deux substances sont naturellement colorés en bleu.

En résumé, les éléments médullaires sont colorés en brun par l'acide chromique et les sels de chrome; ils sont vivement colorés par l'hématoxiline et le carmin. Les éléments corticaux ne brunissent pas sous l'influence de l'acide chromique; ils sont faiblement colorés par l'hématoxiline, mais présentent une vive affinité pour l'éosine.

Grâce à ces réactions, les deux substances de la capsule surrénale sont faciles à distinguer.

La membrane d'enveloppe est formée de fibres conjonctives et élastiques et de cellules conjonctives. Les artères

forment dans cette tunique un réseau très développé d'où partent de nombreuses branches qui pénètrent dans l'écorce.

On sait que chez beaucoup de mammifères l'enveloppe conjonctive envoie des septa à l'intérieur de l'organe. Dans la capsule si petite de la souris, ces septa font défaut. A peine voit-on quelques rares éléments conjonctifs pénétrer dans la substance corticale avec les vaisseaux et les nerfs.

La substance corticale mesure en moyenne 0.3 mm. d'épaisseur. En certains points, elle peut être réduite à zéro; ailleurs, elle peut atteindre et dépasser 0.5 mm.

On distingue dans cette substance trois zones : une zone externe ou glomérulaire, une zone moyenne ou fasciculée, une zone interne ou réticulée.

Dans la zone glomérulaire, les cellules corticales sont groupées en amas ou lobules arrondis, séparés les uns des autres par des vaisseaux sanguins.

La zone fasciculée se compose de colonnes cellulaires cylindriques à direction radiaire. Chaque colonne est formée par une série de cellules empilées les unes sur les autres et disposées sur une seule rangée. Ces colonnes sont séparées par des vaisseaux rectilignes, radiés, unis entre eux par des anastomoses transversales. Sur des coupes tangentielles on constate que chaque cellule est en rapport avec trois ou quatre vaisseaux sanguins.

La zone réticulée est très développée chez la souris. Ce qui la caractérise en outre, c'est l'absence presque complète de cellules épithéliales. Elle est essentiellement formée par un réseau de vaisseaux sanguins contenus dans un stroma conjonctif délicat. En certains points, les colonnes cellulaires de la couche fasciculée cessent brusquement et ne pénètrent pas dans la zone réticulée. Ailleurs, elles pénètrent dans la zone réticulée en s'écartant les unes des au-

tres. Ci et là, on trouve quelques cellules corticales isolées dans le stroma connectif.

Les couches profondes de la zone réticulée, généralement dépourvues d'éléments épithéliaux et formées par un réseau vasculaire, pourraient être décrites chez la souris comme une couche intermédiaire, située entre les deux parenchymes de la capsule. Cette couche intermédiaire n'existe pas toujours. Chez les jeunes souris et parfois aussi chez l'adulte, les cordons corticaux atteignent la moelle et paraissent se continuer avec les cordons médullaires.

La distribution des vaisseaux dans la substance corticale offre une assez grande régularité. Nous avons déjà dit que les artères forment un réseau dans l'enveloppe conjonctive. De ce réseau partent des vaisseaux qui pénètrent entre les lobules de la zone glomérulaire, gagnent la zone fasciculée où ils cheminent en ligne droite entre les cordons cellulaires et se terminent dans le réseau de la zone réticulée. Tous ces vaisseaux de la substance corticale ont la structure de capillaires.

Les éléments de la substance corticale sont des cellules polyédriques, sans membrane d'enveloppe, mais à contour net, précis. Le corps cellulaire contient de nombreuses granulations réfringentes. Ces granulations sont formées par une substance probablement voisine de la graisse. Elles se colorent en brun par l'acide osmique, mais cette coloration disparaît après le passage des préparations dans le xylol.

Il existe aussi dans ces cellules de véritables granulations graisseuses, colorées en noir par l'acide osmique et conservant cette coloration dans le xylol et le baume.

Le noyau des cellules corticales est arrondi, plus petit, plus fortement coloré par les réactifs que celui des cellules médullaires. Il contient en général un ou deux nucléoles.

Les cellules corticales varient un peu d'une zone à l'autre. Celles de la zone glomérulaire sont plus petites, pauvres en granulations ; elles présentent peu d'affinité pour l'éosine.

Les cellules des zones fasciculée et réticulée sont plus grandes, chargées de granulations ; elles se colorent plus fortement par l'éosine.

La substance médullaire offre un aspect assez différent, suivant que les vaisseaux sont remplis de sang ou bien vides et affaissés.

Lorsque les vaisseaux sont dilatés, la substance médullaire se présente sous la forme de cordons ou travées cellulaires délimitant des espaces irréguliers. Ces espaces, qu'à première vue on pourrait prendre pour de larges lumières glandulaires, sont tapissés par une membrane endothéliale reposant directement sur les cordons épithéliaux. Ce sont en réalité des espaces sanguins.

Lorsque les vaisseaux sont vides et aplatis, la moelle offre un aspect moins caractéristique et se présente sous la forme de cordons ou lobules arrondis entre lesquels on a quelque peine à reconnaître les espaces sanguins affaissés.

Les cordons médullaires sont formés de cellules polyédriques, vivement colorées par l'hématoxyline ; leur noyau arrondi est plus volumineux que celui des cellules corticales. Ces cellules médullaires reposent par une de leurs faces sur l'endothélium vasculaire.

Après fixation par le réactif d'Andersson<sup>1</sup> et coloration à l'hématoxyline ferrique, on constate dans ces cellules de nombreuses granulations colorées en brun clair, en brun foncé ou en noir. Ces granulations se retrouvent aussi dans les vaisseaux et on observe leur passage à travers l'endothélium vasculaire. Ce dernier fait d'ailleurs défaut en cer-

<sup>1</sup> Voici la formule de ce réactif qui donne de très bons résultats :

Kalium chromic (sol. 5 %)	50
Alcool absolu	40
Formaldéhyde (40 %)	10

Les pièces séjournent 12 à 24 heures dans ce liquide.

Fig. 1.

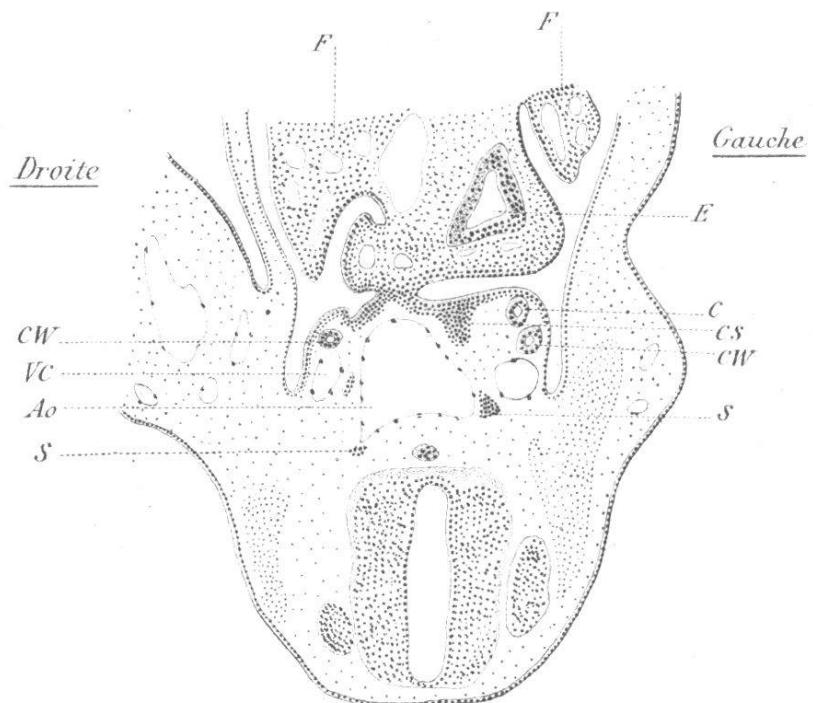
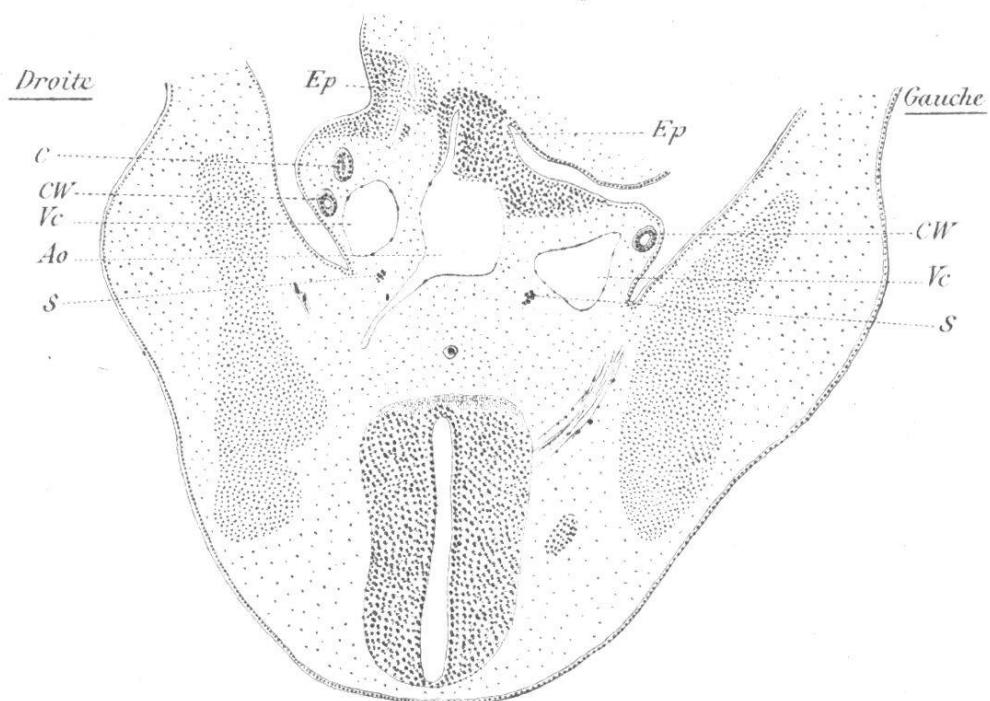


Fig. 2.



tains points et les granulations passent directement des cellules dans le sang.

La capsule surrénale de la souris ne contient pas de cellules nerveuses. Quelques auteurs, Fusari entre autres, en ont signalé chez cet animal. C'est possible qu'ils aient eu l'occasion d'en rencontrer, mais habituellement il n'y en a pas. Nous avons examiné à cet égard les séries complètes des coupes de nombreuses capsules de souris adultes et nous n'avons jamais observé de cellules ganglionnaires. Par contre, on trouve constamment un petit ganglion sympathique dans le voisinage immédiat de l'organe ou même accolé à son enveloppe conjonctive. De ce ganglion partent des filets nerveux qui traversent la membrane d'enveloppe, puis la substance corticale et pénètrent dans la moelle.

Nous n'avons pas fait de recherches spéciales sur le mode de terminaison des fibres nerveuses.

Passons maintenant à l'examen des embryons de souris.

#### STADE A.

*Embryon de souris de 4 mm. de longueur<sup>1</sup>.*

C'est chez un embryon de souris long de 4,4 mm. que nous avons rencontré la plus jeune ébauche de la capsule surrénale.

La figure 1 (pl. XXXV) représente une coupe transversale de cet embryon. Elle nous montre dans la partie postérieure du corps trois gros vaisseaux, l'aorte (Ao), très volumineuse et les deux veines cardinales (Vc), assez petites à ce stade.

Au devant de chaque veine cardinale existe un canal coupé transversalement. C'est le canal de Wolff (CW), dont la lumière est très nette du côté gauche tandis qu'à droite elle est peu distincte, sur cette coupe tout au moins. En

<sup>1</sup> Embryon fixé par le sublimé acétique. Série de coupes de 10  $\mu$  d'épaisseur, colorées par l'hématoxyline Hansen et l'éosine.

outre, du côté gauche, à quelque distance du canal de Wolff, on voit un canalicule du rein primitif (c).

Au devant de l'aorte se trouve la racine du mésentère ou plus exactement la racine du mésogastre postérieur.

Sur les parois latérales du coelome l'épithélium est formé par une rangée unique de cellules cubiques basses. La limite entre l'épithélium et le tissu conjonctif sous-jacent est absolument nette, précise.

Au devant du corps de Wolff et sur la racine du mésentère, l'épithélium du coelome a un tout autre aspect, et ce qui frappe d'emblée, c'est qu'il ne se différencie pas du mésoderme sous-jacent. Dans cette région, le revêtement épithelial est le siège d'une prolifération active. Les figures caryocinétiques sont nombreuses. L'épithélium repose sur une masse cellulaire mésodermique étalée au devant du corps de Wolff, au devant de l'aorte et dans la racine du mésentère. Cet amas de cellules mésodermiques dérivant de l'épithélium du coelome est facile à distinguer du tissu conjonctif embryonnaire que l'on trouve en arrière de l'aorte et des veines cardinales.

Du côté gauche, immédiatement en dehors de la racine du mésentère, une petite masse cellulaire (Cs) se détache de l'épithélium de la cavité pleuro-péritonéale, s'enfonce dans le tissu mésodermique sous-jacent et se rapproche beaucoup de l'aorte sans l'atteindre. Elle est fort peu distincte du mésoderme ambiant qui, d'ailleurs, dérive aussi de l'épithélium cœlomique. Cette masse cellulaire constitue le premier rudiment de la capsule surrénale. Le lecteur s'en convaincra en la comparant à la capsule plus développée et facilement reconnaissable des stades suivants.

La coupe n'étant pas exactement transversale, mais un peu oblique, ne rencontre pas l'ébauche surrénale droite. Elle n'intéresse pas non plus l'ébauche de la glande génitale qui est située plus bas, c'est-à-dire plus près de l'extrémité caudale de l'embryon.

Entre l'aorte et la veine cardinale gauche, un petit groupe de cellules (S) attire l'attention par sa coloration plus foncée. C'est le sympathique abdominal. Cet amas cellulaire affecte sur cette coupe la forme d'un triangle dont le sommet se dirige du côté de la capsule surrénale sans l'atteindre. Du côté droit, on voit deux petits amas de cellules sympathiques, l'un situé en arrière de l'aorte, l'autre placé entre cette artère et la veine cardinale.

En résumé, à ce stade, dans la région du corps de Wolff, l'épithélium du coelome donne naissance à trois ébauches :

1<sup>o</sup> L'ébauche de la glande génitale dont nous n'avons pas à nous occuper ;

2<sup>o</sup> L'ébauche de la capsule surrénale, située un peu au-dessus de la précédente ;

3<sup>o</sup> Une ébauche plus diffuse, se présentant sous la forme d'une masse de cellules mésodermiques située au devant des gros vaisseaux et dans la racine du mésentère. Nous désignerons cette masse mésodermique sous le nom d'ébauche prévasculaire, terme qui ne préjuge en rien de son évolution ultérieure et qui indique seulement sa situation au devant de l'aorte et des veines cardinales. Il est à remarquer que l'ébauche de la glande surrénale est assez difficile à distinguer de l'ébauche prévasculaire.

