

GR  
1  
R454  
t. 60  
Suppl.  
S.F.M.

BULLETIN-ANNEXE

DE LA

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

(TOME 60)

Juillet 1953

Jahresversammlung  
der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft

abgehalten in Basel, den 7. und 8. März 1953

unter dem Vorsitz von

**Prof. Dr. H. Mislin**

GESCHÄFTSSITZUNG

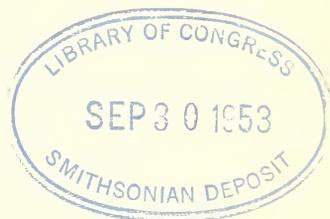
SAMSTAG, DEN 7. MÄRZ 1953, 13.30 UHR,

in der Zoologischen Anstalt der Universität Basel.

Der Präsident begrüsst die Anwesenden und heisst sie in Basel herzlich willkommen.

**I. Bericht des Präsidenten über die Geschäftsführung 1952.**

Anlässlich der 31. Jahresversammlung der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft in Bern, hielt unsere Gesellschaft gemeinsam mit der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft am 24. und 25. August 1952 wissenschaftliche Sitzungen ab. Von unseren Mitgliedern sprachen Fr. LOTMAR (Bern) und die Herren F. BALTZER (Bern), R. BOVEY (Zürich), W. HUBER (Olten), H. U. MORGENTHALER (Bern), E. MÜLLER (Basel), R. ZINKERNAGEL (Basel), R. WEBER (Bern), F. E. LEHMANN (Bern) und F. SCHNEIDER (Zürich). Die Sitzung vom 25. August wurde gemeinsam mit



der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft als Symposium über Mikro- und Makroevolution durchgeführt. Die Diskussionsreferate hatten die Herren R. F. RUTSCH (Bern), H. STEINER (Zürich) und O. H. SCHINDEWOLF (Tübingen) übernommen.

### *Revue Suisse de Zoologie.*

Der 59. Band der *Revue Suisse de Zoologie*, der 1952 erschienen ist, umfasst vier Faszikel von insgesamt 583 Seiten Umfang. Von den 29 Originalarbeiten die seinen Inhalt ausmachen, entfallen 16 auf die Mitteilungen, die an der Frühjahrsversammlung in Lausanne am 22. und 23. März 1952 vorgetragen wurden. Der stattliche Band ist mit 343 Figuren illustriert und enthält überdies 31 Tabellen. Er gibt einen guten Überblick über die zoologische Tätigkeit in der Schweiz und zeigt, dass bei uns fast alle Gebiete der zoologischen Forschung gepflegt werden. Traditionsgemäss hat die *Revue* wiederum die Bundessubvention in der Höhe von Fr. 3.500.— erhalten und es konnte ihr wie bisher aus den Gesellschaftsreserven Fr. 600.— zugeleitet werden.

Im Hinblick auf den 70. Geburtstag von Herrn Dr. Pierre REVILLIOD am 1. Dezember 1953 und seinen auf Jahresende erfolgenden Rücktritt als Direktor und Redaktor der *Revue Suisse de Zoologie* würdigte der Präsident die hervorragenden Verdienste von Dr. Revilliod um die Entwicklung und Ausgestaltung unserer Zeitschrift, in deren Dienst er 25 Jahre lang all sein Wissen und seine besonderen Fähigkeiten gestellt hat.

### *Die Biologischen Stationen von Neapel und Roscoff.*

Der Schweizerische Arbeitsplatz an der Zoologischen Station in Neapel wurde im Berichtsjahr ausserordentlich stark benützt. Herr Prof. BALTZER (Bern) untersuchte gemeinsam mit Herrn P. MEYER (Zürich) die Entwicklung von Seeigelbastarden, Herr und Frau Prof. ERNST (Zürich) betrieben Studien an Schlauchalgen und Characaen, Herr cand. phil. O. CHRIST (Basel) arbeitete sich in die marine Algenfauna ein, Herr cand. phil. H. J. HUGGEL (Basel) führte physiologische Experimente an embryonalen Hai-fischherzen durch, während Prof. MISLIN (Basel) Aktionspotentiale am Zentralnervensystem der Tintenfische untersuchte. Unser Arbeitsplatz in Neapel hat durch die Ergänzung der Optik des alten Mikroskopes aus den Mitteln unserer Gesellschaft und durch

die teilweise Schenkung eines Wild'schen Forschungsmikroskopes wesentlich günstigere Arbeitsbedingungen erhalten.

Der Arbeitsplatz an der Biologischen Station in Roscoff wurde von Dr. H. STAIGER (Basel) zum Studium der Chromosomen und der Nöhreier mariner Schnecken benützt. Ferner beteiligten sich an den in Roscoff organisierten Sorbonne-Kursen über marine Fauna und Flora fünf schweizerische Biologielehrer und Studierende: Frl. cand. rer. nat. U. GLOOR (Zürich) und die Herren Dr. H. RUTZ (Winterthur), Dr. W. PLATTNER (St. Gallen), cand. rer. nat. R. GACOND (Neuchâtel) und lic. ès sciences F. BETTEX (Lausanne).

#### *Schweizerische Vogelwarte Sempach.*

Die Aktivität der Vogelwarte ging auch im Berichtsjahr wieder stark über die Beringungsarbeit, Aufklärungs-Beratungs- und Pflegearbeit hinaus.

Im vergangenen Jahr betrafen Feldbeobachtungen Untersuchungen über die Biologie und Ökologie der Alpenvögel im Nationalpark, ferner Aufnahmen des Brutvogelbestandes in einem Mischwald bei Sempach und Vogelzugplanbeobachtungen im Engadin. In Verbindung mit der bernischen Forstdirektion wurden Heimfindeversuche mit Alpendohlen durchgeführt.

#### *Schweizerische Afrikastation in Adiopodoumé (Elfenbeinküste).*

Das neueingerichtete Laboratorium hat seine Tätigkeit aufgenommen. Prof. GEIGY überbrachte für den Ausbau der kleinen Station Material aus der Schweiz. Das Verwalterpaar Dr. U. RAHM ist mit der faunistisch-floristischen und zum Teil auch geologischen Bestandesaufnahme für einen naturwissenschaftlichen Führer der Elfenbeinküste beschäftigt. Im Zentrum der Arbeit steht die Untersuchung des Zooplanktons der Lagune. Das Schweizerische Tropeninstitut erfüllt als Maitre de liaison zwischen der Station und unserm Land eine auch für unsere Gesellschaft wertvolle Aufgabe.

#### *Forschungsaufträge.*

Eine grössere Anzahl jüngerer Mitglieder unserer Gesellschaft haben für Auslandsstudien Forschungsaufträge erhalten. Frau Dr. A. HERBIG-SANDREUTER (Basel) erhielt einen Preis der International Federation of University Women und betreibt an der

tropenmedizinischen Schule in San Juan in Puerto Rico blutparasitologische Studien. Frl. Dr. K. WIRZ (Basel) erhielt weiterhin eine Bourse des Centre National de la Recherche Scientifique für Planktonuntersuchungen in der Bucht von Banyuls (Laboratoire Arago) und für quantitativ-anatomische Hirnuntersuchungen an Cephalopoden. Frl. Dr. E. SAGER (Basel) arbeitet bei Prof. TINBERGEN über die Ethologie der Dreizehenmöve, Dr. M. LÜSCHER (Basel) erhielt ein Rockefeller-Stipendium für Studien in U.S.A., besonders in Chicago zur Kenntnis der Systematik der Termiten, Dr. W. BURG-DORFER (Basel) kam als Stipendiat der Janggen-Pöhn-Stiftung und des Public Health Service nach Hamilton-Montana zum Studium der Zecken als Krankheitsüberträger. Dr. R. WEBER (Bern) weilte zur methodischen Ausbildung in der cytochemischen Abteilung des Karlsberg-Laboratoriums bei Dr. HOLTER in Kopenhagen. Dr. H. BURLA (Zürich) erhielt von der Universität Rio de Janeiro ein Forschungsstipendium für die Durchführung von *Drosophila*-Untersuchungen in Brasilien, die überdies von der Rockefeller-Foundation unterstützt wurden. Herr cand. phil. W. GEIGER (Basel) bearbeitet mit einer Bourse des Centre National de Recherche Scientifique am Institut de la Pêche maritime in Casablanca biologische Probleme der Lagunenfische. Dieser Aufenthalt wird ebenfalls von der Janggen-Pöhn-Stiftung unterstützt.

#### *Mitgliederbestand.*

Die Zahl der Mitglieder betrug pro 1. März 1953 208 Einzelmitglieder und 1 Kollektivmitglied. Die Gesellschaft bedauert den Hinschied von zwei Mitgliedern. Dr. A. N. ABOIM (Lissabon) starb im März 1952 ungefähr vierzigjährig und hinterlässt seine Frau und drei Kinder. Er veröffentlichte Arbeiten endokrinologischen Inhaltes und befasste sich erfolgreich mit Entwicklungsproblemen bei *Drosophila*. Zuletzt war er Inhaber einer Bourse des Istituto d'Alta Cultura von Lissabon und kam für kurze Zeit im Auftrage der portugiesischen Regierung als praktischer Entomologe nach Angola. Leider musste er bald herzkrank nach Lissabon zurückkehren.

Prof. A. MONARD (La Chaux-de-Fonds) starb im vergangenen Dezember im Alter von 66 Jahren. Er hat rund 50 Arbeiten veröffentlicht. Der weitaus grösste Teil von ihnen war den Harpactiden gewidmet. Er war zuletzt beauftragt worden, über diese

Süsswasser-Copepodengruppe einen Band der Faune de France zu schreiben. Mehrere wissenschaftliche Missionen nach Angola, portugiesisch Guinea, Westafrika und zuletzt 1950 nach Kamerun hatte er mit grossem Erfolg ausgeführt. Er besass grosse spezialistische Kenntnisse auf dem Gebiete der Wirbeltiersystematik und Ökologie von Westafrika.

Aus unserer Gesellschaft scheidern die Herren Drs. LUTZ (Chur), NEUKOMM (Lausanne), WAGNER (Bern), HÜBSCHER (Schaffhausen) und BODER (Basel) aus. 17 Kandidaten haben sich neuangemeldet.

*Ehrung.*

Die amerikanische Gesellschaft für Protistologie hat unserm Ehrenpräsidenten in besonderen Anerkennung seiner hervorragenden Untersuchungen im Gebiete der Protistologie, vor allem bei Rhizopoden und Ciliaten die Ehrenmitgliedschaft verliehen. Der Präsident hat dem hochgeschätzten und allgemein verehrten Dr. Eugène PENARD die Glückwünsche der Gesellschaft übermittelt und daran erinnert, dass Dr. PENARD am 16. September 1953 98 Jahre alt sein wird. Die Gesellschaft freut sich, dass ihr Ehrenpräsident in der Nähe von Genf bei leidlicher Gesundheit lebt und sich immer noch wissenschaftlich betätigt. Vor kurzem noch schrieb Dr. PENARD über diesen Punkt und im Hinblick auf die Infusorien: „ils ont encore ma faveur et m'encouragent au travail“.

**2. Rapport du trésorier.**

BILAN AU 31 DÉCEMBRE 1952

<i>Actif.</i>		<i>Passif.</i>
Caisse . . . . .	15,30	Pour balance 5.774,57
Chèques postaux . . . . .	262,77	
Banque Pictet: — Titres . . .	5.000,—	
Compte cour.	270,50	
S.B.S.: Livret de dépôts . . .	226,—	
	5.774,57	5.774,57
	5.774,57	5.774,57

COMPTE DE PROFITS ET PERTES EN 1952.

*Recettes.*

Cotisations . . . . .	1.624,—
Subside fédéral pour <i>Revue</i> . . . . .	3.500,—
Intérêts . . . . .	111,—
Actif transitoire (cotisation 1953) . . . . .	14,—
Déficit de l'exercice . . . . .	239,30
	<hr/>
	5.488,30
	<hr/>

*Dépenses.*

Subside fédéral à <i>Revue</i> . . . . .	3.500,—
Subside S.S.Z. à <i>Revue</i> . . . . .	600,—
Subside S.S.Z. à Station ornithologique de Sempach.	200,—
Frais généraux et tirés à part <i>Revue</i> . . . . .	852,85
Achat optique pour Station Naples . . . . .	335,45
	<hr/>
	5.488,30
	<hr/>

Lausanne, le 5 janvier 1953.

