

Professeur G.-M. CEI
de l'Université Nationale de Tucumàn
Institut de Zoologie et Biologie générale de l'Université de Florence

**LA DIFFERENCIATION
DE LA GLANDE NYCTITANTE
ET SA SIGNIFICATION PHYLETIQUE
CHEZ LES INSECTIVORES ET LES RONGEURS**

Extrait de MAMMALIA
Tome XI, No 3
Septembre 1947

RÉDACTION ET ADMINISTRATION
LABORATOIRE DE ZOOLOGIE DES MAMMIFÈRES
MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE
55, rue de Buffon, PARIS-Ve

MAMMALIA

TRAVAUX ORIGINAUX

LA DIFFERENCIATION DE LA GLANDE NYCTITANTE ET SA SIGNIFICATION PHYLETIQUE CHEZ LES INSECTIVORES ET LES RONGEURS

PAR

le Professeur G.-M. CEI

de l'Université Nationale de Tucumán

Institut de Zoologie et Biologie générale de l'Université de Florence

SOMMAIRE

1. Introduction	69
2. Remarques anatomiques et comparatives.....	71
3. Notes histologiques	91
4. Considérations évolutives générales.	99
5. Conclusions	107
6. Index bibliographique.....	109

INTRODUCTION

La troisième paupière ou membrane nyctitante, si répandue parmi les Sélaciens, les Batraciens et les Sauropsidés, a été étudiée dans le passé chez les Mammifères par de nombreux anatomistes, qui se sont aussi occupés comparativement de ses annexes, surtout des glandes lobulaires qui vont s'ouvrir à sa face interne ou externe par leurs conduits excréteurs. Sans nous étendre sur des données historiques et nous limitant ici à l'étude du problème de la différenciation de la glande nyctitante, ou glande de la troisième paupière proprement dite, chez les Insectivores et les Rongeurs, nous rappel-

lerons surtout pour ceux-ci les nombreuses contributions de LOEWENTHAL (1892 1933), qui a été sans doute le premier à envisager dans sa juste valeur même l'aspect zoologique et évolutif de la question.

Comme dans les travaux de cet histologiste, à qui nous renvoyons d'ailleurs pour la bibliographie antérieure, nous nous sommes bornés à un direct examen morphologique et histologique de nos matériaux, dont nous n'avons pourtant abordé aucun aspect embryologique ou biochimique. Nous ne nous attacherons pour cela à aucune résolution des problèmes relatés aux ébauches glandulaires embryonnaires, ni à la question s'il y a, oui ou non, dans l'ontogénie une ébauche de la glande nyctitante tout à fait indépendante de celle de la glande de Harder, lorsque les deux glandes coexistent. C'est plutôt la signification zoologique et phylétique de cette structure et son intérêt au point de vue transformiste et orthogénétique qui nous ont occupés. Notre tâche a été ainsi de reviser l'effective valeur de ce que LOEWENTHAL avait défini d'abord comme une toute simple portée du transformisme ordonné et causal dans les vicendes orthogénétiques de cette structure en progressive évolution. C'est pour cela que je me suis efforcé d'étendre nos observations comparatives au plus grand nombre de familles, de genres et d'espèces qu'il m'a été possible d'obtenir jusqu'ici. Il y a souvent beaucoup d'intérêt, même dans une petite structure secondaire, quand celle-ci vient d'être examinée d'un esprit comparatif critique dans la totalité ou dans la presque totalité des représentants d'un embranchement phylétique.

Dans les parties qui vont suivre, nous avons d'abord exposé nos études morphologiques dans plusieurs familles d'Insectivores et de Rongeurs, que nous avons rangées selon la classification suivie (WEBER, 1928), tout en partant pour notre description des types systématiques les plus spécialisés ou, pour ainsi dire, terminals. On a ajouté, après quelques observations histologiques qui pourraient être utiles au futur pour une meilleure esquisse de l'aspect physiologique et biochimique du problème, de l'évolution fonctionnelle des sécrétions des glandes à l'orbite. Il y aura enfin une troisième partie dans laquelle nous nous attacherons à des considérations générales, résumant les données morphologiques descriptives dans leur vraie portée transformiste et en envisageant selon quelques points de vue personnels ce que nous croyons être les significations phylétiques de cette recherche.

On a examiné ici environ 25 genres et 37 espèces d'Insectivores et 55 genres et 66 espèces de Rongeurs, souvent en séries de plusieurs spécimens, sauf pour les formes excessivement rares. Tous ces matériaux ont été étudiés histologiquement au moyen de coupes en séries, à une épaisseur de 8-10 μ et colorées à l'hémalun-eosine-orange. La fixation des pièces a été préalablement en alcool, car, la plupart appartenant à des exemplaires exotiques très rares et difficiles à se procurer aujourd'hui, il m'est surtout arrivé des collections systématiques en alcool de quelques grands Muséums. Je dois remercier vivement à ce propos les Directions des Muséums de l'Université de Florence, de Pise et du Muséum Civique d'Histoire Naturelle de Gênes de l'aide qu'ils m'ont fournie. C'est surtout à M. le Prof. O. De Beaux, mammalogiste et Directeur du Muséum de Gênes, que je désire témoigner encore une fois ma sincère gratitude pour son grand appui matériel et pour son aimable critique pour quelques aspects systématiques de mon travail.

REMARQUES ANATOMIQUES ET COMPARATIVES

INSECTIVORES. *Talpidae*.

Il s'agit d'une famille dont tous les représentants nous apparaissent plus ou moins dégradés pour leur appareil optique, fousseurs et confinés en grande majorité dans le domaine souterrain, sauf dans le cas des grands Desmans demi-aquatiques. Tous les Talpidés ont une chambre conjonctivale spacieuse, dont toutefois l'ouverture (fente palpébrale) peut se rendre fort étroite, jusqu'à s'oblitérer définitivement dans quelques espèces (*Talpa coeca*, *Parascaptor leucura*). J'en ai examiné plusieurs exemplaires appartenant aux genres : *Talpa*, *Parascaptor*, *Scalops*, *Scapanus*, *Urotrichus*, *Condylura*, *Galemys*, *Desmana*. Toutes ces formes nous ont apparu dépourvues d'une vraie troisième paupière, et même leurs glandes hardériennes, fort réduites, sont déplacées dans l'adulte très loin du globe oculaire, en s'accolant au terme de leur développement à la surface de la glande parotide (LOEWENTHAL, 1916-17, 1931, 1932). La seule exception semble être constituée actuellement par le robuste Desman de Sibérie (*Desmana moschata* PALL.), qui présente chez l'adulte de lobules glandulaires acineux jusqu'à la proximité du globe oculaire (CEI, 1946). Même le Desman nous apparaît pourtant dépourvu d'une vraie troisième paupière à l'examen microscopique.

Déjà MIESSNER (1860), d'ailleurs, nous avait signalé dans la Taupe commune l'absence du cartilage, présent en général dans la plupart des membranes nyctitantes bien développées et, quelquefois, aussi après leur réduction et leur disparition.

Soricidae.

Nous pouvons y comprendre les vraies Musaraignes (*Soricinae*) et les Crocidures (*Crocidurinae*).

Dans ces formes, et selon les genres que nous avons examinés, il y a à décrire des stades fort différents dans le développement de la troisième paupière et des glandes annexées. Ainsi dans *Crocidura* (*Cr. flavescens* I. GEOFF. de l'Afrique Or. ; *Cr. russula* [HERM.] de l'Europe), forme prédatrice non hypogée, crépusculaire et quelquefois diurne, on peut constater l'existence d'une troisième paupière assez régulière, accompagnée de son cartilage, mais dans laquelle on ne peut voir aucune glande nyctitante ou bourgeon glandulaire, ne nous présentant aucune trace de particulière différenciation histologique de la glande de Harder, aussi bien développée chez ces exemplaires (voir les conditions de *Blarina*, fig. 1, et fig. 1 de la Planche I).

Dans les espèces de *Chimarrogale* (*Chimarrogale himalayca* [GRAY], *Ch. platycephala* [TEMM.]), insectivores crépusculaires et nocturnes des montagnes boisées de la Birmanie et de l'Indochine, que l'on trouve le long des rivières et qui creusent des couloirs dans le terrain, nous avons observé que la glande de Harder, volumineuse et entièrement homogène dans son uniforme structure acineuse, vient de se terminer par un long et tortueux conduit dans la chambre conjonctivale, non pas trop éloigné de la région du *fornix*. Il est bien difficile de reconnaître dans ces animaux une vraie troisième paupière, qui semble se borner à de simples plissures dans le plafond de la conjonctive (fig. 1). Il y a cependant une lame cartilagineuse encore étendue dans les couches sub-conjonctivales et correspondant pour sa topographie à la région de la nyctitante. Dans toute son épaisseur ce cartilage est traversé par un canal spacieux, revêtu par un épithélium monostratifié, qui peut bien se rapporter au conduit terminal des dernières voies lacrymales, s'ouvrant lui-même à la chambre conjonctivale (1). Nous

(1) On peut trouver ce conduit, qui perce sur une large étendue les prolongements internes du cartilage de la troisième paupière, même chez *Crocidura*, *Sorex* et *Soriculus* (fig. 1).

allons ajouter qu'aux conditions morphologiques de *Chimarrogale* semble se rapporter aussi *Soriculus nigrescens* (GRAY) de l'Inde sept. parmi les *Soricinae*. Chez *Neomys fodiens* (PALL.) de l'Europe orientale nous avons des structures pareilles, mais la lame cartilagineuse, quoique toujours externe à la troisième paupière, ne semble pas être traversée par le canal des dernières voies lacrymales (fig. 1).

Dans *Anurosorex assamensis* (AND.) de la Birmanie on peut constater au contraire une très grande simplification structurelle. Ce sont de petits animaux presque dégradés vivant à l'égard des taupes dans le terrain et y creusant des galeries (ANDERSON, 1873). Comme chez les taupes j'ai pu y observer aussi de considérables faits de régression dans l'appareil de la vue (CEI, 1946). A la grande différence des taupes les *Anurosorex* possèdent cependant une glande de Harder de structure histologique uniforme et exceptionnellement développée, qui arrive jusqu'à englober pour la plus grande partie l'œil dans la masse continue de ses lobules acineux. La troisième paupière y est pourtant extrêmement réduite et complètement privée de cartilage et de nodules ou cryptes glandulaires (fig. 1, et fig. 2 de la Planche I).

Parmi les *Soricinae* nous signalerons en *Blarina brevicauda* (SAY) du Canada, une petite musaraigne crépusculaire non trop éloignée de nos communes musaraignes d'Europe, la présence d'une troisième paupière bien développée nous montrant des cryptes glandulaires sur sa surface externe, et munie d'une lame cartilagineuse très répandue dans son intérieur. Il y a en *Blarina* une glande hardérienne très volumineuse mais même sans aucun changement histologique ou topographique vers une glande nyctitante. Le conduit excréteur de cette glande se termine dans la chambre conjonctivale peu éloignée de la surface externe de la troisième paupière. On peut également rapprocher à ce plan structural celui de nos petites Musaraignes d'Europe (*Sorex alpinus*, *Sorex minutus*).

Erinaceidae.

C'est dans cette famille, très ancienne dans la phylogénèse des Insectivores, que nous nous trouvons en face d'une progressive et remarquable complication dans la différenciation histologique et anatomique des glandes hardériennes et de celles de la troisième paupière.

Dans *Gymnura suilla* (MÜLL. et SCHL.) (= *Hylomys suillus*) de la Birmanie, la troisième paupière, mince, découpée et pigmentée,

nous montre une large lame cartilagineuse interne, assez variable par sa forme et ses dimensions. La grosse glande de Harder, remarquablement compacte dans la masse de ses tubes acineux, non pas isolés encore dans le tissu graisseux comme chez les vrais Hérissons, semble s'y étendre, tout en s'amincissant, vers la région médiane de la membrane nyctitante. Dans cette région, il arrive enfin une certaine différenciation anatomique, non histologique, de cette glande, par le moyen de laquelle nous pouvons y distinguer un petit amas supérieur de lobules, presque séparé de la plus grande partie de la glande acineuse par des entraves de tissu conjonctif (voir fig. 2 [1, 2], et fig. 3, 4 de la Planche I). Il y a ici même un conduit excréteur spacieux qui arrive à traverser la lame de cartilage et à se rendre dans la chambre conjonctivale sur le côté interne de la troisième paupière.

Chez *Gymnura* l'on signalera déjà les caractéristiques lobules glandulaires extra-palpébrales formés par du tissu sténo-alvéolaire très semblable au tissu sténo-alvéolaire des vraies glandes nyctitantes (fig. 2, *G. a.*, et fig. 3, *G. a.* de la Planche I). On trouvera également ces glandes extra-palpébrales à lumière étroite, en conditions topographiques analogues, dans le Hérisson (*Erinaceus europaeus*), où dans le temps passé elles ont été décrites pour la première fois par LOEWENTHAL avec le terme peu défini de « glandes accessoires ».

Pour les Hérissons (*Erinaceus europaeus* L.) ce serait pourtant suffisant de renvoyer aux travaux de ce dernier auteur (voir fig. 2). Il a décrit des glandes hardériennes assez grandes (11,5 mm. de longueur, 10 mm de largeur et 5,5 mm. de hauteur), constituées de larges tubes acineux plongés dans un amas graisseux très abondant et accompagnés de quelques îlots parsemés de tissu sténo-alvéolaire. Les conduits excréteurs de la glande de Harder se réuniraient en deux conduits principaux qui donneraient lieu au canal terminal, débordant à l'extérieur de la troisième paupière, entre un repli conjonctival où se loge un follicule lymphatique et le bord basal de cette membrane. Il y aurait en outre une autre glande mixte plus petite, logée à la base de la membrane, le long du cartilage interne. Cette petite glande, dont la partie supérieure serait assimilable à une vraie ébauche primitive de la glande de la troisième paupière des formes plus évoluées, se rendrait pour son compte à l'extérieur par deux petits conduits indépendants, s'ouvrant à la surface externe de la membrane.

Cette disposition structurelle nous l'avons aussi constatée chez *Erinaceus libycus* EHR. de l'Égypte. On peut toutefois encore observer dans quelques spécimens de cette espèce un large canal excréteur qui s'ouvre aussi à la base de la troisième paupière, mais à sa surface interne regardant l'œil, à l'exemple des larges conduits excréteurs des Gymnures (fig. 2).

Chrysochloridae.

Dans les Taupes dorées de l'Afrique (*Chrysochloris aurea*, *Ch. hottentotta*), il faut signaler la plus complète régression de la membrane nyctitante, jusqu'à la disparition du cartilage interne. Il s'agit en ce cas d'yeux très involués, caractéristiques d'un groupe d'animaux fouisseurs et typiquement hypogées. La glande de Harder s'y présente toujours bien développée et homogène et va s'ouvrir par son conduit terminal dans la chambre conjonctivale à cul-de-sac, désormais presque complètement isolée de l'extérieur par le rétrécissement très avancé de la fente palpébrale excentrique.

Solenodontidae.

A ce point de vue, rien n'est connu dans ces rares insectivores antilliens, très anciens, aux mœurs nocturnes ou crépusculaires.

Centetoidea.

Dans le phylum polymorphe des *Centetoidea*, nous pouvons trouver les formes les plus variées des Insectivores, soit pour leur *habitat*, soit pour leur biologie.

Parmi les grands Potamogalidés ouest-africains (*Potamogale velox* DU CHAILLU du Cameroun), nous reconnaissons des formes exclusivement aquatiques, nageuses excellentes. Ils ont des yeux petits et disharmoniques (CÉL, 1946) et dans leurs annexes il n'est pas possible de revoir le type habituel d'organisation que nous avons généralement décrit chez les autres insectivores. D'abord, il n'y a pas de troisième paupière bien distincte ou accompagnée d'une lame de cartilage (fig. 3). Dans la région plissée du *fornix* s'ouvrent toutefois, supérieurement et à l'inférieur, plusieurs conduits excréteurs provenant d'une glande acineuse toute particulière, étendue seulement dans cette région et qui va peut-être nous représenter une ébauche glandulaire de type lacrymal, fort primitive et non encore parfaitement différenciée (voir aussi les autres *Centetoidea*). En effet, je n'ai pas réussi à retrouver sur les coupes en séries aucune pré-

sence de lobules de la glande de Harder classique dans la capsule adipo-conjonctive très étendue qui entoure postérieurement le globe oculaire.

Les vrais Centetidés malgaches, tels que *Hemicentetes*, *Oryzoryctes*, *Microgale* et *Geogale*, n'ont plus, eux aussi, de membranes nyctitantes fort remarquables (fig. 3, et fig. 5, 6 de la Planche I). Ils possèdent toutefois des glandes acineuses suffisamment développées et placées à la proximité du globe oculaire. En *Oryzoryctes tetradactylus* M. EDW. et GRAND., en *Microgale* (*M. crassipes* M. EDW. et *M. longicaudata* THOS.) et en *Geogale aurita* M. EDW. et GRAND, on peut signaler un développement très faible de la troisième paupière, qui semble y être toujours dépourvue de son cartilage interne et souvent fort infiltrée de nodules lymphatiques. On observe dans toutes ces formes des ébauches glandulaires éparpillées (vraisemblablement référables à des glandes hardériennes primitives) qui vont s'étendre antérieurement, tout près du globe oculaire. Ces bourgeons glandulaires, dont les tubes ramifiés ont une assez large lumière en *Geogale aurita*, viennent s'ouvrir du côté interne de la petite membrane nyctitante, sauf dans *Microgale*, où la troisième paupière est tout à fait rudimentaire et étroitement accolée au globe. Dans *Microgale* ces acini glandulaires sont même très petits et leur structure générale semble se rapprocher plutôt au type qui a été défini communément sténo-alvéolaire dans les glandes nyctitantes caractéristiques. Dans *Oryzoryctes* on voit ainsi quelques-uns de ces bourgeons en s'infiltrant dans l'épaisseur de cette membrane, s'ouvrant après sa face interne au moyen de quelques courts conduits indépendants.

Macroscelididae.

Je n'ai pu examiner que deux exemplaires en mauvaises conditions de *Elephantulus revoili* (HUET) de la Somalie italienne et de *Macroscelides rozeti* DUV. de l'Algérie. Tous les deux ne nous montrent en effet qu'une troisième paupière fort réduite, une vraie squame sur le côté nasal du plafond plissé de la chambre conjonctivale. J'ai été empêché malheureusement d'y faire des observations sur coupes à cause de l'état de conservation du matériel.

Tupaïidae.

C'est enfin chez les Tupaïdés que nous assistons à l'épanouissement le plus complet dans le domaine de la différenciation d'une vraie glande nyctitante chez les Insectivores.