#### STADE B.

*Embryon de souris de 5,1 mm. de longueur<sup>1</sup>.*

Cet embryon offre un certain intérêt. Il est plus âgé, plus développé que le précédent et cependant l'ébauche de la capsule surrénale est beaucoup plus difficile à reconnaître, parce qu'elle est en quelque sorte fusionnée avec l'ébauche mésodermique prévasculaire.

Le rudiment de la glande sexuelle forme au devant du

<sup>1</sup> Embryon fixé par le liquide de Gilson. Série de coupes de 10  $\mu$  d'épaisseur, colorées par l'hématoxyline de Hansen.

corps de Wolff une légère saillie proéminant dans la cavité pleuro-péritonéale. C'est l'éminence génitale, très facile à reconnaître.

Si l'on examine les coupes intéressant l'extrémité céphalique de la glande génitale et celles qui sont situées immédiatement au-dessus, par conséquent les coupes qui doivent rencontrer la capsule, on constate, au devant du corps de Wolff, une masse cellulaire (fig. 2, Ep, pl. XXXV), qui, à coup sûr, ne représente pas uniquement l'ébauche sur-rénale.

Cette masse de cellules mésodermiques est située au devant et en dedans du corps de Wolff, au devant de l'aorte, autour du tronc cœliaque et dans la racine du mésentère. Là, dans la racine du mésentère, les deux ébauches gauche et droite sont fusionnées sur quelques coupes tout au moins.

Cet amas de cellules mésodermiques est situé immédiatement au-dessous de l'épithélium péritonéal et en dérive certainement. Il n'y a pas de limites entre l'épithélium et les cellules sous-jacentes.

Cette ébauche prévasculaire paraît formée d'une masse protoplasmatique parsemée de noyaux. Nulle part on ne voit le contour des cellules. Elle est parcourue par quelques vaisseaux revenant du corps de Wolff.

Cette ébauche est facile à distinguer du tissu conjonctif qui existe en arrière des vaisseaux. Ses limites supérieure et inférieure sont peu précises, l'ébauche se perdant peu à peu dans le tissu conjonctif embryonnaire.

Dans la partie externe de cette ébauche mésodermique prévasculaire, on peut, sur deux ou trois coupes, distinguer assez mal d'ailleurs une masse cellulaire un peu plus compacte située immédiatement au-dessus de l'épithélium. C'est l'ébauche de la glande suprarénale.

Entre l'aorte et la veine cardinale existent quelques cellules un peu plus fortement colorées (S) et qui paraissent

Fig. 3.

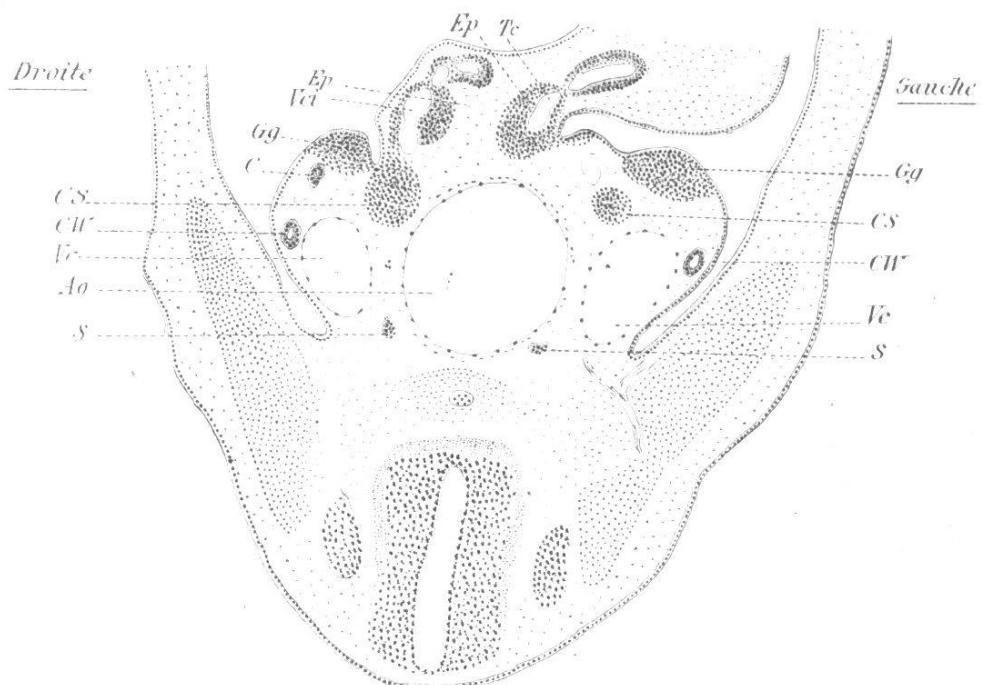
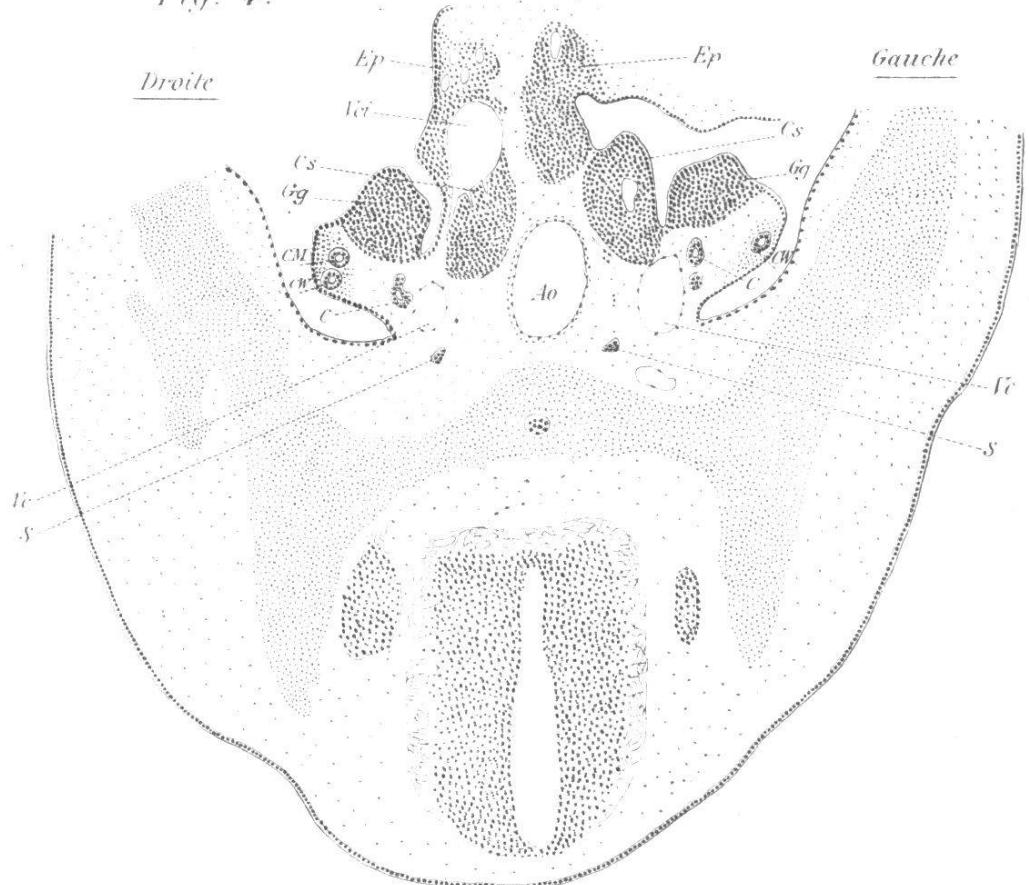


Fig. 4.



être reliées par des fibres nerveuses à la chaîne du sympathique.

Il existe donc chez cet embryon au devant du corps de Wolff deux ébauches dérivées de l'épithélium de la cavité pleuro-péritonéale. L'une, c'est la glande génitale. L'autre, située immédiatement au-dessus de l'extrémité céphalique de la glande sexuelle, représente l'ébauche surrénale et l'ébauche prévasculaire fusionnées ou du moins très difficiles à distinguer l'une de l'autre.

### STADE C.

*Embryon de campagnol<sup>1</sup> de 6 mm. de longueur<sup>2</sup>.*

Dans les stades précédents, l'ébauche surrénale, assez difficile à distinguer, était encore en relation avec l'épithélium péritonéal.

Chez le campagnol de 6 mm., elle a acquis une indépendance presque complète et est très facile à reconnaître.

La figure 3 (pl. XXXVI) représente une coupe transversale de cet embryon. La paroi abdominale postérieure contient trois gros vaisseaux, l'aorte (Ao) et les veines cardinales (Vc), très volumineuses à cette époque du développement.

En dehors de la veine cardinale, entre la paroi de ce vaisseau et l'épithélium de la cavité pleuro-péritonéale, chemine le canal de Wolff (CW) qui, sur la coupe transversale, se présente sous la forme d'une lumière ovalaire, bordée par une rangée de cellules épithéliales cylindriques. A droite, un peu en avant du canal de Wolff, on trouve un fragment d'un canalicule du rein primitif (C).

Au devant de la veine cardinale et du corps de Wolff,

<sup>1</sup> *Arvicola arvensis*.

<sup>2</sup> Embryon fixé par le liquide de Gilson. Série de coupes de 10  $\mu$  d'épaisseur, colorées par l'hématoxyline et l'éosine.

l'éminence génitale (Gg) fait saillie dans la cavité du cœlome.

L'espace compris entre les éminences génitales gauche et droite est occupé par la racine du mésentère, très large à ce stade.

Entre l'ébauche de la glande sexuelle et l'aorte, on voit le rudiment de la capsule surrénale (Cs), plus petit du côté gauche que du côté droit.

Le lecteur qui jettera un coup d'œil sur la figure 3 sera sans doute étonné du faible développement du corps de Wolff. On s'attendrait à trouver en arrière et en dehors de l'éminence génitale un rein primitif beaucoup plus volumineux. A droite, on ne voit que le canal de Wolf et à gauche ce même canal accompagné d'un fragment de canalicule transversal. Il semble donc que chez cet embryon le corps de Wolff est à peine ébauché ou qu'il est déjà en voie complète de régression. Il n'en est rien.

Sans avoir atteint l'apogée de son développement, le rein primitif est déjà bien différencié ; mais chez le campagnol et la souris il est toujours très rudimentaire.

En examinant la série complète des coupes de cet embryon, on constate que le canal de Wolff commence derrière la base du poumon et de là s'étend en suivant la veine cardinale jusqu'à l'extrémité postérieure du corps. De ce conduit naissent dix-sept canalicules transversaux. Chacun d'eux se dirige en dedans, jusqu'au devant de la veine cardinale, puis s'infléchit en haut ou en bas. Ces canalicules sont courts ; les sinuosités qu'ils décrivent sont peu prononcées. La plupart d'entre eux sont simples, non ramifiés. En outre, ces canalicules sont séparés les uns des autres par des intervalles relativement grands. Sur une série de coupes transversales, bien des coupes, passant entre deux canalicules transversaux, ne rencontrent que le canal de Wolff (côté droit de la figure 3). D'autres coupes intéressent le canal de Wolff et un segment plus ou

moins considérable d'un seul canalicule transversal (côté gauche de la figure 3).

Nous avons cru devoir indiquer ces détails afin de faire comprendre pourquoi le corps de Wolff du campagnol ou de la souris a un aspect si différent du corps de Wolff plus connu du poulet, du lapin ou de l'homme. Dans ces espèces animales, les canalicules transversaux étant relativement longs, sinueux, ramifiés et rapprochés les uns des autres, on trouve à côté du canal de Wolff un grand nombre de canalicules coupés dans diverses directions.

Remarquons aussi que sur la figure 3 l'éminence génitale paraît petite et fait une saillie peu prononcée dans la cavité péritonéale. Ceci s'explique par le fait que la coupe passe par l'extrémité supérieure de l'ébauche de la glande sexuelle. Sur les coupes plus rapprochées de l'extrémité postérieure de l'embryon, la saillie de la glande génitale est plus considérable.

La capsule surrénale est une petite masse épithéliale comptant 0,25 mm. de longueur sur 0,13 de largeur. Si à droite elle paraît plus petite, c'est que la coupe ne nous montre que son extrémité inférieure.

Les rapports de cette ébauche avec les organes voisins ne diffèrent pas beaucoup de ceux que nous avons observés aux stades précédents.

En arrière elle répond dans toute son étendue à la veine cardinale, en dedans à l'aorte, en avant à l'épithélium du coelome, en dehors à la glande génitale. Au sujet de ce dernier rapport, il est à remarquer que la capsule est située au-dessus de la glande génitale. Son quart inférieur seulement est placé à côté de l'extrémité supérieure de la glande sexuelle.

Les rapports de la capsule avec l'épithélium péritonéal demandent aussi à être précisés. A droite on voit l'ébauche surrénale se rapprocher beaucoup de l'épithélium sans l'atteindre. Sur des coupes plus élevées dans la série, elle

s'étale au-dessus de l'épithélium et en quelques points paraît lui être rattachée par les travées cellulaires. Les connexions entre l'ébauche surrénale et l'épithélium péritonéal sont déjà à ce stade trop incertaines pour que l'examen de cet embryon permette d'affirmer catégoriquement l'origine épithéliale de la capsule. Les anatomistes qui n'ont pas eu l'occasion d'examiner des stades plus jeunes, étaient en droit de supposer que le rudiment de l'organe surrénal dérive du mésoderme non épithélial.

Près de la face postéro-interne de la capsule existe un petit groupe de cellules, dont les noyaux ovoïdes, petits, arrondis ou ovalaires, sont vivement colorés par l'hématoxyline. Ces cellules sont analogues à celle du cordon du sympathique placé en dehors et en arrière de l'aorte. L'examen de toute la série des coupes permet de constater que ce groupe de cellules est relié par des filets nerveux, d'une part au cordon du sympathique, d'autre part aux branches antérieures des nerfs lombaires. Sur le trajet de ces filets nerveux on trouve quelques cellules assez vivement colorées.

Dans la racine du mésentère, au-devant de l'aorte, un peu à gauche de la ligne médiane, existe une masse cellulaire (Ep) analogue à celle de la capsule, mais à contour plus indécis. Cet amas cellulaire est situé immédiatement au-dessous de l'épithélium de la face gauche de la racine du mésentère.