*Le trésorier:* H.-A. GUÉNIN.

BUDGET POUR L'ANNÉE 1953.

*Dépenses.*

Subvention à la <i>Revue suisse de Zoologie</i>	600,—
Subvention à la Station ornithologique de Sempach . .	200,—
Tirage à part du fascicule séance de la <i>Revue</i> . . .	600,—
Frais généraux . . . . .	300,—
	<hr/>
Total . . . . .	1.700,—

*Recettes.*

Environ 130 cotisations à 7 francs	910,—
Environ 50 cotisations à 14 francs . . . . .	700,—
Intérêts . . . . .	100,—
Total . . . . .	1.710,—

Pour équilibrer notre budget il est nécessaire de maintenir les cotisations à 14 et 7 francs.

**3. Rapport des vérificateurs des comptes.**

Les soussignés ont procédé ce jour à la vérification des comptes de la Société suisse de Zoologie pour l'année 1952. Après un pointage des pièces justificatives, ils ont reconnu les comptes exacts et invitent l'Assemblée à en donner décharge au trésorier, avec vifs remerciements pour la gestion.

*Les vérificateurs :*

J. AUBERT.

R. BOVEY.

Der Kassier schlägt vor, zur Ausballanzierung unserer Budgets die Jahresbeiträge bei Fr. 14.— und Fr. 7.— zu belassen. Die Gesellschaft gibt hierzu volle Zustimmung.

**4. Aufnahme neuer Mitglieder.**

Auf Empfehlung der Mitglieder werden nachgenannte 17 neue Mitglieder aufgenommen.

Hans AMMANN, cand. rer. nat., Zurzach; Jean P. BARGETZI, lic. ès sciences, Institut Zoologique, Université Neuchâtel; Walter FIEDLER, Dr. phil., Zoologisches Institut, Fribourg; Martin FURRER, cand. phil., Glattfelden; Edward FLÜCKIGER, Dr. phil., Physiologische Anstalt Univ., Basel; René GACOND, lic. ès sciences, Valangines 53, Neuchâtel; Ernst INHELDER, cand. phil., Gartenstrasse 109, Basel; Ernst M. LANG, Dr. med. vet. Zoologischer Garten Basel; Fr. Margrit LEMP, cand. phil., Ryffstrasse 49, Basel; Rolf PERRON, cand. phil., Zoologisches Institut Univ., Zürich; Engelbert RICKENMANN, cand. phil., Assistent, Zoologisches Institut Univ., Fribourg; Willy SAUTER, cand. rer. nat., Zool. Institut

E.T.H., Zürich; Robert SCHLOETH, cand. phil., Hölzli strasse 17, Binningen; Carl STEMMLER-MORATH, Weiherhofstrasse 132, Basel; Harro STOHLER, cand. phil., Binningen; FrL. Dorothee WIESINGER, cand. phil., Rigistrasse 56, Basel; Hanns WIZINGER, cand. phil., Birsigstrasse 137, Basel.

### 5. Wahl des Jahresvorstandes 1953/54.

Die Versammlung nimmt mit Akklamation die Wahlen der Kollegen von Neuchâtel vor:

*Präsident:* Herr Professor Dr. J. G. BAER.  
*Vice-Präsident:* Herr Dr. G. DUBOIS.  
*Sekretär:* Herr F. ZESIGER.

### 6. Wahl der Rechnungsrevisoren.

Die bisherigen Revisoren, die Herren J. AUBERT und R. BOVEY, werden in ihrem Amt bestätigt.

### 7. XIV. Internationaler Zoologen-Kongress in Copenhagen.

Die Gesellschaft schlägt als ihren Delegierten zu Händen des Bundesrates den neugewählten Jahrespräsidenten Prof. J. G. BAER (Neuchâtel) vor.

### 8. Varia.

Prof. BALTZER informiert über die Anschaffung eines Forschungsmikroskopes für den Schweizerischen Arbeitsplatz an der Zoologischen Station in Neapel. Das Eidgenössische Departement des Inneren will zu Händen der schweizerischen Biologen ein Wild-Mikroskop mit Phasenkontrastobjektiven und PH-Immersion übergeben. Das Departement hat zum Ankauf dieses Instrumentes Fr. 1.200.— und der Zentralvorstand der SNG Fr. 800.— beigesteuert. Es wird beschlossen vom Sparbuch der Gesellschaft Fr. 327.— abzuheben und damit das Instrument in Besitz zu nehmen. Herr Prof. BALTZER wird der Dank ausgesprochen dafür, dass er sich so grosse Mühe um die Erwerbung dieses Wild-Mikroskopes gegeben hat. Besonderer Dank gebührt auch dem Departement des Inneren und dem Zentralvorstand der SNG für die wertvolle Unterstützung.

Im weiteren wird vom Präsidenten angeregt, dass dem früher ausgesprochenen Wunsche des Zentralvorstandes der SNG zur Veranstaltung von Symposien Folge geleistet werden solle. An der Jahresversammlung der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft möchten Symposien gemeinsam von den biologisch interessierten Sektionen durchgeführt werden. Der Erfolg des 1952 in Bern organisierten Symposiums über Makro- und Mikroevolution ermutigt zur Kontinuität.

Herr Prof. PORTMANN orientiert über einen grösseren Beitrag aus der Taleraktion des Heimat- und Naturschutzes an die Schweizerische Vogelwarte in Sempach, der als Grundstock für den längst fälligen Hausneubau gedacht ist. Nach Voten der Proff. PORTMANN, LEHMANN und BALTZER wird beschlossen, Mitglieder, die ihren Jahresbeitrag während 2 Jahren nicht bezahlten, auf die diesbezüglichen Bestimmungen in den neuen Statuten aufmerksam zu machen. Erfolgt auf diese Mahnung keine Bezahlung, so werden die betreffenden aus der Mitgliederliste gestrichen.

Zum Schluss beschliesst die Gesellschaft, Herrn Dr. Pierre REVILLIOD zum Dank für seine treue und selbstlose Arbeit als Leiter der *Revue Suisse de Zoologie* zum Ehrenmitglied der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft zu ernennen.

## WISSENSCHAFTLICHE SITZUNGEN

SAMSTAG, DEN 7. MÄRZ, 14.30 UHR,

im grossen Hörsaal des Kollegienhauses der Universität.

Es haben sich über 200 Teilnehmer aus der Schweiz, aus Frankreich und Deutschland eingefunden.

### 1. Hauptvortrag:

Prof. Dr. M. EISENTRAUT (Stuttgart): Der Winterschlaf, ein Problem der Wärmeregulation.

### 2. Hauptvortrag:

Prof. Dr. E. FAURÉ-FREMIET (Paris): L'hypothèse de la sénescence et les cycles de réorganisation nucléaire chez les Ciliés.

Mitteilungen:

1. R. GEIGY (Basel): Die genitale Übertragung der Rückfallfieber-Spirochäte durch die Zecke *Ornithodoros moubata* (Einleitungsreferat für Demonstrationen im Schweiz. Tropeninstitut).
  2. H. HEDIGER (Basel): Bemerkungen zum neuen Elefantenhaus im Zoologischen Garten Basel (Einleitungsreferat zur Führung im Zoologischen Garten und zur Besichtigung der Elefantenanlage).
- SONNTAG, DEN 8. MÄRZ, 8 UHR,  
im grossen Hörsaal des Kollegienhauses der Universität.
3. P. BOPP (Basel): Zur Abhängigkeit der Inferioritätsreaktionen vom Sexualzyklus bei weiblichen Cynocephalen.
  4. M. REIFF (Basel): Differenzierungen im ökologischen Verhalten bei Wanderrattenpopulationen.
  5. E. DOTRENS (Genève): Contribution à la connaissance du Weissfelchen de l'Untersee.
  6. H. A. GUÉNIN (Lausanne): Les chromosomes sexuels multiples du *Blaps polychresta* Forsk. (Col. Tenebr.).
  7. R. MATHEY (Lausanne): Réflexion sur la polyplodie animale et sur un article récent de C. D. Darlington.
  8. H. STEINER und E. STOLL (Zürich): Krallenentwicklung bei der Larve von *Euproctus asper* (Dugès).
  9. E. FLÜCKIGER (Basel): Untersuchungen über die Temperaturregulation der Ratten bei Sauerstoffmangel.
  10. F. BALTZER, C. HARDING und P. MEYER (Bern): Über die Letalität und das Verhalten der Kerne beim Seeigelbastard *Psammechinus arbacia*.
  11. F. E. LEHMANN (Bern): Konkurrenz- und Schwelleneffekte bei der Realisierung tierischer Körper und Organgestalten.
  12. P. TSCHUMI (Bern): Ontogenetische Realisationsstufen der Extremitäten bei *Xenopus* und die Interpretation phylogenetischer Strahlenreduktionen bei Wirbeltieren.
  13. E. HADORN (Zürich) und E. STUMM-ZOLLINGER (Zürich): Untersuchungen zur biochemischen Auswirkung der Mutation „letal-translucida“ (ltr) von *Drosophila melanogaster*.

14. P. S. CHEN (Zürich): Die Entwicklung des Ursegmentmaterials von *Bombinator* im Tritonkeim (Transplantationen im Gastrulastadium).
15. E. WOLFF (Strasbourg): Les phénomènes d'induction dans la régénération des planaires.
16. M. LÜSCHER (Basel): Die Determination als monomolekularer Vorgang.
17. H. LÜDTKE (Freiburg i. Br.): Retinomotorik und Adaptationsvorgänge beim Rückenschwimmer.
18. G. BIRUKOW (Freiburg i. Br.): Photogeonemotaktische Transpositionen bei *Geotrupes silvaticus*.
19. H. MISLIN (Basel): Über neuartige Elektroden zum Ableiten von Aktionspotentialen mariner Tiere.

Rund 90 Mitglieder und Gäste nahmen am Samstagabend am Bankett der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft im Restaurant Zoologischer Garten teil. Von der Regierung des Kantons Basel-Stadt war Herr Reg.-Rat Dr. P. ZSCHOKKE abgeordnet. Die Universität war durch den Rektor magnificus Prof. theol. W. EICHRODT vertreten. Der Jahrespräsident freute sich, Fachvertreter aus Frankreich, Prof. E. FAURÉ-FREMIET (Paris), Prof. E. WOLFF (Strasbourg), Prof. Ch. JOYEUX (Marseille), aus Deutschland Prof. M. EISENTRAUT (Stuttgart), Prof. W. VON BUDDENBROCK (Mainz) und Prof. O. KOEHLER (Freiburg i. Br.) willkommen heissen zu können. Er überreichte Herrn Dr. Pierre REVILLIOD, dem Redaktor der *Revue Suisse de Zoologie*, der bei Anlass seines 25-jährigen Jubiläums zum Ehrenmitglied der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft ernannt wurde, einen Strauss roter Rosen. Herr Dr. REVILLIOD dankte für die Ehrung und hätte am liebsten „die Bürde der Ehrenmitgliedschaft“ auf die Autoren der *Revue* selber abgewälzt. Er erinnerte dankbar daran, dass er als Assistent am Naturhistorischen Museum in Basel nahezu 10 Jahre gewirkt habe und in der strengen Schule der grossen Basler Gelehrten, Hans Georg STEHLIN und Fritz SARASIN, die kritische, wissenschaftliche Methodik gelernt habe. Für die Gäste sprach Prof. FAURÉ-FREMIET. Die Präsidialrede mündete spezifisch baslerisch in einen kleinen psychologischen Lichtbildervortrag „über die zoologische Situation in Basel und einen Vergleich mit der

übrigen Schweiz“. Die Studenten führten zum Schluss einen echten Basler Morgenstraich „en miniature“ auf und verspritzten noch etwas Humor und Galle an diverse schweizerische Zoologiegrößen. Ganz zum Schluss zeigte Dr. Lukas HOFFMANN einige Farbaufnahmen „seiner“ Flamingokolonie in der Camargue.