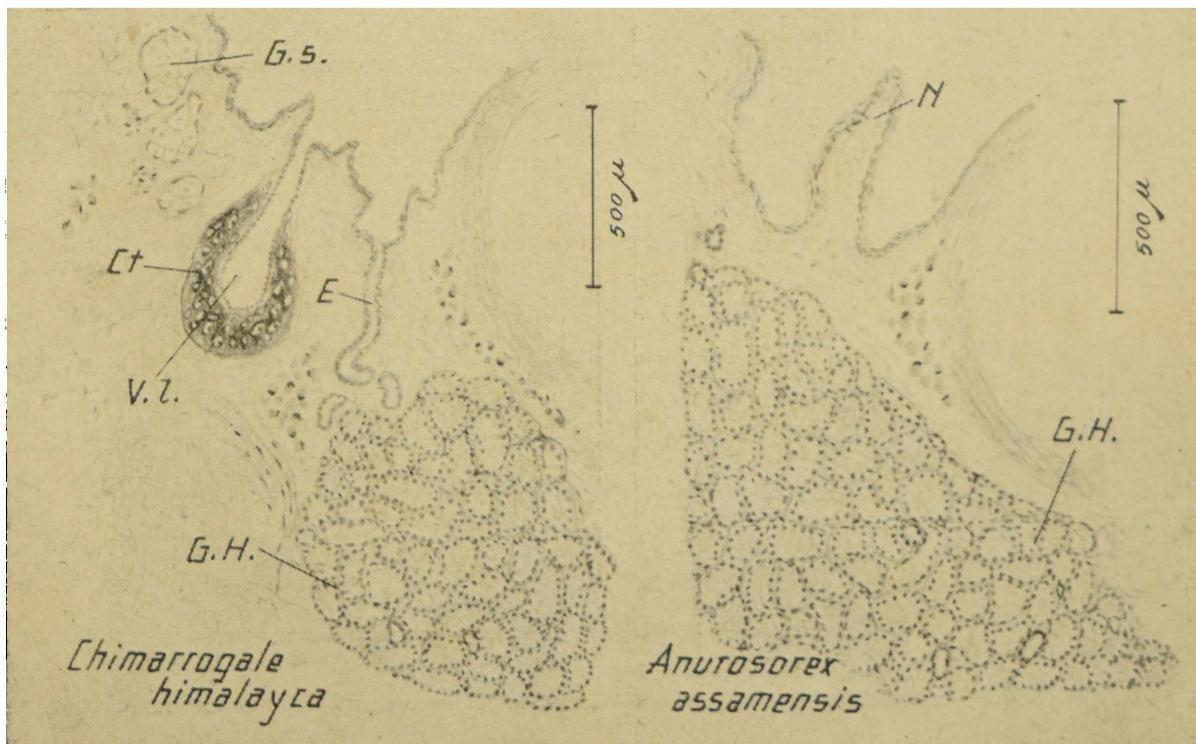
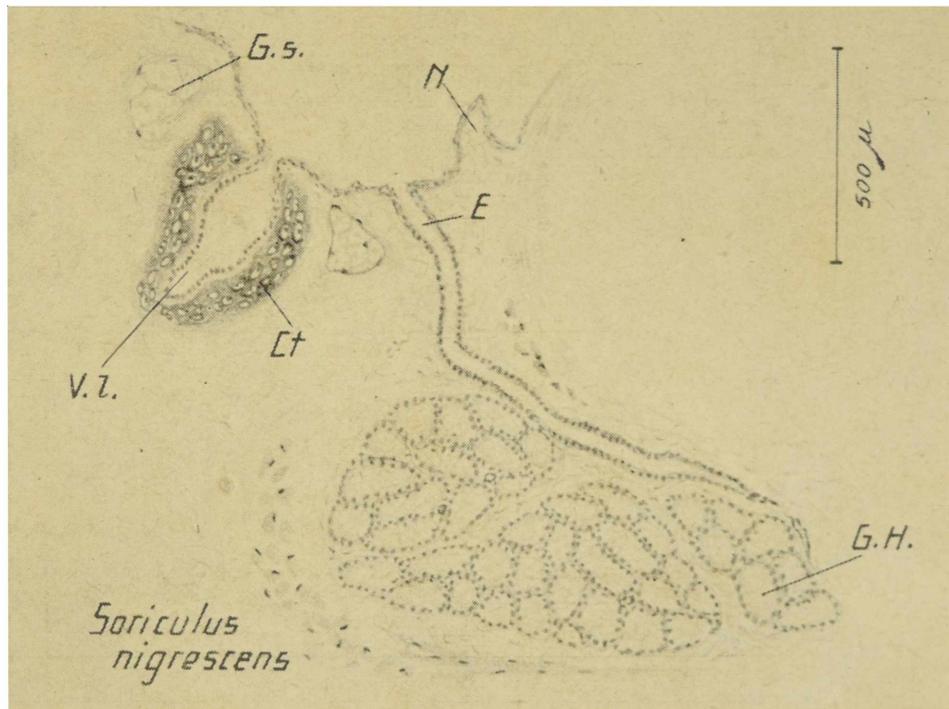
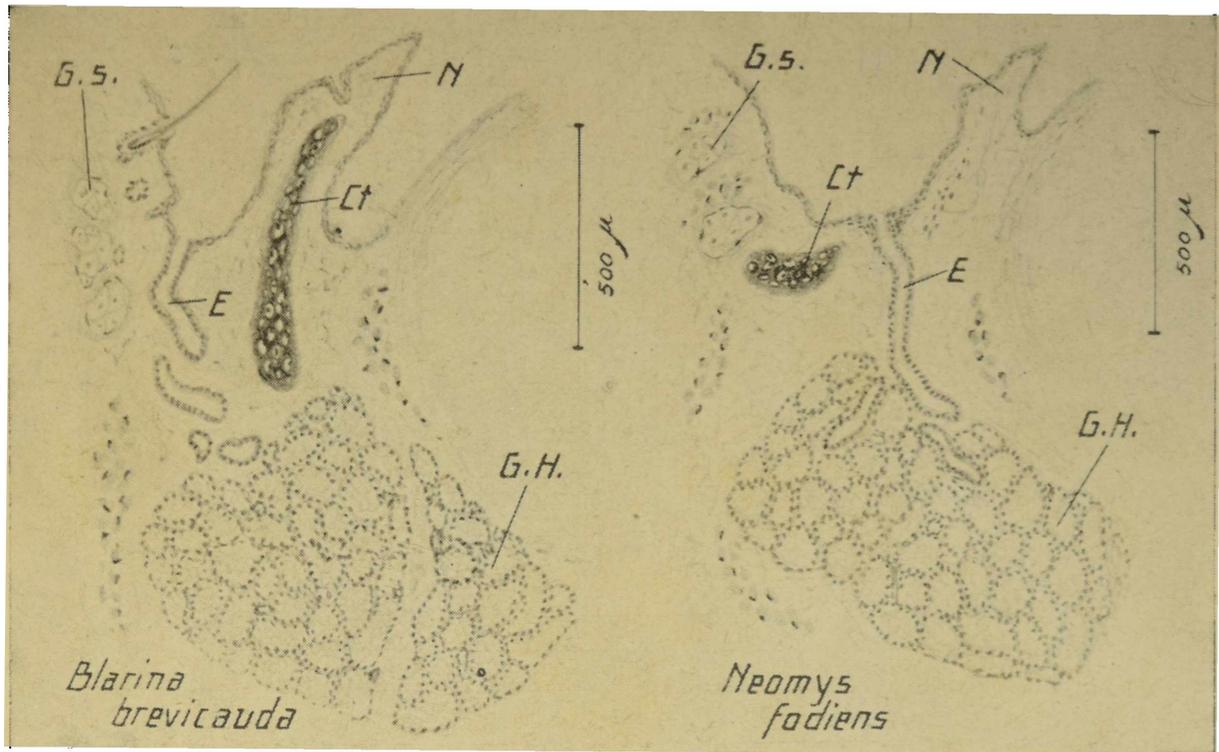
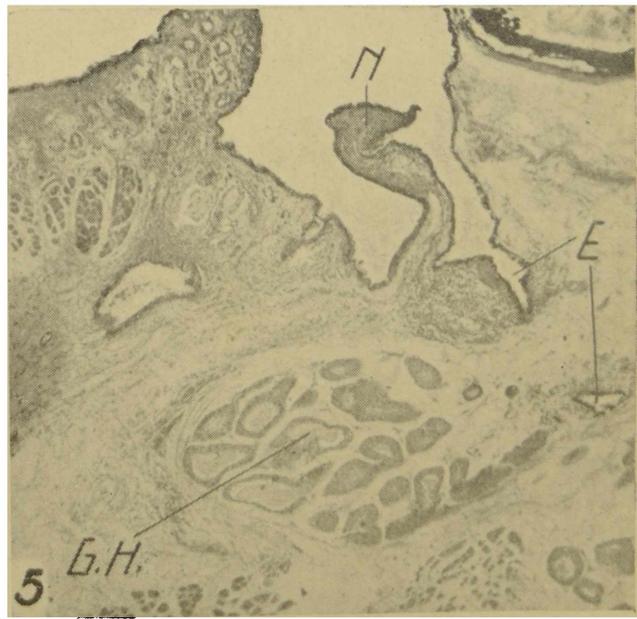
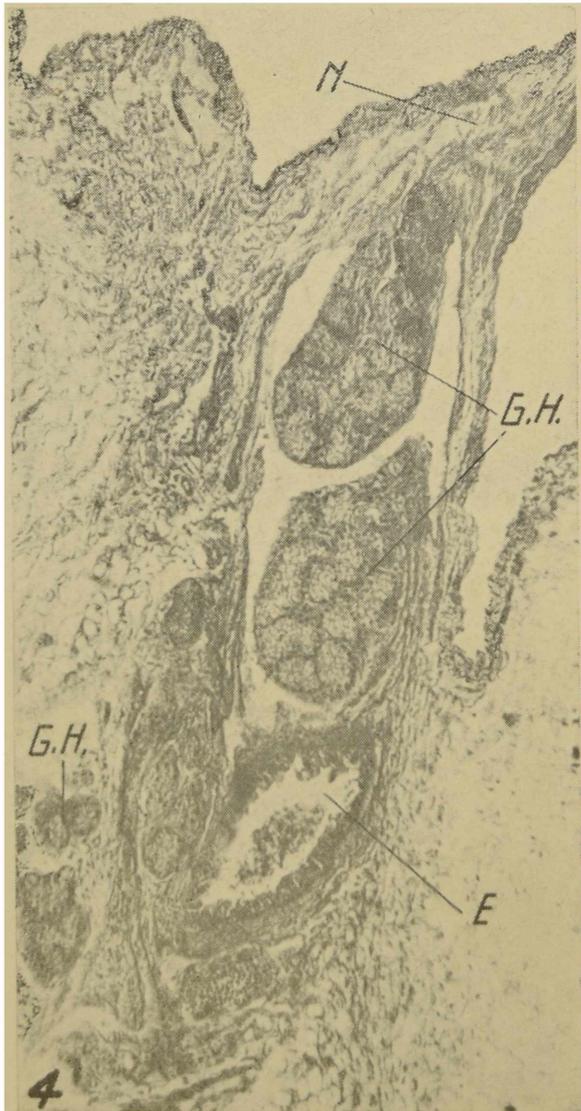
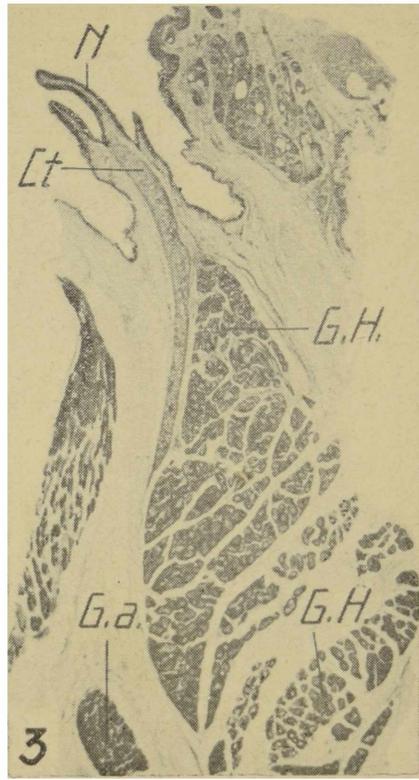
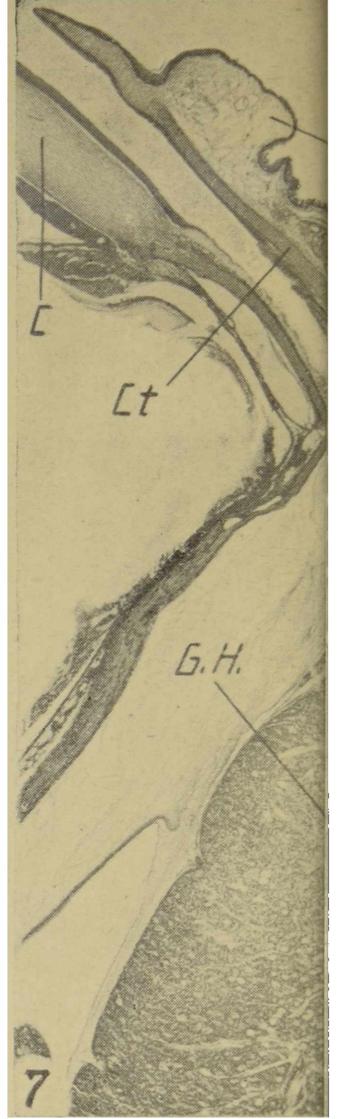
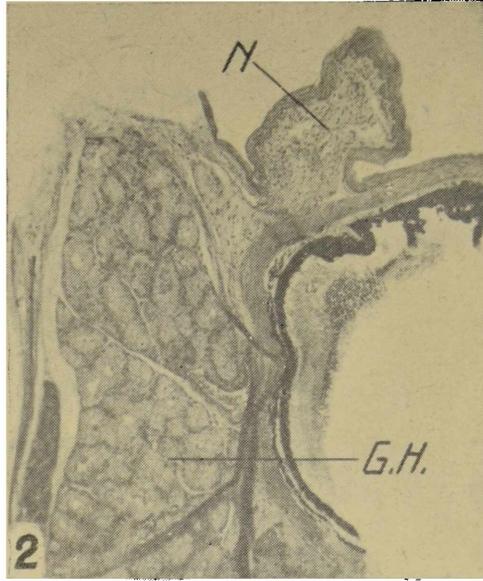
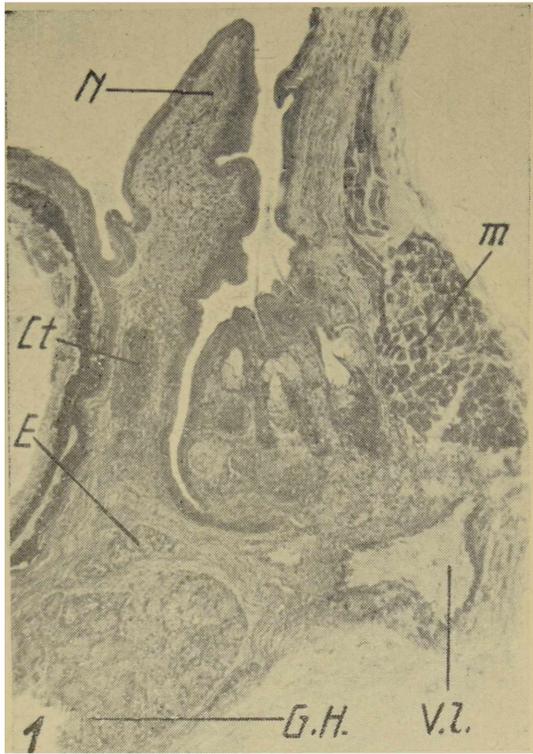
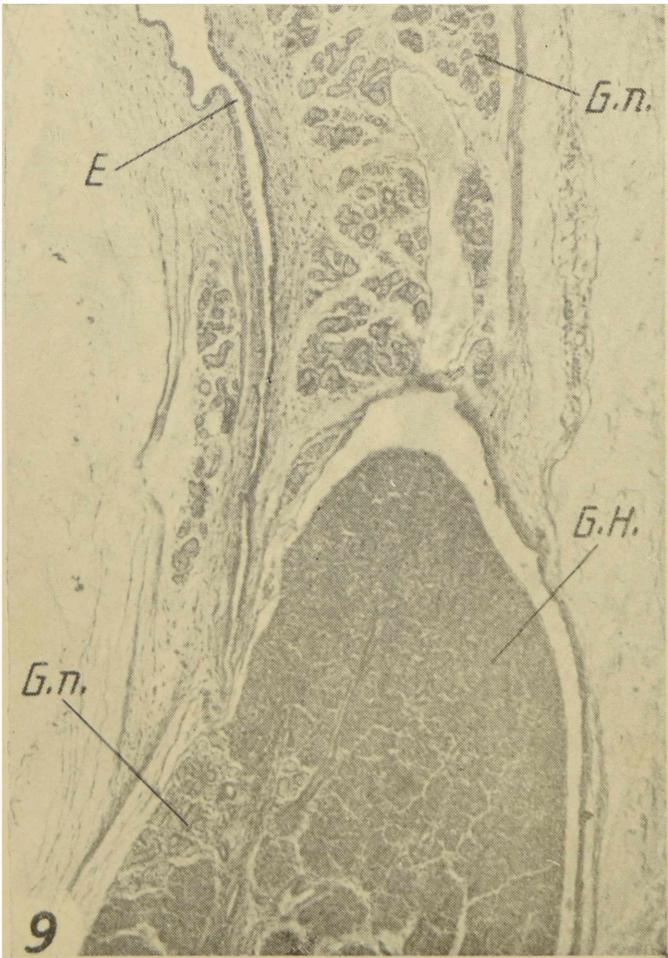
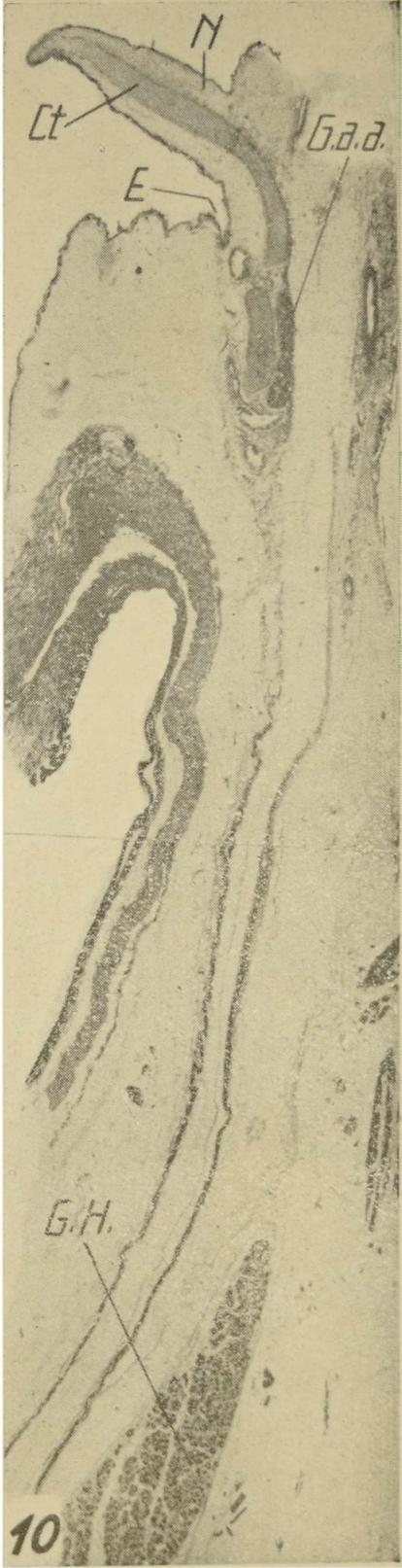
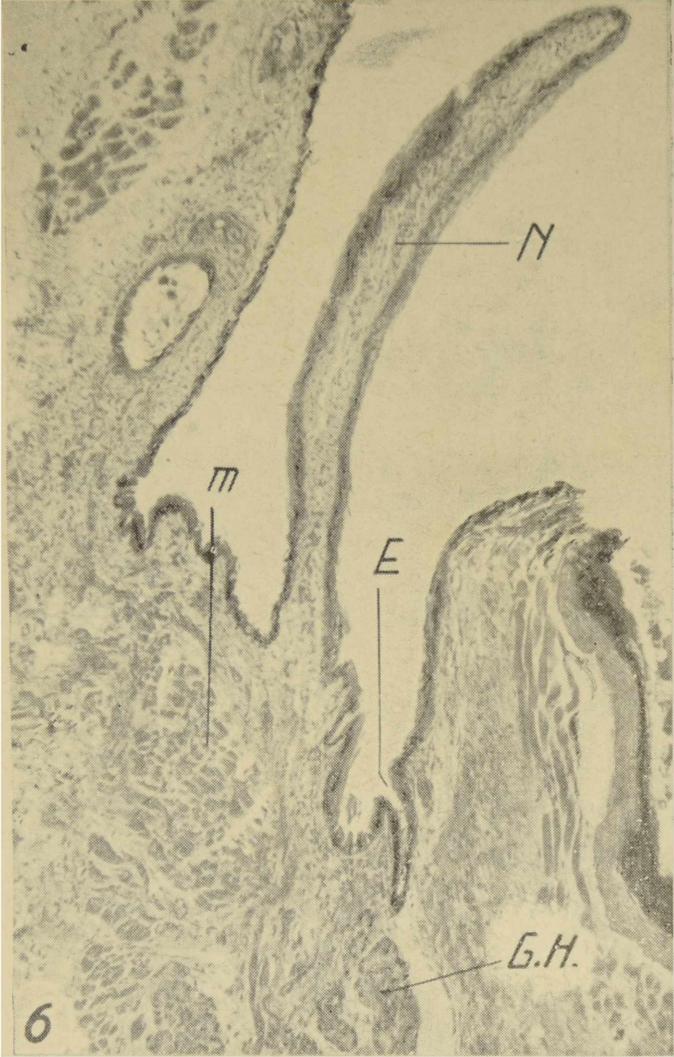


FIG. 1.





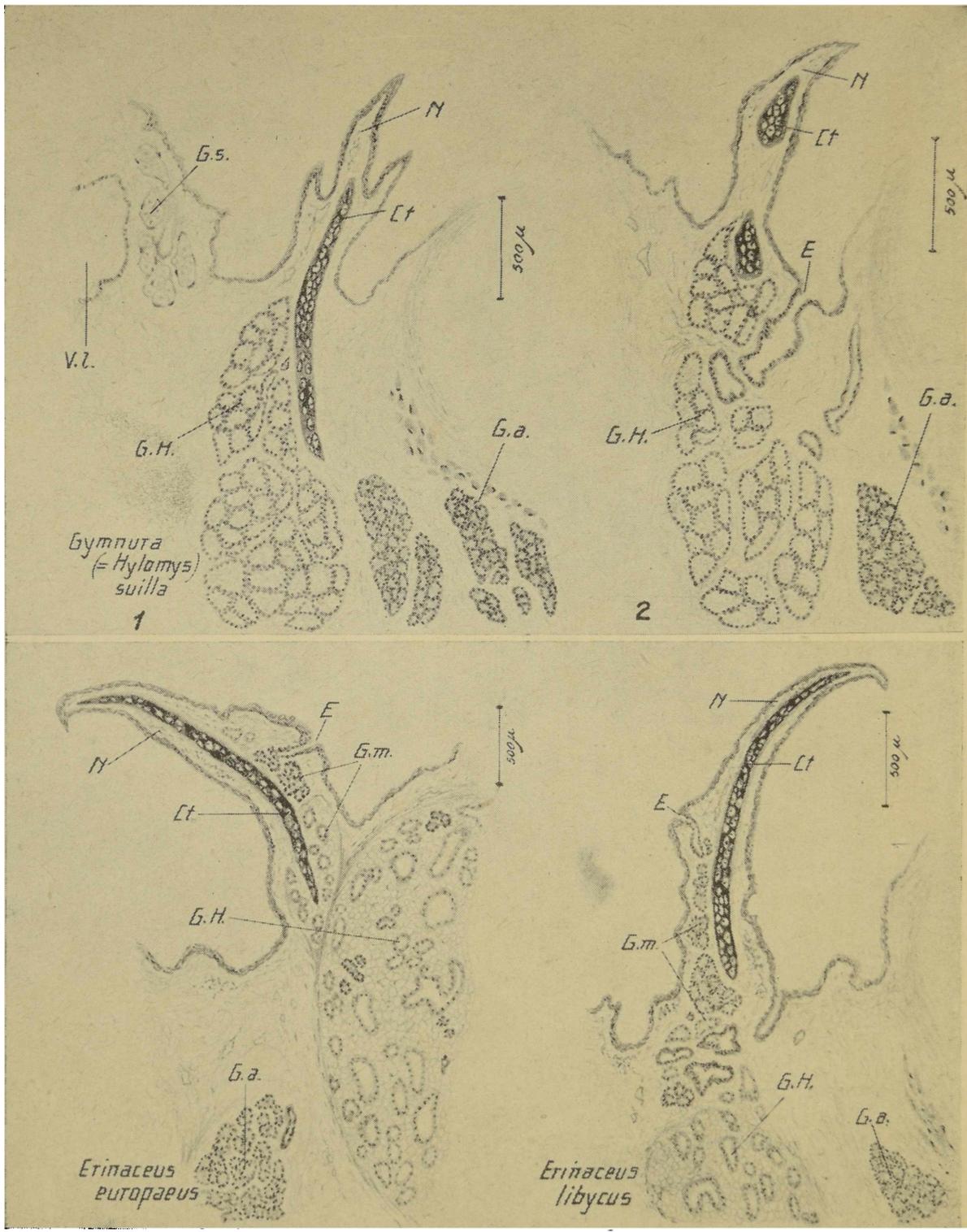


FIG. 2.

Nous avons étudié à cet égard les espèces suivantes : *Tupaia tana* RAFFL. du Bornée, *T. ellioti* WAT. de Madras, *T. longipes* THOS. du Sarawak, *T. minor* GÜNT. du Sarawak, *T. hypochrysa* THOS. des Iles Mentaweï, *T. belangeri* WAGN. de la Birmanie.

Dans toutes ces formes on peut bien signaler une propre glande de la troisième paupière, très développée et tout à fait indépendante de la glande de Harder, soit pour sa nature histologique (lobules sténo-alvéolaires ou « séreux » de LOEWENTHAL), soit pour sa position et pour sa conformation anatomique. Cette glande nyctitante est contenue à la base ou dans l'épaisseur de la troisième paupière, toujours bien développée dans ces vivaces animaux arboricoles, et même munie d'une large lame cartilagineuse interne (fig. 4 et 5, et fig. 7, 8, 9 de la Planche I) que, toutefois, il ne nous a pas été possible de déceler sur les coupes dans quelques-uns de nos exemplaires.

Quoique une cloison de tissu conjonctif semble diviser les deux glandes, fort lobulées elles-mêmes, il n'est pas difficile de rencontrer dans la région, pour ainsi dire, de transition, des lobules glandulaires à structure « mixte », où les tubes acineux typiques vont s'alterner aux petits îlots séreux sténo-alvéolaires (voir. p. e., *Tupaia belangeri*, *T. minor*). A ce propos il est remarquable de signaler le cas caractéristique de *Tupaia minor*, où il y a encore une vraie « bande de transition » entre la glande nyctitante et la glande de Harder. Nous pouvons pourtant y suivre dans les coupes les conduits excréteurs de la glande nyctitante qui s'ouvrent supérieurement à la face interne de la troisième paupière ; conduits qu'on peut toujours aisément retrouver dans les coupes en séries en plusieurs autres espèces, telles que *Tupaia belangeri* ou *T. hypochrysa* (fig. 4, et fig. 8 de la Planche I).

Mais à ces conduits il faut ajouter en *Tupaia minor* d'autres conduits excréteurs, qui, partant de la région glandulaire mixte ou de transition, se plongent dans un large canal excréteur provenant de la glande de Harder et s'ouvrant lui aussi à l'intérieur quoique à la base de la membrane nyctitante (fig. 5, et fig. 9, E de la Planche I). Les rapports entre ces différents canaux collecteurs sont bien intéressants pour leur signification phylogénétique. On peut considérer probablement la persistance d'un large conduit excréteur de la glande de Harder interne à la troisième paupière comme un dispositif d'ordre primitif dans le plan général de structure de ces organes dans les Insectivores. Il est très utile à ce propos — et

nous y reviendrons plus tard — de faire la comparaison avec les Centetidés et avec *Gymnura suilla* parmi les Hérissons les plus anciens.

RONGEURS. HYSTRICOMORPHES.

Thryonomyidae. Ce sont de trapus animaux terricoles propres des marais à graminées de l'Afrique centrale et méridionale. Dans *Thryonomys swinderianus geegorianus* THOS de l'Uganda j'ai trouvé que la membrane nyctitante apparaît très courte, relativement épaisse et tout à fait dépourvue du cartilage interne (fig. 12 de la Planche II). On y aperçoit aussi dans les coupes les lobules plus externes de la glande de Harder et l'on peut suivre son large conduit excréteur jusqu'à son orifice entre les replis ondulés de la conjonctive. Cet orifice n'est pas trop éloigné mais toujours externe à la troisième paupière réduite.

Ctenodactylidae.