Du côté droit, au devant de la capsule surrénale, on voit un petit vaisseau (Vci) encore très petit. C'est une veine revenant du corps de Wolff. Cette veine va bientôt se développer et deviendra la veine cave inférieure. Autour de cette veine existe une masse cellulaire analogue à celle de la capsule. Sur des coupes plus élevées dans la série, on constate que ces deux ébauches, celle qui est au-devant de l'aorte et celle qui entoure la veine cave, s'unissent sur la ligne médiane. Il est facile de reconnaître dans ces masses

cellulaires les ébauches prévasculaires signalées dans les stades précédents.

Il existe donc chez cet embryon, immédiatement au-dessus de l'extrémité céphalique de la glande génitale, deux ébauches bien distinctes :

1<sup>o</sup> L'ébauche surrénale située à quelque distance de la racine du mésentère ;

2<sup>o</sup> L'ébauche prévasculaire située plus près de la ligne médiane au niveau même de la racine du mésentère.

L'ébauche mésodermique prévasculaire gauche s'étale au-devant de l'aorte dont elle est séparée par une mince couche de tissu conjonctif. L'ébauche droite entoure la veine cave inférieure encore rudimentaire et s'étend jusqu'au devant de l'aorte où, sur quelques coupes, elle se fusionne avec sa congénère du côté opposé.

Il est impossible de reconnaître à leur structure les ébauches surrénale et prévasculaire. On ne les distingue que d'après leur position.

Ce qui caractérise cet embryon de campagnol, c'est la séparation très nette des ébauches surrénale et prévasculaire. Chez les jeunes embryons de souris et même chez les embryons plus âgés, ces deux ébauches sont plus ou moins fusionnées. Elles étaient particulièrement fusionnées chez l'embryon B.

#### STADE D.

*Embryon de souris de 7,5 mm. de longueur<sup>1</sup>.*

Cet embryon est un peu plus âgé que l'embryon de campagnol de 6 mm.

La veine cave s'est développée et a acquis le calibre de la veine cardinale. Il existe donc à droite de l'aorte deux vaisseaux de même dimension, situés l'un devant l'autre.

<sup>1</sup> Embryon fixé par le liquide de Gilson. Séries de coupes de 8 $\mu$  d'épaisseur colorées par l'hématoxyline de Hansen.

De ces deux vaisseaux, l'antérieur est la veine cave, le postérieur la veine cardinale.

Entre la veine cave et la veine cardinale se trouve l'ébauche de la capsule surrénale droite. Elle a perdu toute relation avec l'épithélium du cœlome, mais elle est en rapport direct avec l'endothélium des vaisseaux.

La capsule gauche est située au-devant de la veine cardinale.

Sur la face interne de la capsule, un groupe de cellules plus foncées relié au tronc du sympathique par des filets nerveux, représente l'ébauche d'un ganglion.

L'ébauche prévasculaire est facile à reconnaître.

A gauche, c'est une masse de cellules mésodermiques placée au-devant et sur les côtés de l'aorte, autour du tronc cœliaque et se continuant en arrière avec l'ébauche surrénale. Elle est encore située immédiatement au-dessus de l'épithélium péritonéal.

A droite, l'ébauche prévasculaire est représentée par des masses cellulaires disposées autour de la veine cave inférieure, s'enfonçant parfois à demi dans la lumière du vaisseau et se continuant en arrière sans ligne de démarcation bien précise avec l'ébauche surrénale. Malgré la limite peu précise entre l'ébauche prévasculaire et l'ébauche surrénale, cette dernière est facile à reconnaître à sa situation entre les veines cave et cardinale.

#### STADE E.

*Embryon de souris de 8 mm. de longueur<sup>1</sup>.*

Cet embryon ne présente pas de différences essentielles avec le précédent.

L'ébauche surrénale droite située derrière la veine cave se continue insensiblement avec l'ébauche prévasculaire.

<sup>1</sup> Embryon fixé par le liquide de Gilson. Séries de coupes de 8  $\mu$  d'épaisseur colorées par l'hématoxyline ferrique de Heidenhain.

Sur plusieurs coupes, ces deux ébauches fusionnées entourent complètement la veine cave, faisant autour d'elle un cercle complet. Il n'y a aucune différence de structure entre l'ébauche prévasculaire et celle de la capsule surrenale.

L'ébauche de la capsule gauche placée au-devant de la veine cardinale se continue aussi insensiblement avec l'ébauche prévasculaire qui s'étale au-devant de l'aorte et autour du tronc cœliaque.

Ce qui est donc remarquable chez cet embryon, c'est la fusion presque complète des ébauches surrenale et prévasculaire.

En examinant la série complète des coupes, on peut suivre facilement des fibres nerveuses qui, du tronc du sympathique, se portent en avant, passent sur le côté interne de la glande surrenale et vont se perdre dans l'ébauche prévasculaire. Sur le trajet de ces fibres nerveuses existent des cellules plus fortement colorées. Ce sont probablement des cellules nerveuses embryonnaires.

#### STADE F.

*Embryon de souris de 8,5 mm. de longueur<sup>1</sup>.*

Les principales modifications que nous allons rencontrer à ce stade consistent dans le grand développement de la veine cave inférieure, la régression des veines cardinales, l'apparition du canal de Muller, l'accroissement considérable de la glande génitale et enfin la séparation presque complète des ébauches surrenale et prévasculaire.

Sur la figure 4 (pl. XXXVI) qui représente une coupe transversale de cet embryon, on voit à quelque distance de l'aorte (Ao) les veines cardinales (Vc) plus petites que dans les stades plus jeunes. Le canal de Wolff (CW), précé-

<sup>1</sup> Embryon fixé par le réactif de Gilson. Série de coupes de 7,5  $\mu$  colorées par l'hématoxyline de Hansen.

demment accolé à la veine cardinale, s'en est éloigné et, à côté de lui, se trouve le canal de Muller (CM). Près du canal de Wolff se trouvent des canalicules du rein primitif (C).

Au devant du corps de Wolff, la glande génitale (Gg) forme une saillie notable, proéminant dans la cavité abdominale.

Enfin, de chaque côté de l'aorte, au devant des veines cardinales, près de la racine du mésentère, on voit la coupe transversale de la capsule surrénale (Cs).

Les rapports de la capsule avec les organes voisins se sont un peu modifiés.

En dehors, elle répond dans toute sa hauteur à la glande génitale dont elle est séparée par une dépression profonde, une sorte de diverticule péritonéal. Entre la capsule et l'épithélium du cœlome existe une mince couche de mésoderme qui donnera naissance à l'enveloppe conjonctive de la glande. Nous avons vu précédemment que l'ébauche surrénale, au moment où elle apparaît, est placée en dedans et immédiatement au-dessus de l'extrémité céphalique de la glande génitale. Celle-ci s'accroît ensuite de bas en haut ; son extrémité supérieure atteint l'extrémité inférieure de la capsule. Enfin, à ce stade du développement, la glande surrénale et la glande sexuelle sont placées l'une à côté de l'autre. L'examen de la série complète des coupes de cet embryon nous montre que la glande génitale s'étend bien au-dessus et au-dessous de la capsule. En résumé, la capsule surrénale est placée tout d'abord au-dessus, puis en dedans et au-dessus, et enfin franchement en dedans de la glande sexuelle. Ces différences de position relative entre ces deux organes sont dues essentiellement au développement beaucoup plus rapide de la glande génitale. Dans la suite, la glande génitale s'éloignera complètement de la capsule.

Comme dans les stades précédents, la capsule répond en

Fig. 5.

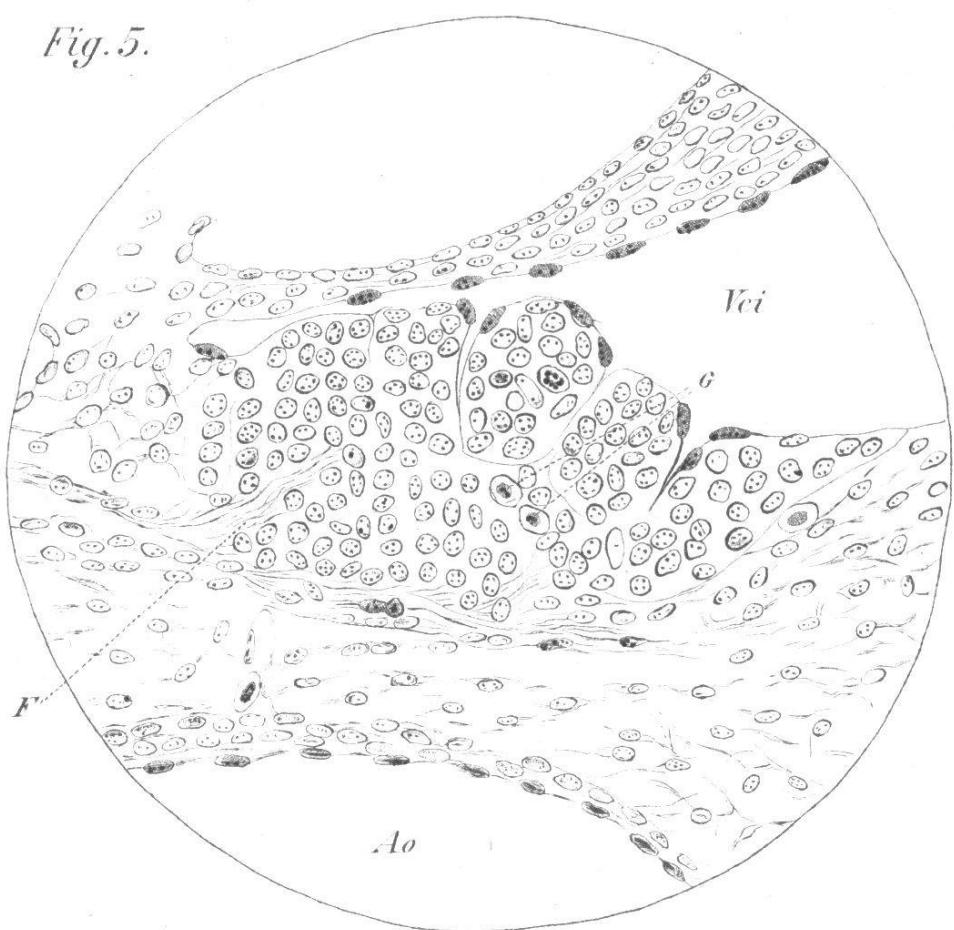
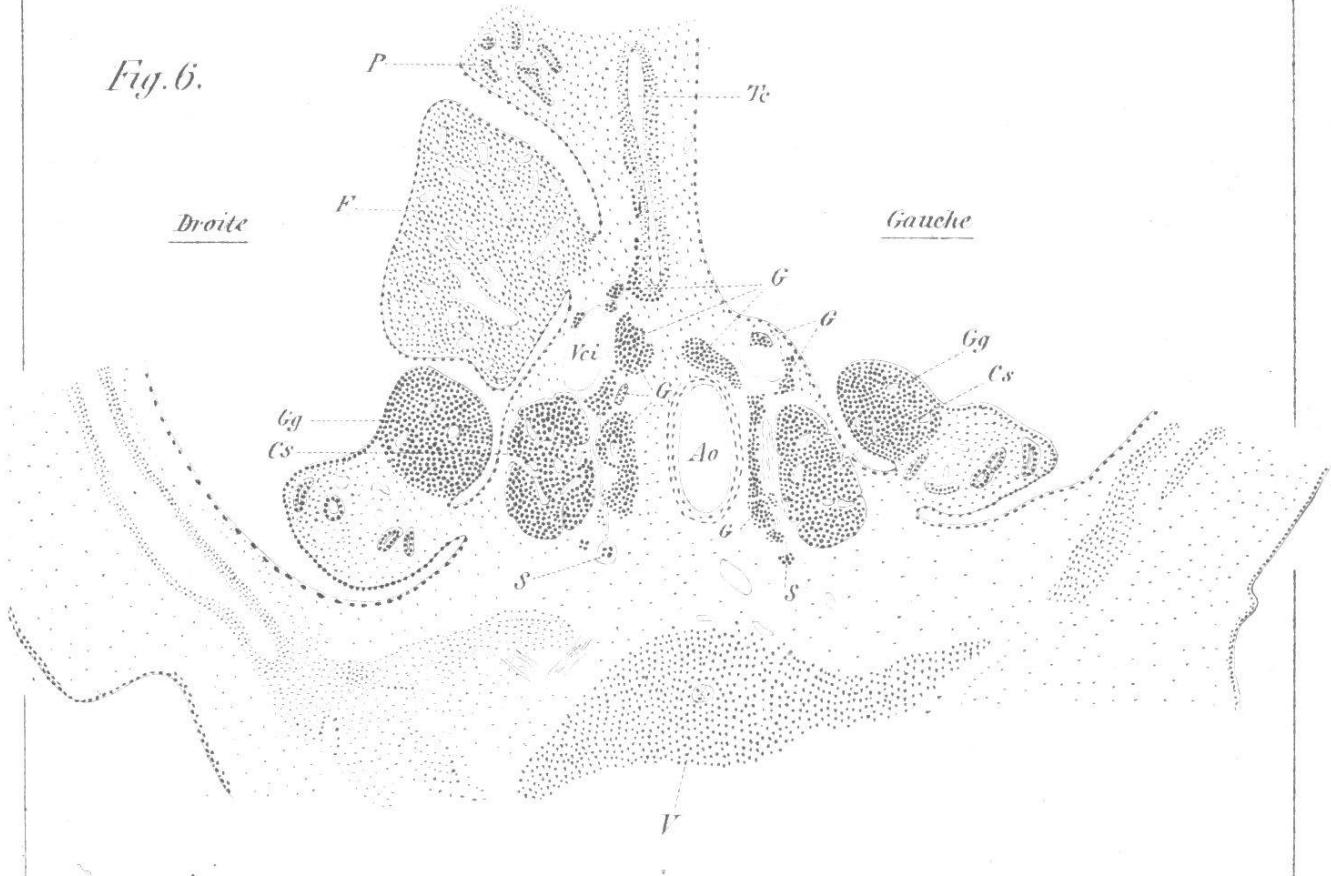


Fig. 6.



arrière à la veine cardinale, en dedans à l'aorte. Elle est séparée de ces deux vaisseaux par une mince couche de tissu conjonctif.

La capsule droite répond en avant à la veine cave inférieure. Ce rapport avec la veine est immédiat. L'endothélium vasculaire repose sur les éléments épithéliaux de la capsule.

Le rein définitif en voie de développement est situé au-dessous de la glande surrénale dont il est encore assez éloigné.

L'ébauche surrénale est formée de lobules irrégulièrement arrondis (figure 5, pl. XXXVII), mal délimités, mal séparés les uns des autres par des vaisseaux sanguins. Dans la partie inférieure de la capsule, la lobulation est plus nette, le réseau des vaisseaux sanguins est plus développé. Dans la partie supérieure, la lobulation est peu apparente. Chaque lobule est formé d'une masse protoplasmatique finement granuleuse, semée de noyaux arrondis ou ovoïdes. Il existe des figures caryocinétiques, mais peu nombreuses.