Am gemeinsamen Mittagessen im Hotel Krafft hielt der abschiednehmende Präsident seinen Schwanengesang; der neue Jahrespräsident Prof. J. G. BAER beglückwünschte die Basler Zoologen zu der so schön gelungenen Tagung und brachte die Hoffnung zum Ausdruck, dass sich viele Mitglieder und Gäste im nächsten Jahr im neuentstehenden Zoologischen Institut der Universität Neuchâtel einfinden werden.

Folgende Führungen wurden anlässlich der Jahresversammlung 1953 veranstaltet und fanden zum Teil äusserst rege Teilnahme:

Samstag, den 7. März, 18.45 Uhr: Elefantenanlage im Zoologischen Garten.

Sonntag, den 8. März, 15 und 17 Uhr: Demonstrationen im Tropeninstitut: Erreger- und Überträgerbeziehungen bei verschiedenen tropischen Krankheiten, Termitenzuchten, Anopheleszuchten u.a.

14.30 Uhr: Demonstrationen im Naturhistorischen Museum: Erstmalige Aufstellung der Agrotidensammlung von Dr. CORTI und Ausstellung der Geschichte fossiler Säugetiere des Tertiärs.

Der Jahresvorstand:

H. MISLIN,  
*Präsident.*

A. PORTMANN,  
*Vizepräsident.*

H. NÜESCH,  
*Sekretär.*

---

LISTE DES MEMBRES  
DE LA  
SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

10 juin 1953

---

**Président d'honneur:**

\*PENARD, Eugène, Dr. ès Sc., Kermont, Petit-Saconnex, Genève.

**Membre d'honneur:**

REVILLIOD, Pierre, Dr., Directeur du Muséum d'Histoire naturelle, Genève.

**A. Membre à vie:**

\*NAEF, R.-M., Blümlimatt, Thun.

**B. Membres ordinaires:**

AELLEN, Willy, Dr., 77 Parc, La Chaux-de-Fonds.

\*AEPPLI, E., Dr. phil., Neumünsterstr. 34, Zürich 8.

ALTHERR, E., Dr., prof. au Collège, Aigle (Vaud).

1) \*AMMANN, Hans, cand. rer. nat., Zurzach.

1) \*ANDERS, Georges, cand. phil., Turnerstr. 39, Zürich 6.

ANDRES, Gert, Dr., Zoolog. Institut, Universität, Zürich.

AUBERT, J., Dr., Musée zoologique, Lausanne.

1) \*AUBERT, Jacques, 6 Beaux-Arts, Neuchâtel.

\*AUBERT, S., Prof., 2 rue d'Entremont, Yverdon.

BAER, J. G., Prof. Dr., Institut de Zoologie, Université, Neuchâtel.

BALTZER, F., Prof. Dr., Zoolog. Institut, Universität, Bern.

1) \*BARGETZI, J. P., assistant, Institut de Zoologie, Neuchâtel.

BÄSCHLIN, C., Dr., Seminarlehrer, Aarau.

BAUMANN, F., Prof. Dr., Merlingen am Thunersee.

BAUMEISTER, L., Dr., St. Gallerring 87, Basel.

BEAUMONT (DE), J., Dr., Musée zoologique, Lausanne.

\*BERNASCONI, Antonio, Dr., Goldbrunnenstr., 81, Zürich 3/55.

\*BEYER, R., Frl. Dr., Kaiser Wilhelm-Institut für medizinische Forschung, Heidelberg.

BIEBER, Alb., Dr., Schwengirain, Langenbruck (Baselland).

\*BINDER, E., Dr., chef des travaux, Institut de Zoologie, Univ., Genève.

\*BISCHLER, V., Mlle., Dr., 5 quai du Mont-Blanc, Genève.

BLANC, M., lic. ès. sc., 33 Sablons, Neuchâtel.

BLOCH, J., Prof. Dr., Burgunderstr. 4, Solothurn.

- BLOCH-WEIL, S., Frau, Dr., Steinenring 19, Basel.  
BLOME, A., Elsässerstr. 44, Basel.  
BLUNTSCHLI, H., Prof. Dr., Aebistr. 9, Bern.  
\*BÖNI-GEIGER, A., Dr., Gymnasiallehrer, In den Klosterreben 15, Basel.  
BOPP, Peter, Dr. phil., Glaserbergstr. 82, Basel.  
\*BÖSIGER-ENSNER, E., Dr., In den Klosterreben 7, Basel.  
BOVEY, P., Prof. Dr., Entomolog. Institut E.T.H., Zürich 6.  
BOVEY, René, Dr., 18 Montagibert, Lausanne.  
BRETSCHER, Alfred, Dr. phil., Sekundarlehrer, Sonneg, Huttwil (Bern).  
\*BRITSCHGI, H., Heinrich Wirristr. 6, Aarau.  
\*BRUHIN, Herbert, Dr. phil., Gotthelfstr. 5, Basel.  
\*BRUNOLD, E., Frl., Dr. phil., Zoolog. Institut E.T.H., Zürich 6.  
1) \*BUCHER, Nelly, Frl., cand. phil., Letzistr. 46, Zürich 6.  
BÜCHI, Othmar, Dr., Conservateur du Musée d'hist. nat. Fribourg,  
60 Vignettaz, Fribourg.  
\*BURCKHARDT, Dietrich, Dr. phil., Im Dreiangel, Sempach.  
\*BURGDORFER, Willy, Dr. phil., Marignanostr. 94, Basel.  
\*BURLA, Hans, Dr. phil., Dufourstr. 159, Zürich 8.  
CHAPPUIS, P.-A., Dr., Lab. de zoologie, Faculté des Sciences, Toulouse,  
Haute-Garonne, France.  
\*CHEN, Pei-Shen, Dr. phil., Zoolog. Institut, Universität, Zürich 6.  
CUONY, Jean-Auguste, pharmacien, avenue de la Gare, Fribourg.  
\*CURRY, H. A., Dr., 620 Sheridan Blvd., Orlando, Fla., U.S.A.  
\*CWILICH, Rahel, Dr. phil., Zoolog. Anstalt, Basel.  
\*DELLA SANTA, Ed., professeur au Collège, Versoix, Genève.  
\*DETTELBACH, H. R., Dr., Northtroy St. 4724, Chicago 25, Ill., U.S.A.  
DOHRN, R., Prof. Dr., Stazione zoologica, Via nazionale, Napoli, Italia.  
DOTTRENS, E., Dr., Muséum d'Histoire naturelle, Genève.  
\*DOVAZ, Renée, 99 Florissant, Genève.  
DU BOIS, A.-M., Mlle., Dr., Laboratoire d'histologie, Ecole de médecine,  
Genève.  
DUBOIS, G., Dr., 33 avenue du 1<sup>er</sup> Mars, Neuchâtel.  
1) \*ERNST, Eberhard, cand. phil., Laufen (Bern).  
ESCHER, K., Prof. Dr., Hinterbergstr. 68, Zürich 44.  
\*EYMANN, Hermann, Riedweg 2, Bern.  
FAES, H., Dr., anc. directeur Station fédérale essais viticoles, Montagib-  
bert, Lausanne.  
FANKHAUSER, G., Dr., Dept. of Zoology, Princeton University, Prin-  
ceton, N.J., U.S.A.  
FAVRE, J., Dr., Muséum d'Histoire naturelle, Genève.  
FERRIÈRE, Ch., Dr., 57 route de Florissant, Genève.  
\*FIEDLER, Walter, Dr., assistant, Institut de Zool., Université, Fribourg.  
\*FISCHBERG, Michael, Dr., Dept. of Zoology, Oxford, England.  
\*FLORIN, J., Dr., Wiesentalstr. 6, St. Gallen.  
\*FLÜCKIGER, Edward, Dr., Physiolog. Anstalt, Universität, Basel.  
FORCART, L., Dr., Custos, Naturhist. Museum, Augustinergasse, Basel.  
\*FREI-GOESSLER, Mme, Dr., En Trembley, Prangins (Vaud).

- 1) \*FREYVOGEL, Dieter, cand. phil., Lange Gasse 41, Basel.  
\*FRITZ, Walter, Dr., Hackbergstr. 35, Riehen (Basel).  
FRITZ-NIGGLI, Hedi, Frau, Dr. phil., Bellararain 2, Zürich 38.  
1) FURRER, Martin, cand. phil., Glattfelden.  
1) \*GACOND, René, stud. phil., 53 Valangines, Neuchâtel.  
GALLÉRA, J., Dr., Institut d'Anatomie pathologique, Lausanne.  
\*GANDER, Ralf, Dr. phil., Postplatz, Altstätten (St. Gallen).  
GASCHEN, H., Dr., Institut de Bactériologie, Policlinique, Lausanne.  
1) \*GEIGER, Wolfgang, cand. phil., Vogesenstr. 3, Basel.  
GEIGY, R., Prof. Dr., Riehenstr. 394, Basel.  
GERBER, A., Dr., Zur Gempenfluh 64, Basel.  
\*GISI, Julie, Frl., Dr., Burgunderstr. 40, Basel.  
GISIN, Hermann, Dr., Muséum d'Histoire naturelle, Genève.  
\*GLOOR, H., Dr., Winterthurerstr. 52, Zürich 6.  
\*GÖHRINGER, Rudolf, Dr. phil., St. Jakobstr. 101, Basel.  
\*GRABER, Hans, Dr., Schwarzenbachweg 22, Zürich 49.  
1) \*GROBE, Dorrit, Frl., cand. phil., Zoolog. Anstalt, Basel.  
GUÉNIN, H.-A., Dr., chargé de cours, Institut de Zool., Université,  
Lausanne.  
GÜNTERT, H., Dr., Herrengasse, Schwyz.  
GUYÉNOT, E., Prof. Dr., Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.  
HADORN, E., Prof. Dr., Zoolog. Institut, Universität, Zürich 6.  
1) \*HALFF, L. A., Frl., cand. phil., St. Albananlage 37, Basel.  
1) \*HALLER (DE), G., lic. ès sc., 60a route de Frontenex, Genève.  
HALLER, P. H., Dr. phil., Gundeldingerstr. 91, Basel.  
HÄMMERLI-BOVERI, Victoire, Frau, Dr., Ottostr. 20, Chur.  
HANDSCHIN, Ed., Prof. Dr., Missionsstr. 9, Basel.  
HEDIGER, H., Prof. Dr., Zoolog. Garten, Basel.  
HERBIG-SANDREUTER, A., Frau, Dr., School of tropical medicine, Uni-  
versity of Puerto Rico, San Juan, Puerto Rico, U.S.A.  
1) \*HERZOG, Peter, stud. phil., Dornhägliweg 5, Arlesheim.  
\*HILFIKER, Adolf, Kölliken (Aargau.)  
\*HODLER, Felix, Dr., Sek.-Lehrer, Grosseholgweg 14, Gümligen (Bern).  
HOFFMANN, Lukas, Dr. phil., Tour du Valat, par Le Sambuc, B.d.Rh.,  
France.  
HOFMÄNNER, Barthol., Dr., Kanzlererstrasse, Frauenfeld.  
HOFSTETTER-NARBEL, Marguerite, Frau, Dr., Rehetobelstr. 30, St.  
Gallen.  
\*HUBER, A., Dr., Gymnasiallehrer, Holeletten 20, Basel.  
1) \*HUBER, Marianne, Frl., cand. phil., Zoolog. Anstalt, Basel.  
\*HUBER, W., Dr., Reiserstr. 59, Olten.  
1) \*HUGGEL, Hansjörg, cand. phil., Göbliweg 9, Münchenstein (Baselland).  
JENNI, Werner, Dr. phil., Gymnasiallehrer, Ottenbergstr. 36, Zürich 49.  
KAELIN, J., Prof. Dr., Institut de Zoologie, 24 Péroilles, Fribourg.  
KEISER, Fred., Dr., Marschalkenstr. 78, Basel.  
1) \*KIORTSIS, Vassilios, 54bis Malagnou, Genève.  
KNOPFLI, W., Dr., Stauffacherstr. 9, Zürich 4.