J'ai examiné un exemplaire de *Ctenodactylus gundi* (PALL.) de la Tunisie, et trois exemplaires de *Pectinator spekei* BLYTH du Somaliland. Ces deux genres comprennent d'agiles rongeurs entièrement adonnés à la vie dans les milieux arides et rocheux, ressemblant aux écureuils pour quelques-uns de leurs caractères morphologiques. Tant *Pectinator* que *Ctenodactylus* nous ont présenté un degré extrême de régression de la troisième paupière, qui quelquefois ne peut plus être aisément distinguée entre les replis conjonctivals. Dans *Pectinator*, on y observe encore des petits nodules de cartilage. Il n'y a pas de remarques particulières à faire sur la présence de faits de différenciation histologique ou anatomique dans la glande de Harder, très régulièrement développée chez ces rongeurs.

Octodontidae.

Parmi ces formes néotropicales, j'ai pu achever des observations comparatives sur quelques espèces de *Ctenomys* (*Ctenomys brasiliensis* BLAINV. et *C. bergi* THOM. de l'Argentine) et d'*Octodon* (*Octodon degus* [MOL.] de l'Argentine), mais je n'ai obtenu jusqu'ici du matériel ni sur les *Echimyinae* arboricoles, ni sur les intéressants *Abacomys* et *Spalacopus* dégradés et hypogées des déserts sableux du Chili.

Dans les *Ctenomys*, les « Tuco-Tuco » fouisseurs des steppes ouvertes étudiés déjà pour leurs mœurs par CH. DARWIN, l'on signa-

lera une membrane nyctitante assez répandue et pourvue comme d'ordinaire de son « armure » interne de cartilage. L'épithélium externe de cette membrane est parsemé de plusieurs cryptes glandulaires profondes et de groupes isolés de cellules muqueuses. Dans *Ctenomys bergi* nous avons observé les lobules de la glande de Harder jusqu'à la proximité de la base élargie de la troisième paupière. Il y a aussi un évident et large conduit excréteur qui de cette glande va s'ouvrir à la chambre conjonctivale, ainsi que sur le côté interne de la membrane nyctitante (Fig. 13 de la Planche II). *Ctenomys brasiliensis* nous a même présenté ce canal ; j'ai pu cependant y suivre un autre conduit excréteur qui part avec le premier de la glande de Harder et va lui aussi s'ouvrir à la conjonctive, mais tout près de la face externe de la nyctitante (fig. 6).

Dans *Ctenomys bergi* est fort intéressante l'apparition de petits îlots de tissu alvéolaire irrégulièrement plongés en plusieurs points dans le parenchyme de la glande acineuse hardérienne (Fig. 14 de la Planche II) : j'ai vu ce détail chez les deux individus examinés de cette forme, mais je ne l'ai pas retrouvé chez *Ctenomys brasiliensis* (sur quatre individus examinés).

Chez *Octodon degus*, il y a également une membrane nyctitante, traversée par une lame de cartilage dans toute sa longueur et dont l'épithélium de revêtement nous apparaît riche de cryptes glandulaires, surtout sur sa surface interne. Il ne nous a pas été possible de constater ici des îlots glandulaires sténo-alvéolaires dans la glande de Harder, qui semble aussi se terminer par son conduit excréteur intérieurement à la troisième paupière.

Capromyidae.

Je n'ai pas en ce moment de renseignements sur les rares *Capromys* et *Plagiodontia* antilliens, mais dans le Ragondin aquatique du continent sud-américain (*Myocastor coypus* [MOL.]), je n'ai pu voir aucun développement remarquable de la troisième paupière, qui nous apparaît dans cette forme presque complètement régressée. La glande de Harder y est d'ailleurs volumineuse et sa structure se maintient homogène et sans aucun signe d'ultérieure différenciation histologique.

Chinchillidae.

Je n'ai pu obtenir malheureusement aucun matériel pour l'étude de ce groupe.

Caviidae.

Parmi les Caviidés, j'ai des renseignements sur les *Caviidae* (*Cavia cobaya* MARCGR., domestiqué ; *Kerodon australis* [I. GEOFFR.] de Patagonie), sur les Agutis (*Dasyprocta azarae* [LICHT.] du Brésil) et sur le Paca (*Coelogenys paca* [L.] de l'Amérique du Sud) mais non encore sur les *Dinomysinae*, sur les Maras ou Lièvres de Patagonie et sur les gros Cabiais amazoniques (*Hydrochoerus hydrochoerus*).

Chez les Agutis ou Dasyproctes (exemplaires très jeunes), je dois remarquer l'existence d'une troisième paupière bien évidente, avec son large cartilage interne, qui y est traversé entièrement par un court et spacieux canal excréteur provenant d'un petit amas glandulaire. celui-ci placé dans sa plus grande partie sur sa face externe (fig. 10 de la Planche I). Pour sa position, cette petite glande nous apparaît tout à fait indépendante de la glande de Harder, se logeant celle-ci fort loin de la troisième paupière, et nous rappelle mieux la position et la signification fonctionnelle des vraies glandes nyctitantes. Pour la structure de ses tubes acineux, elle ne semble pas cependant se détacher beaucoup des communes glandes hardériennes.

Dans le Cobaye, selon les observations de LOEWENTHAL (1933), il y aurait une nyctitante dépourvue de cartilage comme de glande nyctitante. Dans d'autres Cobayes sauvages, toutefois, au moins dans le genre ou sous-genre *Kerodon*, nous avons pu voir une étendue de cartilage à l'intérieur de la troisième paupière, qui y est assez régulière, et dont l'épithélium de revêtement semble se distinguer pour sa grande richesse en cellules glandulaires muqueuses, parfois en groupes ou en unités bien individualisées (glandes infra-épithéliales), et même en vraies cryptes ou acini glandulaires profonds. Une vraie glande nyctitante séreuse semble ainsi faire défaut dans le *Kerodon* lui-même, où il n'y a pas de nouvelles remarques à faire pour la glande de Harder, normalement développée comme chez tous les autres Caviidés (fig. 11 de la Planche II). Ce n'est pas nécessaire de donner des détails particuliers sur la structure de la troisième paupière dans les gros Pacas ou *Coelogenys*, qui semble y être, comme d'ordinaire, pourvue de cartilage mais non d'une vraie glande nyctitante, indépendante de la glande de Harder.

Erethizontidae.

J'ai seulement réussi à observer un vieil exemplaire de *Coendu prehensilis* (L.), le Porc-Epic arboricole des forêts sud-américaines.

Ce gros rongeur possède lui aussi une membrane nyctitante suffisamment étendue et traversée par une lame de cartilage, mais dépourvue de propres glandes ou nodules glandulaires. Pour quelques détails de leur organisation, comme par exemple pour la remarquable distance qui s'étale entre la glande de Harder et la région superficielle des premières couches sub-conjonctivales, ces formes paraissent se rapporter notamment à la famille suivante, leur proche d'ailleurs pour tant d'autres caractères systématiques et éthologiques.

Hystrioidae.

Chez *Hystrix galeata somalica* LÖNNB. de l'Afrique nous observons également un assez bon développement de la troisième paupière, dont le cartilage nous apparaît particulièrement élargi et épais. Pourtant il n'y a aucune trace de la glande nyctitante, et la glande de Harder y est bien placée très profondément et, comme chez le *Coendu*, assez éloignée de la région conjonctivale et de la membrane nyctitante.

Bathyergoidea : Bathyergidae.

Dans ce groupe de fouisseurs des milieux désertiques paléotropicales j'ai examiné plusieurs exemplaires d'*Heterocephalus glaber* RÜPP. de la Somalie et de *Georchus hottentottus* LESS. du Natal. On a toujours constaté dans ces animaux la dégradation la plus accentuée de la membrane nyctitante et du cartilage qui l'accompagne, dont il n'est possible que de reconnaître d'infimes nodules résidus dans la région des couches sub-cutanées traversée par les dernières voies lacrymales. La glande acineuse de Harder nous est apparue au contraire fort hypertrophiée, surtout chez les glabres Hétérocéphales.

RONGEURS MYOMORPHES. MYOIDEA.

Parmi les nombreux représentants de cette famille cosmopolite, je possède des renseignements sur plusieurs formes de *Cricetinae*, *Sigmodontinae*, *Microtinae*, *Murinae*, *Dendromyinae* et *Gerbilinae*, tandis que je n'ai pas encore de données sur les *Lophomyinae* et les *Otomyinae* d'Afrique, ainsi que sur les *Hydromyinae* d'Australie et sur les rares Muridés endémiques des Philippines.

Chez les Hamsters (*Cricetus cricetus* [L.] de l'Europe orient.) nous trouvons d'abord une troisième paupière très pesante, conte-

nant une lame assez massive de cartilage, sur lequel s'étale, tout le long de son côté extérieur, la grosse glande de Harder, à laquelle fait entièrement défaut toute forme de différenciation et dont le canal excréteur se termine à l'extérieur de la nyctitante. Celle-ci nous a présenté sur sa face externe beaucoup de cryptes glandulaires muqueuses, mais il y a aussi dans son intérieur un remarquable nodule glandulaire acineux, qui doit probablement se rattacher pour son origine aux sus dites cryptes, quoique désormais indépendant de l'épithélium et terminant par son propre conduit à l'extérieur (fig. 7, et fig. 15 de la Planche II).

Chez quelques spécimens de *Sigmodontinae* de l'Amérique du Sud (*Eligmodontia griseoflava* WATH. de la Patagonie ; *Acodon* sp. de l'Argentine) nous avons observé aussi la présence d'une troisième paupière traversée du cartilage, qui se présente atteint par les lobules antérieurs de la glande de Harder, mais sans aucune trace de glandes sténo-alvéolaires (fig. 7). L'épithélium de ces nyctitantes y est souvent bourré de petites glandes muqueuses intra-épithéliales (*Eligmodontia*).

Parmi les *Microtinae*, selon les remarques de LOEWENTHAL dans le Campagnol et sur la base de nos observations sur bien d'autres genres affines (*Pitymys*, *Evotomys*, *Chionomys*, etc.), nous ne pouvons rencontrer typiquement que des nyctitantes très simples, pourvues de cartilage, mais non de propres glandes sténo-alvéolaires ajoutées à la volumineuse glande de Harder, se bornant aussi à des invaginations et à des diverticules banals, non glandulaires en eux-mêmes, tous les replis ondulés de l'épithélium pavimenteux stratifié de la troisième paupière. Toutefois, chez les curieux Lemmings (*Lemmus lemmus* [L]), les petits innombrables migrants des toundras sibériennes et norvégiennes, il y a à signaler l'existence de quelques petits nodules de tissu sténo-alvéolaires, parsemés dans la région antérieure de la glande de Harder mais toujours à la proximité de son conduit excréteur terminal, qui aboutit par son large orifice à la base dans le cul-de-sac conjonctival et à l'extérieur de la membrane nyctitante (fig. 7).

Chez les Souris communes et les Rats (*Rattus rattus*), on n'a jamais trouvé que de très petites troisièmes paupières, traversées d'un cartilage aplati et toujours manquant de glandes nyctitantes. L'on connaît cela surtout par les travaux de LOEWENTHAL, qui vient d'y décrire uniquement des diverticules épithéliaux rudimentaires à la face convexe de la nyctitante, dont l'épithélium de revêtement

renferme d'assez abondantes cellules caliciformes, qui, par suite de leur agglomération, peuvent ainsi donner naissance à de vrais acini ou à des cryptes mucipares.

Nous avons examiné plusieurs autres espèces de cette sub famille de Muridés, telles que *Mus muelleri* JENT. et *Mus ephippium* JENT. de Sumatra, *Uromys rufescens* ALST. de la Nouvelle-Guinée, *Chiropodomys gliroides* (BLYTH) de la Birmanie, *Arvicanthis* sp. de l'Ethiopie, *Nesokia hardwickii* GRAY du Tong-Kohistan (Inde), *Thamnomys* (= *Grammomys*) *surdaster lutosus* DOLL. de la Somalie et *Komomys isseli* DE B. du Victoria-Nyanza (voir fig. 7 et fig. 18, 21, 22 des Planches II et III).

Nos conclusions ont toujours abouti en effet à convenir du fait que tous ces *Murinae* nous apparaissent comme constituant un groupe notamment uniforme pour la structure générale de leur nyctitante et des glandes annexées à la région de l'angle interne de l'œil. Il n'y a donc pas à faire ici des remarques trop particulières sur ces formes, nos observations histologiques sur coupes nous ayant reporté à peu près entièrement au stade morphologique propre du Rat commun ou de la Souris (fig. 7). Les cellules ou groupes cellulaires muqueux y sont surtout abondants dans l'épithélium pavimenteux stratifié de *Chiropodomys* et de *Nesokia*, bien moins dans les autres espèces.

Un type structurel, peu différent dans l'organisation de la troisième paupière et des glandes relatées, on le trouve même dans les *Dendromyinae* ou Rats arboricoles paléotropicaux. Chez *Dendromys mystacalis* HEUGL. (Keren : Erythrée) il est pourtant digne de noter le large canal excréteur de la glande de Harder, revêtu d'un épithélium glandulaire tout particulier, muqueux, surtout dans la dernière partie de son conduit (fig. 7, E.).

En nous adressant enfin aux Gerbilles, les agiles sauteurs des milieux érémiques sableux de l'ancien continent, nous ne pourrions y décrire aucune trace de vraies glandes de la nyctitante. J'en ai examiné plusieurs spécimens appartenant aux genres *Tatera* (*Tatera robusta* CRETZ. de l'Erythrée) *Dipodillus* (sp., Afrique Orient.), *Pachyuromys* (*P. duprasi* LAT. de l'Egypte), *Meriones* (*M. shawi* ROZ. de la Tunisie) et *Psammomys* (*Ps. obesus* RÜPP. de la Tunisie). Ils nous ont tous montré (Fig. 7 et fig. 17, 19 de la Planche II) des membranes nyctitantes assez développées, pourvues de profondes cryptes et de diverticules mucipares et traversées de leur cartilage large et aplati, qui est toujours rejoint à sa base de la glande de

Harder, s'ouvrant à l'extérieur de la troisième paupière au moyen d'un large canal glandulaire (*Psammomys*) (Fig. 7, E.). Cette glande nous a présenté en *Tatera robusta* un petit lobule antérieur acineux, qui se place déjà près de la région médio-basale de la nyctitante et qui se rend désormais presque indépendant de la glande de Harder, jusqu'à s'ouvrir pour son compte, par son court conduit excréteur, à la face interne de la troisième paupière. Rien ne semble toutefois nous indiquer une ébauche de différenciation fonctionnelle de ce lobule indépendant, qui se rapproche tout à fait aux communes glandes hardériennes pour les caractères histologiques de ses gros tubes à large lumière (Fig. 7 et fig. 19 de la Planche II).

Nesomyidae.

Je n'ai pu avoir de données sur ces myomorphes peu connus, endémiques de Madagascar.

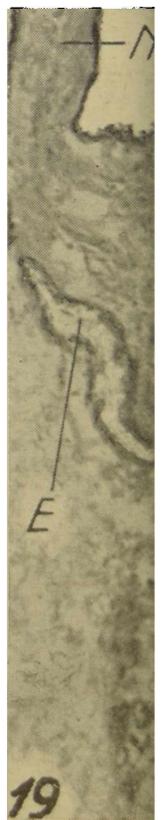
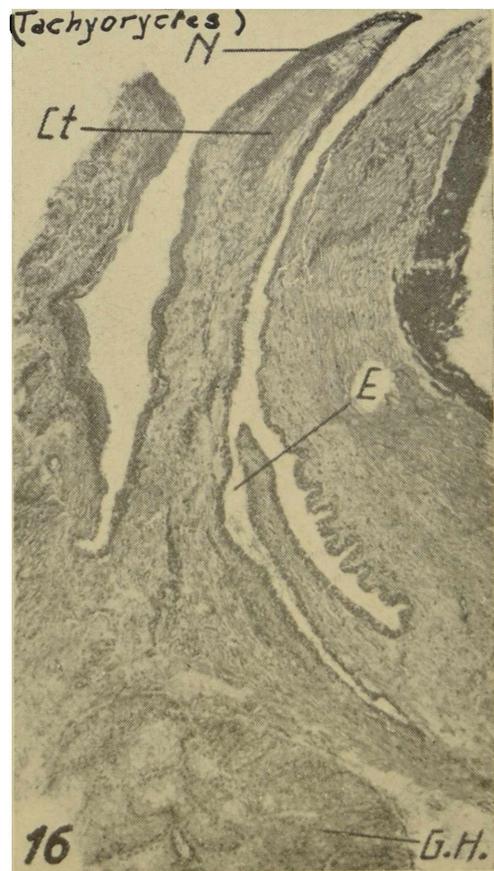
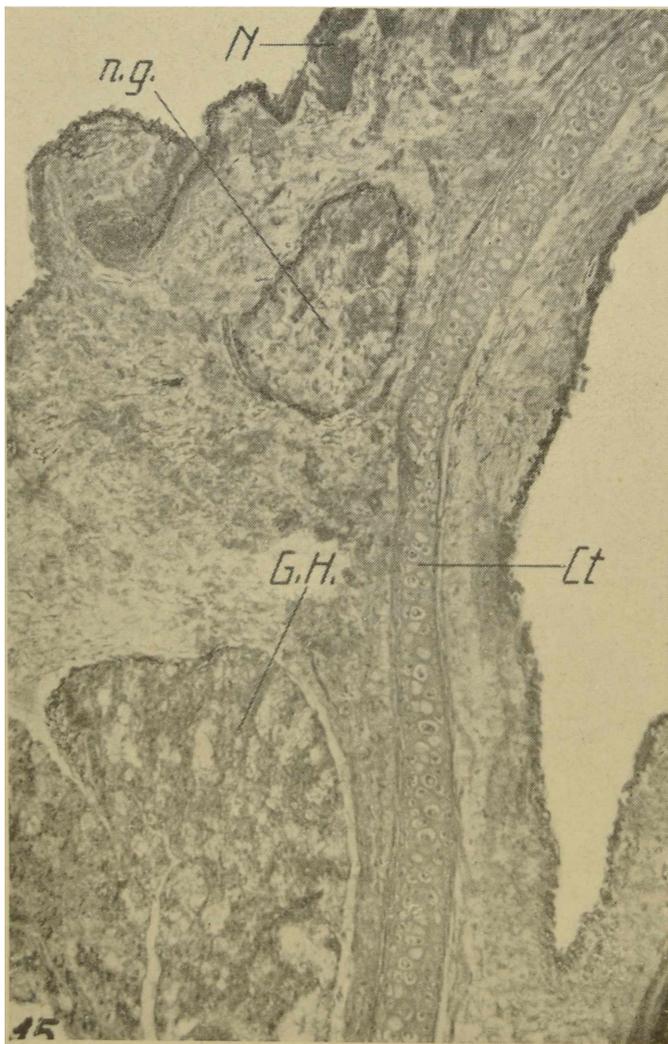
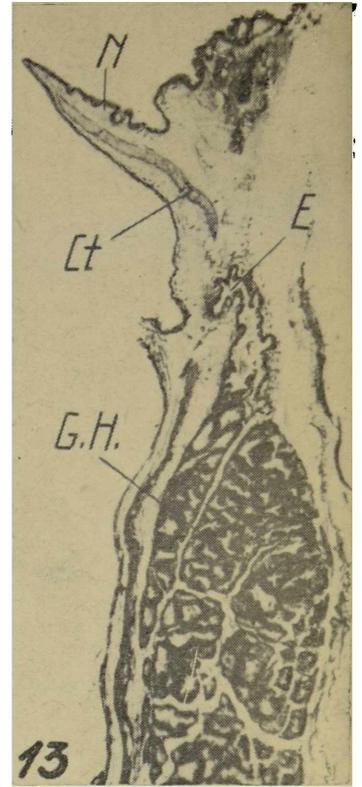
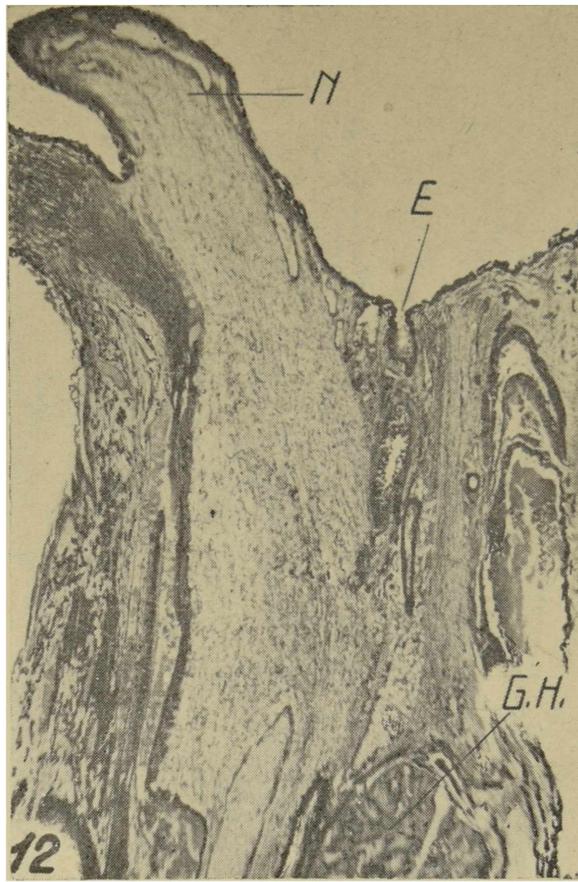
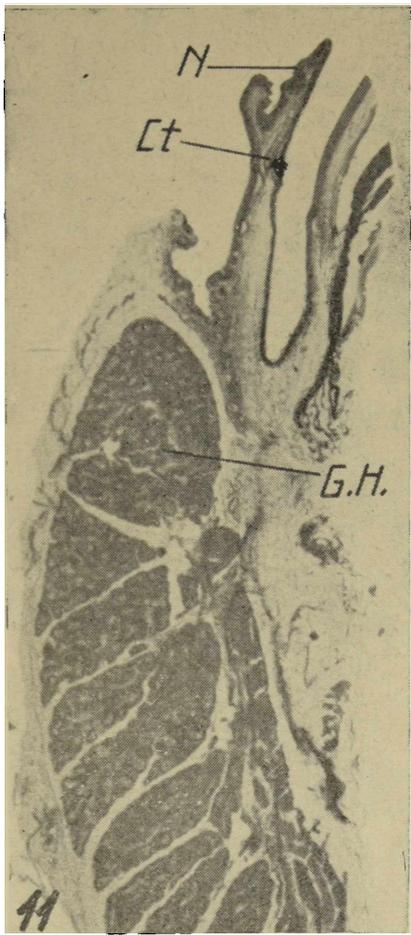
Spalacidae.