Sur la surface interne de la capsule, on voit des fibres nerveuses qui proviennent du tronc du sympathique. Sur le trajet de ces fibres nerveuses, quelques cellules assez fortement colorées représentent des cellules nerveuses embryonnaires. On peut suivre des fibres nerveuses jusque dans l'intérieur de la capsule, mais on n'y trouve aucune cellule ganglionnaire.

Les ébauches mésodermiques prévasculaires sont faciles à reconnaître chez cet embryon. Elles sont presque complètement indépendantes des ébauches capsulaires. Toutefois, sur quelques coupes, ces deux formations sont réunies par des travées cellulaires.

L'ébauche prévasculaire droite embrasse les faces antérieure et latérale de la veine cave inférieure et répond en avant au bord postérieur du foie.

L'ébauche prévasculaire gauche s'étale au devant de l'aorte, entoure le tronc cœliaque et l'accompagne dans la racine du mésentère jusqu'à sa division.

Il est à remarquer que les ébauches prévasculaires s'étendent au-dessous de l'extrémité inférieure de la capsule surrénale.

Des fibres nerveuses venues du sympathique peuvent être suivies jusque dans l'ébauche prévasculaire.

#### STADE G.

*Embryon de souris de 9 mm. de longueur*<sup>1</sup>.

Ce stade est l'un des plus importants du développement de la capsule.

La glande surrénale est très facile à reconnaître. Elle se trouve immédiatement au-dessus de l'extrémité céphalique du rein en voie de développement rapide. Elle est placée en dedans de la glande sexuelle. Du côté droit, elle se trouve en arrière de la veine cave inférieure. Toutefois, le rapport avec la veine cave est moins intime que précédemment; l'ébauche de la capsule ne repose plus sur l'endothélium vasculaire.

Sur une coupe transversale passant par le tiers inférieur de la glande surrénale (figure 6, pl. XXXVII), on constate la présence d'amas cellulaires (G) dans le voisinage de la capsule et des gros vaisseaux. Ces amas cellulaires sont disséminés sur la face interne et le bord antérieur des deux capsules, sur la face interne et antérieure de la veine cave, sur les côtés et au-devant de l'aorte.

Aucun doute n'est possible sur l'origine de ces amas cellulaires. En comparant ce stade aux précédents, il est absolument certain que ces amas de cellules représentent

<sup>1</sup> Embryon fixé par le liquide de Lang. Série de coupes de 7,5  $\mu$  d'épaisseur, colorées par l'hématoxyline de Hansen et l'acide picrique.

l'ébauche prévasculaire en voie de se fragmenter. Cette fragmentation n'est pas encore complète; les amas sont encore réunis les uns aux autres par des travées cellulaires. La séparation complète ne tardera pas à se produire dans les stades ultérieurs.

Dans ces groupes de cellules pénètrent de nombreuses fibres nerveuses en relation avec la chaîne du sympathique et sur le trajet de ces fibres se trouvent de nombreuses cellules.

Si l'origine de ces amas cellulaires aux dépens de l'ébauche prévasculaire est certaine, leur sort ultérieur ne saurait non plus faire l'objet d'aucun doute. En comparant ce stade aux suivants, on arrive facilement à la conviction que ces groupes cellulaires représentent les ébauches des ganglions du plexus sympathique. Ces ébauches des ganglions du plexus solaire situés sur les côtés et au-devant des gros vaisseaux de l'abdomen, ne remontent guère au-dessus de l'origine du tronc cœliaque, soit jusqu'au niveau du tiers inférieur ou du tiers moyen de la capsule. En bas, elles s'étendent bien au delà de l'extrémité inférieure de la capsule, dans toute l'étendue de la région comprise entre les deux reins.

Chez les embryons plus jeunes, nous avons insisté sur les rapports intimes et la fusion plus ou moins complète en certains points des ébauches surrénale et prévasculaire. Ces relations persistent encore à ce stade. Quelques ébauches de ganglions sont directement appliquées contre la face interne et le bord antérieur de la capsule, et sur bien des coupes il est difficile de reconnaître les limites entre l'ébauche capsulaire et les ganglions contigus.

Il est également très difficile de reconnaître à leur structure ces deux formations. La différence essentielle consiste dans le fait que la capsule est déjà riche en vaisseaux, tandis que les ébauches ganglionnaires n'en contiennent guère. En outre, il existe dans les ganglions des cellules

plus fortement colorées que l'on ne rencontre pas dans l'organe suprarénal.

En résumé, ce stade est caractérisé par la fragmentation encore incomplète de l'ébauche prévasculaire en îlots cellulaires disséminés sur le trajet des nerfs du plexus solaire.

Dans les stades suivants, nous n'examinerons plus que l'évolution de l'ébauche surrénale et des ganglions adjacents. Nous laisserons de côté l'étude du développement des autres parties du plexus sympathique.

#### STADE H.

*Embryon de souris de 10,5 mm. de longueur<sup>1</sup>.*

La capsule surrénale droite présente les rapports suivants :

Sa face externe, recouverte par le péritoine répond dans sa partie inférieure à la glande génitale et dans sa partie supérieure au foie.

Sa face antérieure est en rapport avec la veine cave inférieure et le foie. Ses rapports avec la veine varient suivant les régions. Dans son tiers inférieur, la glande est appliquée contre la paroi veineuse et quelques lobules font saillie à l'intérieur du vaisseau. Plus haut, la veine s'éloigne de la glande et s'engage en plein tissu hépatique.

La face interne de la capsule répond à des ganglions du plexus sympathique qui la séparent de l'aorte.

La face postérieure est en rapport avec l'ébauche du muscle psoas. A quelque distance du bord postéro-interne de la capsule se trouve la chaîne du sympathique. Enfin, le pôle inférieur de la glande est situé immédiatement au-dessus de l'extrémité supérieure du rein.

La capsule gauche offre les mêmes rapports que la droite,

<sup>1</sup> Embryon fixé par le liquide de Gilson. Série de coupes de 10  $\mu$  d'épaisseur, colorées par l'hématoxyline de Hansen.

sauf en avant. Sa face antérieure est en effet recouverte par le péritoine pariétal postérieur qui la sépare de l'estomac.

La glande ne possède pas encore une tunique propre complète. Sur les faces postérieure et externe de l'organe le tissu conjonctif embryonnaire forme déjà une ébauche d'enveloppe. Celle-ci fait encore complètement défaut sur les faces antérieure et interne de la capsule, faces qui sont en connexion intime soit, en certains points, avec l'endothélium de la veine cave, soit, en d'autres points, avec les ganglions nerveux voisins.

La capsule est constituée par de larges travées cellulaires et par un réseau irrégulier de vaisseaux sanguins.

Ces travées sont formées d'une masse protoplasmique, granuleuse, colorée en gris-bleu par l'hématoxyline et parsemée de noyaux. Nulle part, les contours cellulaires ne sont visibles. Les noyaux sont arrondis ou ovalaires ; ils contiennent quelques grains fortement colorés.

Ces travées cellulaires n'offrent pas encore la disposition radiée, régulière, qu'elles auront plus tard.

Il est impossible de distinguer deux substances, l'une centrale, l'autre périphérique.

Le réseau vasculaire est formé de capillaires. Les vaisseaux de la capsule gauche aboutissent à une veine capsulaire qui va s'ouvrir dans la veine cave. Du côté droit, plusieurs vaisseaux de la capsule vont s'ouvrir directement dans cette veine. La veine centrale ne se développera que plus tard lorsque la capsule s'éloignera de la veine cave.

Les ganglions juxta-capsulaires consistent en plusieurs amas cellulaires, irréguliers, plus ou moins fusionnés entre eux et étalés sur presque toute l'étendue de la face interne de la glande. Des filets nerveux et des traînées de cellules les relient d'une part à la chaîne du sympathique, d'autre part aux ganglions préaortiques.

Quelques ébauches ganglionnaires sont si exactement ac-

colées au parenchyme surrénal qu'il est difficile de les en distinguer. D'autres en sont séparées par quelques éléments conjonctifs.

A un faible grossissement, on reconnaît les ébauches ganglionnaires à la teinte un peu plus foncée que leur donne l'hématoxyline; toutefois, à cette époque du développement, la différence de coloration entre les ganglions et la capsule est à peine appréciable. Les noyaux des ganglions sont arrondis ou ovalaires, colorés en bleu foncé ou en bleu clair. Autour des noyaux existe une masse de protoplasma très peu abondante.

Quelques fibres nerveuses pénètrent à l'intérieur de la capsule. On ne trouve sur leur trajet aucune cellule nerveuse.

#### STADE I.

*Embryon de souris de 11 mm. de longueur*<sup>1</sup>.

Le principal intérêt que présente cet embryon réside dans la façon dont la capsule se colore par le bleu de toluïdine et l'éosine.

La capsule a augmenté de volume. La veine centrale est bien développée. Les travées cellulaires, plus étroites que précédemment, commencent à prendre une disposition radiaire d'ailleurs encore peu régulière. Il est impossible de distinguer deux sortes de substances, corticale et médullaire (figure 7, pl. XXXVIII).

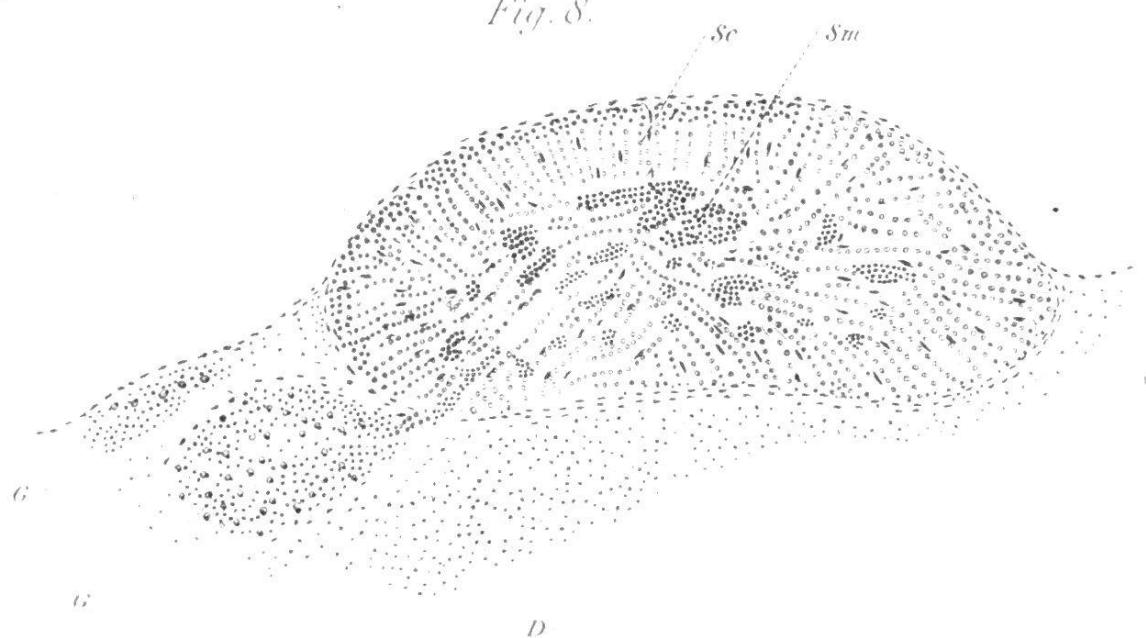
Dans les travées cellulaires, les contours des cellules sont encore invisibles. Le bleu de toluïdine colore le protoplasma en bleu foncé. Les noyaux sont peu colorés. Ils contiennent un ou deux, parfois trois nucléoles très fortement colorés en bleu. Les figures caryocinétiques sont très nombreuses. Les noyaux de la capsule sont, d'une façon

<sup>1</sup> Embryon fixé par le sublimé acétique. Série de coupes de  $7,5 \mu$  d'épaisseur colorées par le bleu de toluïdine et l'éosine.

Fig. 7.



Fig. 8.



générale, un peu plus volumineux et un peu plus irréguliers que ceux des ébauches ganglionnaires.

Sur les deux tiers supérieurs de la face interne de la capsule on trouve des ganglions nerveux. Sur la plupart des coupes, le parenchyme surrénal et les ganglions sont séparés par une mince couche de tissu conjonctif. A l'endroit où les nerfs pénètrent dans la capsule, les ébauches ganglionnaires sont accolées au parenchyme surrénal et s'y enfoncent à demi.

Il existe dans ces ganglions deux sortes d'éléments : 1<sup>o</sup> de jeunes cellules nerveuses bien différenciées ; 2<sup>o</sup> des cellules non différenciées.

Les jeunes cellules nerveuses présentent des caractères bien définis, qui les rendent faciles à reconnaître. Le noyau régulier, sphérique, encore petit, peu coloré, contient un gros nucléole. Le noyau est tout à fait excentrique. Par suite de la situation du noyau à la périphérie de la cellule, le protoplasma ne paraît pas l'entourer complètement, mais lui forme une sorte de calotte. Le protoplasma se colore vivement par le bleu de toluïdine. C'est une coloration diffuse, car il n'y a pas encore de blocs de substance chromophile, ou du moins les blocs chromophiles ne se rencontrent à ce stade que dans quelques rares cellules.

Ces jeunes cellules nerveuses authentiques sont encore très peu nombreuses dans les ganglions juxta-capsulaires.

Les autres cellules des ébauches ganglionnaires, cellules non différenciées, sont de jeunes cellules n'offrant aucun caractère typique pour des cellules nerveuses. Ces éléments ont le même aspect que ceux de la capsule. Toutefois les noyaux des ganglions sont en général un peu plus petits, un peu plus réguliers que ceux de la glande. Il y a cependant dans les ganglions et la capsule de nombreux noyaux identiques.

Y a-t-il à l'intérieur de l'ébauche glandulaire des cellules ganglionnaires ? Nous avons déjà dit qu'aux points de pé-

nétration des nerfs, les ganglions et le parenchyme surrénal se touchent. On peut affirmer qu'il n'y a aucune cellule ganglionnaire typique à l'intérieur de la capsule. Quant aux cellules ganglionnaires non différenciées, elles peuvent exister nombreuses dans la glande. Leur présence ne saurait y être décelée, puisque ces éléments sont semblables aux éléments capsulaires au moins sur les coupes colorées au bleu de toluïdine.

En résumé, à ce stade — et c'est là le fait essentiel — le bleu de toluïdine colore vivement les travées cellulaires de la capsule, les cellules nerveuses et les cellules non différenciées des ébauches ganglionnaires. Nous verrons que dans les stades plus avancés la substance corticale ne se colore plus par le bleu de toluïdine.

Il est intéressant de comparer ces résultats à ceux que nous donne la coloration à l'hématoxyline d'un embryon du même âge.