- \*KOCH, Joseph, Löbernstr. 17, Zug.  
\*KOCHER, Cl., Dr., Hebelstr. 49, Basel.  
\*KREBSER, W., Buchhändler, Thun.  
KÜENZI, W., Dr., Gymnasiallehrer, Kistlerweg 34, Bern.  
\*KUPKA, E., Dr., Zool. Institut, Universität, Graz, Oesterreich.  
\*LANG, Ernst M., Dr. med. vet., Zoolog. Garten, Basel.  
LEHMANN, F. E., Prof. Dr., Kuhnweg 10, Bern.  
1) \*LEMP, Margrit, Frl., cand. phil., Ryffstr. 49, Basel.  
\*LIBERT, Odette, 124 route de Chêne, Genève.  
\*LINDENMANN, Walter, Dr. phil., Kastanienweg 8, Münchenstein (Basel-land).  
LINDER, C., Dr., anc. prof., 31 avenue du Mont-d'Or, Lausanne.  
LOTMAR, Ruth, Frl., Dr., Institut f. physikal. Therapie, Kantonsspital, Zürich 32.  
\*LÜSCHER, M., Dr., Burgstr. 64, Riehen (Basel).  
MANDACH (VON), Erwin, Dr. med., Schützengraben 20, Schaffhausen.  
MATHEY, R., Prof. Dr., Institut de Zoologie, Université, Lausanne.  
MENZEL, R., Dr., Eidg. Versuchsanstalt, Wädenswil.  
MERMOD, G., Dr., Muséum d'Histoire naturelle, Genève.  
MEYER, Frieda, Frl., Dr., Weinigerstr. 27, Dietikon (Zürich).  
MEYER-HOLZAPFEL, M., Frau, Dr., Dalmaziquai 149, Bern.  
MICHEL, F., Dr., Rougemontweg 9, Thun 4.  
MISLIN, Hans, Prof. Dr., Kilchgrundstr. 26, Riehen (Basel).  
MONTET, Gabrielle, Mlle., Dr., Le Verger, Saint-Légier sur Vevey.  
MORGENTHALER, Hans, Dr. phil., Talbrännliweg 33, Bern-Liebefeld.  
MORGENTHALER, O., Prof. Dr., Talbrännliweg 33, Bern-Liebefeld.  
\*MOSER, Hermann, Dr., Carnegie Institution of Washington, Dept. of Genetics, Cold Spring Harbor, Long Island, N.Y., U.S.A.  
1) \*MÜLLER, Heinrich, cand. phil., Redernweg 1, Biel.  
MÜLLER, R., Dr., Helvetiastr. 21, Bern.  
1) \*MÜLLER, Walter, cand. phil., Kreuznagelweg 13, Muttentz (Basel-land).  
NADIG, Ad., Dr., Lyceum, Zuoz.  
1) \*NEF, W., cand. phil., Fichtenweg 5, Bern.  
\*NOLL, H., Dr., Schulstr. 32, Muttentz (Baselland).  
NÜESCH, H., Dr. sc. nat., Zoolog. Anstalt, Universität, Basel.  
\*PERRON, Rolf, Dr. phil., Tellstr. 60, Winterthur.  
\*PERROT, J.-L., Dr., Le Verez, Allaman (Vaud).  
PEYER, Bernh., Prof. Dr., Rosenbühlstr. 28, Zürich 44.  
\*PIQUET, J., Mlle., Dr., 25 boulevard Georges-Favon, Genève.  
PLATTNER, W., Dr., Schneebergstr. 4, St. Gallen.  
PONSE, Kitty, Mlle., Prof. Dr., Institut de Zoologie expér., 154 route de Malagnou, Genève.  
PORTMANN, Ad., Prof. Dr., Zoolog. Anstalt, Universität, Basel.  
\*PRUVOT-FOL, Mme., Dr., 12 rue de Fontenay, Sceaux, Seine, France.  
QUARTIER, Archibald, Inspecteur cantonal de la pêche, Neuchâtel.

- \*RAHM, Urs, Dr. phil., Centre Suisse de Recherches scientifiques en Côte d'Ivoire, Boîte postale 1303, Abidjan (Adiopodoumé), Côte d'Ivoire, Afrique.
- REICHENSPERGER, Aug., Prof. Dr., Löwenburgstr., 24, Bad Godesberg a/Rh. Deutschland.
- REIFF, M., Dr., Unterer Schellenberg 55, Riehen (Basel).
- REINHARDT, H., Dr., Rossbergstr. 30, Zürich 2.
- \*REY, A., Dr., 2 place Bourg-de-Four, Genève.
- \*RICKENBACHER, J., Dr. med., Anatom. Institut, Universität, Zürich 6.
- <sup>1)</sup> \*RICKENMANN, Engelbert, assistant, Institut de Zoologie, Fribourg.
- ROSIN, S., Dr., Zoolog. Institut, Universität, Bern.
- \*ROTH, Hermann, Dr., Haldenweg 36, Muri (Bern).
- \*RÖTHELI, Adolf, Dr., Solothurnstr., Büren a. Aare.
- \*SAGER, Esther, Frl., Dr. phil., Dept. of Zoology and comp. Anatomy, University, Oxford, England.
- <sup>1)</sup> \*SAUTER, Willi, cand. rer. nat., Zool. Institut E.T.H., Zürich 6.
- SCHAEPPI, Th., Dr., Mühlebachstr. 41, Zürich 8.
- SCHÄFFER, Käthe, Frl., Dr., Johns Hopkins University, School of Hyg. a. Publ. Health, Dept. of Bacteriology, 615 North Wolfe Street, Baltimore 5, Md., U.S.A.
- SCHAUB, S., Dr., Breisacherstr. 35, Basel.
- \*SCHENK, R., Dr. med., Anatom. Institut, Universität, Zürich 6.
- SCHIFFERLI, A., Dr. phil., Vogelwarte, Sempach.
- SCHINZ, H. R., Prof. Dr., Kurhausstr. 78, Zürich 32.
- \*SCHLEGEL-OPRECHT, Eva, Frau, Dr. phil., Brandschenkestr. 163, Zürich 2.
- <sup>1)</sup> \*SCHLOETH, Robert, cand. phil., Hölzlistr. 17, Binningen (Baselland).
- SCHMASSMANN, W., Dr., Kant. Wasserwirtsch. Exp., Langhagweg 7, Liestal.
- SCHMELZ, O., médecin-dent., 64 rue Léopold-Robert, La Chaux-de-Fonds.
- \*SCHMID, H., Dr. med., rue du Stand, Bienne.
- \*SCHMIDT-EHRENBERG, L., Frl., Dr., Susenbergstr. 93, Zürich 44.
- SCHNEIDER, Fritz, Dr. sc. nat., Eidg. Versuchsanstalt, Wädenswil.
- SCHÖNMANN, W., Dr., Kloosweg 64, Biel.
- SCHOPFER, W. H., Prof. Dr., Jubiläumsstr. 57, Bern.
- SEILER-NEUENSCHWANDER, J., Prof. Dr., Zoolog. Institut E.T.H., Zürich 6.
- \*SOBELS, F. H., Dr. phil., Genetisch Instituut der Rijks-Universiteit, Stationstr. 9, Utrecht, Holland.
- \*STAIGER, Hansrudolf, Dr. phil., Max Planck-Institut f. Meeres-Biologie, Anton Dohrnweg, Wilhelmshaven, Deutschland.
- \*STAUFFER, Erwin, Dr., In den Klosterreben 48, Basel.
- STEINER-BALTZER, A., Dr., Gymnasiallehrer, Rabentalstr. 51, Bern.
- STEINER, G., Dr., Division of Nematology, Bureau of Plant Industry, Dept. of Agriculture, Washington, D.C., U.S.A.
- STEINER, H., Prof. Dr., Heilighüsli 10, Zürich 53.

- STEINMANN, P., Dr., Prof. a.d. Kantonsschule, Aarau.  
\*STEMMLER-MORATH, Carl, Weiherhofstr. 132, Basel.  
1) \*STOHLER, Harro, cand. phil., Margarethenstr. 63, Binningen (Basel-land).  
STOHLER, R., Dr., 1584 Milvia St., Berkeley, Calif., U.S.A.  
\*STOLL, Eva, Frl., Dr., Weinplatz 3, Zürich 1.  
STRAUSS, F., Dr. med., Stadtbachstr. 46, Bern.  
1) \*STUDER, Marcel, 49 Croix-Blanche, Les Verrières.  
SUTTER, Ernst, Dr., Naturhist. Museum, Augustinergasse, Basel.  
\*TABAN, Charles, 7 Pont-de-Ville, Chêne-Bougeries, Genève.  
\*TAILLARD, Willy, médecin, Dr. ès sc., 8 route de Malagnou, Genève.  
1) \*TARDENT, P., cand. phil., Bleienbachstr. 12, Langenthal.  
1) \*THÉLIN, Luc, 82 chemin des Fours, Cologny, Genève.  
\*THOMANN, Otto, Dr. phil., Dufourstr. 26, Zollikon (Zürich).  
\*TOBLER, Albert, Dr., Bungertweg, Küsnacht (Zürich).  
TÖNDURY, G., Prof. Dr., Höhest. 69, Zollikon (Zürich).  
\*TSCHUMI, Pierre, Weissenbühlweg 29, Bern.  
VALLETTE, M., Mlle., Dr., 2 rue du Cloître, Genève.  
\*VIQUERAT-FERRAZZINI, Denyse, 4 rue Ch.-Giron, Genève.  
VONWILLER, P., Dr., Salmenweg, Rheinau (Zürich).  
1) \*WACKERNAGEL, Hans, cand. phil., Sonnenweg 2, Basel.  
1) \*WAGNER-JEVSEENKO, Olga, Frau, cand. phil., Bättwilerstr. 3, Basel.  
\*WALDER, Paul, Dr., Sek.-Lehrer, Richterswil (Zürich).  
WEBER, Rudolf, Dr. phil., Zoolog. Institut, Universität, Bern.  
1) \*WEIDMANN, Ulrich, cand. phil., Bolleystr. 44, Zürich 6.  
WELTI, E., Mme., Dr., chemin des Voirons, Grange-Falquet, Genève.  
WERDER, O., Dr., Kirchlweg 8, St. Gallen 10.  
WETTSTEIN, E., Prof. Dr., Freiestr. 139, Zürich 32.  
1) \*WIESINGER, Dorothee, Frl., cand. phil., Rigistr. 56, Basel.  
WIESMANN, R., Dr., Wilhelm Denzstr. 52, Binningen (Baselland).  
WILDHABER, M.-A., Dr. pharm., rue de l'Orangerie, Neuchâtel.  
\*WIRZ, Käthi, Frl., Dr., Labor. Arago, Banyuls s/Mer, Pyr. orient., France.  
1) \*WIZINGER, Hans, stud. phil., Birsigstr. 137, Basel.  
\*WOKER, Hanspeter, Dr., Hochstr. 39, Zürich 44.  
\*WUTHRICH, M., Mlle., assistante à l'Inspectorat de la Chasse et de la Pêche, Neuchâtel.  
ZEHNTNER, L., Dr., Reigoldswil (Baselland).  
ZESIGER, Fred, 123 rue du Progrès, La Chaux-de-Fonds.  
ZINKERNAGEL, R., Dr., Sieglinweg 12, Riehen (Basel).  
1) \*ZWICKY, Karl, cand. phil., Zoolog. Institut, Universität, Zürich 6.

Les membres dont le nom est précédé d'un \* ne font pas partie de la Société helvétique des Sciences naturelles.

Ceux dont le nom est précédé d'un 1) bénéficient de la demi-cotisation consentie aux étudiants.

Prière de communiquer les changements d'adresse au trésorier, M. le D<sup>r</sup> H.-A. GUÉNIN, Institut de Zoologie, Université, Lausanne.









REVUE SUISSE  
DE  
ZOOLOGIE





R 454  
T. 60  
N.H.

# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD

Conservateur de zoologie et malacologie

ET

ÉMILE DOTTRENS

Conservateur de zoologie des vertébrés  
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

TOME 60

Avec 10 planches

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1953



# TABLE DES MATIÈRES

du Tome 60

---

## Fascicule 1. Mars 1953.

N <sup>os</sup>		Pages
1.	Emile GUYÉNOT et Mathilde DANON. Chromosomes et Ovocytes de Batraciens. Etude cytologique et au microscope électronique. Avec les planches 1 à 6, et 67 figures dans le texte . . . . .	1
2.	G. MERMOD. Les Types de la Collection Lamarck au Muséum de Genève. Mollusques vivants, IV. Avec 47 figures dans le texte . . . . .	131

## Fascicule 2. Mai 1953.

3.	Jacques DE BEAUMONT. Le genre <i>Olgia</i> Radoszk. ( <i>Hym. Sphecid.</i> ). Avec 14 figures dans le texte . . . . .	205
4.	Robert MATHEY. Les Chromosomes des Muridae. Révision critique et matériaux nouveaux pour servir à l'histoire de l'évolution chromosomique chez ces rongeurs. Avec les planches 7 à 10 groupant 84 microphotographies, 98 figures et 5 schémas dans le texte . . . . .	225
5.	M. THIÉBAUD. Les espèces du groupe du <i>Cyclops strenuus</i> constatées en Suisse. Avec 20 figures dans le texte . . . . .	285
6.	Vassili KIORTSIS. Potentialités du territoire patte chez le Triton (adultes, larves, embryons). Avec 38 figures dans le texte . . . . .	301

## Fascicule 3. Juillet 1953.

7.	M. EISENTRAUT. Der Winterschlaf, ein Problem der Wärme-regulation . . . . .	411
8.	E. FAURÉ-FREMIET. L'hypothèse de la sénescence et les cycles de réorganisation nucléaire chez les Ciliés . . . . .	426
9.	R. GEIGY. Die genitale Übertragung der Rückfallfieber-Spirochaete durch die Zecke <i>Ornithodoros moubata</i> . . . . .	438

Nos		Pages
10.	H. HEDIGER. Vorbemerkungen zum Besuch des neuen Elefantenhauses im Basler Zoologischen Garten . . .	439
11.	Peter BOPP. Zur Abhängigkeit der Inferioritätsreaktionen vom Sexualzyklus bei weiblichen Cynocephalen. Mit 5 Textabbildungen . . . . .	441
12.	M. REIFF. Differenzierungen im ökologischen Verhalten bei Wanderrattenpopulationen. (Mit 2 Abbildungen.) . .	447
13.	E. DOTRENS. Contribution à la connaissance du Weissfelchen de l'Untersee. (Genre <i>Coregonus</i> Salmonid.) (Avec 5 figures dans le texte.) . . . . .	452
14.	H.-A. GUÉNIN. Les chromosomes sexuels multiples du <i>Blaps Polychresta</i> Forst. (Col. Ténébr.) (Avec 13 figures dans le texte.) . . . . .	462
15.	R. MATHEY. A propos de la polyploïdie animale: réponse à un article de C. D. DARLINGTON . . . . .	466
16.	H. STEINER und E. STOLL. Die Krallen und Hornpapillen des Pyrenäenmolches, <i>Euproctus asper</i> (Dugès). Ein Beitrag zur Frage des Homologiebegriffes (Beziehungen zwischen Anlagepotenzen und Enddifferenzierungen). (Mit 5 Figuren im Text.) . . . . .	472
17.	Edw. FLÜCKIGER. Untersuchungen über die Temperaturregulation der Ratten bei Sauerstoffmangel. (Mit 4 Abbildungen.) . . . . .	482
18.	F. E. LEHMANN. Konkurrenz- und Schwelleneffekte bei der Realisierung von Körper- und Organgestalten . . . .	490
19.	P. TSCHUMI. Ontogenetische Realisationsstufen der Extremitäten bei <i>Xenopus</i> und die Interpretation phylogenetischer Strahlenreduktionen bei Wirbeltieren. (Mit 4 Textabbildungen.) . . . . .	496
20.	E. HADORN und E. STUMM-ZOLLINGER. Untersuchungen zur biochemischen Auswirkung der Mutation „ <i>letal-translucida</i> “ ( <i>ltr</i> ) von <i>Drosophila melanogaster</i> . (Mit 2 Textabbildungen.) . . . . .	506
21.	P. S. CHEN. Die Entwicklung des Ursegmentmaterials von <i>Bombinator</i> im Tritonkeim (Transplantationen im Gastrulastadium). (Mit 6 Textabbildungen.) . . . . .	516
22.	M. LÜSCHER. Kann die Determination durch eine monomolekulare Reaktion ausgelöst werden? (Mit 4 Textabbildungen.) . . . . .	524
23.	Heinz LÜDTKE. Retinomotorik und Adaptationsvorgänge beim Rückenschwimmer ( <i>Notonecta glauca</i> L.). (Mit 6 Textabbildungen.) . . . . .	528

N <sup>os</sup>		Pages
24.	G. BIRUKOW. Photogeometaktische Transpositionen bei <i>Geotrupes silvaticus</i> Panz. Mit 3 Textabbildungen . . .	535
25.	Etienne WOLFF. Les phénomènes d'induction dans la régénération des planaires d'eau douce. (Avec 3 figures dans le texte.) . . . . .	540
26.	J. GALLERA. L'action de l'urée sur les compétences cérébrogènes et sensorielles de l'ectoblaste. (Avec 6 figures dans le texte et 2 tableaux.) . . . . .	547
27.	M. THIÉBAUD. Les Entomostracés de la Vieille-Thièle à Meienried et des environs de Bienne. (Avec 53 figures dans le texte.) . . . . .	567
28.	Eugène BUJARD. L'ovaire de Cobaye. (Etudes statistiques des follicules ovariens.) . . . . .	615
29.	H. L. HOFFMANN. Form und Entstehung des Zeichnungsmusters dunenjunger Flussschwaben ( <i>Sterna hirundo</i> ). (Mit 16 Textabbildungen und 4 Tabellen.) . . . . .	653

---

# TABLE DES AUTEURS

PAR

## ORDRE ALPHABÉTIQUE

	Pages
BEAUMONT, Jacques DE. Le genre <i>Olgia</i> Radoszk. ( <i>Hym. Sphecid.</i> ). Avec 14 figures dans le texte . . . . .	205
BIRUKOW, G. Photogeomenotaktische Transpositionen bei <i>Geotrupes silvaticus</i> Panz. Mit 3 Textabbildungen . . . . .	535
BOPP, Peter. Zur Abhängigkeit der Inferioritätsreaktionen vom Sexualzyklus bei weiblichen Cynocephalen. Mit 5 Textabbildungen . . . . .	441
BUJARD, Eugène. L'ovaire de Cobaye. (Etudes statistiques des follicules ovariens.) . . . . .	615
CHEN, P. S. Die Entwicklung des Ursegmentmaterials von <i>Bombinator</i> im Tritonkeim (Transplantationen im Gastrulastadium). (Mit 6 Textabbildungen.) . . . . .	516
DOTTRENS, E. Contribution à la connaissance du Weissfelchen de l'Untersee. (Genre <i>Coregonus</i> , Salmonid.) (Avec 5 figures dans le texte.) . . . . .	452
EISENTRAUT, M. Der Winterschlaf, ein Problem der Wärmeregulation . . . . .	411
FAURÉ-FREMIET, E. L'hypothèse de la sénescence et les cycles de réorganisation nucléaire chez les Ciliés . . . . .	426
FLÜCKIGER, Edw. Untersuchungen über die Temperaturregulation der Ratten bei Sauerstoffmangel. (Mit 4 Abbildungen.) . . . . .	482
GALLERA, J. L'action de l'urée sur les compétences cérébrogènes et sensorielles de l'ectoblaste. (Avec 6 figures dans le texte et 2 tableaux.) . . . . .	547
GEIGY, R. Die genitale Übertragung der Rückfallfieber-Spirochaete durch die Zecke <i>Ornithodoros moubata</i> . . . . .	438
GUÉNIN, H.-A. Les chromosomes sexuels multiples du <i>Blaps polychresta</i> Forst. (Col. Ténébr.) (Avec 13 figures dans le texte.) . . . . .	462

	Pages
GUYÉNOT, Emile et DANON, Mathilde. Chromosomes et Ovocytes de Batraciens. Etude cytologique et au microscope électronique. Avec les planches 1 à 6, et 67 figures dans le texte	1
HADORN, E. und STUMM-ZOLLINGER, E. Untersuchungen zur biochemischen Auswirkung der Mutation « <i>letal-translucida</i> » ( <i>ltr</i> ) von <i>Drosophila melanogaster</i> . (Mit 2 Textabbildungen.)	506
HEDIGER, H. Vorbemerkungen zum Besuch des neuen Elefantenhauses im Basler Zoologischen Garten . . . . .	439
HOFFMANN, H. L. Form und Entstehung des Zeichnungsmusters dunenjunger Flusseeeschwalben ( <i>Sterna hirundo</i> ). (Mit 16 Textabbildungen und 4 Tabellen.) . . . . .	653
KIORTSIS, Vassili. Potentialités du territoire patte chez le Triton (adultes, larves, embryons). Avec 38 figures dans le texte	301
LEHMANN, F. E. Konkurrenz- und Schwelleneffekte bei der Realisierung von Körper- und Organgestalten . . . . .	490
LÜSCHER, M. Kann die Determination durch eine monomolekulare Reaktion ausgelöst werden ? (Mit 4 Textabbildungen.)	524
LÜDTKE, Heinz. Retinomotorik und Adaptationsvorgänge beim Rückenschwimmer ( <i>Notonecta glauca</i> L.). Mit 6 Textabbildungen . . . . .	528
MATHEY, Robert. Les Chromosomes des Muridae. Révision critique et matériaux nouveaux pour servir à l'histoire de l'évolution chromosomique chez ces rongeurs. Avec les planches 7 à 10 groupant 84 microphotographies, 98 figures et 5 schémas dans le texte . . . . .	225
— A propos de la polyploïdie animale: réponse à un article de C. D. DARLINGTON. . . . .	466
MERMOD, G. Les Types de la Collection Lamarek au Muséum de Genève. Mollusques vivants, IV. Avec 47 figures dans le texte . . . . .	131
REIFF, M. Differenzierungen im ökologischen Verhalten bei Wanderrattenpopulationen. (Mit 2 Abbildungen.) . . . .	447
STEINER, H. und STOLL, E. Die Krallen und Hornpapillen des Pyrenäenmolches, <i>Euproctus asper</i> (Dugès). Ein Beitrag zur Frage des Homologiebegriffes (Beziehungen zwischen Anlagepotenzen und Enddifferenzierungen). (Mit 5 Figuren im Text.) . . . . .	472
THIÉBAUD, M. Les espèces du groupe du <i>Cyclops strenuus</i> constatées en Suisse. Avec 20 figures dans le texte . . . . .	285
— Les Entomostracés de la Vieille-Thièle à Meienried et des environs de Bienne. (Avec 53 figures dans le texte.) . . .	567

	Pages
Tschumi, P. Ontogenetische Realisationsstufen der Extremitäten bei <i>Xenopus</i> und die Interpretation phylogenetischer Strahlenreduktionen bei Wirbeltieren. (Mit 4 Textabbildungen.) . . . . .	496
Wolff, Etienne. Les phénomènes d'induction dans la régénération des planaires d'eau douce. (Avec 3 figures dans le texte.)	540

---





Tome 60

Fascicule 1 (Nos 1-2)

Mars 1953

# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD

Conservateur de zoologie et malacologie

et

ÉMILE DOTRENS

Conservateur de zoologie des vertébrés  
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.



GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1953

# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 60. En cours de publication.

---

	Pages
N <sup>o</sup> 1. Emile GUYÉNOT et Mathilde DANON. Chromosomes et Ovocytes de Batraciens. Etude cytologique et au microscope électronique. Avec les planches 1 à 6, et 67 figures dans le texte .	1
N <sup>o</sup> 2. G. MERMOD. Les Types de la Collection Lamarck au Muséum de Genève. Mollusques vivants, IV. Avec 47 figures dans le texte . . . . .	131

---

## Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 60.—

Union postale Fr. 65.—

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

Travaux de l'Institut de zoologie et d'anatomie comparée de  
l'Université de Genève.

*Directeur*: M. le professeur E. GUYÉNOT.

---

## Chromosomes et Ovocytes de Batraciens

Etude cytologique et au microscope électronique

par

**Emile Guyénot et Mathilde Danon**

avec les planches 1 à 6, et 67 figures dans le texte.

---

Travail exécuté grâce à des subventions (1949-1951) de la Confédération Helvétique au titre de l'Encouragement aux recherches scientifiques.

---

Travail achevé en 1952 et publié grâce à une subvention de la « Donation Georges et Antoine Claraz, instituta et curata Johannis Schinz professoris auspiciis ».