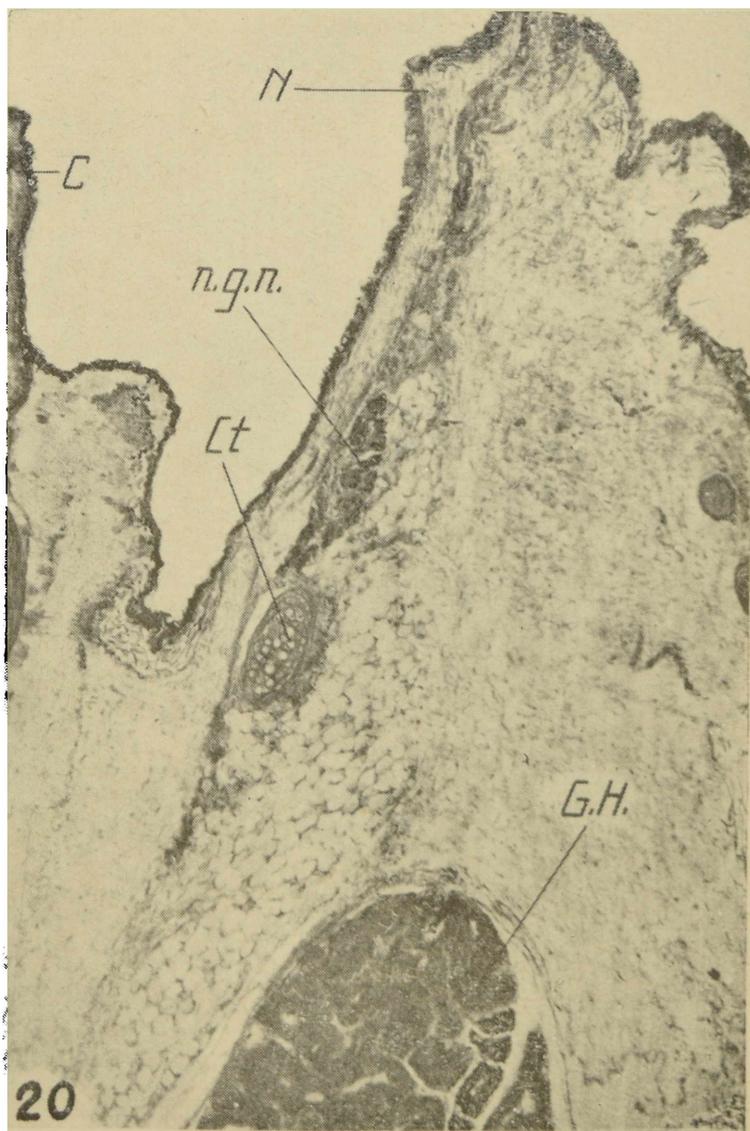
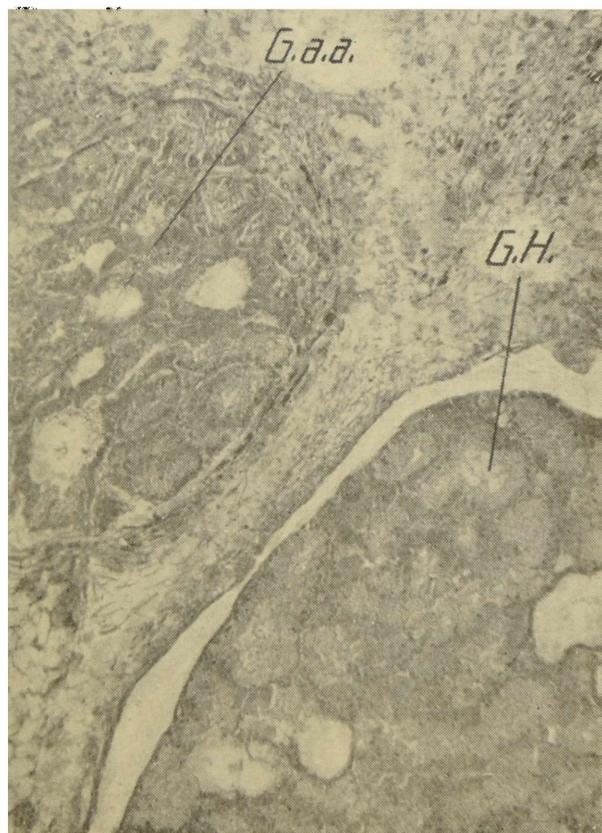
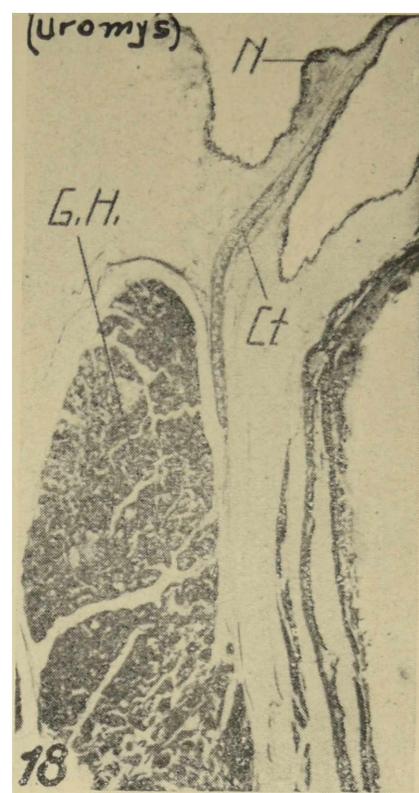
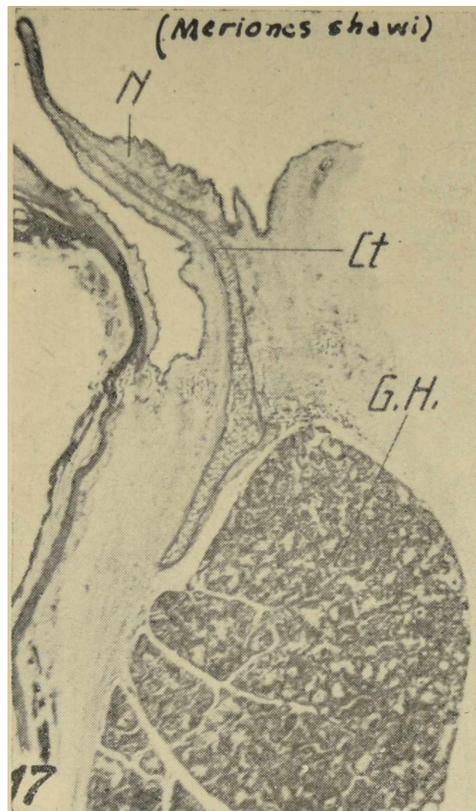
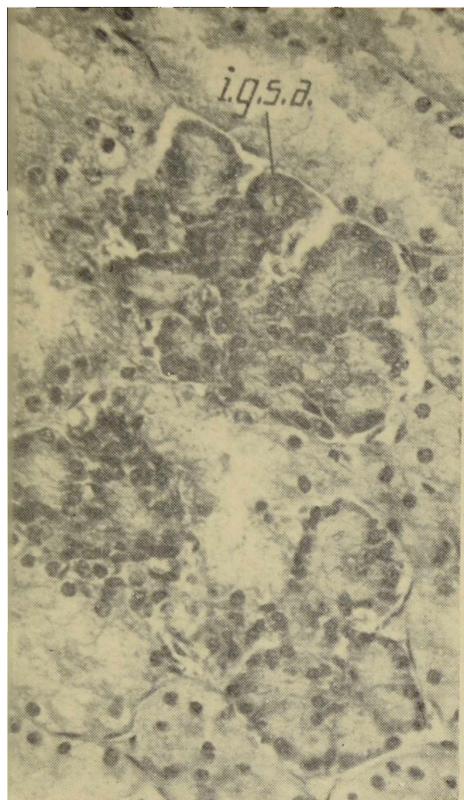
Nous avons ici des myomorphes fort spécialisés, les uns portés à une vie presque exclusivement radicicole dans les forêts à bambous (*Rhizomys*, *Tachyoryctes*), les autres complètement hypogées (*Spalax*), creusant des galeries dans le terrain à la façon des taupes et ne possédant plus que des yeux rudimentaires sub-cutanés.

Chez les types nocturnes bambusicoles d'Asie et d'Afrique (*Rhizomys sumatrensis* [RAFFL.], *Rh. badius* HODGS. et *Rh. pruinus* BLYTH de la Birmanie ; *Tachyoryctes ruddi badius* THOM. de l'Uganda et *T. cheesmani* THOM. de l'Éthiopie) je peux décrire encore des membranes nyctitantes suffisamment étendues, avec de remarquables lames cartilagineuses internes. Les cellules de l'épithélium pavimenteux stratifié de ces membranes ont souvent le caractère d'éléments sécréteurs muqueux et peuvent quelquefois se grouper en de vrais bourgeons glandulaires assez profondément enfoncés. Il y a toujours un volumineux développement de la glande de Harder, qui est enfin avec ses lobules plus avancés jusqu'à la base de la nyctitante, à la face interne de laquelle s'ouvre son large conduit excréteur (fig. 8, et fig. 16 de la Planche II). Au contraire, chez *Spalax typhlus* PALL. de la Bessarabie et chez *Spalax hungaricus* NEHR. de l'Anatolie, je n'ai pu signaler qu'un degré extrême de réduction de la troisième paupière, peu aisément reconnaissable entre les replis ondulés de la conjonctive. La réduction du cartilage y est aussi extrême. La glande de Harder nous apparaît hypertrophiée,



FIG 3.





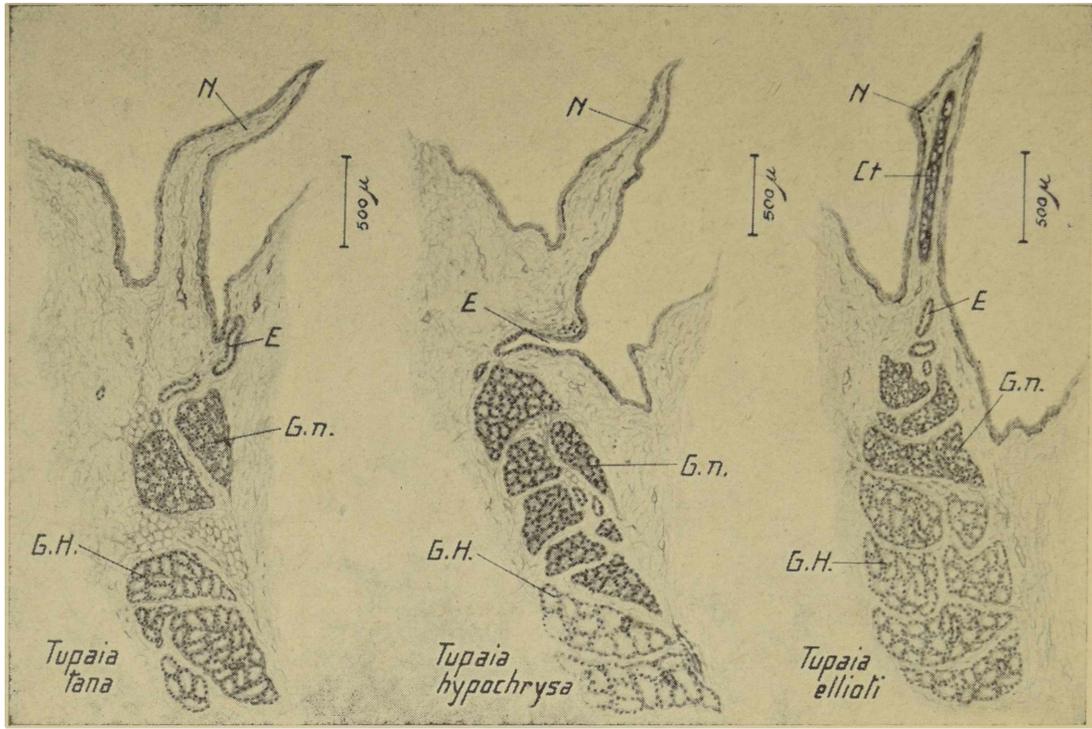


FIG. 4.

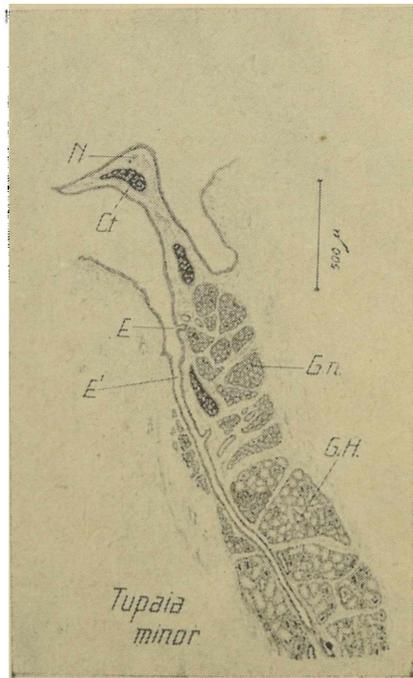


FIG. 5.

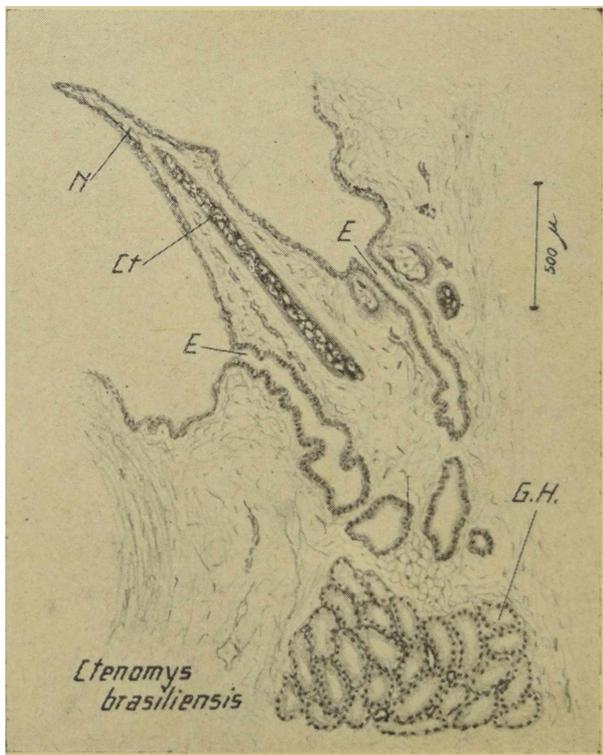


FIG. 6.

comme nous savons que c'est le cas pour quelques autres formes fouisseuses (Bathyergidés, Musaraignes, Taupes marsupiales); son conduit s'ouvre enfin dans le sac clos conjonctival, peu éloigné encore du globe oculaire.

DIPODOIDEA : *Sminthidae* et *Dipodidae*.

A part les *Sminthidae* (*Sicista*), dont je ne possède pas de données, on peut faire les remarques suivantes sur les Gerboises des déserts d'Asie et d'Afrique (*Dipodidae*).

Chez les *Alaetaga* (sp. de l'Anatolie) nous avons vu une membrane nyctitante très mince et fort étendue, pigmentée, et dans laquelle s'étale une large plaque aplatie de cartilage. Il y a aussi dans ces rongeurs un très grand développement de la glande de Harder, mais nous ne pouvons encore y retrouver aucun nodule glandulaire référable aux petits lobules de la glande nyctitante (fig. 9). L'épithélium pavimenteux stratifié de la nyctitante nous apparaît bourré de nombreuses cellules glandulaires muqueuses, plus étroitement serrées les unes aux autres à sa face externe, où nous voyons aussi se ranger plusieurs fossettes ou cryptes glandulaires bien délimitées.

Chez les vraies Gerboises ou *Dipus* (*Dipus aegyptius* = *Jaculus jaculus* [L.] de l'Algérie) j'ai observé tout de même une troisième paupière large et mince, pourvue de cartilage. Le trait sécréteur de l'épithélium de revêtement y est plus étendu que dans *Alaetaga* et nous devons y décrire en effet de vraies cryptes glandulaires fort évoluées et presque transformées en nodules glandulaires ou unités acineuses, quoique d'un type assez simple. La glande de Harder est ici aussi très volumineuse, s'ouvrant par son conduit terminal à l'extérieur de la nyctitante. Chez une autre Gerboise (*Dipus hirtipes* LIGHT. de la Tunisie) nous observerons encore tout près de ce large canal un nodule glandulaire particulier, composé d'un tissu sténo-alvéolaire, fort réduit d'ailleurs et presque placé dans la région de la membrane nyctitante, où il s'accôle étroitement au cartilage (fig. 9, et fig. 20 de la Planche II).

Chez les *Zapus* nord-américains (*Zapus hudsonius* ZIMM. du Canada) je dois enfin signaler l'existence d'une petite glande lobulaire, se reportant également aux sténo-alvéolaires qui, pour sa nature histologique et son volume, se présente donc clairement différente de la glande de Harder, nous apparaissant topographiquement indépendante et étroitement accolée au cartilage (Fig. 9).

Cependant, pour ce qui regarde les Gerboises, ce petit amas glandulaire nous semble toujours être en relation étroite avec le grand canal terminal hardérien, où vont probablement se réunir ses petits et courts conduits excréteurs (voir aussi, p. e., la disposition structurale de *Lemmus*).

MYOXOIDEA : *Platacanthomyidae* (1) et *Myoxidae*.

Une vraie différenciation morphologique de la glande nyctitante semble se poser nettement dans les Loirs, si proches des Ecureuils pour leur *habitat* et pour leurs mœurs arboricoles. Parmi leurs genres, qui sont tous pourvus d'une membrane nyctitante fort développée, pigmentée et munie intérieurement d'un cartilage très répandu, on distingue déjà dans *Myoxus* (*M.* [- *Glis*] *glis* [L.] de l'Italie) et *Eliomys* (*E. quercinus* [L.] de la Suisse) un lobule antérieur de la glande hardérienne qui, pour sa position et pour la structure quelquefois prédominante de ses unités acineuses à lumière étroite, tend à avoir une individualité toute propre et peut être bien considéré comme un stade rudimentaire dans la différenciation et dans l'indépendance anatomique et fonctionnelle des vraies glandes de la troisième paupière (Fig. 10 et fig. 25 de la Planche III) Ces conditions sont accentuées surtout dans *Eliomys*, où ce petit amas glandulaire « mixte », presque indépendant de la glande de Harder et allongé tout le long du cartilage, qu'il perce, mais qui ne paraît pas déborder, se² termine évidemment sur la face interne de la troisième paupière.

Chez *Muscardinus avellanarius* (L.) de l'Italie, la petite glande sténo alvéolaire de la nyctitante est désormais entièrement différenciée et nous apparaît parfaitement individualisée et tout à fait homogène pour sa structure histologique (Fig. 10 et fig. 23 de la Planche III).

Chez *Graphiurus murinus* (DESM.) de l'Erythrée (Afrique orient.) nous voyons aussi un lobule antérieur de la glande de Harder qui semble occuper dans la région basale de la troisième paupière une position à peu près correspondant à celle habituellement occupée par la glande nyctitante typique ; toutefois ce lobule, malgré sa relative indépendance anatomique, ne se détache pas de la commune structure acineuse des glandes hardériennes des Rongeurs. Il y a encore ici, dans la nyctitante, une très petite glande sténo-alvéolaire,

(1) Une seule espèce du Malabar (*Platacanthomys lasiurus* BLYTH) dont nous n'avons pas de données.

autonome, placée à la face interne du cartilage et s'ouvrant même à l'intérieur de cette membrane par son conduit excréteur. La singularité plus étonnante de cette petite glande nyctitante de *Graphiurus* consiste dans le fait qu'elle nous apparaît complètement contenue dans la région « interne » de la troisième paupière, relativement au cartilage (Fig. 10, et fig. 24 de la Planche III). Dans cette région la glande nyctitante semble en effet pénétrer seulement en quelques points dans le précédent stade morphologique de *Muscardinus*.

ANOMALUROIDEA, *Anomaluridae*.

Ces petits Ecureuils volants, aujourd'hui exclusifs des forêts de l'Afrique centrale et dont nous avons étudié quelques exemplaires de *Idiurus zenkeri* MAÏTSCH. et de *Idiurus macrolis* MÜLL. du Cameroun et de *Anomalurus* (sp.) de la Guinée portugaise, ne nous ont pas montré des membranes nyctitantes particulièrement développées, quoiqu'assez épaisses et pourvues dans leur intérieur d'un grand et massif cartilage (Fig. 26 de Planche III). L'épithélium pigmenté de ces membranes est aussi muni de cellules isolées à sécrétion muqueuse et de vraies petites cryptes glandulaires. Il n'y a ici aucune trace d'une glande nyctitante, mais la glande de Harder, exceptionnellement développée dans ces formes, va s'infiltrer antérieurement par de nombreux lobules, tout le long du côté « externe » du cartilage. Il semble aussi que ses conduits excréteurs peuvent s'ouvrir par plusieurs orifices tant sur le côté interne que sur le côté externe de la troisième paupière.

GEOMYOIDEA et CASTOROIDEA.

Je n'ai pas encore reçu du matériel suffisant pour l'étude comparative de ces formes.

Pedetidae.

RONGEURS SCIUROMORPHES.

SCIUROIDEA : *Sciuridae*, *Pteromyidae*, *Tamiidae*, *Xeridae* et *Marmotidae*.

Ils appartiennent tous à ce rameau de Simplicidentés considéré par TULLBERG, par plusieurs de leurs caractères, comme le plus primitif et ayant le plus d'affinités aux Aplodontes californiens (*Aplodontia rufa*, espèce unique en Californie), rongeurs relictés proches des *Ischyromyidae* eocènes.

Parmi la première famille, où se placent les formes les plus

typiques des Ecureuils arboricoles, nous possédons des renseignements sur les troisièmes paupières et leurs annexes glandulaires dans les genres *Sciurus* (*S. vulgaris* L. de l'Europe), *Neosciurus* (*N. carolinensis* [Gm.] du Canada), *Heterosciurus* (*H. tenuis* [HORSF.] de Sumatra) et *Nannosciurus* (sp. de Giave).

Sur l'Ecureuil commun, nous donnerons d'abord quelques données par les recherches comparatives de LOEWENTHAL. Il a décrit dans ce rongeur une membrane nyctitante dont la hauteur ne dépasse guère 2-2,5 mm, revêtue d'un épithélium stratifié mixte, semé de cellules caliciformes, s'agglomérant souvent en de vraies cryptes mucipares. Celles-ci n'ont pourtant rien à faire avec certains nodules glandulaires, composés d'alvéoles de type séreux, à lumière très étroite, qu'on peut voir à l'intérieur de la troisième paupière, s'ouvrant soit à la face convexe, soit à la face concave de cette membrane par de courts conduits excréteurs. Il y a, en outre, une vraie glande nyctitante, quoique de petites dimensions, le long du cartilage interne et à la base de la troisième paupière, s'ouvrant dans le cul-de-sac conjonctival entre la nyctitante et l'œil. Cette glande séreuse établit aussi des rapports très intimes avec la glande de Harder proprement dite, et sa délimitation à son côté est bien loin d'être précise. En effet les lobules séreux de la glande nyctitante s'interposent en bien des endroits entre les acini hardériens, et il n'y a pas de travées conjonctives plus épaisses qu'à l'ordinaire qui délimitent les lobules des deux glandes. N'était-ce pas la texture franchement séreuse des alvéoles de la glande nyctitante profonde — dit LOEWENTHAL — la démarcation de cette dernière de la glande de Harder deviendrait cependant méconnaissable.

On peut même retrouver des conditions peu différentes dans *Neosciurus carolinensis*, où cependant on ne réussit pas à observer sur les spécimens que nous avons examinés les nodules glandulaires profondes, quelquefois avec conduit excréteur externe, signalés par LOEWENTHAL dans la membrane nyctitante de *Sciurus*. La petite glande sténo-alvéolaire antérieure, ou glande nyctitante proprement dite, y maintient encore en partie une structure mixte (Fig. 11, *G. n.*).

Au contraire, chez les Sciuridés orientaux. (*Heterosciurus*, *Nannosciurus*) nous ne pouvons pas décrire d'appréciables signes de différenciation histologique dans les lobules antérieures de la glande de Harder. Celle-ci en effet n'abandonne jamais la structure acineuse uniforme de ses tubes à large lumière, revêtus de hautes cel-

lules coniques-cylindriques, tant chez *Nannosciurus* que chez *Heterosciurus* (Fig. 11 et fig 28 de la Planche III).

Un défaut complet d'une vraie glande nyctitante semble d'ailleurs caractériser les spécimens que nous avons examinés appartenant aux familles des Pteromyidés ou Ecureuils volants (*Sciuropterus lepidus* HORSE. de Giave. *Sc. sagitta* [L.] de la Birmanie), des Xeridés ou Ecureuils terricoles (*Xerus rutilus* CRETZ. de la Dankalie) et des Tamiidés ou Spermophiles des régions de steppe (*Citillus* [= *Spermophilus*] sp. de l'Anatolie). Toutes ces formes ont pourtant de troisièmes paupières bien développées, munies d'épithéliums de revêtement glandulaires à cryptes mucipares et traversées d'une lame cartilagineuse étendue. Le parenchyme lobulaire de leurs glandes acineuses à large lumière y est constamment homogène pour sa nature histologique, et je n'ai jamais pu y rencontrer l'existence d'îlots sténo-alvéolaires séreux (voir fig. 27 de la Planche III). Les conduits excréteurs de ces glandes de Harder typiques s'y terminent normalement à l'extérieur de la troisième paupière.