#### STADE J.

*Embryon de souris de 11 mm. de longueur<sup>1</sup>.*

Cet embryon est du même âge, de la même portée que le précédent. La disposition générale de la capsule, ses rapports avec les organes voisins et les ganglions sont les mêmes que chez l'embryon coloré au bleu de toluïdine.

A un faible grossissement, les ganglions se distinguent de la capsule par la coloration un peu plus foncée que leur donne l'hématoxyline. Cette différence de coloration porte exclusivement sur les noyaux.

Il existe à l'intérieur de la capsule de petits groupes de noyaux un peu plus foncés rappelant par conséquent ceux

---

<sup>1</sup> Embryon fixé par le sublimé acétique. Série de coupes de 7,5  $\mu$  d'épaisseur, colorées par l'hématoxyline Hansen.

des ganglions. Ces noyaux plus foncés sont disséminés un peu partout à l'intérieur de la capsule surrénale, aussi bien au centre qu'à la périphérie, aussi bien près de la face centrale de l'organe que près de la face interne en rapport avec les ganglions du sympathique.

Ces noyaux plus foncés ne forment pas des groupes cellulaires complètement indépendants, situés en dehors des travées cellulaires de la capsule, mais ils sont disséminés au milieu des éléments de ces travées.

Sur le trajet des nerfs qui pénètrent dans la capsule on trouve aussi quelques noyaux plus foncés.

Il existe donc chez cet embryon un indice encore très vague de la division en deux substances, l'une corticale, l'autre médullaire, cette dernière représentée par les groupes de cellules plus foncées. Il est à remarquer qu'à un fort grossissement les groupes de noyaux plus foncés sont à peine distincts, car il existe des noyaux de teintes très variées.

#### STADE K.

*Embryon de souris de 12 mm. de longueur<sup>1</sup>.*

Il n'y a dans la capsule surrénale qu'une seule substance. Toutefois on trouve ci et là quelques noyaux un peu plus fortement colorés, que l'on peut considérer comme des îlots de substance médullaire à peine différenciée.

Les ganglions sympathiques situés sur la face interne de la capsule se reconnaissent facilement à leur coloration un peu plus foncée et à leurs noyaux un peu plus petits.

On peut suivre quelques filets nerveux jusqu'à l'intérieur de la glande surrénale. Il n'existe pas de cellules nerveuses sur le trajet de ces fibres.

<sup>1</sup> Embryon fixé par le liquide de Gilson. Série de coupes de 7,5  $\mu$  d'épaisseur colorées par l'hématoxyline de Hansen.

**STADE L.**

*Embryon de souris de 13 mm. de longueur<sup>1</sup>.*

La capsule surrénale et le ganglion juxta-capsulaire sont parfaitement bien délimités. Nulle part le ganglion ne pénètre dans la substance surrénale.

Le bleu de toluïdine colore assez vivement le protoplasma des cellules surrénales. Il est impossible de reconnaître dans la capsule deux sortes d'éléments, corticaux et médullaires.

La capsule gauche reçoit deux nerfs, la capsule droite en reçoit trois. Ces nerfs pénètrent par la face interne de la glande et peuvent être suivis jusqu'au centre de l'organe. On ne trouve pas de cellules nerveuses sur le trajet de ces fibres.

**STADE M.**

*Embryon de souris de 13 mm. de longueur<sup>2</sup>.*

Cet embryon est du même âge que le précédent.

A l'intérieur de la capsule, on trouve un peu partout, au centre et dans les couches périphériques, de petits îlots de cellules, ou plus exactement de petits amas de noyaux plus foncés, plus fortement colorés par l'hématoxyline. On peut les considérer comme des éléments médullaires disséminés dans toute l'étendue de la capsule. La différenciation entre les deux substances est des plus minimes. Elle consiste uniquement dans une légère différence de teinte des noyaux qui ont d'ailleurs la même forme et les mêmes dimensions.

Le ganglion juxta-capsulaire est parfaitement bien séparé de la capsule.

<sup>1</sup> Embryon fixé par le liquide de Gilson. Série de coupes de 7,5  $\mu$  d'épaisseur colorées par le bleu de toluïdine et l'éosine.

<sup>2</sup> Embryon fixé par le liquide de Gilson. Série de coupes de 7,5  $\mu$  d'épaisseur colorées par l'hématoxyline et l'éosine.

## STADE N.

*Embryon de souris de 14 mm. de longueur<sup>1</sup>.*

La glande surrénale offre, avec les organes voisins, les rapports à peu près définitifs qu'elle aura chez l'adulte.

La face antéro-externe de la capsule répond dans son quart inférieur au rein, dans ses trois quarts supérieurs au péritoine pariétal postérieur. La face postéro-interne est en rapport avec le psoas et avec un ganglion sympathique. La veine cave inférieure longe le bord antéro-interne de la capsule droite, mais s'en éloigne dans sa partie supérieure.

Entre les deux reins, autour de la veine cave, autour de l'aorte et de ses branches, se trouvent les ébauches des ganglions du plexus solaire. Des traînées cellulaires et des filets nerveux réunissent ces ganglions entre eux et au sympathique.

Dans la capsule les cellules sont ordonnées en colonnes entre lesquelles cheminent les vaisseaux sanguins. Ces colonnes sont encore très irrégulières. On peut cependant distinguer déjà une zone glomérulaire à l'extérieur, une zone fasciculée et au centre un réseau irrégulier de cordons cellulaires constituant une zone réticulée. Dans la capsule surrénale droite on trouve de petits groupes de cellules plus foncées, situés dans le voisinage de la veine centrale. Ce sont des groupes de cellules médullaires encore peu différenciées. Quelques groupes analogues de cellules se trouvent dans les couches périphériques.

En examinant la série complète des coupes, on constate qu'il n'y a aucune continuité entre les groupes de cellules médullaires et le ganglion adjacent à la capsule. Partout la limite entre la capsule et le ganglion reste précise. Le

<sup>1</sup> Embryon fixé par le liquide de Gilson. Série de coupes de 7,5  $\mu$  d'épaisseur colorées par l'hématoxyline de Hansen.

ganglion n'envoie aucun prolongement dans le parenchyme surrénal.

Dans la capsule gauche, on trouve aussi quelques groupes de cellules médullaires caractérisées par leurs noyaux plus foncés. Ces groupes sont indépendants les uns des autres et ne forment pas un réseau. Quelques-uns de ces amas cellulaires se trouvent à la périphérie de l'organe dans le voisinage immédiat du ganglion juxta-capsulaire, ce qui pourrait laisser croire à une pénétration du sympathique dans la capsule, bien qu'à proprement parler, il n'y ait pas continuité entre les cellules médullaires et l'ébauche du ganglion.

#### STADE O.

*Embryon de souris de 16 mm. de longueur<sup>1</sup>.*

Ce stade est important parce que c'est à ce moment que les deux substances corticale et médullaire se différencient nettement.

Le ganglion n'est pas accolé à la face interne de la capsule, mais se trouve à quelque distance de son bord antérieur.

Dans la glande surrénale on peut déjà facilement distinguer trois couches :

1<sup>o</sup> Une couche externe (*zona glomerulosa*), colorée en bleu.

2<sup>o</sup> Une couche moyenne (*zona fasciculata*), colorée en rose.

3<sup>o</sup> Une couche interne dans laquelle on trouve deux sortes d'éléments : des travées de cellules colorées en rose et qui représentent les cordons de la zone réticulaire de la substance corticale, et de petits groupes d'éléments colorés en bleu représentant la substance médullaire.

<sup>1</sup> Embryon fixé par le liquide de Gilson. Série de coupes de 10  $\mu$  d'épaisseur colorées par le bleu de toluïdine et l'éosine.

Ce mélange au centre de l'organe des substances corticale et médullaire est d'ailleurs bien connu. Il a été signalé par tous les anatomistes qui se sont occupés du développement de la capsule.

Il y a donc actuellement dans la glande deux sortes de cellules : des cellules cyanophiles, colorées en bleu par le bleu de toluïdine, des cellules éosinophiles colorées en rose par l'éosine.

Nous avons vu précédemment que chez les embryons plus jeunes, tous les éléments de la capsule surrénale se colorent vivement par le bleu de toluïdine. Ce qu'il y a de nouveau à ce stade, ce sont donc les cellules éosinophiles. Nous savons aussi que chez l'adulte la substance corticale se colore tout entière en rose, tandis que la substance médullaire se colore en bleu.

Les cellules éosinophiles ou cellules corticales de la zona fasciculata et de la zona reticularis, sont de grandes cellules à contour bien défini. Le protoplasma est coloré en rose et paraît finement granulé. Il n'est pas rare de trouver dans le corps protoplasmique de petites granulations bleues. Le noyau sphérique est en général plus volumineux que celui des cellules cyanophiles. Le pourtour du noyau est vivement coloré en bleu ainsi qu'un ou deux nucléoles.

Les cellules cyanophiles sont réparties d'une façon assez régulière. Elles forment à la surface de l'organe une zone glomérulaire et au centre de petits amas arrondis disséminés entre les cordons de la zone réticulée, toutefois on trouve aussi quelques cellules cyanophiles au sein de la zone fasciculée. Dans la zone glomérulaire et au centre de l'organe, les éléments cyanophiles sont groupés sous forme de petits amas cellulaires arrondis ou ovalaires. Les noyaux sont un peu plus petits que ceux des cellules éosinophiles. Les contours cellulaires ne sont pas distincts. Les noyaux sont disséminés dans une masse indivise de pro-

toplasmate coloré en bleu. Les figures caryocinétiques sont fréquentes.

Ces cellules cyanophiles sont donc des cellules ayant conservé les caractères communs à toutes les cellules surrénales des stades plus jeunes.

Les cellules cyanophiles de la zone glomérulaire se transformeront ultérieurement en cellules corticales typiques et les éléments cyanophiles du centre de l'organe donneront naissance au parenchyme médullaire.

Remarquons encore que les cellules éosinophiles sont des cellules corticales déjà bien différenciées. Plus tard elles augmenteront de volume; le noyau deviendra plus considérable et des granulations caractéristiques ne tarderont pas à apparaître dans le corps cellulaire.

Nous devons encore ajouter, car c'est là un fait important, qu'il existe des formes de transition entre les cellules cyanophiles et les cellules éosinophiles. A un faible grossissement, la limite entre la zone glomérulaire et la zone fasciculée paraît assez précise. Il n'en est plus de même à un fort grossissement. A un fort grossissement, on trouve dans la substance corticale des cellules contenant à la fois des granulations bleues et des granulations roses, ce qui donne à ces cellules une teinte lilas. Ce sont là des cellules corticales incomplètement différenciées, constituant des formes de transition entre les cellules cyanophiles et les cellules éosinophiles. On les rencontre surtout dans les couches externes de la zone fasciculée. On les rencontre aussi, mais moins nombreuses, au centre de l'organe.

Quelques coupes de cet embryon méritent une description spéciale. Ce sont celles où les nerfs pénètrent dans l'organe. Ces coupes ont été colorées par l'hématoxyline Hansen et l'acide pierrique.

Sur ces coupes (fig. 8, pl. XXXVIII), les groupes des cellules médullaires sont faciles à reconnaître à la coloration plus foncée des noyaux. Dans la zone glomérulaire les

noyaux sont aussi plus vivement colorés que ceux des zones fasciculée et réticulée de la substance corticale, mais ils sont moins foncés que ceux de la substance médullaire.

Des filets nerveux issus du ganglion juxta-capsulaire pénètrent dans la capsule et peuvent être suivis jusqu'au centre de l'organe. Sur le trajet de ces nerfs se trouvent des noyaux vivement colorés et formant une traînée à peu près ininterrompue du ganglion à la substance médullaire. C'est l'aspect bien connu de la continuité de la substance médullaire en voie de formation avec une ébauche de ganglion, continuité qui a été observée chez la souris par Inaba et chez de nombreux mammifères par d'autres observateurs. A n'en juger que par ces coupes on pourrait croire à la pénétration des éléments du sympathique dans la capsule. Notons encore que, sauf au point de pénétration d'un nerf, le ganglion juxta-capsulaire est parfaitement bien séparé de la capsule.

#### STADE P.

*Embryon de souris de 17 mm. de longueur<sup>1</sup>.*

Ce stade ne présente pas de différence essentielle avec le précédent; toutefois la substance corticale est un peu mieux différenciée.

La capsule est complètement entourée d'une tunique propre. Le ganglion placé sur la face interne est relativement plus petit que dans les stades plus jeunes. Partout il est nettement séparé du parenchyme surrénal.

Avec les doubles colorations (hématoxyline et éosine, bleu de toluïdine et éosine), les deux substances sont faciles à reconnaître, chacune ayant une teinte spéciale. La substance corticale est rose, le parenchyme médullaire est

<sup>1</sup> Embryon fixé par le liquide de Gilson. Série de coupes de  $10 \mu$  d'épaisseur, colorées, les unes par le bleu de toluïdine et l'éosine, les autres par l'hématotoxine de Hansen et l'éosine.

bleu. Ce sont ces mêmes teintes que prennent les deux substances de la capsule adulte.

Les trois zones de la substance corticale présentent la même disposition générale que dans le stade précédent.

Dans les zones fasciculée et réticulée, les cellules corticales sont de grands éléments polyédriques, vivement colorés en rose, contenant un noyau volumineux, arrondi ou ovalaire, dans lequel on trouve un grand nucléole et un réseau chromatique.

La zone glomérulaire formée au stade précédent d'éléments cyanophiles se colore maintenant en rose par l'éosine. Les cellules de cette couche sont plus petites que celles de la zone fasciculée. Ci et là on trouve encore quelques cellules cyanophiles.

Comme au stade précédent, les éléments médullaires se présentent sous la forme de petits amas cellulaires logés dans les mailles du réseau de la zone réticulaire. Ces éléments ne sont pas encore différenciés, ils rappellent les éléments de la capsule embryonnaire. Ce sont de petits noyaux arrondis assez vivement colorés par l'hématoxyline et contenus dans une masse protoplasmatique indivise, colorés soit par l'hématoxyline, soit par le bleu de toluïdine.

Comme il existe encore quelques petits groupes de cellules cyanophiles à la périphérie de l'organe, on pourrait croire que la substance médullaire est répandue non seulement au centre, mais aussi dans la zone glomérulaire. Nous ne saurions admettre cette manière de voir adoptée par quelques auteurs sur les cellules cyanophiles de la couche externe se transformant en cellules corticales.

Il existe aussi chez cet embryon, comme chez le précédent, des formes de transition entre les cellules cyanophiles et les cellules corticales éosinophiles.

Dans les ganglions du plexus sympathique on trouve deux sortes d'éléments : des cellules nerveuses bien diffé-

rencierées et des cellules analogues à celles du parenchyme médullaire.

Les cellules ganglionnaires les plus avancées dans leur développement ont un corps cellulaire assez volumineux, vivement coloré par le bleu de toluïdine. Quelques-unes d'entre elles contiennent déjà des blocs de substance chromophile. Le noyau situé à l'un des pôles de la cellule est arrondi, vésiculeux, volumineux. Il est peu coloré et contient un gros nucléole et un réseau chromatique délicat.