---

(Manuscrit déposé le 5 décembre 1952.)

## SOMMAIRE

	Pages
<i>Introduction</i> . . . . .	4

## PREMIÈRE PARTIE

**Etude cytologique des ovaires de *T. cristatus***

<i>Introduction</i> . . . . .	7
CHAPITRE I. <i>Description générale</i> . . . . .	8
I. Ovaires de larves de Tritons . . . . .	8
II. Ovaires de Tritons immatures . . . . .	12
a) Immédiatement après la métamorphose . . . . .	12
b) Quelques mois après la métamorphose . . . . .	17
III. Ovaires de Tritons adultes . . . . .	19
CHAPITRE II. <i>Macronucléoles, nucléoles, filaments nucléoplasmiques</i>	
I. Macronucléoles . . . . .	21
II. Nucléoles périphériques . . . . .	31
III. Filaments nucléoplasmiques . . . . .	40
CHAPITRE III. <i>Les chromosomes</i> . . . . .	42
I. Chromosomes filamenteux . . . . .	42
II. Chromosomes vilieux . . . . .	44
III. Passage des chromosomes vilieux aux chromosomes plumeux . . . . .	49
IV. Les chromosomes plumeux . . . . .	55
V. La vésicule germinative à la fin de la vitellogenèse . . . . .	58

## DEUXIÈME PARTIE

CHAPITRE IV. <i>L'ovogenèse de <i>Rana temporaria</i></i> . . . . .	71
I. Cycle et description des stades . . . . .	71
II. Apparition des filaments nucléoplasmiques . . . . .	74
III. Types d'ovocytes (D à I) . . . . .	78

	Pages
IV. Comparaison avec l'ovogenèse du Triton . . . . .	90
a) Les chromosomes . . . . .	90
b) Les filaments nucléoplasmiques . . . . .	91
c) Les nucléoles . . . . .	93

### TROISIÈME PARTIE

#### CHAPITRE V. *Etude des noyaux d'ovocytes sur le vivant ou non fixés*

I. Observations au microscope ordinaire . . . . .	95
A. Ovocytes de Triton . . . . .	95
B. Ovocytes de Grenouille . . . . .	98
II. Examens faits à l'aide du contraste de phase . . . . .	99
A. Les chromosomes vus au contraste de phase . . . . .	101
a) Chromosomes granuleux . . . . .	101
b) Chromosomes en fil de fer barbelé . . . . .	101
c) Chromosomes en moisissure . . . . .	102
d) Chromosomes plumeux . . . . .	102
B. Les nucléoles . . . . .	104

### QUATRIÈME PARTIE

CHAPITRE VI. <i>Etudes faites au microscope électronique</i> . . . . .	107
I. Conditions générales . . . . .	107
II. Historique et technique . . . . .	108
III. Les chromosomes vus au microscope électronique . . . . .	112
IV. Description des photographies obtenues au microscope électronique . . . . .	116
<i>Conclusions</i> . . . . .	119
<i>Auteurs cités</i> . . . . .	126

## INTRODUCTION

Ce travail a été poursuivi pendant les années 1949 à 1951, à l'aide de subventions accordées par la Confédération au titre de l'Encouragement aux recherches scientifiques. Elles ont permis de rétribuer un aide-physicien et une aide-biologiste et d'acheter des appareils, en tout premier lieu un microscope à contraste de phase qui nous a rendu des services éminents. Nous exprimons notre gratitude à M. le Dr ZIPFEL, Délégué aux possibilités de travail, et à MM. les membres de la Commission pour l'Encouragement des recherches scientifiques, pour le bienveillant intérêt qu'ils nous ont témoigné et l'appui précieux qu'ils nous ont accordé. Nous espérons que nos résultats, tout particulièrement l'emploi de techniques nouvelles montrant la possibilité d'étudier certaines structures fines de la cytologie animale à l'aide du microscope électronique, justifieront la confiance qui nous a été faite.

L'étude cytologique a été continuée et achevée en 1952, grâce à une subvention de la Donation Georges et Antoine Claraz qui a bien voulu, en outre, assurer les frais de la publication et de l'illustration de ce mémoire. Nous adressons au Kuratorium de la Donation nos sincères remerciements.

L'étude faite au microscope électronique a été réalisée, avec l'appareil construit par la maison Trüb Taüber A.G. de Zurich, dans l'Institut de Physique de l'Université où nous avons trouvé auprès de M. le professeur R. EXTERMANN et de M. E. KELLENBERGER, Directeur du Département de biophysique, un aimable accueil et de précieux conseils. Nous leur exprimons notre gratitude. Nous remercions également M. le Professeur J. WEIGLÉ qui nous a beaucoup encouragés à entreprendre ces recherches.

Primitivement, ce travail avait simplement pour but d'essayer de voir au microscope électronique les chromosomes des ovocytes de *Triton cristatus* à des stades où l'examen au microscope ordinaire, sur le vivant ou après coloration du noyau entier, ne montrait aucune trace des filaments chromatiques, dont cependant la pérennité nous paraissait certaine.

L'emploi d'un microscope à contraste de phase, dont nous

n'avons pu disposer qu'au cours de la seconde année, a renversé complètement nos vues initiales. Là où le microscope ordinaire ne révèle rien, le contraste de phase permet de voir aisément des chromosomes, constitués d'abord par une simple file de chromomères, puis acquérant l'état villosité avant de devenir les classiques chromosomes plumeux ou en écouvillon (lampbrush chromosomes). Il y a cependant toujours une phase de l'évolution des ovocytes où les chromosomes sont si fins, constitués par une longue file de chromomères si petits, si éloignés les uns des autres, que ces chromosomes peuvent rester invisibles.

Nous nous sommes rendu compte, en raison de certaines observations faites au contraste de phase (nucléoles, filaments nucléoplasmiques, poils de chromosomes), que nous devions, parallèlement aux études effectuées avec le microscope électronique, reprendre, sur le plan cytologique, toute l'étude des ovocytes de Batraciens (*Triton cristatus*, *Rana temporaria*), afin de pouvoir interpréter plus exactement les images observées au microscope électronique. C'est sur une triple étude des noyaux d'ovocytes sur le vivant et au contraste de phase, d'ovaires fixés, coupés et colorés, enfin de chromosomes isolés et examinés au microscope électronique, que reposent nos résultats.

Les recherches effectuées à l'aide du microscope électronique se sont révélées particulièrement difficiles et souvent décevantes. Commencées en 1947 avec J. DINICHERT et M. ZALOKAR, elles ont été poursuivies, sans discontinuer, de 1948 à 1951. Il fut nécessaire de mettre au point des techniques nouvelles. L'emploi du liquide de Ringer montra que ce milieu de conservation était inadéquat, car les poils des chromosomes ne s'y conservent pas ou y sont altérés gravement. Les conditions d'observation, sur des préparations desséchées à fond et maintenues dans un vide extrêmement poussé, rendaient plus grandes ces difficultés. La centrifugation des chromosomes isolés a rendu nécessaire l'emploi de dispositifs particuliers, établis avec la collaboration très appréciée de M. E. KELLENBERGER. Ce traitement, nécessairement brutal, ne permet pas cependant de conserver en place les poils des chromosomes. Il fallut pour l'étude des chromosomes plumeux, utiliser une autre technique, très simple sans doute, mais à laquelle il fallait penser. Le moment venu, nous décrirons en détail les techniques que nous avons employées.

Nous avons actuellement la satisfaction d'avoir obtenu une représentation claire de l'histoire des noyaux d'ovocytes, dont plusieurs points avaient échappé aux auteurs, et de pouvoir établir un parallélisme très complet entre les images fournies par les trois moyens de recherche que nous avons utilisés.

## PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE CYTOLOGIQUE DES OVAIRES DE *T. CRISTATUS*

## INTRODUCTION

Nous commencerons par cette étude parce que, si elle a déjà été l'objet de nombreuses recherches classiques, c'est elle qui nous fournira les données de base pour l'interprétation des images électroniques. Les résultats des auteurs qui nous ont précédés (SCHULTZE, 1887; BORN, 1892; RÜCKERT, 1898; CARNOY et LEBRUN, 1897 à 1900; LUBOSCH, 1902; JANSSENS, 1904; MARÉCHAL, 1906; KING, 1908; BRACHET, 1929, 1940; KOLTZOFF, 1938; PAINTER, 1940; RIS, 1945; DODSON, 1948; DURYEE, 1950; etc.) sont trop connus pour que nous nous croyions obligés de donner, après tant d'autres, un exposé bibliographique. Nous nous contenterons de faire allusion à ces recherches, lorsque cela paraîtra nécessaire, à l'occasion de l'étude de certains points particuliers.

*Technique.* Les ovaires de larves de *T. cristatus*, de Tritons immatures et adultes, ceux de *Rana temporaria* ont été traités par divers fixateurs: liquide de Bouin, de Tellyesniczky, de Zenker, de Helly, de Carnoy, sublimé acétique; nous avons surtout utilisé le liquide de Kahle, modifié par Smith et dont nous rappellerons la formule:

Alcool 100° . . . . .	100 parties
Acide acétique glacial . . . . .	7 »
Formol 40% . . . . .	40 »

Ce liquide donne une fixation déplorable du cytoplasme, mais conserve fort bien les noyaux, notamment les filaments nucléoplasmiques et les chromosomes. Il nécessite une technique un peu spéciale d'inclusion, la déshydratation étant réalisée dans des mélanges d'alcool éthylique et d'alcool *n*-butylique, à pourcentage croissant d'alcool butylique. On utilise ensuite l'alcool butylique seul (avec 4% de phénol) et un mélange à parties égales de paraffine et d'alcool butylique.

Les coupes ont été, suivant le but à atteindre, épaisses (12  $\mu$ ) ou plus fines (6  $\mu$ ).

Le colorant que nous avons le plus généralement utilisé est évidemment l'hématoxyline ferrique qui donne les figures les plus nettes et les plus lisibles. Cependant, cette coloration est peu spécifique. Nous avons régulièrement utilisé la coloration de Feulgen, caractéristique des nucléoprotéiques à base d'acide désoxyribonucléique, suivie ou non d'une teinture de contraste par le vert lumière ou le jaune de méthanile, ainsi que la coloration par le vert de méthyle-pyronine. Les autres colorants utilisés ont été le Giemsa, avec ou sans May-Grünwald, le panchrome de Laveran, la méthode de Gram, le liquide de Mann (bleu de méthyle-éosine), l'azan (azocarmin-bleu d'aniline-orange), le bleu de toluidine, le liquide de Dominici (bleu de toluidine-orange-éosine), le bleu polychrome de Unna, parfois l'hémalum-éosine.

Malheureusement, comme un grand nombre de formations (macronucléoles, nucléoles périphériques jeunes, filaments nucléoplasmiques, poils des chromosomes) ne contiennent ni acide désoxyribonucléique, ni acide ribonucléique et sont vraisemblablement formées de simples protéines, les diverses techniques utilisées ne permettent guère d'en préciser la nature, indiquant seulement des degrés différents d'acidophilie, de basophilie ou d'oxyphilie. Il y a là une lacune qui sera peut-être comblée ultérieurement par l'emploi de méthodes microchimiques. Les quelques essais que nous avons tentés dans cette direction ne nous ont donné aucun résultat appréciable.

## CHAPITRE PREMIER

### Description générale.

Nous donnerons d'abord une vue d'ensemble des phénomènes qui se passent pendant l'ovogenèse de *T. cristatus*, nous réservant d'étudier ensuite, de façon plus détaillée, chacun des processus.

#### I. OVAIRES DE LARVES DE TRITON.

a) Les plus jeunes stades sont représentés par une bandelette génitale, creusée de la poche ovarique et dont les parois ne ren-

ferment que des cellules germinales primordiales et des éléments mésenchymateux.

Très volumineuses, mesurant 25 à 30  $\mu$ , les cellules germinales primordiales (fig. 1, g) possèdent un énorme



FIG. 1.