Un degré d'organisation et de spécialisation très haut dans le domaine de la différenciation des glandes nyctitantes nous semble néanmoins caractériser les curieuses Marmottes (*Marmota marmota* [L.]) de nos régions alpines.

Ces gros et rusés rongeurs diurnes, vivant dans les roches, nous montrent effectivement dans la région médiane de leur troisième paupière une évidente et bien délimitée glande nyctitante, tout à fait indépendante de la glande de Harder, même pour son court conduit excréteur s'ouvrant clairement à la face interne de la membrane, tandis que le conduit de la glande hardérienne se termine dans la conjonctive sur son côté externe (fig. 11, et fig. 29 de la Planche III). La structure de cette vraie glande nyctitante, qui finit par se loger entre la surface interne de la troisième paupière et le cartilage, qu'elle semble donc percer entièrement dans toute son extension, nous paraît parfaitement référable à la structure des glandes sténo-alvéolaires les plus typiques et ne peut plus nous révéler aucune forme de transition histologique entre ses petits lobules et les grands tubes dilatés et remplis de sécrétion dense et granuleuse de la glande de Harder. Dans celle-ci, en outre, nous apparaissent antérieurement de rares petits nodules compacts composés d'acini à lumière très étroite, peut-être interprétables comme des formes de transition entre les deux types glandulaires caractéristiques.

RONGEURS DUPLICIDENTÉS. *Leporidae*.

Lapins et Lièvres ont été déjà l'objet, parmi les Rongeurs, d'observations histologiques les premières et les plus détaillées à l'égard de la troisième paupière.

Chez le Lapin (*Oryctolagus cuniculus*) la glande de Harder, fort étendue, semble même se différencier ultérieurement en deux parties morphologiquement distinguées pour leur aspect et pour le contenu de leur cytoplasme (partie rosée, partie blanche). La glande nyctitante y est désormais parfaitement individualisée et s'étale enfin, toute indépendante, dans l'épaisseur de la membrane, ayant contact par ses nombreux lobules alvéolaires séreux avec la surface bombée du cartilage, qu'elle perce aussi en plusieurs points au moyen de quelques conduits excréteurs, accompagnés d'acini glandulaires isolés et aboutissant par leurs orifices à la face interne de la troisième paupière (fig. 12). Il y aurait dans la région antérieure de la glande de Harder, selon les observations de LOEWENTHAL, quelques îlots résidus, éparpillés, de tissu alvéolaire à lumière étroite et de nature franchement séreuse ; îlots qui se réuniraient aussitôt par leurs courts petits canaux détachés au conduit terminal hardérien, et qui à cet auteur ont paru justement avoir un fort grand intérêt au point de vue comparatif et évolutif.

Aux conditions du Lapin seraient aussi très proches, selon MIESSNER et LOEWENTHAL, les structures de la nyctitante des Lièvres (*Lepus europaeus*), et j'ai pu même contrôler cela dans une autre espèce de Léporidés (*Lepus* (= *Tapeti* ?) sp.) provenant de l'Amérique du Sud (Bolivie). Chez ce rongeur la différenciation entre les deux types de glandes (hardérienne et nyctitante) résulte étonnamment accentuée, en y acquérant aussi un haut degré de développement dans la membrane, l'amas lobulaire séreux, qui finit par s'y étendre jusqu'à une très grande profondeur et non pas trop éloigné du globe oculaire, débordant le cartilage le long de son bord inférieur (fig. 12, *G.n.*). Les conduits excréteurs de cette volumineuse glande nyctitante s'ouvrent, comme d'ordinaire, à la face interne de la troisième paupière.

Ce serait fort intéressant, au point de vue systématique et évolutif, de constater si à ce plan d'organisation anatomique et fonctionnelle, qui semble donc vraiment caractéristique dans tout le groupe des Léporidés, vont se référer également les petits « Pikas » ou *Ochotonidæ* holartiques, sans doute le rameau le plus primitif dans tout le phylum des Rongeurs duplicidentés.

NOTES HISTOLOGIQUES

Quoique le but de ce travail ne soit pas proprement histologique, il faut encore ajouter quelques détails sur la structure des deux types glandulaires qui ont été l'objet de nos recherches comparatives.

Pour la classification histologique des glandes annexées de l'angle interne de l'œil, nous nous sommes toujours servi, pour uniformité, des définitions employées au passé par LOEWENTHAL, savoir de glande tubuloacineuse pour la glande de Harder et de glande séreuse sténo-alvéolaire pour la glande nyctitante (1). Sur la base des recherches et des conclusions de cet auteur sur quelques insectivores et rongeurs (*Mus*, *Rattus*, *Cavia*, *Arvicola*, *Sciurus*, *Oryctolagus*, *Erinaceus*) et en comparaison avec nombreux autres genres de Mammifères (Ungulata, Carnivora, Primates) qui ont été étudiés à ce propos, on peut donc résumer brièvement ci-dessous nos connaissances classiques sur l'argument.

On a décrit la glande de Harder comme une grosse glande lobulaire, dont les tubes acineux à trajet fortement sinueux et « agencés d'une manière serrée à l'intérieur des lobules », nous présentent généralement une lumière assez large et sont revêtus d'un épithélium prismatique ou conique haut (Fig. 30, 32, 33 de la Planche IV). Les cellules de cet épithélium, au noyau aplati rejeté à leur base, semblent renfermer dans leur cytoplasme de nombreux grains hyalins arrondis et de dimensions volumineuses, nous apparaissant pour cela comme ayant une structure franchement alvéolaire, tandis que « les cloisons protoplasmiques qui y séparent les grains sécrétoires se colorent vivement par les couleurs acides, tout en nous révélant aux grossissements moyens une texture nettement granuleuse » (LOEWENTHAL, 1933).

Quant à la glande nyctitante, elle nous a été présentée comme une glande composée séreuse dont les alvéoles sont très petites, disposées elles-mêmes d'une manière très serrée et caractérisées surtout par une lumière fort étroite et bien des fois virtuelle (type sténo-alvéolaire). Leurs cellules sont aussi assez petites, de forme conique ou pyramidale tronquée, ayant un aspect dense, sombre et

(1) Pour leur type morphologique ce serait peut-être plus propre, en réalité, de destiner à la glande de Harder le terme de glande tubulo-alvéolaire, tout en réservant celui de glande acineuse à la glande séreuse à lumière étroite de la troisième paupière.

finement granuleux, tandis que leurs limites nous résultent moins nettes que dans les cellules du type précédent et leurs noyaux arrondis et placés dans la région basale (Fig. 31 de la Planche IV). On a toujours insisté sur la nature sécrétoire séreuse des éléments cellulaires des alvéoles de la glande nyctitante. En effet, pour ce que nous savons, toutes les études regardant cette glande se sont surtout appuyées sur des observations nettement histo-morphologiques, car un vrai essai histo-chimique des cellules des lobules sténo-alvéolaires est encore à faire. Par leur forme, colorabilité et dimensions, et par la texture générale de leur cytoplasme rempli de granulations, ces cellules peuvent sans doute rentrer dans la grande et peu définie catégorie des « séreuses » puisque encore sous ce terme, essentiellement provisoire — comme justement a écrit jadis A. POLICARD (1934) — l'on désigne une variété spéciale de glandes, dont les éléments présentent à leur sommet des granulations réfringentes, de nature protéique, élaborées par la cellule et éliminées au moment de la sécrétion ». Pourtant, la plus grande partie des auteurs qui se sont occupés des glandes de la troisième paupière semble aussi se mettre d'accord sur leur définition de « séreuses », sauf peu d'exceptions, tel que MIESSNER, qui a préféré dans le passé (1892, 1900) et contre l'opinion de LOEWENTHAL, de les considérer comme muqueuses chez les Pachydermes (*Sus scrofa*).

Je ne manquerai pas toutefois d'insister sur le caractère « provisoire » de cette définition de « sténo-alvéolaires séreuses » pour les glandes de la troisième paupière, étant donné l'incertitude qui règne jusqu'ici dans la détermination de la vraie nature chimique et physiologique de leurs grains de sécrétion. qu'on ne pourrait pas encore démontrer comme identifiables aux grains de sécrétion des glandes séreuses les plus typiques (grains de ferment, grains de zymogène), d'ailleurs si mal connus, en plusieurs cas, dans leurs effectifs rapports fonctionnels avec le produit de sécrétion. Faute de données histochimiques, il y en a cependant assez de morphologiques pour l'identification et la classification des vraies glandes nyctitantes et des îlots sténo-alvéolaires parsemés, surtout en comparaison des glandes lacrymales, auxquelles elles se rappelleraient beaucoup par leur structure (PETERS, *Arch. f. Micr. Anat.*, 1890), et même à l'égard de la constitution et de l'individualité histologique de la glande de Harder.

Ce gros amas glandulaire, sur lequel les auteurs sont d'accord, en constatant d'abord sa nature et sa signification phylogénétique

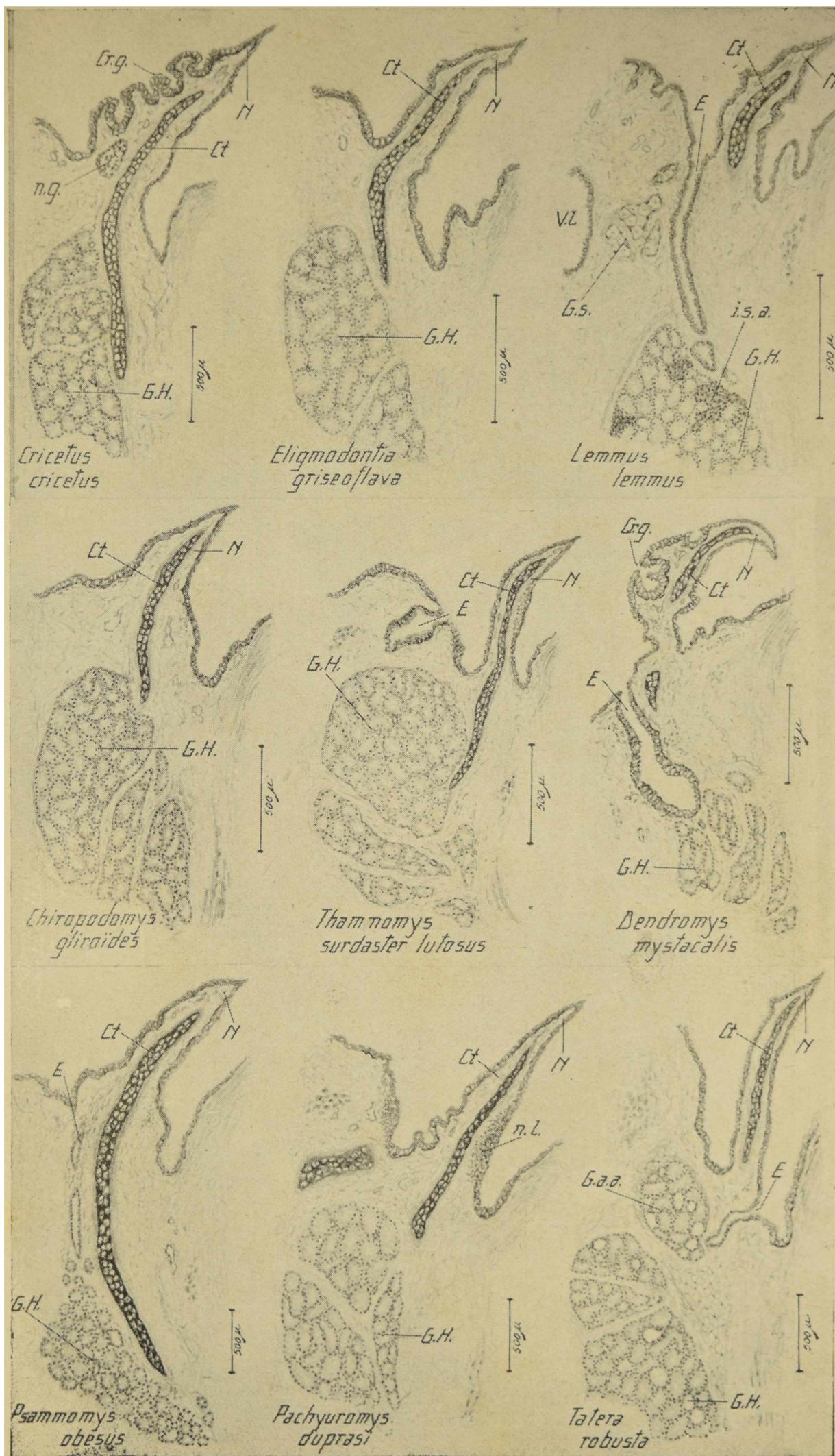
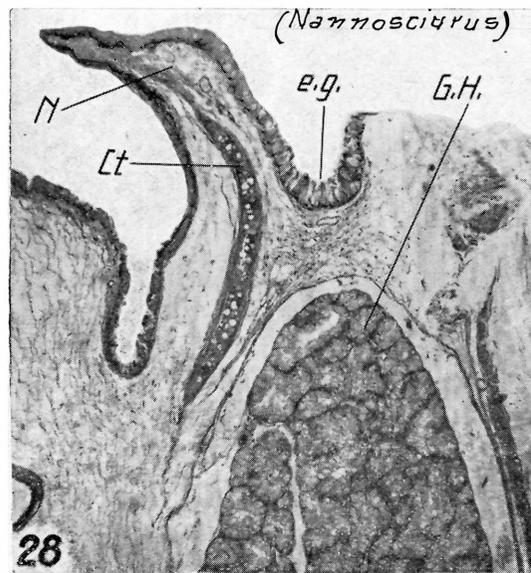
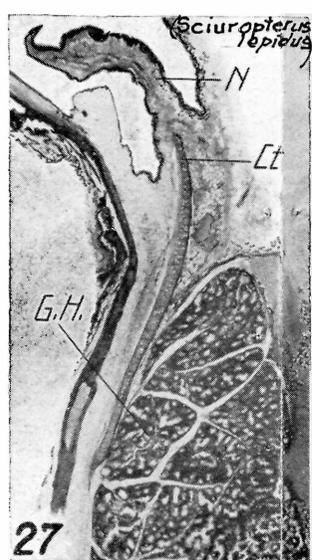
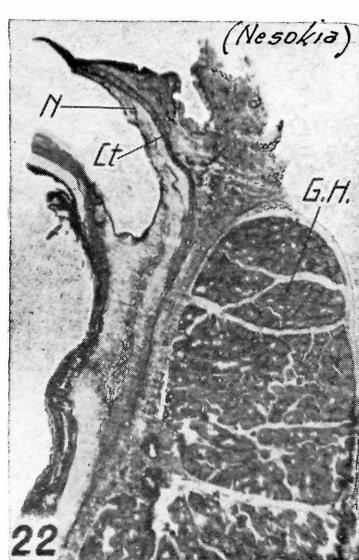
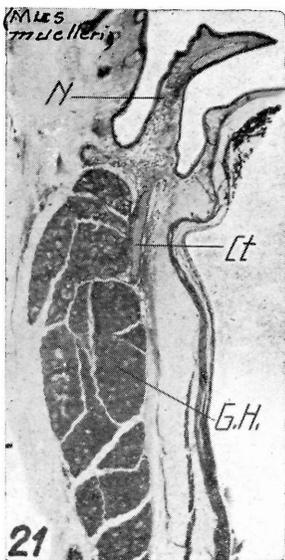
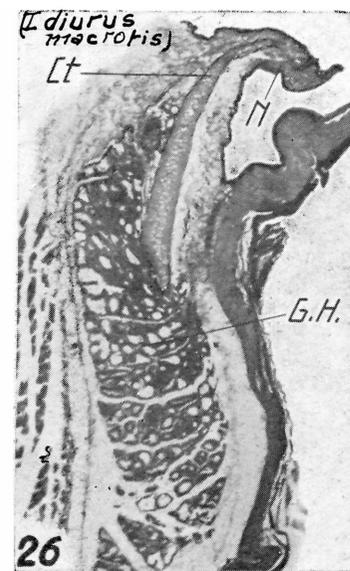
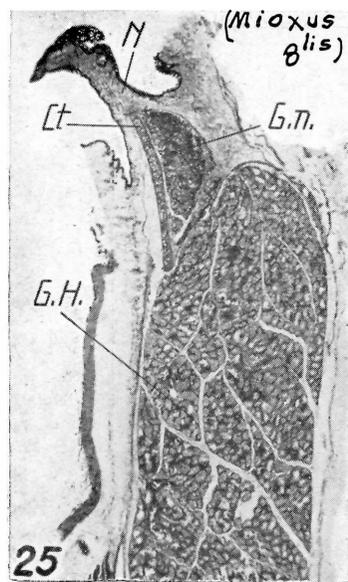
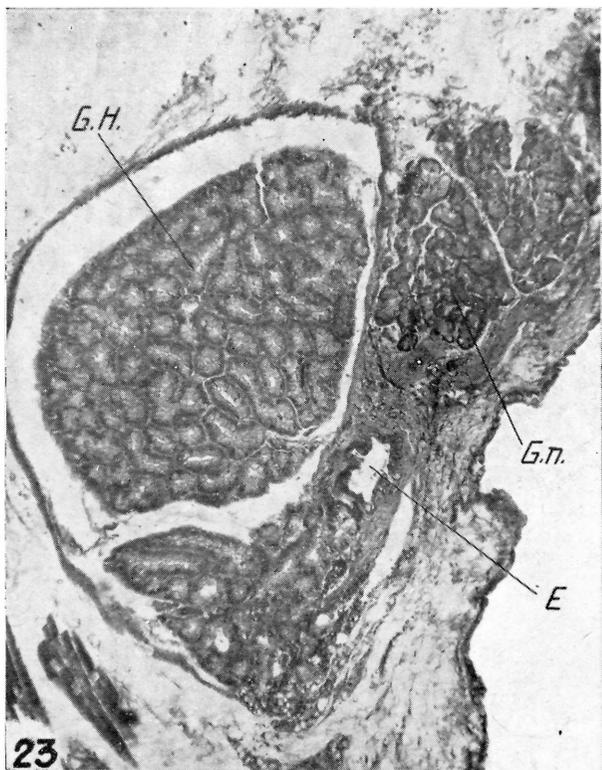


FIG. 7.



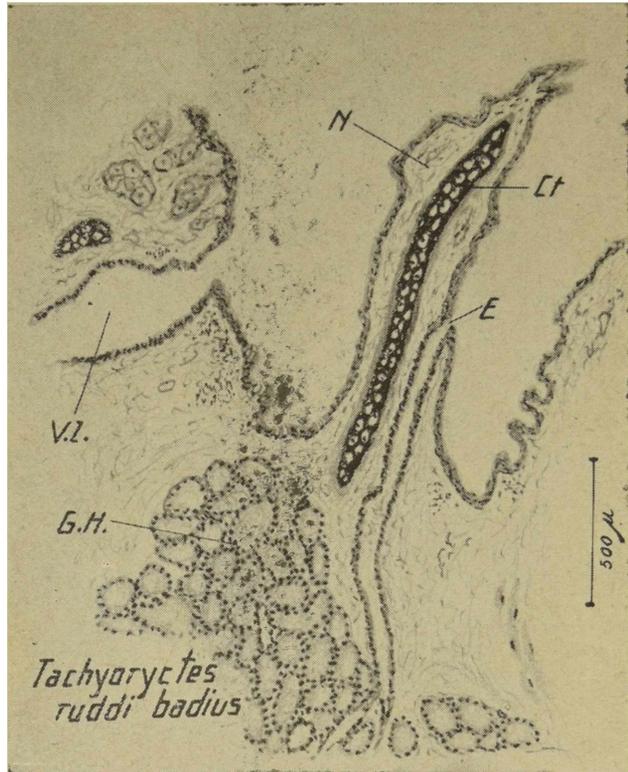


FIG. 8.

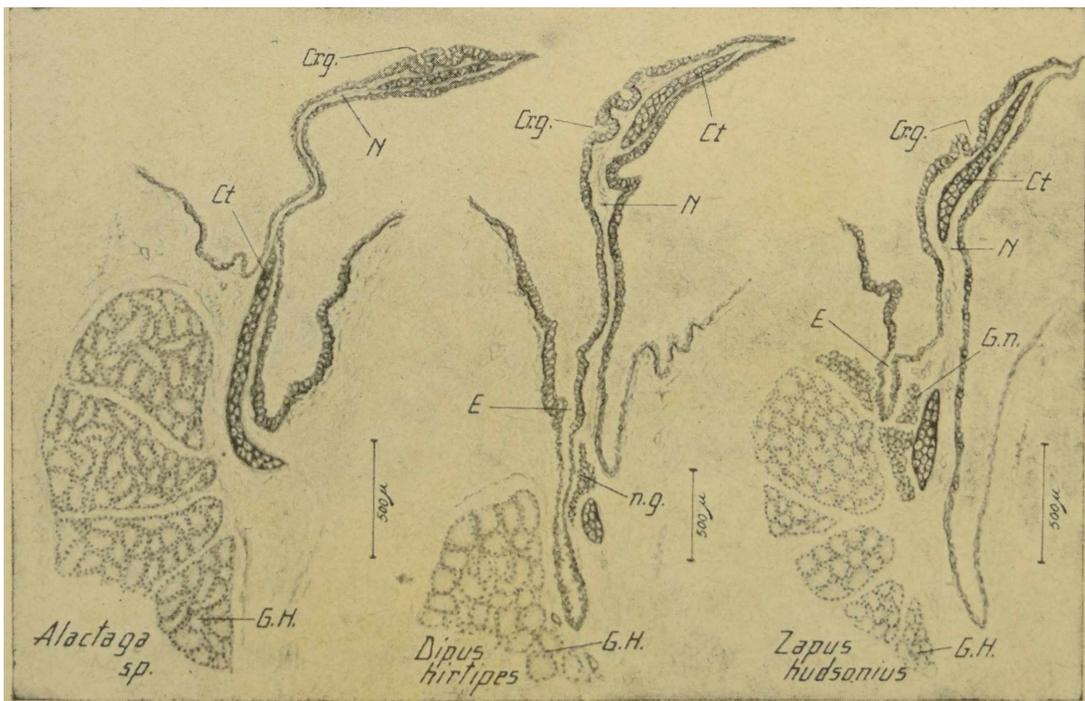


FIG. 9.

primitives, a été à la fois décrite comme franchement séreux (MIESSNER [1892 ; *Sus scrofa*], Sweet [1906-1909 ; *Chrysochloris*, *Notoryctes*] (1)) ou comme étant le siège d'une sécrétion dense toute particulière et non pas encore bien définie, dont les éléments prédominants seraient des gouttelettes de sécrétion grasseuse qu'on a pu mettre en évidence en quelques cas avec les procédés de réduction à l'acide osmique. Dans d'autres cas on a pu même y révéler des granulations très fines, colorables par l'Ecarlate (Scharlach) mais non par l'acide osmique (partie rosée de la glande de Harder du Lapin), ainsi que des granulations spéciales non colorables par les méthodes pour les lipides mais douées de particulières propriétés optiques (anisotropie à la lumière polarisée ; partie blanche de la glande de Harder du Lapin), ou des pigments sensibles à la lumière ultra-violette (fluorescence rouge des glandes de la Souris et du Rat) et interprétés par DERRIEN et TURCHINI (1924) comme une porphyrine particulière mais subordonnée pour son excrétion à l'élimination grasseuse. D'ailleurs, nous ne savons pas encore s'il y a oui ou non dans cette glande une sécrétion de type muqueux, vu dans quelques formes le caractère fonctionnel des hautes cellules au noyau aplati de son épithélium (mérocrinie ?) et tout en regardant la nature prédominante d'autres glandes de ce type dans les Rongeurs, savoir la glande sub-maxillaire, qui y a été surtout décrite comme muqueuse. De toute manière, la présence de mucus dans la sécrétion compacte émise définitivement par la glande de Harder, pourrait aussi s'expliquer par l'existence de plusieurs éléments sécrétoires mucipares dans l'épithélium de revêtement du dernier trait des conduits d'excrétion glandulaires.