Outre ces cellules nerveuses bien authentiques, on trouve dans les ganglions de nombreux groupes cellulaires à petits noyaux arrondis, groupes cellulaires identiques à ceux de la substance médullaire. Il existe également toutes les formes de transition entre ces éléments non différenciés et les cellules nerveuses bien développées.

Le degré de développement des cellules n'est pas le même dans tous les ganglions. Certains ganglions ne contiennent que des cellules nerveuses bien développées; d'autres, et c'est le cas du ganglion *juxta-capsulaire*, ne contiennent que peu de cellules nerveuses différencierées et beaucoup de petites cellules analogues à celles de la substance médullaire.

Il n'y a pas de cellules nerveuses dans la capsule.

#### STADE Q.

*Embryon de souris de 18 mm. de longueur*<sup>1</sup>.

Avant la coloration des coupes à l'hématoxyline, la substance médullaire colorée en jaune-brun par le chromate de potasse est facile à distinguer.

Après coloration à l'hématoxyline ferrique, la différence entre les deux substances est moins tranchée. La subs-

<sup>1</sup> Capsule fixée par le liquide d'Andersson. Série de coupes de 7,5  $\mu$  d'épaisseur, colorées par l'hématoxyline ferrique de Heidenhain.

tance corticale est gris-bleu, la substance médullaire gris clair.

L'écorce est assez bien séparée de la moelle ; toutefois quelques cordons de la zone réticulée pénètrent encore dans la substance médullaire.

Les éléments médullaires sont groupés en amas arrondis ou irréguliers, entourés de vaisseaux capillaires. Ci et là, ils se disposent déjà en cordons. Le contour des cellules médullaires est encore peu distinct. Le protoplasma est finement granulé. Les noyaux ont le même volume et le même aspect que ceux de l'écorce. Ils étaient plus petits dans les stades précédents, ils seront plus gros dans les stades ultérieurs.

La limite des deux parenchymes, cortical et médullaire, est en certains points précise, ailleurs indistincte. Là où la limite est précise, des capillaires séparent les cordons corticaux des éléments médullaires. En d'autres points, les cordons corticaux se continuent avec les cordons médullaires et à la limite on trouve des cellules qu'il est difficile, sinon impossible, de classer dans le groupe des éléments corticaux ou dans celui des éléments médullaires.

Dans la capsule droite, au point de pénétration d'un nerf, la substance médullaire se rapproche beaucoup de la surface de l'organe. Il n'existe pas de cellules nerveuses sur le trajet des nerfs que l'on peut suivre jusque dans le parenchyme médullaire.

Le ganglion annexé à la capsule est complètement entouré d'une enveloppe. Il est dès maintenant bien séparé des autres ganglions du plexus solaire. Il contient des cellules nerveuses bien différenciées et des éléments analogues aux éléments médullaires.

## STADE R.

*Embryon de souris de 22 mm. de longueur*<sup>1</sup>.

Les deux substances ont acquis à peu près leurs caractères définitifs.

Les cellules corticales contiennent de nombreuses granulations, claires, réfringentes. Ces granulations sont toutefois plus petites que chez l'animal adulte. Les cellules des cordons corticaux situés dans la substance médullaire, et qui ne tarderont pas à disparaître, ont un aspect assez particulier. Le noyau prend une coloration noire, diffuse, intense. Le corps protoplasmique est bleu foncé.

Les cellules médullaires ont des contours plus précis. Elles contiennent de fines granulations colorées en brun-jaune et des grains plus volumineux, peu nombreux, colorés en brun foncé ou en noir.

Le ganglion juxta-capsulaire se trouve à quelque distance de la glande. Il contient surtout des cellules nerveuses, mais on y trouve encore de petits groupes de cellules ayant l'aspect de cellules médullaires jeunes incomplètement différenciées.

*Souris nouveau-née.*

Les modifications que la glande suprarénale subit après la naissance n'offrent guère d'intérêt au point de vue qui nous occupe.

Chez la souris nouveau-née le degré de développement de la capsule est assez variable. Parfois le parenchyme médullaire est peu développé et se présente sous la forme d'amas cellulaires disséminés entre les cordons de la zone réticulée. Le plus souvent les deux substances sont bien séparées, mais il existe encore quelques cordons de cellules

<sup>1</sup> Capsule fixée par le liquide d'Andersson. Série de coupes de 7,5  $\mu$  d'épaisseur, colorées par l'hématoxyline ferrique de Heidenhain.

corticales au centre de l'organe. En certains points, la limite des deux parenchymes est peu précise et l'on voit des cordons médullaires faire suite aux cordons corticaux.

C'est à peu près vers la fin du premier mois de la vie extra-utérine que la substance corticale se sépare entièrement de la substance périphérique, par suite de la formation d'une couche intermédiaire de vaisseaux sanguins. Cette couche vasculaire n'est complètement développée que chez l'adulte, encore n'est-il pas rare de la voir manquer en certains points.

Dès la naissance et souvent aussi chez des embryons avancés, on trouve dans les vaisseaux ces granulations dont nous avons parlé précédemment. Dans les premiers jours de la vie, ces granulations sont fort nombreuses et les vaisseaux du parenchyme médullaire, parfois aussi ceux de la substance corticale, peuvent en être littéralement remplis. Ces granulations sont très apparentes sur les pièces fixées par le réactif d'Andersson et colorées à l'hématoxyline ferrique. Elles sont de deux sortes. Les unes très fines, très nombreuses, colorées en brun clair. Les autres peu nombreuses se présentent sous la forme de gros grains, mesurant environ  $1\mu$  de diamètre, colorées en brun foncé ou en noir.

On voit aussi ces grains sur les pièces fixées par le sublimé et colorées par l'hématoxyline ou le bleu de toluïdine. Ce dernier réactif les colore vivement en bleu chez les jeunes animaux tout au moins.

On peut facilement observer le passage de ces grains des cellules médullaires dans les vaisseaux sanguins.

### TROISIÈME PARTIE

Dans les pages qui précèdent, nous avons décrit la capsule surrénale aux différents âges de la vie embryonnaire. Nous devons maintenant tirer des conclusions des faits observés par nous et par d'autres anatomistes et chercher à déterminer l'origine des deux substances de la capsule.

La substance corticale dérive, sans aucun doute possible, de l'ébauche surrénale primitive et nous avons montré que cette ébauche primitive se forme aux dépens de l'épithélium du cœlome, au-devant du corps de Wolff, immédiatement au-dessus de l'extrémité céphalique du rudiment de la glande sexuelle.

Quelle est l'origine de la substance médullaire ?

Nous savons qu'elle apparaît assez tard, sous la forme de petits amas arrondis de cellules vivement colorées par l'hématoxyline. Ces groupes cellulaires, d'abord disséminés entre les cordons de la substance corticale, finissent par occuper à eux seuls le centre de l'organe et s'y transforment en parenchyme médullaire.

D'où viennent ces cellules ?

Il y a deux origines possibles. Elles proviennent du ganglion juxta-capsulaire, ou bien elles se forment sur place par différenciation des éléments épithéliaux de l'ébauche primitive.

En faveur de l'origine sympathique de la substance médullaire, on peut faire valoir un certain nombre de faits que nous allons examiner.

1<sup>o</sup> *Les corps suprarénaux des Elasmobranches dérivent des ganglions du sympathique. Le parenchyme médullaire de la capsule surrénale des vertébrés supérieurs, homologue des corps suprarénaux, doit avoir la même origine.*

Cet argument cité par tous les anatomistes est loin d'avoir une valeur absolue et ceci pour deux raisons : 1<sup>o</sup> L'hom-

logie des corps suprarénaux des Elasmobranches et du parenchyme médullaire de la capsule des mammifères n'est pas prouvée d'une façon indiscutable. 2<sup>o</sup> L'origine sympathique des corps suprarénaux n'est pas établie avec certitude. Affirmée par Balfour, elle est niée par Aichel qui considère ces organes comme des dérivés du corps de Wolff.

2<sup>o</sup> *Chez les embryons d'oiseaux et de mammifères, on peut observer la pénétration des cellules nerveuses à l'intérieur de l'ébauche surrénale.*

Observée par Inaba, Fusari, Wiesel, cette pénétration des cellules nerveuses dans l'ébauche épithéliale est formellement contestée par Janosik, Gottschau, Aichel.

Remarquons à ce sujet que personne n'a, à vrai dire, observé la pénétration des cellules nerveuses dans l'ébauche épithéliale. On ne peut que constater la continuité ou contiguïté d'une ébauche ganglionnaire avec les groupes de cellules médullaires de la capsule. Cette contiguïté, niée par quelques anatomistes, peut exister, nous n'en doutons pas. Nous l'avons signalée à diverses reprises chez la souris, mais elle peut facilement échapper à l'observation, car souvent elle n'est visible que sur une ou deux coupes d'une longue série. Souvent aussi elle fait complètement défaut.

La contiguïté du parenchyme médullaire et d'une ébauche de ganglion ne permet pas de conclure avec certitude à une migration des éléments ganglionnaires à l'intérieur de la glande. Elle est susceptible d'une autre interprétation comme nous le verrons plus loin.

Ce n'est pas seulement la continuité de la substance médullaire et du ganglion juxta-capsulaire qui a fait croire à la pénétration des éléments ganglionnaires, mais d'après plusieurs auteurs, les cellules médullaires, d'abord situées dans les couches périphériques de la capsule, gagnent peu à peu la zone moyenne, puis le centre de l'organe dans lequel elles se cantonnent définitivement.

Nos observations ne nous permettent pas d'accepter cette manière de voir. Les cellules médullaires apparaissent d'emblée au centre de l'organe, mais on peut aussi en trouver dans les couches périphériques et il arrive même que chez l'adulte la substance médullaire atteint la surface de la capsule. Il est d'ailleurs fort probable que l'on a souvent pris pour des éléments médullaires les cellules non différenciées de la zone glomérulaire, cellules qui plus tard se transforment en éléments corticaux.

*3<sup>e</sup> Pendant la période embryonnaire, il y a, sinon identité absolue, du moins une grande analogie entre les cellules médullaires et les cellules ganglionnaires.*

Ces analogies existent, mais ne signifient pas grand'chose, d'une part, parce qu'il s'agit de cellules jeunes, d'autre part, parce que ces mêmes analogies existent aussi entre les cellules ganglionnaires et les cellules corticales non différenciées.

Tous les auteurs qui admettent l'origine nerveuse du parenchyme médullaire ont signalé ces analogies.

Ce qui paraît avoir frappé les anatomistes, c'est que les noyaux des cellules médullaires et ganglionnaires sont plus petits, plus régulièrement arrondis et plus vivement colorés que ceux de la substance corticale. Tout cela est exact, mais nécessite quelques remarques.

Les noyaux des cellules ganglionnaires et médullaires sont plus petits que ceux des cellules corticales au moment où se produit la différenciation des deux substances de la capsule. Cela n'est vrai, ni avant, ni après cette époque. Chez les embryons très jeunes, les noyaux des cellules ganglionnaires ont les mêmes dimensions que ceux de l'ébauche épithéliale non différenciée. Plus tard, lorsque la substance centrale perd ses caractères embryonnaires, les noyaux des cellules médullaires égalent en volume ceux de la substance corticale et finissent même par les dépasser.

La coloration plus vive des noyaux des cellules médul-

liaires et nerveuses a aussi été signalée. Cette teinte plus foncée sur les coupes colorées par l'hématoxyline peut s'expliquer, semble-t-il, par le fait que la substance chromatique n'est presque jamais au repos, les cellules se divisant rapidement. Il existe d'ailleurs des noyaux aussi vivement colorés dans la substance corticale.

Ce qui est à nos yeux plus important que ces analogies entre les noyaux, ce sont celles qui existent entre les cellules elles-mêmes.

Nous avons montré que les cellules médiullaires et ganglionnaires se colorent par le bleu de toluïdine, tandis que les cellules corticales se colorent par l'éosine. Nous avons montré aussi, et c'est là le fait important, que dans la capsule très jeune, toutes les cellules possèdent cette même affinité pour le bleu de toluïdine et plus tard, lorsque les cellules corticales des zones fasciculée et réticulée se colorent déjà en rose, celles de la zone glomérulaire se colorent encore en bleu.

Nous admettons bien les analogies entre les cellules ganglionnaires embryonnaires et les cellules médiullaires embryonnaires, mais pour nous, ces mêmes analogies existent entre les cellules ganglionnaires et les cellules corticales non différenciées. Nous ne pouvons donc en tirer aucune conclusion sur l'origine de la substance médiullaire.

*4<sup>o</sup> Il existerait chez l'adulte des formes de transition entre les cellules médiullaires et les cellules nerveuses typiques. Ce serait là une preuve de l'origine ganglionnaire du parenchyme médiullaire.*

Ces formes de transition signalées par Pfaundler, par Rabl, sont niées avec raison, croyons-nous, par la plupart des anatomistes. Elles n'existent certainement pas chez la souris adulte. Elles n'existent pas non plus dans la capsule de l'embryon qui ne possède d'ailleurs aucune cellule nerveuse. Par contre on trouve dans les ganglions toutes les formes de transition entre les cellules nerveuses déjà bien

différenciées et de jeunes éléments identiques à ceux de la capsule.

5<sup>o</sup> *La richesse du parenchyme médullaire en cellules nerveuses parle en faveur de son origine ganglionnaire.*

L'argument est sans valeur aucune, puisque chez beaucoup d'animaux les cellules nerveuses sont peu abondantes et qu'elles font même complètement défaut chez la souris.

6<sup>o</sup> *La substance médullaire, au lieu d'occuper le centre de l'organe, peut être située à la périphérie.*

Dans un cas observé par Inaba elle se continuait même avec un ganglion.

Il n'y a rien à remarquer à ce sujet, sinon que c'est la persistance d'une disposition fréquente chez l'embryon.

7<sup>o</sup> *Dans la série des vertébrés, on observe une pénétration progressive de la substance médullaire dans la substance corticale.*

Ces deux substances complètement séparées chez les sélaciens, se rapprochent chez les amphibiens et les reptiles, s'entremêlent chez les oiseaux et chez les mammifères, enfin, l'une finit par entourer l'autre. La pénétration des cellules ganglionnaires dans la capsule de l'embryon des mammifères ne serait que la répétition de ce qui se passe dans le développement de toute la série des vertébrés.

8<sup>o</sup> *La présence de capsules surrenales accessoires dans le plexus solaire parle en faveur de l'origine ganglionnaire de la substance médullaire.*

Chacun sait que Stilling (26) a découvert dans les ganglions abdominaux des groupes de cellules se colorant en brun par le bichromate de potasse, réaction caractéristique du parenchyme médullaire. Ces cellules chromophiles forment de petits corpuscules souvent visibles à l'œil nu, placés dans le voisinage du ganglion semilunaire et des branches nerveuses qui en partent. Souvent ces corpuscules chromophiles contiennent des cellules nerveuses.