Cellule germinale primordiale (g) et stades prémeiotiques dans l'ovaire d'une larve de *T. cristatus*: Z, Stade zygotène; p, stades pachytènes contractés; p', début de la détente des chromosomes pachytènes; s, strepsiténie; s', début de la période de croissance, montrant des paires de chromosomes avec chiasmés ( $\times 1.095$ ).

noyau lobé renfermant deux, trois, plus rarement quatre nucléoles. Ceux-ci se colorent fortement par l'hématoxyline ferrique, mais restent incolores après le Feulgen. Ils sont rubis lors de la coloration par le Mann et, dans les préparations traitées par l'hémalun-éosine et convenablement différenciées, ils sont rouges.

Ces nucléoles paraissent donc être de vrais nucléoles ou plasmosomes. Ils représentent vraisemblablement l'origine des macronucléoles que nous rencontrerons dans la vésicule germinative des ovocytes en croissance.

b) Dans les larves plus âgées, l'ovaire montre les différents stades de la *préméiose* qui ne présentent rien de très particulier. A la zygoténie (fig. 1, z), les chromosomes, constitués par un très fin chromonème et une file de chromomères, sont étroitement accolés ou enroulés l'un autour de l'autre, par paires. Les sommets des anses sont tous orientés vers un pôle du noyau (stade en bouquet), tandis qu'à l'autre extrémité les filaments jumelés gardent quelque indépendance. Les nucléoles sont visibles, disposés contre la paroi nucléaire.

Pendant la pachyténie, les chromosomes bivalents conservent d'abord l'orientation du stade précédent, puis se disposent plus irrégulièrement, offrant l'image d'un faux spirème (fig. 1, p et fig. 2, a). Ces *gemi* subissent une contraction qui les raccourcit en augmentant nettement leur diamètre: les chromomères jumelés forment des bandes transversales larges et épaisses. Nous n'avons jamais vu de stade synapsis. Les ovocytes au stade pachytène mesurent 25 à 28  $\mu$ , leurs noyaux 20 à 25  $\mu$ . On rencontre à peu près toujours le même nombre de nucléoles collés contre la paroi. Souvent, on en voit un ou deux qui sont plus volumineux.

Les éléments pachytènes se détendent, s'allongent (fig. 1, p' et fig. 2, b). Aussitôt commence la croissance de l'ovocyte. Celui-ci ne mesure encore que 30 à 35  $\mu$  quand, dans le noyau légèrement dilaté (27 à 29  $\mu$ ), on voit les éléments des *gemi* s'écarter l'un de l'autre (fig. 1, s et fig. 2, c, d), en restant unis entre eux par des chiasmés.

A aucun moment, pendant cette phase de strepsiténie, les constituants des paires ne se montrent dédoublés en deux chromatides. Les chromosomes, groupés en douze paires, s'allongent. Les chromomères restent épais, fortement colorables, disposés en file sur un chromonème invisible; ils se teignent intensément en

noir par l'hématoxyline ferrique, en rouge par le Feulgen. Les deux colorations donnent des images superposables (fig. 2, *e, f, g* et fig. 26, *a, b*). Les chiasmés restent parfaitement visibles, même lorsque les chromosomes se sont encore allongés, dans les plus

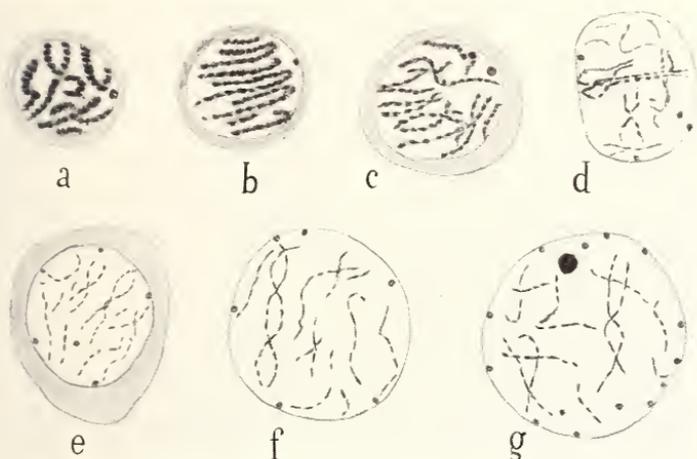


FIG. 2.

Ovaire de larve de *T. cristatus*: *a* et *b*, stades de pachyténie (noyau = 20  $\mu$ ); *c* et *d*, strepsiténie (noyau = 22  $\mu$ ); *e* à *g*, début de la croissance des ovocytes (noyaux: 30 à 35  $\mu$ ): paires de chromosomes avec chiasmés ( $\times$  730).

gros ovocytes qui mesurent 50 à 60  $\mu$  et ont des noyaux de 35 à 45  $\mu$  (fig. 1, *s'*; fig. 2, *g*).

Ces noyaux ont un nucléoplasme clair, dans lequel les chromosomes strepsiténes, unis par des chiasmés et de longueurs différentes, paraissent occuper des situations relatives définies. Le nombre des nucléoles disposés le long de la membrane nucléaire augmente, tandis qu'un, deux ou trois ont déjà abandonné la périphérie, s'accroissent et acquièrent l'aspect de macronucléoles (fig. 1, *s'*; fig. 2, *g*). Ni les nucléoles périphériques, ni les macronucléoles, ni les chromonèmes des chromosomes ne se colorent par le Feulgen. Seuls, les chromomères discontinus sont d'un beau rouge (fig. 26, *a, b*). Après coloration par le vert de méthyle-pyronine, les chromomères se teignent en bleu-vert, le cytoplasme en rose: les nucléoles périphériques et les macronucléoles ne se colorent pas; ils restent gris pâle. A ce moment, il n'y a,

en somme, d'acide désoxyribonucléique que dans les chromomères des chromosomes.

## II. OVAIRES DE TRITONS IMMATURES.

### a) Immédiatement après la métamorphose.

Nous décrivons les ovaires du Triton immature n° 57, fixés le 18 septembre au Tellyesniczky, 48 heures après la métamorphose d'une larve élevée au laboratoire.

L'aspect de ces ovaires est très homogène. S'il existe, ça et là, des ilots de cellules germinales primordiales et de stades pré-meiotiques, la quasi-totalité de l'organe est formée d'ovocytes de même taille, mesurant 130 à 135  $\mu$  et présentant la même différenciation.

Les noyaux (65 à 80  $\mu$ ) ont maintenant un nombre beaucoup plus élevé de nucléoles périphériques. On en compte en moyenne 17 sur les coupes de 6  $\mu$  d'épaisseur, ce qui correspond approximativement, pour l'ensemble du noyau, à 200-225 nucléoles. Dans les noyaux d'ovocytes larvaires, mesurant environ 45  $\mu$ , les coupes de même épaisseur n'en contiennent que 6 à 12 (moyenne 9) soit, en moyenne, 60 pour l'ensemble du noyau. Le nombre de ces formations a presque quadruplé.

N'ayant pas eu l'occasion d'étudier des stades intermédiaires, nous n'avons pu nous rendre compte de la façon dont s'est produit cet accroissement numérique. Provient-il d'une simple multiplication des nucléoles périphériques *in situ*, comme la chose s'observera plus tard ? Les nouveaux nucléoles se forment-ils à l'intérieur du noyau, au contact des chromosomes, comme l'admettent divers auteurs ?

En effet, J. BRACHET (1940), étudiant l'ovogénèse de *Rana fusca*, *R. esculenta*, *Triton cristatus*, *T. alpestris*, a vu, dans les ovocytes de 100  $\mu$ , des nucléoles se former au contact de la chromatine : « ils apparaissent comme des sphères incolores adhérant à des masses fortement colorées par le Feulgen. Parfois, les chromosomes encerclent complètement le nucléole d'un anneau isolé; dans d'autres cas, on voit deux ou trois nucléoles adhérer à une masse chromatique unique. Cet accolement des nucléoles à la chromatine persiste longtemps... ». Les images, ajoute l'auteur, « donnent

l'impression que l'élaboration des nucléoles se fait au contact intime d'une région fortement chromatique (hétéropycnotique ?) des chromosomes et peut-être sous leur influence »<sup>1</sup>.

PAINTER et TAYLOR (1942), travaillant sur *Bufo calliceps*, voient, dans des noyaux de 30  $\mu$ , des granules chromatiques libres,

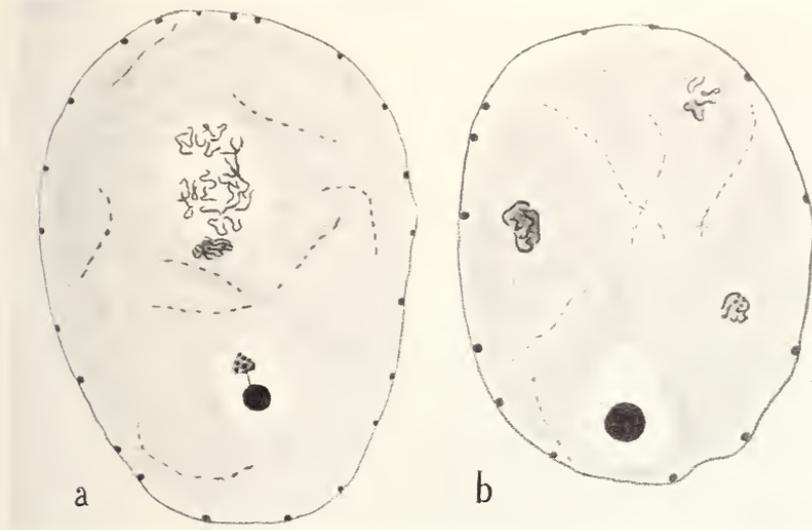


FIG. 3.

Deux noyaux d'ovocytes de *T. cristatus*, immédiatement après la métamorphose ( $\times 730$ ).

- a) Noyau de 75  $\mu$  montrant des chromosomes vilieux; un macronucléole venant d'émettre une masse plasmodiale contenant des grains sombres; une autre masse où s'organisent des filaments; dans un espace clair un paquet de filaments libres.
- b) Noyau de 70  $\mu$ , renfermant un macronucléole au repos, deux masses plasmodiales où se forment des filaments et quelques filaments libres.

qui ont tendance à se grouper en amas, puis se séparent en même temps qu'apparaissent de petits nucléoles organisés chacun par un granule. Il se formerait ainsi plusieurs centaines de nucléoles. Plus tard, dans les noyaux de 60  $\mu$ , chaque nucléole présente un grain tourné vers la paroi nucléaire, se colorant par le Feulgen et qui serait son granule organisateur.

<sup>1</sup> Il serait intéressant de savoir si ces observations ont été faites sur *Rana*, où nous avons vu des aspects superposables, ou chez le *Triton* qui ne nous a rien montré de semblable.

DURYEE (1950), qui a étudié uniquement sur le vivant les ovocytes de *Rana fusca* et de *Triton pyrrhogaster*, constate que les nucléoles prennent naissance en des points définis des chromosomes, puis émigrent à la périphérie. Il y aurait plusieurs vagues successives de cette production de nucléoles.

Nous avons reproduit les opinions de ces auteurs, afin de combler dans une certaine mesure la lacune existant dans nos observations.



FIG. 4.

Noyaux d'ovocytes de Triton, immédiatement après la métamorphose ( $\times 730$ ).

- a) Noyau de  $77 \mu$  contenant un macronucléole au repos, une masse plasmoidiale renfermant des filaments en formation et deux amas de filaments libres.
- b) Noyau de  $80 \mu$ , montrant un macronucléole au repos, une masse plasmoidiale où s'organisent des filaments, deux groupes de filaments libres.

Nous pouvons dire toutefois que nous avons étudié, dans les coupes d'ovaires adultes de Tritons, les noyaux des rares ovocytes jeunes, de  $30$  à  $60 \mu$ , que l'on y rencontre. Sans doute, nous avons vu parfois, au milieu des chromosomes, de rares sphères sidérophiles pouvant être interprétées comme des nucléoles en formation. Cependant, rien n'indiquait une vague de production de ces nucléoles. Nous admettons parfaitement l'existence de rapports entre nucléoles et chromosomes. Souvent, les chromosomes appa-

raissent comme des filaments tendus entre deux points de la paroi nucléaire et s'y insèrent vraisemblablement sur des nucléoles. Néanmoins, nos observations ne nous permettent ni d'infirmer ni de confirmer les points de vue que nous venons de rappeler.