En un mot, s'il y a encore des réserves pour une interprétation trop précise de la valeur fonctionnelle de la glande de Harder, considéré la complexe et peu définie nature chimique de sa sécrétion, on ne pourrait avancer aucun doute sur son individualité morphologique, bien distinguée de celle de la glande nyctitante et reliée aux vraies glandes lacrymales par ces rapports inverses d'interdépendance phylogénétique qui ont été jadis si bien illustrés par SARDEMANN. Ainsi sur de nombreuses formes examinées ici, j'ai pu observer des différences systématiques dans la grandeur des tubes et des cellules glandulaires, dans leur forme, dans la texture et la colorabilité du cytoplasme alvéolaire,

(1) Moi aussi je l'ai rappelé comme séreux, sur la base d'un premier examen histologique, chez quelques Spalacidés et Talpidés.

mais j'ai pu toujours constater une remarquable constance du type histologique général des lobules hardériens.

Chez les Insectivores nous avons observé que le diamètre moyen des tubes acineux hardériens est, par exemple, dans les Musaraignes (*Soricidae*) de 43,4 μ pour *Blarina brevicauda*, avec des variations comprises à peu près entre 40,5-50 μ , de 35,3 μ (variations entre 29-38 μ) pour *Neomys fodiens*, de 44,8 μ (40-50,5 μ) pour *Soriculus nigrescens*, de 40,8 μ (39-44 μ) pour *Chimarrogale himalayca* et de 52,4 μ (41,5-62 μ) pour *Anurosorex assamensis* (1). Dans les *Centetoidea* le diamètre des tubes glandulaires oscille entre 54-82 μ (68,9 μ en moyenne) en *Geogale aurita*, et entre 60-77 μ (69 μ en moyenne) en *Hemicentetes semispinosus*, tandis que les alvéoles des ébauches glandulaires deviennent au contraire fort petites, avec un retrécissement très remarquable de leur lumière interne, dans les *Microgale* (où nous avons mesuré des diamètres compris entre 20-33 μ), dans *Oryzoryctes tetradactylus* (24-38 μ , avec une moyenne de 31,5 μ) et dans les *Potamogale* (33-50 μ , avec une moyenne de 38,8 μ). Nous avons déjà souligné les caractéristiques de ces glandes primitives des *Centetoidea*, qu'on ne saurait pas à première vue homologuer ni à une glande de Harder classique, ni évidemment à une glande nyctitante, considéré leur topographie et leurs homologues fonctionnelles (comp., p. e., les mêmes ébauches dans *Geogale*, *Potamogale*, *Oryzoryctes* et *Microgale*). Il y a aussi des différences appréciables dans le cytoplasme, dont l'aspect semble se diversifier beaucoup dans quelques-unes de ces dernières formes (*Microgale*, *Oryzoryctes*) de celui si clair et nettement alvéolaire des Soricidés ou des Hérissons et aussi de *Geogale aurita* et de *Potamogale*, et qui nous a apparu plus sombre, dense et rempli de granulations très fines surtout dans les *Microgale*.

Parmi les Taupes nous pouvons seulement exposer quelques données sur les Desmans, dont les tubes acineux ont en moyenne 46,4 μ de diamètre, variant environ entre 40 et 47 μ . On peut ajouter pour les *Chysochloris* (*Ch. asiatica*) des mesures assez plus petites (entre 28-35 μ ; moyenne de 30,9 μ), étant celles-ci un peu plus élevées pour *Gymnura suilla* (entre 41-63 μ ; moyenne de 51,6 μ), où les acini sténo-alvéolaires des glandes accessoires extra-palpébrales ont des diamètres de 26-38 μ (moyenne de 31,1 μ).

Chez les insectivores où il y a une vraie différenciation histologique entre la glande de Harder et celle de la troisième paupière on peut signaler pour les diamètres des tubes acineux de la première des valeurs comprises entre 46-60 μ (moyenne de 53,1 μ) dans *Tupaia tana*, entre 34-42 μ (moyenne de 38,3 μ) dans *T. minor*, entre 51-72 μ (moyenne de 59,5 μ) dans *T. hypochrysa*, entre 49-62 μ (moyenne de 55,3 μ) dans *T. ellioti*, entre 40-51 μ (moyenne de 46,6 μ) dans *T. longipes*, et respectivement entre 84-160 μ et environ entre 54-130 μ dans les Hérissons : *Erinaceus europaeus* et *E. libycus*. Les acini de la glande nyctitante mesurent à leur

(1) Il s'agit évidemment de mesures ayant une simple valeur indicative, mais que nous croyons utiles au point de vue comparatif.

tour, dans l'ordre précédent, 40-50 μ (45,1 μ en moyenne), pour *Tupaia tana*, 19-26 μ (21,8 μ en moyenne) pour *T. minor*, 25-40 μ I (30,9 μ en moyenne) pour *T. hypochrysa*, 22-30 μ (26,6 μ en moyenne) pour *T. ellioti*, 24-30 μ (26,4 μ en moyenne) pour *T. longipes*, 28-54 μ (40,4 μ en moyenne) pour *Erinaceus libycus* et 24-45 μ (31 μ en moyenne), pour *E. europaeus*.

A l'exception des Hérissons, dont les glandes annexées de l'œil ont été décrites histologiquement en détail dans le passé par LOEWENTHAL, je vais ajouter quelques données sur l'épithélium glandulaire des Tupaïdés. C'est surtout dans *Tupaia hypochrysa* (voir planche IV, fig. 30-31, et fig. 13 dans le texte) qu'il nous a été possible de faire une exacte comparaison entre les cellules des tubes de la glande de Harder, dont la hauteur semble varier entre 24-27 μ environ, et les petites cellules des alvéoles à lumière étroite de la glande nyctitante, hautes 13-16 μ . Le cytoplasme des premières nous a bien présenté une évidente structure alvéolaire, et la sécrétion à gouttelettes, dense, ayant quelquefois un aspect colloïdal, qui remplit tant les cavités des acini que les canaux excréteurs de la glande s'y colore toujours avec une particulière intensité (1). Au contraire les cellules des unités sténo-alvéolaires ont constamment révélé une texture granuleuse très nette, ne se détachant pas leur aspect de celui qui nous a été typiquement décrit, une fois, dans les épithéliums glandulaires des lobules séreux des Hérissons, p. e., ou des Ecureuils et des Lapins parmi les Rongeurs. Sauf quelques différences de dimensions, ces caractères histologiques sont d'ailleurs bien constants dans toutes les espèces de Tupaïdés que nous avons prises en considération. Des différences se font plus fortes qu'ailleurs en *Tupaia tana*, où les deux glandes en question, quoique morphologiquement bien distinctes, nous ont offert des acini et des alvéoles séreuses à peu près de même grandeur.

Chez les Rongeurs, à part les Léporidés dont les glandes à l'orbite ont été l'objet dans le passé de nombreuses recherches histologiques (voir WENDT, MIESSNER, LOEWENTHAL, MULON et DUBOC, etc.) on peut observer dans les Simplicidentés d'appréciables variations systématiques pour la grandeur et la structure histologique des tubes glandulaires hardériens.

Les Hystricomorphes possèdent en général des tubes acineux très grands, avec des lumières très larges, remplies d'une sécrétion dense granuleuse, colorable souvent par les couleurs acides, telles que l'orange

(1) Il faudrait bien ajouter — incidemment — qu'une bonne colorabilité du produit de sécrétion a été même attribuée à la nature albuminoïde de ce dernier dans les glandes de nature séreuse.

ou l'éosine (acidophilie intense des gouttelettes et des grains de sécrétion en *Kerodon australis*, par exemple) Leurs diamètres se comprennent entre 98-150 μ (129,8 μ en moyenne), en *Thryonomys*, entre 90-130 μ (108,2 μ en moyenne), en *Ctenodactylus gundi*, entre 99-135 μ (105,2 μ en moyenne), en *Pectinator spekei*, entre 111-131 μ (114,6 μ en moyenne), en *Ctenomys bergi*, entre 93-133 μ (109,6 μ en moyenne), en *Ctenomys brasiliensis*, entre 72-123 μ (87,6 μ en moyenne), en *Myocastor coypus*, entre 58-91 μ (67,1 μ en moyenne), en *Kerodon australis*. Les cellules sécrétoires des acini sont ici très hautes, uniformément cylindriques et d'une évidente texture alvéolaire, qui y paraît être assez fine dans *Kerodon*, *Pectinator*, *Ctenodactylus*, *Ctenomys*, mais relativement plus grossière dans *Myocastor*. Il a été impossible de reconnaître dans ces épithéliums plus d'un seul type d'éléments, correspondant encore à des stades différents de l'activité physiologique cellulaire.

Les glandes de Harder des Bathyergidés ont au contraire des tubes acineux plus petits, dont les diamètres paraissent compris entre 40-61 μ (49,9 μ en moyenne), dans *Heterocephalus glaber*, entre 70-120 μ (92,1 μ en moyenne), dans *Georchychus hottentottus*. Les lumières de ces acini sont parfois particulièrement rétrécies et la forme de leurs cellules y résulte en prévalence conique-cylindriques ou pyramidale tronquée, tandis que le cytoplasme y devient plutôt granuleux qu'alvéolaire.

Venant aux Muridés nous signalerons le Hamster (*Cricetus cricetus*), dont la glande de Harder possède des tubes acineux à très large lumière, ayant un diamètre de 70-95 μ (90,4 μ en moyenne), Ces valeurs s'élèvent aussi à 84-114 μ (93, μ en moyenne), dans *Eligmodontia*, à 62-83 μ (68,1 μ en moyenne), dans *Lemmus*, où les petits acini des îlots sténo-alvéolaires ont cependant des diamètres de 22-30 μ (5,8 μ en moyenne), à 67-90 μ (77,4 μ en moyenne), en *Komomys*, à 61-84 μ (75,4 μ en moyenne), en *Chiropodomys*, à 82-103 μ (94,3 μ en moyenne), en *Uromys*, à 80-135 μ (92,6 μ en moyenne), en *Nesokia*, à 57-96 μ (68,7 μ en moyenne), en *Thamnomys*, et à 54-72 μ (62,9 μ en moyenne), en *Dendromys*.

Parmi les Muridés ce sont spécialement les Gerbilles dont la glande de Harder atteint des dimensions proportionnellement plus notables, même pour ses tubes acineux, qui ont ainsi des diamètres de 86-130 μ (109 μ en moyenne) dans *Pachyuromys*, des diamètres de 88-130 μ (101,9 μ en moyenne) dans *Meriones*, des diamètres de 88-115 μ (95,6 μ en moyenne), dans *Psammomys*, et des diamètres de 84-118 μ (93,2 μ en moyenne), dans *Tatera*. Les cellules de revêtement s'y présentent ordinairement hautes, uniformes, finement alvéolaires, et leurs sécrétions granuleuses et peu denses, bien que dans *Meriones* elles semblent constituées surtout de grosses gouttelettes réfringentes, conglobées parfois en conglomerats fortement colorables. Dans *Psammomys* ce sont, dignes d'être notés, des amas pigmentaires de mélanine dans les couches conjonctives intralobulaires des tubes acineux et des conduits excréteurs. Dans les acini de *Tatera* on doit enfin signaler des éléments cellulaires, très grands, dont le cytoplasme est complètement bourré de granulations acidophiles très fines. On ne saurait pas décider sur ce matériel s'il s'agit vraiment de deux éléments cellulaires de nature différente (acini mixtes), ou si nous avons à

faire avec deux stades du même procès sécrétoire, car il y a même quelques cas où l'on pourrait bien croire de reconnaître morphologiquement de vraies formes de passage entre eux (fig. 14, 1). Il faut ajouter que la présence de ces deux types cellulaires semble caractériser aussi la glande de Harder du Hamster, puisque en effet nous y voyons très fréquemment dans les cellules à cytoplasme dense et sombre d'évidentes et volumineuses granulations réfringentes, de grandeur et de nombre très variés, jusqu'à de vrais stades de transition avec les cellules alvéolaires à larges mailles. De hautes cellules prismatiques, avec cytoplasme alvéolaire à larges mailles, appartiennent aussi à *Lemmus*, à *Eligmodontia*, à *Mus ephippium*, à *Dendromys*, à *Uromys* et surtout à *Chiropodomys* et à *Komemys* (fig. 14, 2), tandis que chez *Nesokia* on pourrait décrire les deux types de cellules sécrétoires que nous avons signalés jadis chez *Cricetus*, avec d'abondants stades de passage de la phase granuleuse à la phase nettement alvéolaire (fig. 14, 3). Dans *Thamnomys* les cellules des acini, quoique toujours à structure trabeculée, nous présentent des alvéoles assez plus petites que dans les Muridés précédents (p. e. *Mus muelleri*, *Mus ephippium*, etc.) (1).

Très voisins des Muridés, les *Spalacidae* nous ont présenté dans les dégradés *Spalax typhlus* et *Spalax hungaricus* des glandes hardériennes ayant de larges tubes acineux au diamètre de 82-126 μ (99,1 μ en moyenne), mais dans les *Rhizomys* (*R. pruinus*, *R. sumatrensis*, *R. badius*) ces mesures sont respectivement 74-91 μ , 60-82 μ et 69-90 μ , avec des moyennes de 84,4 μ , de 71 μ et de 82,7 μ . Des mesures semblables on peut les retrouver ainsi chez les *Tachyoryctes*. Il n'y a pas d'ailleurs à s'arrêter longuement sur la structure décidément alvéolaire du cytoplasme de ces épithéliums sécrétoires.

Pour les *Dipodoidea* on peut obtenir des mesures de 72-103 μ de diamètre dans les tubes acineux des glandes hardériennes de *Dipus hirtipes* (diamètre moyen 92,8 μ), tandis que les diamètres des mêmes tubes dans *Alactaga* semblent compris à peu près entre 72-92 μ (moyenne de 84,7 μ) et chez *Zapus hudsonius* entre 45-70 μ (moyenne de 61 μ). Les acini à lumière étroite des nodules séreux de *Dipus* ont d'ailleurs des diamètres de 30-49 μ (37 μ en moyenne), ceux de *Zapus* 20-38 μ (27,9 μ en moyenne). Le cytoplasme cellulaire des acini des glandes de Harder nous montre toujours dans les Dipodidés une texture alvéolaire très fine et uniforme.

Les mesures des diamètres des tubes acineux hardériens et des acini de la glande nyctitante sont dans les Loirs respectivement 60-85 μ (moyenne de 70,7 μ) et 33,5-56 μ (moyenne de 42,4 μ) en *Eliomys*, 62-86 μ (moyenne de 75,2 μ) et 40-50 μ (moyenne de 43,2 μ) en *Myoxus*, 61-88 μ (moyenne de 71,9 μ)

(1) Fort remarquables sont à cet égard les conclusions des recherches de TADDEI (1900) sur le Lapin. Après beaucoup d'expériences au moyen d'injections sous-cutanées de chlorhydrate de pilocarpine il vient de conclure qu'il n'y a pas de différences histologiques réelles entre les cellules reticulées et les cellules granuleuses à structure trabeculée très fine. Il y aurait au contraire un vrai procès de transformation irréversible de ces deux types cellulaires dans les acini hardériens, pendant la phase physiologique d'excitation.

et 31-42 μ (moyenne de 36 μ) en *Muscardinus*, 50-83 μ (moyenne de 62 μ) et 24-32 μ (moyenne de 28,4 μ) en *Graphiurus*. Il y a peu de remarques histologiques à faire sur la nature du cytoplasme alvéolaire acidophile des cellules de l'épithélium glandulaire hardérien, ne rejoignant jamais une très grande hauteur. Leur forme nous a plutôt apparue conique ou pyramidale tronquée chez *Muscardinus*, tandis qu'elles sont plus hautes et cylindriques chez *Myoxus* et *Graphiurus*,

En nous adressant enfin aux Anomaluridés et aux Sciuromorphes il faut signaler, parmi les premiers, dans la glande de Harder de *Anomalurus* (sp.), des tubes acineux dont le diamètre nous apparaît particulièrement uniforme, environ entre 53-68 μ , avec une moyenne de 63,6 μ . Ce sont des mesures semblables à celles que nous pouvons observer chez *Idiurus*. Les cellules prismatiques de ces glandes ne rejoignent jamais une très grande hauteur et leur cytoplasme acidophile, chargé de granulations, nous montre souvent une texture alvéolaire très fine.

Parmi les familles de Sciuromorphes examinées, on rappellera d'abord les Sciuridés, dont *Heterosciurus* présente des glandes hardériennes ayant des tubes acineux larges en moyenne 70,8 μ , avec des écarts entre 60-85 μ , tandis que ces mesures sont à peu près égales chez *Nannosciurus* (62-82 μ , avec une moyenne de 70,8 μ) et chez *Neosciurus* (63-82 μ , avec une moyenne de 72,5 μ), où il y a aussi une ébauche de glande nyctitante, avec des acini sténo-alvéolaires plus petits (entre 34-45 μ ; moyenne de 38,9 μ). Dans la glande de Harder de *Citellus*, on peut évaluer les mêmes diamètres des acini, environ entre 51-78 μ en chiffres ronds ; valeurs qui basculent entre 83-130,5 μ en *Marmota* (moyenne de 105,1 μ), dont la glande nyctitante possède au contraire des acini plus petits (diamètre compris entre 40-50 μ), et entre 120-160 μ (moyenne de 138,9 μ) en *Xerus rutilus*. Chez ce dernier les cellules de l'épithélium glandulaire sont très hautes, cylindriques, et leur cytoplasme acidophile s'y présente surtout comme ayant un aspect granuleux. Un cytoplasme homogène, à structure alvéolaire peu évidente, semble même caractériser les cellules sécrétoires du Spermophile (*Citellus*), mais non celles de la Marmotte, dont on doit, en outre, remarquer la sécrétion dense, à gouttelettes, qui remplit la cavité des acini. Une structure alvéolaire fort évidente on peut bien la voir toutefois dans le cytoplasme des cellules de la glande de Harder des Sciuridés, tant chez *Heterosciurus* et *Nannosciurus* que chez *Neosciurus*.

Il y a quelques mots à ajouter à propos des éléments sécrétoires muqueux, si répandus dans l'épithélium pigmenté de revêtement des membranes nyctitantes. Ces cellules mucipares, dont le rôle fonctionnel est évident, y sont presque toujours présentes et en nombre assez variable, donnant quelquefois à l'épithélium un vrai caractère d'épithélium mixte. On peut bien les observer, soit comme éléments isolés et irrégulièrement parsemés, soit comme de petites unités glandulaires intraépithéliales, dont nous avons des exemples fort évidents dans les Caviidés du genre *Kerodon* (fig. 15). Dans ces

rongeurs, en même temps que chez les Gerboises (*Dipus aegyptius*), les Hamsters ou les *Dendromys*, on signalera des épithéliums glandulaires très étendus, surtout dans quelques régions de la troisième paupière. A travers des plissures épithéliales plus ou moins accentuées, on y arrive même à des cryptes profondes, enfoncées dans les couches conjonctives (fig. 15, *u. g. p.*). Ces cryptes profondes constituent en effet un stade morphologique plus progressé que celui des simples diverticules ou cryptes mucipares, bien connues d'ailleurs chez plusieurs rongeurs, tels que les Souris ou les Rats. Un stade encore plus avancé, on peut l'identifier dans les nodules glandulaires profonds des Hamsters, nodules qui sont désormais fort distancés et indépendants de la surface de l'épithélium et qui finissent par se placer à l'intérieur de la membrane nyctitante, tout près du cartilage.

Des cellules muqueuses « à bouteille » caractérisent aussi, souvent en très grande quantité, le trait distal des conduits excréteurs des glandes hardériennes. Il y a à rappeler des exemples assez remarquables de cela dans quelques formes de Muridés. Ainsi *Thomomys surdaster* et *Dendromys mystacalis* nous ont montré un développement vraiment étonnant de leur épithélium sécrétoire muqueux pour une très large étendue du grand canal terminal de leur glande acineuse, s'ouvrant à l'extérieur et à la base de la troisième paupière.

CONSIDÉRATIONS EVOLUTIVES GÉNÉRALES

Partant de nos observations comparatives dans les deux phyla des Insectivores et des Rongeurs, on ne saurait pas se livrer d'emblée à des déductions évolutives si simplistes comme celles qui avaient été jadis préconisées par LOEWENTHAL, en disant qu'une étude zoologique plus détaillée et plus complète aurait pu nous éclairer d'avantage l'effective portée d'un « transformisme ordonné et causal » dans le domaine des faits de l'évolution orthogénétique des membranes nyctitantes et des glandes annexées chez les Mammifères.

Il est bien difficile, par exemple, d'établir ici une connexion quelconque entre l'apparition et l'épanouissement orthogénétique de la glande nyctitante d'un côté et les rapports écologiques très variés, reliant en nature les espèces et le milieu, de l'autre. Si en effet nous observons la distribution des glandes de la troisième paupière dans les différents groupes systématiques que nous avons

examinés (fig. 16 et 17), nous ne pouvons y reconnaître aucun signe de spécialisation progressive qu'il nous soit aisé de mettre en corrélation probable avec une particulière réaction ambientale ou avec des mœurs spécialisés. On voit pourtant que la différenciation de la glande de Harder en glande nyctitante se montre déjà chez les Hérissons paléartiques, mais fait complètement défaut chez le « Tanrec » de Madagascar, qui est là bas un vrai « substitut écologique » de ces premiers, tandis qu'elle manque même chez tous les Soricidés, nous offrant des habitudes nettement terricoles, soit diurnes, soit nocturnes, et se présente toujours bien développée chez les Tupaïdés de la Malaisie, qui vivent aussi bien sur le terrain que sur les branches des arbres.

Chez les Rongeurs il est encore plus évident ce que l'on pourrait accuser d'« incongruence ambientale » dans la distribution systématique de ce caractère. La différenciation de la glande nyctitante y apparaît d'ailleurs fort évoluée dans les Lapins, les Lièvres, les Marmottes et les Loirs, en aboutissant aussi à un degré de développement assez remarquable dans les Écureuils et les Gerboises. C'est sûr que nous avons à faire dans toutes ces formes avec des types écologiques les plus dissemblables, comprenant des terricoles fouisseurs des plus nets (Lièvres, Lapins, Marmottes), des arboricoles frugivores exclusifs (Écureuils, Loirs) et des sauteurs et coureurs de steppe ouverte (Gerboises). Mais l'on devrait néanmoins citer parmi les Rongeurs un nombre d'autres types écologiques parfaitement équivalents à ceux-là, qui nous ont apparus bien dépourvus de quelque différenciation des glandes annexées de la troisième paupière, savoir certains Sciuridés, les Écureuils volants (*Anomaluridae*, *Pteromyidae*), les *Dendromyinae* et les *Erethizontidae* parmi les formes arboricoles, les Gerbilles et quelques Gerboises parmi les coureurs de steppe, les innombrables Muridés, la plupart des Hystrichomorphes, les *Xeridae* et *Tamiidae* pour les formes terricoles et fouisseuses. Il y a donc d'extrêmes réserves à faire pour que l'on puisse invoquer trop facilement une directe action inductrice éventuelle du milieu comme facteur général suffisant pour nous expliquer d'une façon transformiste ordonnée ces faits morphologiques, bien que orientés selon une direction orthogénétique indéniable.

Puisqu'il n'y a point de doute sur l'existence d'une vraie orthogénèse dans cette spécialisation fonctionnelle, orthogénèse qui pourrait nous adresser à première vue à échelonner dans une série

vraiment régulière et continue tous les stades morphologiques successifs de transition évolutive, si nous n'avions pas à envisager la réelle position systématique et phylétique de chacun de ces stades.