Stilling considère ces organes comme des capsules surrénales accessoires formées uniquement de substance médullaire et appartenant au système nerveux sympathique. Il les compare avec raison aux capsules paires des Elasmobranches.

L'existence de ces capsules accessoires annexées au sympathique abdominal a été souvent citée comme un argument en faveur de l'origine nerveuse de la substance médullaire. On pourrait objecter que des capsules accessoires se rencontrent aussi ailleurs et qu'elles ont pu s'annexer secondairement au sympathique. L'objection n'aurait toutefois pas grande valeur, car il resterait à expliquer pourquoi les capsules accessoires du sympathique sont le plus souvent formées uniquement de substance médullaire, tandis que les capsules annexées à l'ovaire, au testicule, à l'épididyme, ou situées dans le rein, sont le plus souvent formées uniquement de substance corticale.

9<sup>o</sup> *Il existe dans le ganglion intercarotidien des cellules chromophiles semblables à celles du sympathique abdominal.*

Découvertes par Stilling qui a montré leur analogie avec les capsules surrénales accessoires, ces cellules ont été décrites à nouveau par Kohn (13). Ce serait là une des meilleures preuves de l'origine nerveuse de la substance médullaire, car on ne peut admettre, étant donnée la situation du ganglion intercarotidien, que des éléments surrénaux entrent en relation avec lui dans les premiers stades du développement.

On peut cependant faire quelques remarques à propos de cet argument.

Les cellules chromophiles du ganglion intercarotidien présentent des analogies évidentes avec les cellules médullaires, mais leur mode de groupement n'est pas le même. Il n'y a pas identité entre le parenchyme médullaire et le parenchyme intercarotidien.

Et d'ailleurs ne sait-on pas que deux tissus d'origine différente peuvent présenter entre eux la plus grande similitude. La pulpe de l'organe de l'émail d'origine épithéliale ne ressemble-t-elle pas à s'y méprendre à du tissu conjonctif muqueux? Ne trouve-t-on pas dans l'épithélium des alvéoles pulmonaires et dans l'endothélium péritonéal des formes cellulaires semblables.

Nous avons cité tous les arguments en faveur de l'origine ganglionnaire de la substance médullaire et nous avons indiqué les objections que l'on est en droit de faire à quelques-uns d'entre eux.

Chacun de ces faits pris à part est bien loin de constituer une preuve absolue, mais l'ensemble de ces faits donne une forte présomption en faveur de cette origine sympathique.

Si la substance centrale ne dérive pas d'un ganglion, elle se forme sur place par différenciation de l'ébauche primitive. Cette dernière fournirait ainsi les deux parenchymes de l'organe.

En faveur de l'origine unique des deux substances, on peut citer quelques faits, peu nombreux, mais très concluants :

1<sup>o</sup> *Les cellules médullaires apparaissent d'emblée à l'intérieur de la capsule. Elles ne proviennent pas du dehors. Elles ne procèdent pas de la périphérie au centre,*

On a prétendu que les cellules médullaires se montrent d'abord à la périphérie et qu'elles gagnent ensuite le centre. Chez la souris, les cellules médullaires se trouvent, dès leur apparition, au centre de l'organe, sans relation aucune avec le ganglion du sympathique. Souvent aussi quelques cellules médullaires situées dans les couches périphériques semblent se continuer avec l'ébauche ganglionnaire.

Si le ganglion juxta-capsulaire n'envoie pas de cellules à l'intérieur de l'organe, par contre des fibres du sympathique pénètrent dans la capsule, mais il est à remarquer

qu'elles y pénètrent déjà à une époque où la substance médullaire n'existe pas.

En disant que les cellules médullaires se forment sur place et qu'elles ne dérivent pas du ganglion, nous n'affirmons pas qu'aucune cellule ganglionnaire ne pénètre dans l'ébauche surrénale. Cette pénétration est possible, les deux organes étant accolés; elle peut se faire au point d'entrée des nerfs et l'on voit parfois l'ébauche d'un ganglion s'enfoncer quelque peu dans le parenchyme surrénal. Cette pénétration de cellules ganglionnaires ne peut être constatée d'une façon certaine chez la souris dont la capsule ne possède pas de cellules nerveuses. Il est possible qu'elle soit plus active chez d'autres animaux à capsule riche en éléments nerveux.

*2<sup>o</sup> Les substances corticale et médullaire sont des parties différenciées de l'ébauche primitive. Il existe chez l'embryon toutes les formes de transition entre éléments corticaux et médullaires, formes de transition qui témoignent de la communauté d'origine des deux substances.*

On dit souvent qu'avant l'apparition du parenchyme médullaire la capsule est formée uniquement de substance corticale. Ce n'est pas exact. Au début, la capsule est formée d'une substance unique qui n'est ni corticale, ni médullaire, mais que l'on peut désigner sous le nom de substance surrénale embryonnaire.

De bonne heure, les vaisseaux sanguins pénètrent dans l'ébauche primitive et la divisent en cordons cellulaires qui s'ordonnent d'une façon assez régulière. Déjà chez l'embryon de 7,7 mm., les travées cellulaires prennent dans les couches périphériques une disposition radiaire, tandis qu'au centre ils forment un réseau plus irrégulier.

Bien que la disposition de ces cordons rappelle les zones fasciculée et réticulée, les éléments qui les constituent n'ont pas du tout les caractères de cellules corticales. Dans les cordons, les contours des cellules ne sont pas visibles,

le protoplasma se colore encore par le bleu de toluïdine et non par l'éosine, les noyaux sont petits.

La première différenciation est une transformation d'une partie des éléments embryonnaires en cellules corticales. Le contour des cellules devient distinct, le protoplasma se colore en rose par l'éosine, le noyau augmente de volume. Plus tard apparaissent, dans le corps protoplasmatique, les granulations caractéristiques des cellules corticales.

Cette évolution des éléments embryonnaires en cellules corticales se produit tout d'abord dans les cordons de la zone fasciculée et dans les travées de la zone réticulée. Des éléments embryonnaires non différenciés persistent soit dans les couches périphériques de l'ébauche où ils forment la zone glomérulaire, soit aussi au centre de l'organe sous forme d'amas cellulaires disséminés au milieu des cordons de la substance corticale. Les éléments embryonnaires restés dans les couches périphériques se transforment à leur tour en substance corticale, ceux du centre se transformeront plus tard en substance médullaire.

Il est à remarquer que les éléments embryonnaires de la zone glomérulaire, semblables aux éléments non différenciés de la substance médullaire, ont souvent été pris pour des cellules ganglionnaires en voie de pénétrer dans la capsule.

Les formes de transition entre les cellules corticales et les cellules médullaires ont été décrites à propos des embryons. Il n'y a pas lieu d'y revenir ici.

*3<sup>e</sup> Pendant une longue période du développement, parfois aussi après la naissance et même chez l'adulte, les cordons médullaires se continuent en certains points avec les cordons corticaux.*

Nous avons insisté à différentes reprises sur cette continuité des cordons corticaux et médullaires. Il nous suffit de la mentionner ici.

L'apparition de la substance médullaire à l'intérieur de

l'organe et non dans les couches périphériques, la continuité des cordons corticaux et médullaire, l'existence des formes de transition entre les cellules des deux parenchymes, la différenciation progressive de l'ébauche épithéliale en deux substances, voilà des faits qui ne nous permettent pas d'accepter l'origine ganglionnaire de la substance médullaire.

Ces faits en partie signalés déjà par d'autres anatomistes sont à notre avis si nets, si évidents, qu'ils ne sauraient laisser de doute dans l'esprit. Les substances corticale et médullaire sont deux parties différenciées d'une ébauche unique.

Nous avons exposé aussi impartiallement que possible deux séries de faits en apparence contradictoires. Les uns paraissent affirmer l'origine ganglionnaire de la moelle, les autres témoignent au contraire de l'origine unique des deux parenchymes surrénaux.

Si nous admettons l'origine épithéliale des deux substances, il semble que nous devrons laisser inexpliquées les relations de la substance médullaire et du sympathique. Avant de prendre une pareille détermination, ne convient-il pas d'examiner si la contradiction entre les deux séries de faits n'est pas plus apparente que réelle. L'hypothèse est légitime ; elle n'est pas nouvelle.

Remak admettait déjà que la capsule tout entière dérive de l'ébauche du nerf génital. Dans cette ébauche unique les cellules centrales deviennent cellules médullaires, les cellules périphériques se chargent de gouttelettes graisseuses et deviennent cellules corticales.

Pour Kölliker la capsule et le plexus sympathique dérivent d'une même ébauche mésodermique. Pour Schultze la capsule surrénale tout entière dérive du sympathique.

Pour comprendre les relations de la capsule et du sympathique, revenons au premier stade du développement de ces organes.

Nous avons montré qu'chez de jeunes embryons de souris, dans la région du corps de Wolff et sur la racine du mésentère, l'épithélium du cœlome donne naissance à trois ébauches :

1<sup>o</sup> L'ébauche de la glande génitale dont nous ne nous sommes pas occupé.

2<sup>o</sup> L'ébauche de la capsule surrénale située au-dessus de la précédente, immédiatement en dehors de la racine du mésentère. Le contour de cette ébauche est peu précis. L'ébauche surrénale est plus ou moins fusionnée avec l'ébauche prévasculaire.

3<sup>o</sup> Une ébauche prévasculaire, ébauche plus diffuse que les deux autres, formant une masse cellulaire située au-devant des gros vaisseaux (aorte, veines cardinales) et s'engageant dans la racine du mésentère. Cette masse cellulaire dérivée de l'épithélium du cœlome est facile à distinguer du tissu conjonctif situé en arrière des vaisseaux.

Sur un grand nombre d'embryons de souris, les ébauches prévasculaire et surrénale sont plus ou moins fusionnées. Nous les avons trouvées parfaitement distinctes chez l'embryon de campagnol de 6 mm.

Tous les anatomistes qui se sont occupés du développement de la capsule savent que dans les stades très jeunes, il est difficile de distinguer l'ébauche surrénale du mésoderme ambiant, aussi plusieurs d'entre eux ont-ils admis qu'elle se forme au sein de ce mésoderme. Ce mésoderme si difficile à distinguer de la capsule, ce n'est pas autre chose que l'ébauche prévasculaire.

Ces trois ébauches, génitale, surrénale et prévasculaire sont formées d'éléments ayant la même origine, de cellules mésodermiques dérivées de l'épithélium du cœlome.

Ces trois ébauches ont un sort différent. Toutes trois cependant donnent naissance à des éléments analogues.

L'ébauche génitale donne naissance au testicule ou à l'ovaire. Or dans le tissu conjonctif qui sépare les tubes

séminifères du testicule, existent des cellules connues sous le nom de cellules interstitielles et qui présentent des analogies frappantes avec les cellules corticales de la capsule surrénale.

L'ébauche surrénale donne naissance aux deux parenchymes de la capsule. Les cellules qui la constituent subissent deux sortes d'évolution; les unes se transforment en cellules corticales, les autres en cellules médullaires. Il est possible que chez certains animaux quelques-uns de ces éléments se transforment directement en cellules nerveuses, mais ces dernières proviennent peut-être du dehors. Nous ne saurions nous prononcer catégoriquement sur cette question, car la capsule de la souris, la seule dont nous ayons étudié complètement le développement, ne contient point de cellules nerveuses.

L'ébauche prévasculaire subit une évolution plus compliquée. Elle se fragmente en plusieurs masses cellulaires constituant les rudiments des ganglions du plexus solaire. Nous ne parlons ici que des ganglions périphériques et non des ganglions de la chaîne du sympathique dont nous voulons ignorer complètement l'origine, n'ayant fait aucune recherche à cet égard. Parmi ces ganglions du plexus sympathique, il en est un qui mérite une mention spéciale, c'est le ganglion juxta-capsulaire. Pendant une longue période du développement, il est accolé à la face interne de la capsule, et chez l'animal adulte on le retrouve dans son voisinage plus ou moins immédiat. Parfois la limite entre l'ébauche surrénale et l'ébauche ganglionnaire est peu précise, mais chez la souris cette dernière n'est jamais incorporée dans la capsule. Il n'en est peut-être pas de même chez d'autres animaux. Ainsi chez de jeunes chats, nous avons plusieurs fois constaté la présence d'un ganglion assez volumineux inclus dans le parenchyme surrénal.

Pendant toute la période embryonnaire, on trouve dans les ganglions du plexus sympathique deux sortes d'élé-

ments, des cellules nerveuses et des groupes cellulaires identiques aux cellules de l'ébauche surrénale primitive ou plus tard à celles de la substance médullaire jeune. Nous n'avons pas suivi après la naissance le développement de ces éléments surrénaux des ganglions, mais il est évident qu'ils donnent naissance aux capsules accessoires du sympathique découvertes par le professeur Stilling.

L'ébauche prévasculaire, de même origine que l'ébauche surrénale et plus ou moins confondue avec elle, fournit le plexus sympathique et les capsules du sympathique. C'est elle aussi qui probablement donne naissance aux capsules surrénales aberrantes que l'on rencontre accidentellement dans le voisinage du testicule ou de l'épididyme, le long du cordon spermatique, dans le voisinage de l'ovaire, sous la capsule du rein ou dans le parenchyme rénal, sur les côtés de la colonne vertébrale, dans le voisinage des gros vaisseaux ou dans le lobe droit du foie, organes qui sont tous en rapport étroit avec l'ébauche prévasculaire.

L'ébauche surrénale et l'ébauche du plexus solaire dérivent toutes deux de l'épithélium du cœlome et sont plus ou moins confondues à leur origine.

La première donne naissance aux deux substances de la capsule, la seconde au plexus sympathique et aux capsules accessoires annexées à ce plexus.

La substance médullaire et la substance corticale ont la même origine; toutes deux ont des liens de parenté étroits avec le sympathique.

Nous devons cependant faire à la théorie que nous venons d'exposer une restriction importante.

Nous avons admis que l'ébauche prévasculaire, bientôt fragmentée en îlots cellulaires, donne naissance aux ganglions du sympathique et aux capsules accessoires. Les cellules nerveuses du sympathique dériveraient donc en définitive de l'épithélium du cœlome. C'est au sujet de cette

origine mésodermique des cellules ganglionnaires que nous voulons pour le moment faire quelque réserve.

L'origine du sympathique est d'une étude difficile et nous n'avons pas encore recueilli les matériaux suffisants pour nous faire une opinion définitive sur ce point. En attendant un résultat plus complet de nos propres recherches, nous nous bornerons à rappeler ici, qu'à la suite des travaux de Schenk, Balfour, Birdsall, Onodi, Beard, His, Fusari, il est assez généralement admis aujourd'hui que les ganglions du sympathique dérivent des ganglions spinaux et par conséquent de l'ectoderme. Aux dépens de la chaîne ganglionnaire se formeraient ensuite les plexus du sympathique et les ganglions qui leur sont annexés. Les cellules nerveuses des ganglions périphériques seraient donc elles aussi d'origine ectodermique.