Nous voyons par exemple qu'une différenciation histologique toute simple de la glande de Harder (apparition d'îlots sténo-alvéolaires dans le parenchyme de cette dernière) se montre d'abord chez les *Ctenomys* parmi les Hystricomorphes et dans les Lemmings parmi les Myomorphes, tandis que dans les Agutis (Hystricomorphes) et dans certains Gerbilles (*Tatera robusta*) on assiste au contraire à la différenciation exclusivement anatomique (non pas histologique) d'un petit lobe antérieur de la glande de Harder, topographiquement indépendant et correspondant — pour sa position, placé à la base de la troisième paupière, et pour l'ouverture de son conduit excréteur interne à celle-ci — à la vraie glande nyctitante des formes plus spécialisées. On continuera encore à suivre les étages successives de ce procès phylogénétique chez les *Dipodidae*, les *Myoxidae* et les *Sciuridae*. Les Gerboises ont ainsi des stades où fait son apparition un simple et petit nodule glandulaire séreux à la base de la membrane nyctitante (*Dipus*) et des stades plus avancés dans lesquels les nodules ont désormais le caractère d'une glande sténo-alvéolaire entièrement différenciée (*Zapus*). Même certains Ecureuils (*Sciurus*, *Neosciurus*) possèdent à leur tour des glandes mixtes, dont la partie supérieure tend nettement à acquérir une individualité histologique et morphologique toute propre (glande nyctitante), s'ouvrant pour son compte à l'intérieur de la troisième paupière. Quant aux Loirs, nous sommes déjà en présence d'un groupe dont l'évolution de la glande nyctitante vient de s'achever et qui, à travers les étapes successives de *Eliomys* — *Myoxus* — *Muscardinus* — *Graphiurus*, peut bien nous rattacher aux glandes de la troisième paupière fort spécialisées de *Marmota*, ou des Lapins ou des Lièvres.

Une marche évolutive très semblables nous l'avons aussi chez les Insectivores, où l'on peut passer du stade de *Gymnura*, qui va nous rappeler beaucoup celui de *Tatera robusta* parmi les Rongeurs, au stade de *Erinaceus*, comparable pour tant de rapports à celui des Ecureuils, et au stade de *Tupaia*, qui nous offre enfin dans ses différentes espèces toute une gamme de réalisations morphologiques bien rapprochées à celles des Loirs, des Marmottes et des Léporidés.

Ce serait toutefois assez superficiel de nous attacher à relier entre eux tous ces stades successifs de « réalisation morphologique », en y envisageant des étapes « réelles », dans la même direction phylétique, d'une structure en développement d'un rameau à un autre du phylum.

Les *Leporidae* ne sont en effet unis que par une communauté très éloignée de leurs racines évolutives aux Simplicidentés, et dans ces derniers le rameau assez précoce et primitif des Sciuromorphes semble déjà nous présenter des formes très nettes de spécialisation pour les glandes annexées de la troisième paupière (*Marmota*, *Sciurus*.) juste en comparaison à d'autres embranchements, tels que les Hystrichomorphes et la plus grande partie des Myomorphes, qui au contraire en font généralement défaut, bien qu'ils aient été jadis considérés, pour bien d'autres caractères morphologiques substantiels, comme de vrais rameaux récents ou terminaux dans l'arbre phylétique des Rongeurs (fig. 17). Dans le groupe même des Myomorphes, en particulier, nous observerons en outre que les formes les plus avancées dans la spécialisation des glandes à l'orbite on le retrouvera bien chez les *Myoxoidea* et les *Dipodoidea*, lignées relativement précoces à l'égard des *Myoidea*, et considérées comme plus primitives de ceux-ci, par exemple, pour les caractères de leur denture.

A ce propos, et pour mieux documenter ce que nous avons dit auparavant, je désire rappeler, d'après WEBER (1928), comme la formule dentaire plus primitive des Simplicidentés (1), celle à qui se rattachent aussi les indécis *Ischyromyidae* oligocènes, ce serait

$$P = \frac{3-4}{4} \quad M = \frac{1-2-3}{1-2-3}, \text{ formule qui nous a été en effet maintenue, sou-}$$

vent avec d'autres caractères archaïques (défaut d'un procès post-orbitaire dans l'os frontale, disposition primitive des muscles masticatoires, structure de l'émail des dents, etc.) par les Aplodontes relictés de Californie et par tous les Sciuromorphes (à la seule

$$\text{exception des } \textit{Castoroidea} \text{ et de } \textit{Tamias} \text{ qui ont } P = \frac{4}{4} \quad M = \frac{1-2-3}{1-2-3}.$$

(1) Les Duplicidentés ont pour P et M une formule encore plus complète, savoir $P = \frac{2-3-4}{-3-4} \quad M = \frac{1-2-3}{1-2-3}$ (*Leporidae*) et $P = \frac{2-3-4}{-3-4} \quad M = \frac{1-2-3}{1-2-3}$ (*Ochotonidae*).

Au contraire les *Anomaluridae*, tous les Hystricomorphes et les *Myoxoidea* voient descendre leur denture à la phase réduite de

$$P = \frac{4}{4} \quad M = \frac{1-2-3}{1-2-3} \quad (2), \text{ mais les } Dipodidae \text{ ne surpassent pas déjà}$$

$$M = \frac{1-2-3}{1-2-3}, \text{ avec un seul prémolaire présent, bien que fort réduit, et}$$

tous les Muridés semblent être enfin caractérisés par la formule

$$M = \frac{1-2-3}{1-2-3}, \text{ sans aucune trace de prémolaires.}$$

On peut indiquer vraiment en cette série un des exemples les plus significatifs de la progression presque continue dans une lignée phylétique d'un caractère morphologique en dégradation, et l'irréversibilité de la distribution spécialisée de ce caractère dans les embranchements successifs du phylum peut nous paraître garantie d'ailleurs par la loi fondamentale de la « non réversibilité » de DOLLO.

Ce n'est pas donc le même cas pour la physionomie systématique de la différenciation de la glande nyctitante chez les Rongeurs.

Faute d'y reconnaître un rapport entre ses étapes structurelles de spécialisation et les stades progressifs de la filiation naturelle des groupements taxonomiques et des familles, nous devons la considérer plutôt comme subordonnée à des influences circonscrites dans le domaine particulier du potentiel évolutif de chaque groupe, et dans le cadre le plus typique de ce qu'on appelle « orthogénèse parallèle », sur la base des principes généraux de l'orthogénèse, posés jadis par EIMER. En admettant une certaine direction évolutive commune originaire, il y aurait donc des possibilités de réalisation très différentes et indépendantes dans chaque ramification du phylum, aboutissant à des résultats terminaux proportionnellement assez diverses et correspondant aux niveaux actuels de leur spécialisation structurelle.

Dans des cas comme ceux des Léporidés, des Loirs ou des Marmottes, l'épanouissement du procès évolutif devient très avancé ou finit par s'achever, toujours parallèlement et indépendamment,

(2) Chez les *Myoxoidea* les prémolaires ont même une forte tendance à disparaître.

dans l'entier domaine du groupe, qui a été très probablement intéressé par cela dans toute son intégrité génétique et systématique (famille, genres, espèces). Dans bien d'autres cas, tels que les Sciuridés ou les Gerboises, dont l'évolution de la glande de la troisième paupière ne semble pas avancer un degré d'organisation fort inférieur, ce sera même possible d'établir dans chaque famille une vraie et très significative progression de stades « orthogénétiques » à peu près « équivalents », représentés avec toute évidence, pour ces deux types de Rongeurs, par les séries parallèles comprenant respectivement les genres *Nannosciurus* — *Heterosciurus* — *Neosciurus* — *Sciurus* parmi les Sciuridés et *Alactaga* — *Dipus* — *Zapus* parmi les Gerboises.

Il y aura aussi une troisième catégorie, à potentialité orthogénétique très limitée, où l'on devrait classer des familles, qui, comme les *Octodontidae* parmi les Hystricomorphes ou les *Microtinae* parmi les Muridés, n'ont pas réussi à réaliser plus qu'une modeste et rudimentaire ébauche de différenciation glandulaire, histologique ou anatomique, voir les îlots sténo-alvéolaires de *Lemmus* et de *Ctenomys*, la petite glande antérieure de l'Aguti ou la glande acineuse antérieure de *Tatera robusta*, s'ouvrant à l'intérieur de la troisième paupière. Dans un dernier et plus vaste groupement devraient enfin se placer les nombreuses familles où il nous a été jusqu'ici impossible de constater toute phase de spécialisation à l'égard de l'apparition et du perfectionnement de la glande nyctitante. Ce serait le cas de quelques familles de Sciuromorphes (*Pteromyidae*, *Xeridae*, *Tamiidae*), de la plus grande partie des Hystricomorphes (*Thryonomyidae*, *Ctenodactylidae*, *Capromyidae*, *Erethizontidae*, *Hystricidae*), des *Anomaluridae*, des *Bathyergidae*, des *Spalacidae* et sans doute de la très grande majorité des *Muridae*.

Les constatations qui ressortent du *status* anatomique-comparatif de la glande nyctitante dans les Insectivores et les Rongeurs nous portent par conséquent à en considérer l'apparition et la distribution comme ayant une vraie signification systématique, étant empruntée cette spécialisation progressive glandulaire, pour toute modalité de sa réalisation pratique, aux différents plans d'organisation morphologique de l'appareil visuel chez ces Mammifères. C'est dans un cadre d'évaluation systématique qu'on peut considérer ainsi la relative constance de certains caractères anatomiques, histologiques ou cytologiques de la nyctitante dans des genres et dans des familles spéciales, ou, chez les Insectivores en

particulier, la remarquable régularité des structures de la troisième paupière et des glandes annexées des Tupaïdés, la primitivité des ébauches glandulaires de type lacrymale peu différencié dans l'entière lignée si archaïque des *Centetoidea*, ou l'étonnante uniformité de l'organisation anatomique fondamentale de la troisième paupière et de ses annexes chez les *Erinaceoidea* (mêmes glandes accessoires de type séreux, analogies dans la topographie des lobules glandulaires antérieurs : comp. fig. 2, et fig. 3, 4 de la Planche I), bien qu'ils nous offrent toutefois en *Gymnura suilla* un niveau de spécialisation encore plus bas que celui d'*Erinaceus*.

D'un point de vue théorique je désirerais ajouter que ne serait pas à rejeter une interprétation évolutive du mécanisme de l'orthogénèse parallèle qui ressemblât à ceci un procès autonome et graduel de « démembrement » phylétique d'une potentialité évolutive originaire, en partant d'une lignée ancestrale commune, morphologiquement indéfinie et encore fort peu spécialisée.

Dans la répartition des glandes annexées de l'angle interne de l'œil chez les Mammifères, la glande de Harder, la plus primitive et la plus connue dans tout l'embranchement des Vertébrés terrestres, s'y présente constamment à partir des Monotrèmes, des Marsupiaux et des Edentés, et s'y maintient toujours dans les Cétacés, les Pinnipèdes, les Siréniens, les Rongeurs et les Insectivores, pour s'accompagner après dans ces deux derniers ordres, dans les Proboscidiens, les Procavidés et chez des Ongulés tels que *Sus*, *Cervus* et *Dama*, à la glande nyctitante en progressive différenciation, qui la substitue définitivement chez plusieurs types d'Ongulés (*Capreolus*, *Equus*, *Ovis*, *Capra*, *Bos*), chez les Carnassiers jusqu'ici connus (*Canis*, *Felis*, *Putorius*) et chez les Primates. Dans l'Homme actuel ces deux glandes viennent désormais à disparaître, quoique en laissant quelques rares traces, très discutées par les Anatomistes, de leur marche évolutive ancestrale (glande de Harder résiduelle des Boschimans (?): GIACOMINI, 1887; PETERS, 1890). Il ne faut pas oublier d'ailleurs qu'en excluant les deux ordres qui nous intéressent ici et un certain nombre d'Ongulés, de Carnassiers et de Primates, presque toutes les données sur les glandes à l'orbite chez les Mammifères appartiennent à des Auteurs anciens et ne nous présentent pas un tableau assez complet et satisfaisant de la question, qui attend pourtant d'être mieux reprise au futur par des nouvelles recherches.

A l'appui des éléments comparatifs un peu fragmentaires que nous possédons, on peut cependant se retenir assez autorisés, avec

SARDEMANN, à reconnaître déjà à la glande nyctitante une position phylogénétique plus évoluée que celle de la glande de Harder, soit par son caractère structurel, qui nous a apparu plutôt le résultat terminal d'un procès secondaire de différenciation du grand amas lobulaire de la glande hardérienne, soit par sa distribution significative dans l'échelle taxonomique des différents ordres des Mammifères, soit par sa décise prédominance chez les groupes les plus élevés, où elle finit même par remplacer entièrement la formation glandulaire plus primitive (Ongulés, Carnassiers, Primates). Par la destinée phylogénétique de ces glandes, Rongeurs et Insectivores semblent donc occuper une place intermédiaire entre les stades d'organisation mammalogique plus bas et les ordres les plus élevés de leur classe. On devrait en supposer les souches les plus éloignées comme ayant reçu d'ancêtres très primitifs un potentiel évolutif « circonscrit » et plus faible, en comparaison à d'autres groupes supérieurs, à l'égard de l'acquisition de structures et de fonctions nouvelles dans les annexes à la troisième paupière. A travers la répartition de tout caractère morphologique ou physiologique dans leurs embranchements au fur et à mesure plus spécialisés, il y aurait eu pourtant, selon les diverses phases de filiation, une sorte de « ségrégation » idioplasmique autonome, dictée évidemment par des causes internes, qui aurait « condensé », pour ainsi dire, dans quelques-uns seulement des rameaux nouveaux, tous ou en partie les déterminants des structures en question. On pourrait peut-être identifier ces déterminants avec des « camps » d'une particulière variabilité génotipique, adressée à la création mutationniste de ces nouveaux caractères. Différemment étendus à l'intérieur de chaque lignée, ces camps indépendants de variabilité pourraient ainsi aboutir dans leurs effets évolutifs à la réalisation de ces faits de parallélisme orthogénétique dont nous avons parlé ci dessus et qui nous ont paru si difficilement explicables par le moyen de simples coïncidences transformistes des réactions inductives du milieu, et même de sa sélection, sur une variabilité accidentale ou désordonnée.

En concluant, bien que nous admettions un très grand intérêt aux facteurs orthogénétiques internes, il n'y a pourtant pas à nier quelquefois une importance appréciable aux influences ambiantales, du moins dans leurs rapports sélectifs ou protectifs envers des lignées génétiques déterminées dans une certaine direction phylétique. Toutes les formes aquatiques, par exemple, nous ont présenté

toujours dans les groupes les plus dissemblables un manque complet de la glande nyctitante, qui s'y accompagne aussi à l'extrême régression de la troisième paupière (Desmans, *Chimarrogale*, quelques Soricidés, *Potamogale*, Ragondin, Muridés aquatiques, etc.). L'absence de glande nyctitante et l'atrophie de la troisième paupière semblent même caractériser constamment toutes les nombreuses familles des hypogées typiques à yeux plus ou moins réduits (Taupes, *Anurosorex*, *Chrysochloridae*, *Spalacidae*, *Bathyerigidae*), chez lesquels nous avons au contraire à signaler souvent, comme des faits de probable « compensation » évolutive, des conditions de véritable hypertrophie fonctionnelle des lobes acineux hardériens.

Néanmoins, si dans les formes régressives hypogées on pourrait appeler en cause des facteurs mécaniques de sélection à justification du manque de troisièmes paupières évoluées et munies de particuliers appareils glandulaires, on ne saurait pas comprendre de cette manière l'antagonisme manifeste entre le type sécrétoire des glandes nyctitantes et le milieu limnique. Ils seraient fort significatifs à être étudiés pour cela les Carnassiers exclusivement aquatiques, tels que les Loutres ou *Osbornictis*. Dans les Carnassiers, en effet, la glande nyctitante paraît prédominer toute seule entre les glandes annexées de la troisième paupière et il y aurait beaucoup d'intérêt de constater même ici son éventuelle régression ou disparition en évident rapport avec un *habitat* et des mœurs aquatiques.

CONCLUSIONS

1. Chez les Insectivores, les Tupaïdés ont des membranes nyctitantes bien développées et munies de glandes sténo-alvéolaires séreuses fort évoluées. Parmi les Hérissons, seulement *Erinaceus* nous montre un début de différenciation glandulaire, avec des îlots sténo-alvéolaires parsemés parmi les acini de la glande de Harder et une petite glande séreuse antérieure déjà reconnaissable. Les Gymnures (*Gymnura suilla*), tout en nous présentant une structure anatomique de la troisième paupière et de ses annexes très proche à celle de *Erinaceus*, n'accusent pas encore une vraie différenciation histologique dans les lobules supérieurs de la glande de Harder. Les *Centetoidea* ont toujours des membranes nyctitantes peu évoluées, avec des ébauches glandulaires très primitives et peu définies, soit pour leur aspect histologique et leur topographie que pour leur

structure. Les Taupes-dorées (*Chrysochloridae*) et tous les vrais Talpidés (*Talpidae*) n'ont aucun signe ni d'une troisième paupière reconnaissable ni d'une glande nyctitante. Les Soricidés n'ont jamais de glandes nyctitantes et même la troisième paupière y subit des modifications considérables, d'un type presque régulièrement développé (*Blarina*, *Sorex*, *Crocidura*) à un type décidément régressé (*Chimarrogale*, *Anurosorex*). La glande de Harder peut revêtir dans quelques uns de ces petits animaux des conditions d'hyperthrophie remarquables (*Anurosorex*).

2. Chez les Rongeurs nous observons des membranes nyctitantes développées et accompagnées de propres glandes sténo-alvéolaires tout à fait indépendantes, dans les Léporidés, les Marmottes et les Loirs. Quelques genres de *Sciuridae* et *Dipodidae* (*Sciurus*, *Neosciurus*, *Dipus*, *Zapus*) ont aussi d'appréciables lobules sténo-alvéolaires, presque indépendants de la glande de Harder. Des phases beaucoup plus rudimentaires dans la différenciation phylétique de ces glandes semblent intéresser enfin quelques Hystrichomorphes (*Ctenomys*, *Dasyprocta*) et quelques sporadiques Muridés (*Tatera*, *Lemmus*). Pour ce que nous avons jusqu'ici envisagé, tous les autres types de Rongeurs (*Anomaluridae*, *Pteromyidae*, *Xeridae*, *Tamiidae*, *Bathyergidae*, *Thryonomyidae*, *Ctenodactylidae*, *Capromyidae*, *Caviidae*, *Erethizontidae*, *Hystricidae*, *Spalacidae*, *Cricetinae*, *Sigmodontinae*, *Murinae*, *Microtinae*, *Dendromyinae*, *Gerbilinae*), nous ont apparu dépourvus de glandes nyctitantes, ayant quelquefois même de troisièmes paupières peu évoluées. Cela a toujours été le cas des formes hypogées, dégradées et fouisseuses, et des formes aquatiques.

3. La structure histologique des deux types de glandes examinés a bien paru correspondre en toute forme à la définition qui en avait été jadis donnée par LOEWENTHAL, savoir de glande tubulaire acineuse pour la glande de Harder et de glande séreuse sténo-alvéolaire pour la glande nyctitante. Faute d'une plus soignée recherche comparée biochimique, qui serait aussi fort désirable au point de vue évolutif général, on ne peut fonder chaque définition de la nature sécrétoire de ces glandes que sur des bases purement morphologiques. On ne réussit donc pas à présent à nous étendre davantage quant à l'effective nature chimique des granulations très fines des acini de type séreux à lumière étroite, ou à l'égard des sécrétions grasses peu définies de la glande acineuse de Harder, décrite aussi par quelques auteurs comme séreuse.

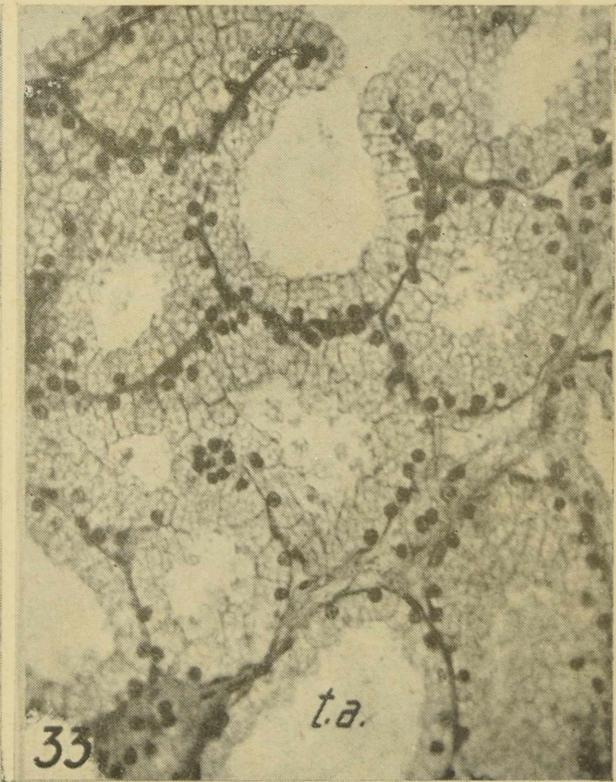
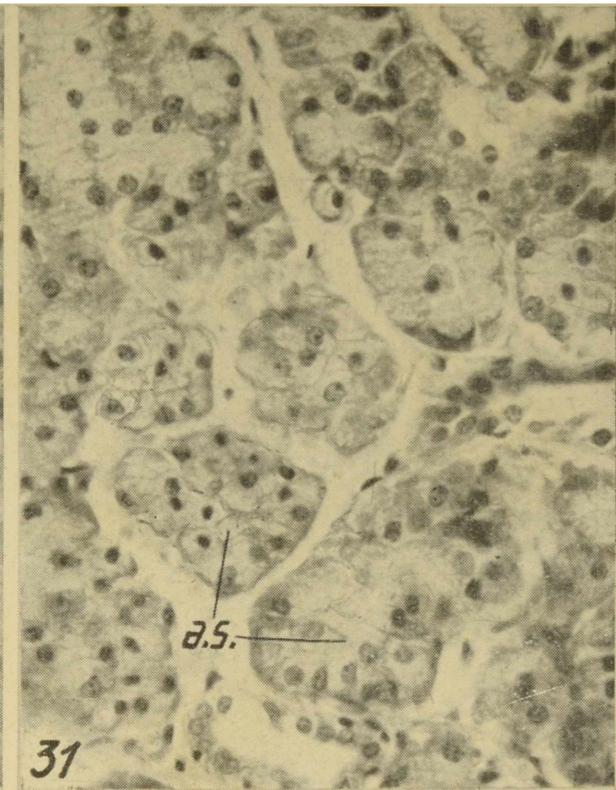




FIG. 10.

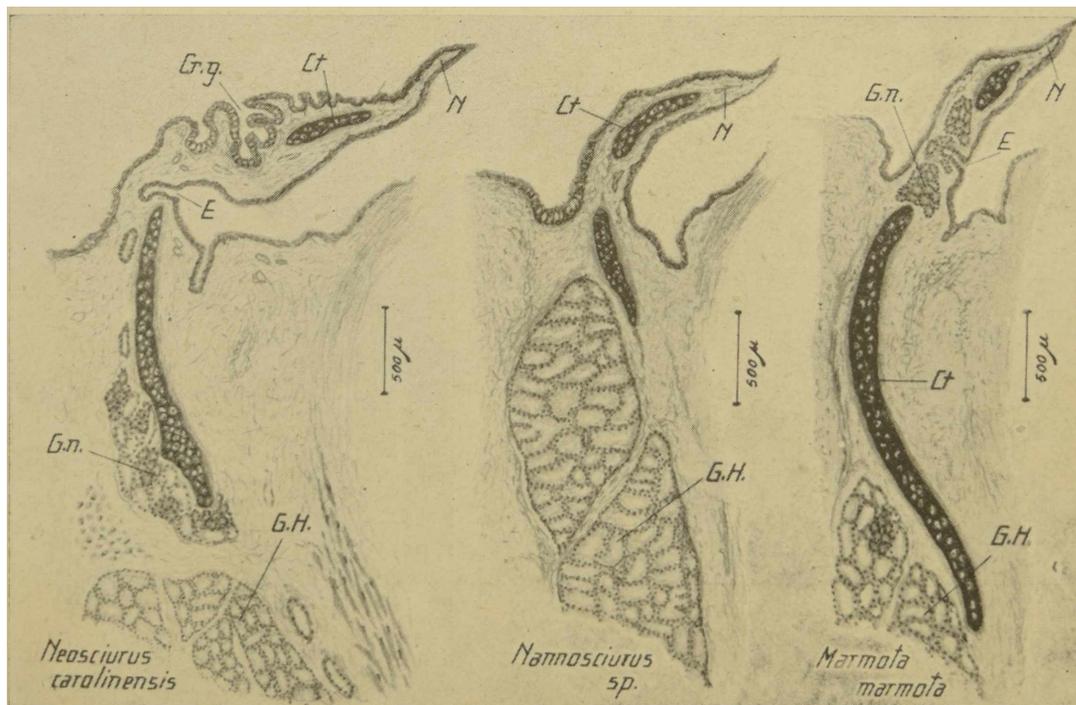


FIG. 11.

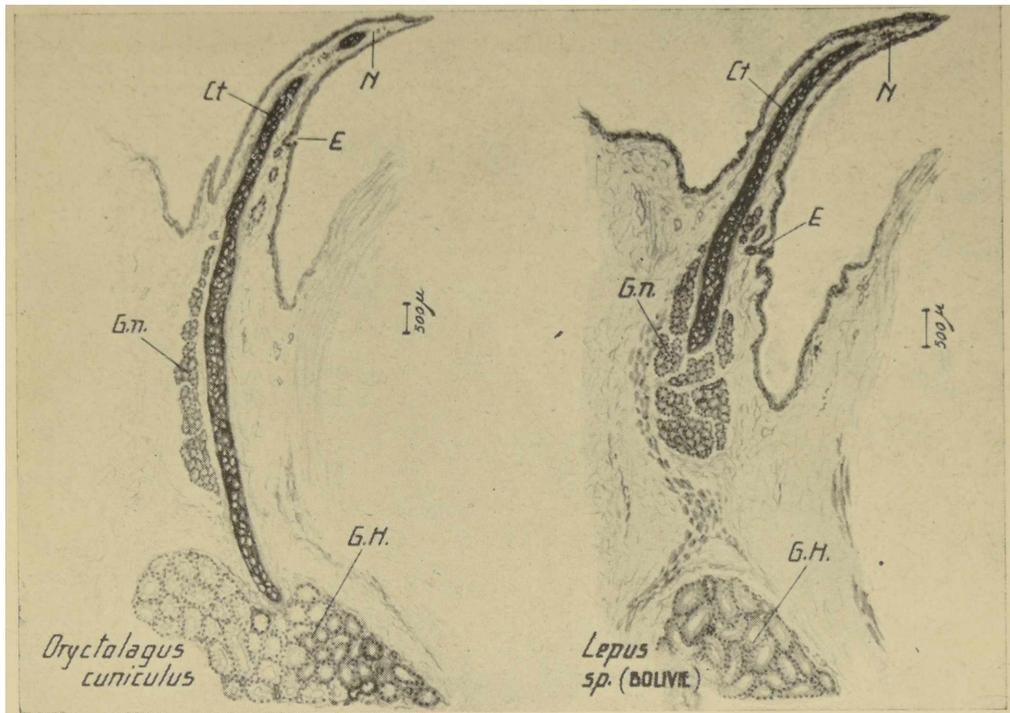


FIG. 12.

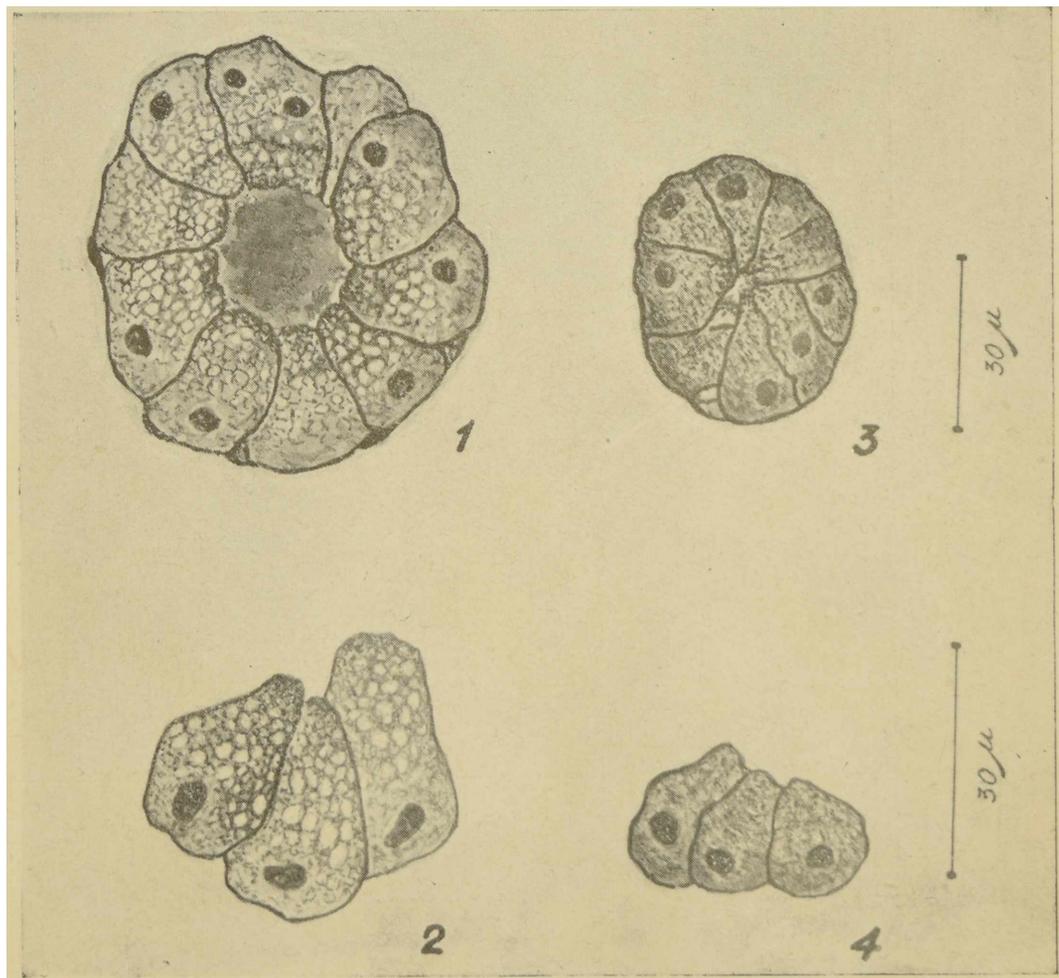


FIG. 13.

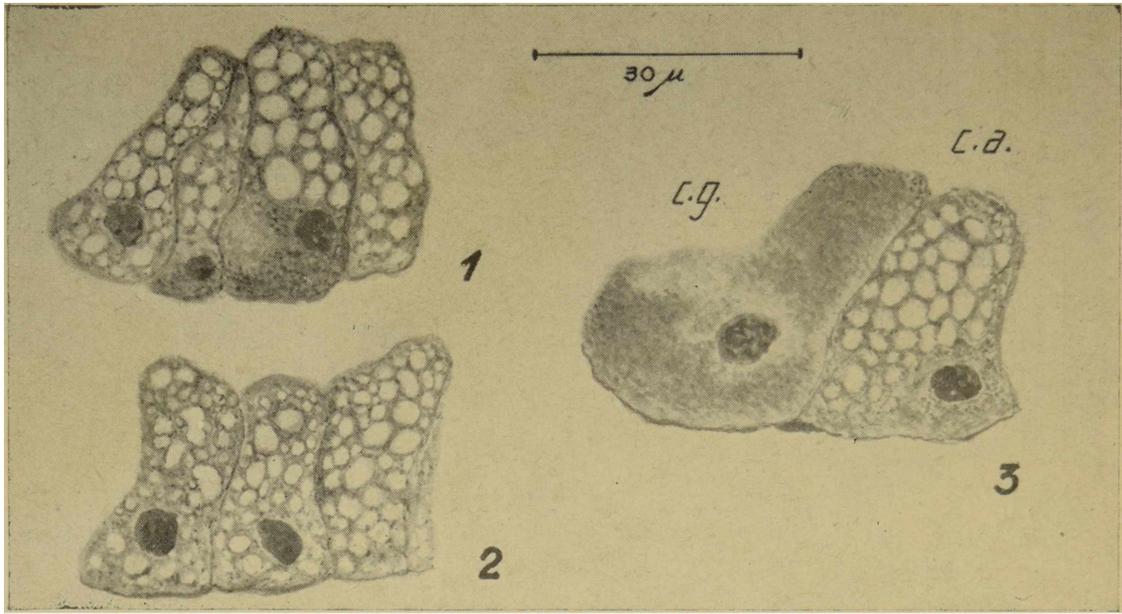


FIG. 14.

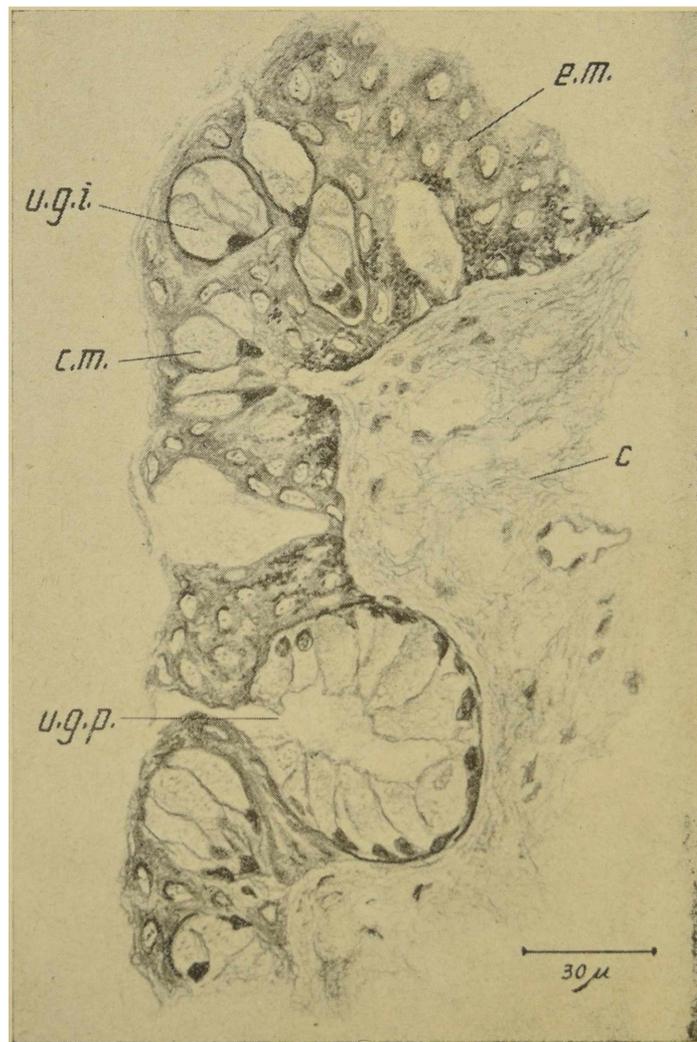


FIG. 15.

L'épithélium pavimenteux pigmenté de revêtement de la troisième paupière présente dans la plupart des cas un caractère décisif d'épithélium mixte, à la suite de nombreux éléments mucipares parsemés, qui y vont quelquefois se ramasser en des unités glandulaires intraépithéliales (*Kerodon*, *Dipus*) et jusqu'à constituer de vraies cryptes ou diverticules mucipares profonds, souvent avec un net caractère d'ébauches primitives glandulaires.

4. Il n'y a pas de congruence réelle entre la spécialisation écologique de toutes ces formes et la présence ou non de la glande nyctitante.

L'existence de ce caractère plus évolué (voir la distribution des glandes à l'orbite chez les différents ordres de Mammifères) semble revêtir plutôt une signification systématique et nous paraît aussi liée à des faits indépendants et très évidents d'orthogénèse parallèle dans les embranchements de chaque phylum. On pourrait supposer que la distribution actuelle de la différenciation des glandes de la troisième paupière dans les Insectivores et les Rongeurs irait y représenter le résultat terminal d'un particulier *démembrement* phylétique d'une potentialité ancestrale, définie et limitée pour ses conséquences évolutives en comparaison d'autres groupes, tels que les Ongulés, ou les Carnassiers, ou les Primates.

*Travail de l'Institut de Zoologie
et Biologie générale de l'Université de Florence.
Florence. Janvier 1947.*

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ANDERSON (J.). — 1878. Anat. and zool. Researches. Expedition to Western Yunnan. London. (468-471).
- BOLK (L.), GOPPERT (E.), KALLIUS (E.), LUBOSCH (W.). — 1934. Handbuch der Vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Berlin (1266-1280).
- CEI (G.). — 1946. Morfologia degli organi della vista negli insettivori. I. Centetidi e Potamogalidi. II. Sorecidi e Talpidi. *Arch. Ital. Anat. Embr.* LII. 1. Firenze.
- CEI (G.). — 1946. Prime notizie e considerazioni sull'occhio di *Idiurus zenkeri* (*Anomaluridae-Rodentia*) e su i suoi organi accessori. *Atti Soc. Tosc. Sc. Nat.* LIII. Pisa.
- CEI (G.). — 1946. Ortogenesi parallela e degradazione degli organi della vista negli Spalacidi. *Monit. Zool. Ital.* LV-7-12. Firenze.
- CIACOMINI (C.). — 1887. Annotazioni sull'anatomia del negro. *Giorn. dell'Acc. Med. di Torino.* (*Arch. Ital. de Biol.* 1887).

- LOEWENTHAL (N.). — 1892. Notiz über die Harder'sche Drüse des Igels. *Anat. Anz.* 7.
- LOEWENTHAL (N.). — 1892. Beitrag zur Kenntnis der Harder'schen Drüse bei den Säugetieren. *Anat. Anz.* 7.
- LOEWENTHAL (N.). — 1893. Drusenstudien. *Intern. Monatschrift f. Anat. u. Phys.* XIII. 1/2 Hf.
- LOEWENTHAL (N.). — 1916-17. Weitere Beobachtungen über die Entwicklung der Augenhöhlendrüsen. *Anat. Anz.* 49.
- LOEWENTHAL (N.). — 1925. Observations et remarques critiques sur la glande de Harder. *Bull. Hist.* II. 9-10. Lyon.
- LOEWENTHAL (N.). — 1931. Les glandes de l'orbite chez les Muridés, le Campagnol et la Taupe. *C. R. Ass, Anat.* 26. Paris.
- LOEWENTHAL (N.). — 1931. Contribution à l'étude des rapports mutuels et des transformations des glandes de l'orbite chez les Mammifères. *Arch. Anat. Hist. Embr.* 14, Strasbourg.
- LOEWENTHAL (N.). — 1932. Etudes transformistes aux glandes de l'orbite. *Arch. Anat. Hist. Embr.* 15, Strasbourg.
- LOEWENTHAL (N.). — 1932. De la signification des lobules glandulaires qu'on rencontre à la limite externe de l'orbite chez la Taupe. *Arch. Anat. Hist. Embr.* 15, Strasbourg.
- LOEWENTHAL (N.). — 1933. De la différenciation d'une glande nyctitante vraie chez les Rongeurs. *Bull. Hist.* X. 7. Lyon.
- POLICARD (A.). — 1934. Précis d'Histologie physiologique. Doin. Paris.
- SWEET (G.). — 1909. The eyes of *Chrysochloris hottentotta* and *C. asiatica*. *Q. J. Micr. Sc.* 53. London.
- TADDEI (D.). — 1900. Contributo alla conoscenza isto-fisiologica della ghiandola dell' Harder nel Coniglio. *Arch. per le Sc. Mediche XXIV-17-Torino*.
- WEBER (M.). — 1928. Die Säugetiere. Band II. Jena.

EXPLICATION DES ABREGÉS DES FIGURES ET DES PLANCHES

G. H., glande de Harder — G. s., glandes sebacées — G. t. a., glandes tubuloacineuses — G. n., glande nyctitante — n. g., nodule glandulaire — G. a. a., glande acineuse antérieure — i. g.s.a., îlots glandulaires steno alvéolaires — Gr. g., cryptes glandulaires — e. g., epithelium glandulaire — t. a., tubes acineux — a. s. acini sereux — G. m. glande mixte — c. m. cellule mucipare — u.g.i., unité glandulaire intraepitheliale — c. g. cellule granuleuse — c. a., cellule alvéolaire — c, conjonctif — E. conduit excreteur — N, nyctitante — Gt, cartilage — V.l. voies lacrimales — m, muscles — e. m. epithelium mixte.

(Plance IV: fig. 30 — glande de Harder de *Tupaia hypochrysa*; fig. 32 - idem en *Mus ephippium* JENT; fig. 33 - idem en *Oryctolagus cuniculus*; fig. 31 - acini sereux de la glande nyctitante de *Tupaia hypochrysa*).

(Grossissement des microphotos des planches: fig. 8-10-12-25-27. gross. 14X; 3-7-13-17-18 gross. 18X; 21-22-26 gross. 23X; 11-16-29. gross. 40X; 1-2-4-5-6-9-15-19-20-23-24-28 gross. 60X; 33 gross. 180X; 14-30-32 gross. 260X; 31. gross. 380X).

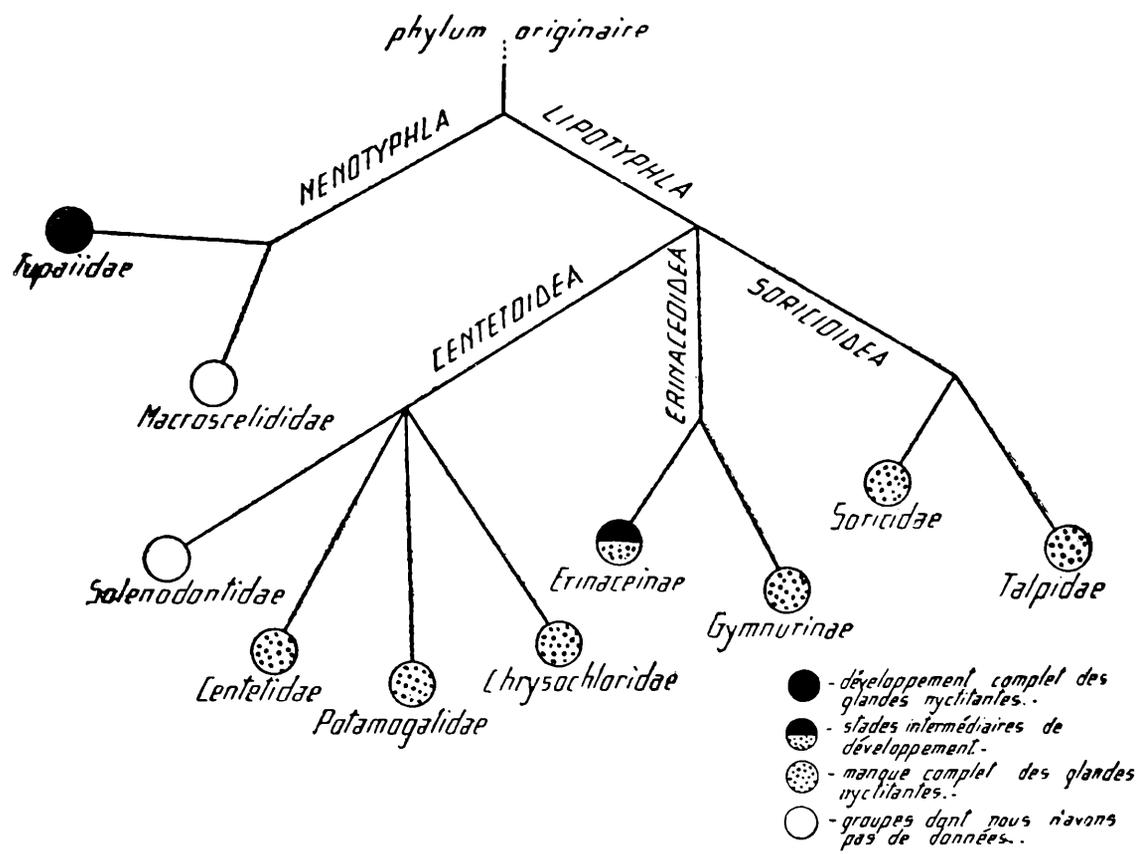


FIG. 16.

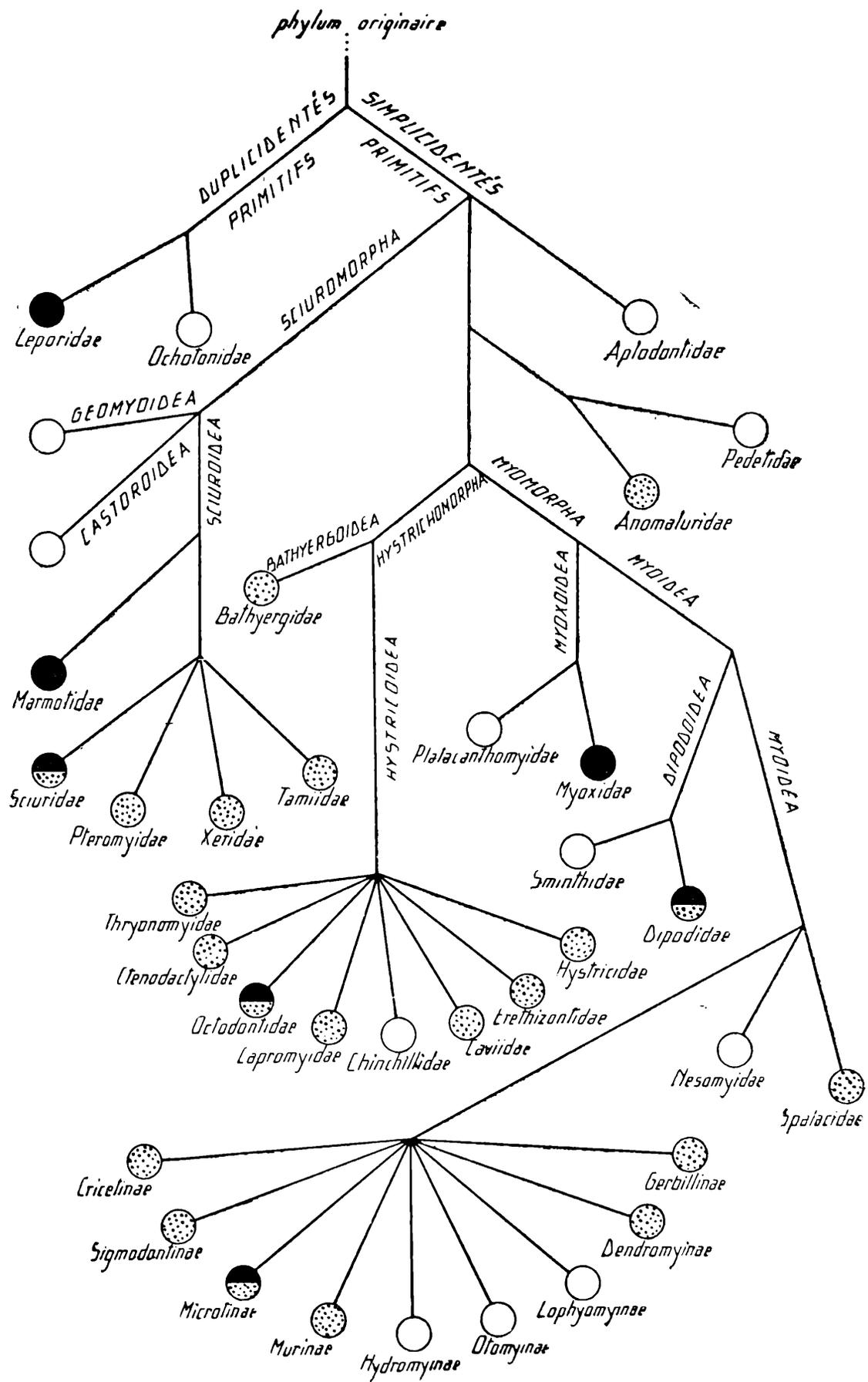


FIG. 17.