Remak, au contraire, admettait l'origine mésodermique du sympathique et plus récemment Paterson a montré que chez la souris la chaîne du sympathique est à son origine sans relation aucune avec les nerfs et les ganglions spinaux. Elle se formerait, d'après cet auteur, au sein du mésoderme.

A cette origine mésodermique du sympathique paraissent se rallier Schultze et Sedgwick Minot. Notons aussi que Fusari, tout en admettant la formation du sympathique aux dépens des ganglions spinaux, fait des réserves au sujet du grand nerf intestinal qui à son origine est peut-être indépendant du système cérébro-spinal et du grand sympathique.

L'origine ectodermique du sympathique est loin d'être définitivement établie soit pour la chaîne, soit surtout pour le plexus solaire. Pour nous, ce dernier dérive du mésoderme.

Supposons cependant que l'avenir modifie notre manière de voir sur ce point et vienne à nous prouver que toutes les cellules nerveuses du sympathique dérivent de l'ecto-

derme, cela ne modifierait pas d'une façon essentielle les faits que nous avons exposés.

La modification consisterait en ceci :

L'ébauche mésodermique prévasculaire dérivée de l'épithélium du cœlome est fragmentée en îlots cellulaires par le passage des nerfs du plexus sympathique. Des fibres nerveuses pénètrent à l'intérieur de ces amas cellulaires et avec elles pénètrent aussi des cellules nerveuses embryonnaires issues de la chaîne du sympathique et par conséquent d'origine ectodermique. Il se produit donc de bonne heure dans ces ébauches de ganglions un mélange de cellules mésodermiques et de cellules ectodermiques. Les premières évoluent en cellules surrénales, les secondes en cellules nerveuses.

Même modifiée de cette façon, notre théorie expliquerait encore les faits essentiels concernant la formation de la capsule et ses rapports avec le sympathique. Elle expliquerait comment l'origine unique épithéliale des deux substances corticale et médullaire n'est nullement en contradiction avec les relations intimes des capsules aberrantes et du sympathique.

Hâtons-nous d'ajouter que nous ne croyons nullement à l'origine ectodermique du plexus sympathique et que nous sommes convaincus qu'il dérive bien du mésoderme, de l'ébauche prévasculaire que nous avons décrite. Cette dernière fournit non seulement des éléments surrénaux mais aussi les éléments nerveux du plexus sympathique. Nous avons tenu cependant à faire cette réserve en attendant le résultat de recherches personnelles plus complètes.

Avant de terminer ce travail nous voudrions montrer encore en quoi les résultats de nos recherches s'accordent avec ceux d'autres observateurs.

Pour beaucoup d'anatomistes, l'ébauche de la capsule surrénale des mammifères dérive de l'épithélium du cœlome. Pour d'autres, elle apparaît au sein du mésoderme, dans

le voisinage des gros vaisseaux. Pour Remak, Kölliker, Schultze, elle dérive de l'ébauche du sympathique.

Il semble à première vue que si l'une de ces trois opinions est exacte, les deux autres doivent être gravement entachées d'erreur. Il n'en est rien.

Chez les souris, l'ébauche surrénale dérive de l'épithélium du cœlome, mais ses relations avec l'épithélium ne sont pas faciles à observer.

Dans l'opinion des anatomistes qui font naître la capsule au sein du mésoderme, il y a une part incontestable de vérité, à la condition de reconnaître que ce mésoderme dérive lui-même de l'épithélium du cœlome. L'ébauche surrénale présente avec le mésoderme (ébauche prévasculaire) des connexions aussi étroites qu'avec l'épithélium pleuro-péritonéal. On peut, à notre avis, exprimer l'origine de la capsule de deux façons différentes. On peut dire qu'elle dérive de l'épithélium du cœlome. On peut dire également qu'elle apparaît dans cette masse mésodermique issue de l'épithélium du cœlome, masse mésodermique qui se divise en ébauche surrénale et ébauche du plexus solaire.

Enfin il faut avouer que les anatomistes qui considèrent la capsule tout entière comme un dérivé du sympathique abdominal se sont bien rapprochés de la vérité, puisque la capsule et le plexus sympathique ont la même origine et sont fusionnés au début.

Chez les vertébrés inférieurs la glande surrénale paraît être en relation étroite avec le rein. Ainsi Weldon fait dériver la capsule des sélaciens des reins primitifs. Aichel soutient que le corps interrénal provient d'une prolifération des néphrostomes du corps de Wolff. D'après Semon la capsule des amphibiens tire son origine de l'épithélium des corpuscles de Malpighi du rein précurseur. Enfin chez le poulet, la capsule dériverait du pronéphros d'après Rabl.

Admettons avec Aichel que le corps interrénal des sélaciens dérive des néphrostomes du corps de Wolff. Nous ne

saurions exiger cette même origine pour la capsule des mammifères.

Chez ces derniers le corps de Wolff est rudimentaire ; il est particulièrement peu développé chez la souris. Chez l'embryon de souris à l'époque où la capsule apparaît, le corps de Wolff ne possède point de néphrostomes et il n'en possède d'ailleurs jamais, croyons-nous ; aussi voit-on l'ébauche surrénale se former directement de l'épithélium du cœlome qui chez les vertébrés inférieurs donne naissance aux néphrostomes du corps de Wolff. Aichel considère avec raison, comme l'homologue rudimentaire d'un néphrostome le pédicule creux qui chez l'embryon de lapin rattache l'ébauche surrénale à l'épithélium du cœlome.

Si par suite de la disparition des néphrostomes du corps de Wolff la capsule du mammifère ne dérive plus de cet organe, elle n'en offre pas moins avec lui des relations intimes pendant le cours du développement, et chez l'adulte il n'est pas rare de trouver des capsules aberrantes dans le voisinage de l'épididyme, le long du cordon spermatique ou dans le voisinage de l'ovaire.

Quant à la substance médullaire, nous avons vu que les anatomistes la considèrent soit comme un dérivé du sympathique, soit comme une partie différenciée de l'ébauche surrénale. Si les faits exposés dans ce travail réussissent, comme nous le croyons, à concilier ces deux opinions en apparence contradictoires, nous estimerons n'avoir perdu ni notre temps ni notre peine.

### Conclusions.

1. La capsule surrénale de la souris est un organe unique. Les deux substances qui entrent dans sa constitution dérivent d'une seule ébauche issue de l'épithélium du cœlome.

2. L'ébauche de la capsule surrénale est plus ou moins fusionnée au début avec celle du plexus solaire.

## EXPLICATION DES FIGURES

## FIGURE 1 (Pl. XXXV).

*Coupe transversale d'un embryon de souris de 4,4 mm. de longueur.  
(Stade A.) Grossissement 54.*

- Ao = Aorte.
- C = Canalicule du rein primitif.
- Cs = Capsule surrénale.
- CW = Canal de Wolff.
- E = Estomac.
- F = Foie.
- S = Sympathique.
- Vc = Veine cardinale.

## FIGURE 2 (Pl. XXXV).

*Coupe transversale d'un embryon de souris de 5,1 mm. de longueur.  
(Stade B.) Grossissement 62.*

- Ao = Aorte.
- C = Canalicule du rein primitif.
- CW = Canal de Wolff.
- Ep = Ebauche mésodermique prévasculaire et ébauche surrénale fusionnées.
- S = Sympathique.
- Vc = Veine cardinale.

## FIGURE 3 (Pl. XXXVI).

*Coupe transversale d'un embryon de campagnol de 6,00 mm.  
de longueur. (Stade C.) Grossissement 50.*

- Ao = Aorte.
- C = Canalicule du rein primitif.
- CS = Capsule surrénale.
- CW = Canal de Wolff.
- Ep = Ebauche prévasculaire.
- Gg = Ebauche de la glande génitale.
- S = Sympathique.
- Tc = Tronc cœliaque.
- Vc = Veine cardinale.
- Vci = Veine cave inférieure.

## FIGURE 4 (Pl. XXXVI).

*Coupe transversale d'un embryon de souris de 8,5 mm. de longueur. (Stade F.). Grossissement 48.*

- Ao = Aorte.
- C = Canalicule du rein primitif.
- Cs = Capsule surrénale.
- CM = Canal de Muller.
- CW = Canal de Wolff.
- Ep = Ebauche prévasculaire.
- Gg = Ebauche de la glande génitale.
- S = Sympathique.
- Vc = Veine cardinale.
- Vei = Veine cave inférieure.

## FIGURE 5 (Pl. XXXVII).

*Ebauche de la capsule surrénale droite d'un embryon de souris de 8,5 mm. de longueur. (Stade F.). Grossissement 275.*

- Ao = Aorte.
- F = Fibres nerveuses pénétrant dans la capsule.
- G = Globules rouges du sang.
- Vei = Veine cave inférieure.

## FIGURE 6 (Pl. XXXVII).

*Coupe transversale d'un embryon de souris de 9,0 mm. de longueur. (Stade G.). Grossissement 62.*

- Ao = Aorte.
- Cs = Capsule surrénale.
- F = Partie inférieure du lobe droit du foie.
- G = Ebauche des ganglions nerveux.
- Gg = Ebauche de la glande génitale.
- P = Fragments du pancréas.
- S = Sympathique.
- Tc = Tronc cœliaque.
- V = Corps d'une vertèbre.
- Vei = Veine cave inférieure.

## FIGURE 7 (Pl. XXXVIII).

*Coupe de la capsule surrénale d'un embryon de souris de 11 mm. de longueur. (Stade I.). Grossissement 175.*

- G = Ganglions nerveux.

## FIGURE 8 (Pl. XXXVIII).

*Coupe de la capsule surrénale d'un embryon de souris de 11 mm. de longueur. (Stade O.) Grossissement 93.*

D = Muscle (Diaphragme).

G = Ganglion nerveux.

Sc = Substance corticale.

Sm = Substance médullaire.

## BIBLIOGRAPHIE

1. AICHEL O. *Vergleichende Entwicklungsgeschichte und Stammesgeschichte der Nebennieren.* Archiv für mikroskopische Anatomie. 1900.
2. BALFOUR. *Traité d'embryologie et d'organogénie comparées.* 1885.
3. BRAUN. *Bau und Entwicklung der Nebennieren der Reptilien.* Arbeit aus dem Zool. Institut der Universität Würzburg. 1882.
4. VON BRUNN. *Ein Beitrag zur Kenntniss des feineren Baues und der Entwicklung der Nebennieren.* Archiv für mikroskopische Anatomie. 1872.
5. FUSARI. *Contribution à l'étude du développement des capsules surrenales et du sympathique chez le poulet et les mammifères.* Archives italiennes de biologie. 1893.
6. GOTTSCHAU. *Structur und embryonale Entwicklung der Nebennieren bei Säugethieren.* Archiv für Anatomie und Physiologie. 1883.
7. GUYESSE. *La capsule surrénale du cobaye.* Journal de l'anatomie et de la physiologie. 1901.
8. HIS W. *Untersuchungen über die erste Anlage der Wirbelthiertiere.*
9. HOFFMANN. *Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Reptilien.* Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie. 1889.
10. HULTGREN und ANDERSSON. *Studien zur Physiologie und Anatomie der Nebennieren.* Leipzig 1899.
11. INABA, MASAMARO. *Notes on the Developpement of the suprarenal bodies in the mouse.* The journal of the college of science, Imperial University, Japan. Tokyo. 1891.
12. JANOSIK. *Bemerkungen über die Entwicklung der Nebenniere.* Archiv für mikroskopische Anatomie. 1883.
- *Bemerkungen über die Entwicklung des Genitalsystems.* Sitzungsberichte der Kais. Academie in Wien. 1890.
13. KOHN. *Ueber den Bau und die Entwicklung der sog. Carotisdrüse.* Archiv für mikroskopische Anatomie. 1900.
- *Chromaffine Zellen; chromaffine Organe; Paraganglien.* Prag. med. Wochenschrift. 1902.
14. KÖLLIKER. *Embryologie ou traité complet du développement de l'homme et des animaux supérieurs.* 1882.
15. LEYDIG. *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere.* Frankfurt. 1857.
16. MANASSE. *Ueber die Beziehungen der Nebennieren zu den Venen und den venösen Kreislauf.* Virchow's Archiv. 1894.

- 
17. VON MIHALCOVICS. *Untersuchungen über die Entwicklung des Harn und Geschlechtesapparates der Amnioten.* Intern. Monatschr. für Anatomie und Physiologie. 1885.
18. MITSUKURI. *On the developpement of the suprarenal bodies in Mammalia.* Quarterly Journal of microsc. Science. Vol. XXII.
19. PETTIT. *Recherches sur les capsules surrénales.* Journal de l'anatomie et de la physiologie. 1896.
20. RABL. *Die Entwicklung und Structur der Nebennieren bei den Vögeln.* Archiv für mikroskopische Anatomie. 1891.
21. REMAK. *Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere.* 1855.
- *Ueber ein selbständiges Darmnervensystem.* 1857.
22. SCHULTZE. *Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugetiere.*
23. SEDGWICK MINOT. *Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen.* 1894.
24. SEMON. *Ueber die morphol. Bedeutung der Urniere in ihrem Verhältnisse zur Vorniere und Nebenniere und ihre Verbindung mit dem Genitalsystem.* Anat. Anzeig. 1890.
- *Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbelthiere.* Jen. Zeitschrift f. Naturw. 1891.
25. SRDI'NKO. *Bau und Entwicklung der Nebenniere bei Anuren.* Anat. Anzeiger. 1900.
26. STILLING. *A propos de quelques expériences nouvelles sur la maladie d'Addison.* Revue de médecine. 1890.
- *Du ganglion intercarotidien.* Recueil inaugural de l'Université de Lausanne. 1892.
- *Die chromophilen Zellen und Körperchen des Sympathicus.* Anatomischer Anzeiger. 1898.
27. VALENTI. *Sullo sviluppo delle capsule surrenale nel pullo ed in accuni mammiferi.* Pisa. 1889.
28. WALDEYER. *Eierstock und Ei. Ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Sexualorgane.* Leipzig. 1870.
29. WELDON. *On the head kidney of Bdellostoma with a suggestion as to the Originin of the suprarenal bodies.* Quarterly journal of microscop. Science. 1884.
- *On the suprarenal Bodies of Vertebrates.* Quarterly journal of microscopical Science. 1885.
30. WIESEL. *Ueber die Entwicklung der Nebenniere des Schweines besonders der Marksustanz.* Anatomische Hefte. 1901.
31. VAN WIJHE. *Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Excretionssystems bei Selachiern.* Archiv für mikroskopische Anatomie. 1889.
-