Ce qui frappe le plus dans les ovocytes de ces ovaires immatures, c'est la présence, au centre d'aires claires qui ne sont peut-être qu'une apparence due à la fixation, de deux ou trois corps, ayant environ  $10 \mu$  de diamètre, qui se colorent intensément en noir par l'hématoxyline ferrique et que nous appellerons, en raison de leur dimension exceptionnelle, « *macronucléoles* » (fig. 3 et 4). Nous envisagerons plus loin, en étudiant les ovaires de Tritons adultes, leur comportement vis-à-vis d'autres techniques de coloration.

Simultanément, dans tous les noyaux de  $65$  à  $80 \mu$ , l'un au moins des macronucléoles présente une évolution qui n'a, semble-t-il, pas encore été signalée et qui n'affectera que plus tard, dans des noyaux de  $80$  à  $120 \mu$ , les autres macronucléoles. Le macronucléole en activité émet, à plusieurs reprises, des corps irréguliers, plasmodiaux (fig. 3, *a*) qui s'en détachent et se répandent dans le nucléoplasme (fig. 3, *b*; fig. 4, *b*), où ils peuvent se fragmenter. Ces corps que nous appellerons « masses plasmodiales » ont, après coloration à l'hématoxyline, une teinte enfumée et présentent, à leur intérieur des filaments plus sombres (fig. 3 et 4), d'abord courts, puis plus longs et plus nets qui, après dissolution ou désagrégation de la gangue qui les enveloppait, forment des paquets de filaments. Ces filaments sont d'abord groupés à l'intérieur d'une aire claire semblable à celle qui entoure les macronucléoles, puis se répandent dans le cytoplasme. (fig. 4, *a*, *b*). Nous reviendrons, en étudiant les ovaires adultes, sur la genèse et les caractères de ces « filaments nucléoplasmiques ».

La troisième partie constitutive de ces ovocytes de Tritons immatures, est représentée par les chromosomes. Ces filaments gardent la disposition par paires avec chiasmés (fig. 3 et 4) qu'ils présentaient dans les stades larvaires, avec cette différence qu'ils subissent un allongement considérable. Ils ne se montrent jamais dédoublés en deux chromatides, ce qui correspond, pour ce stade, aux observations de tous les auteurs. Ils sont constitués, par un chromonème incolorable, sur lequel sont alignés des chromomères, colorables par l'hématoxyline (fig. 3 et

4) ou par le Feulgen (fig. 26). Par places, les chromomères sont indistincts, le chromonème se teignant entre eux par l'hématoxyline ferrique, plus rarement par le Feulgen. D'après DODSON (1948), dans les noyaux mesurant  $60 \mu$  (*Amphiuma*), le Feulgen colore

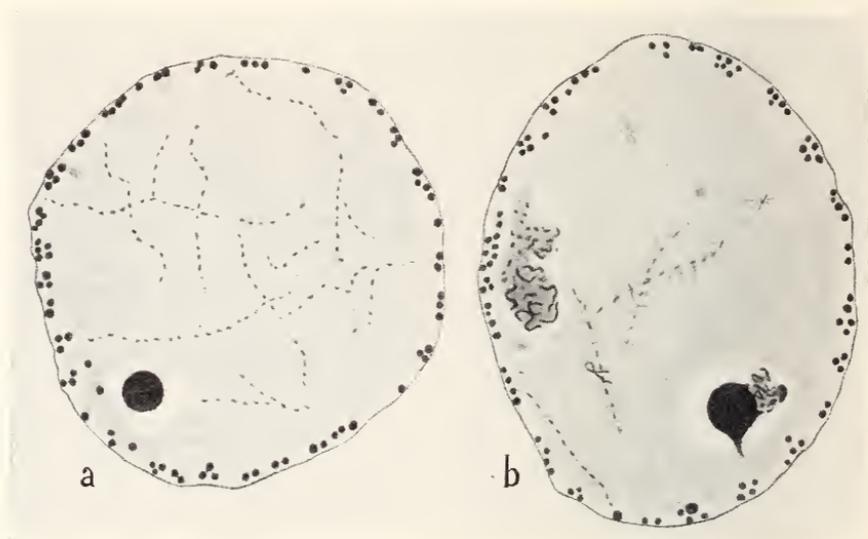


FIG. 5.

Noyaux d'ovocytes de Triton immature, huit mois après la métamorphose ( $\times 730$ ).

- a) Noyau de  $65 \mu$ , où l'on voit des chromosomes villeux, un macronucléole au repos et des nucléoles périphériques en période de multiplication.
- b) Noyau ( $75 \mu$ ) montrant un macronucléole bourgeonnant une masse plasmodiale avec grains et débuts de filaments; de l'autre côté, masse plasmodiale avec formation de filaments; nucléoles périphériques en multiplication; chromosomes villeux et rosettes.

non seulement les chromomères, mais les fibres qui les unissent, c'est-à-dire le chromonème. Tel n'est pas le cas chez le Triton.

Un caractère important des chromosomes est qu'ils présentent un revêtement de poils courts, non plumeux, d'aspect homogène, implantés perpendiculairement à l'axe du chromosome, au niveau des chromomères. Ces poils, qui ne se colorent pas par le Feulgen, ne sont mis en évidence que dans les préparations légèrement surcolorées à l'hématoxyline ferrique. Ces formations sont bien différentes des poils et des boucles qui caractérisent les véritables chromosomes plumeux. Seul, à notre connaissance, DODSON (1948)

a reconnu l'existence de ce revêtement pileux qu'il rencontre, chez *Amphiuma*, dès le stade diplotène. Nous l'avons observé également d'une façon précoce (fig. 28), mais il est alors peu net, les poils se distinguant mal dans une zone particulièrement dense du nucléoplasme qui entoure les chromosomes. Dobson les décrit, dans les noyaux de 45 à 50  $\mu$ , comme des excroissances courtes, pointues qui, plus tard, deviennent plus nombreuses et plus longues. Chez le Triton, ces poils sont très nets dans les noyaux de 60 à 80  $\mu$  (fig. 3 et 4). Nous donnerons le nom de *chromosomes vilieux* aux filaments chromatiques qui présentent cette disposition transitoire sur laquelle nous reviendrons.

*b) Quelques mois après la métamorphose.*

Notre description portera surtout sur les ovaires du Triton n° 27, fixé le 12 avril, soit six à huit mois après la métamorphose.

Les ovocytes ne sont plus tous semblables mais correspondent aux diverses poussées qui arriveront à maturité au cours des années suivantes. Il est de petits ovocytes (65  $\mu$ ), des moyens (75 à 100  $\mu$ ) et des gros (100 à 200  $\mu$ ). Nulle part, la vitellogenèse n'a commencé.

Dans les ovocytes, dont les noyaux mesurent de 70 à 120  $\mu$ , les nucléoles périphériques présentent un phénomène net de multiplication. Chacun d'eux s'allonge, s'aplatit contre la membrane nucléaire, en formant deux à quatre masses qui restent unies un certain temps par des ponts avant de devenir indépendantes et de constituer autant de nucléoles nouveaux (fig. 5, *a, b*). Cette multiplication se répétant à plusieurs reprises, il en résulte des nucléoles plus petits qui forment des groupes de 2 à 4 éléments (fig. 5, *a* et 6, *c*), puis des amas de 8 à 12 (fig. 5, *b*; 6, *a* et 7). Plus tard, ces groupes se dissocient; les nouveaux nucléoles s'étalent le long de la face interne de la membrane nucléaire (fig. 6, *a* et *c*) et commencent à augmenter de volume.

Dans les noyaux de 70 à 130  $\mu$ , les macronucléoles restés jusqu'alors au repos présentent une évolution analogue à celle que nous avons décrite précédemment. De ces formations, les unes, encore au repos, gardent l'aspect de volumineuses boules sidérophiles (fig. 5, *a* et 7), tandis que les autres émettent des masses plasmodiales (fig. 5, *b* et 6, *a*), moins colorables, mais qui

contiennent des grains et des filaments se teignant fortement en noir par l'hématoxyline. Cette sorte de bourgeonnement se produit à plusieurs reprises: les macronucléoles présentent souvent un ou deux prolongements (fig. 5 *b* et 6 *a*) qui sont, semble-t-il, les traces des émissions précédentes.

Ces masses plasmodiales se détachent des macronucléoles qui leur ont donné naissance (fig. 6 *c*), puis se désagrègent (fig. 5 *b*; 6 *c*)

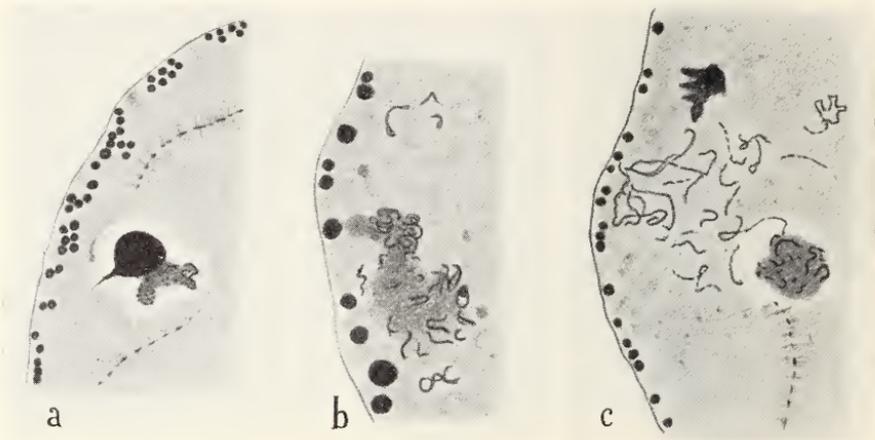


FIG. 6.

Evolution de macronucléoles dans les noyaux ( $100 \mu$ ) d'ovocytes de Tritons immatures ( $\times 730$ ).

- a*  $\zeta$  Macronucléole bourgeonnant une masse plasmodiale contenant grains et débuts de filaments. Nucléoles en multiplication.  
*b*) Masse plasmodiale en désagrégation libérant des filaments.  
*c*) Masse plasmodiale avec filaments en formation à son intérieur; filaments nucléoplasmiques libres.

en abandonnant, d'une part, des reliquats sombres, enfumés (fig. 7) et, d'autre part, des paquets de filaments nucléoplasmiques (fig. 6 *c* et 7).

Les chromosomes conservent le type vilieux, leurs poils devenant plus longs et plus nets, mais en gardant leur structure homogène et leur implantation perpendiculaire à l'axe du chromosome. (fig. 3 à 7). Lorsque les filaments chromatiques sont coupés perpendiculairement, ces poils fins sont disposés en rosette (fig. 5 *b* et 7). Il est alors facile de constater que ce sont des poils simples, non des boucles.

Dans les noyaux mesurant  $120\ \mu$  et plus, on observe, mais de façon inconstante, une transformation des nucléoles périphériques. Très volumineux, groupés, bosselés, ils présentent une sorte de bourgeonnement, aboutissant à la production de boules de



FIG. 7.

Noyau de  $100\ \mu$  d'un ovocyte de Triton immature. On voit un gros macronucléole au repos, des nucléoles périphériques en multiplication, des chromosomes vilieux, des reliquats de masses plasmodiales et des filaments nucléoplasmiques libres ( $\times 730$ ).

taille variable, capables de se fragmenter à leur tour (fig. 8). Il se forme ainsi une couche de micronucléoles, sous-jacents à la couronne des nucléoles périphériques. Nous reviendrons sur ce point en étudiant les ovaires d'animaux adultes.

### III. OVAIRES DE TRITONS ADULTES.

Ces ovaires contiennent des ovocytes de divers âges correspondant à plusieurs poussées successives d'ovogénèse: d'après

leur taille et les phénomènes qui se passent à leur intérieur, on peut les répartir en cinq stades.

*Stade 1.* Il correspond à des ovocytes jeunes, dont les noyaux mesurent 45 à 80  $\mu$ , exceptionnellement 100  $\mu$ . Ils renferment, comme ceux des Tritons immatures, des chromosomes villeux, des macronucléoles émettant des masses plasmodiales dans les-



FIG. 8.

Noyau (110  $\mu$ ) d'un ovocyte de Triton immature, montrant des nucléoles périphériques en bourgeonnement et la couche sous-jacente de micronucléoles. Au centre, formation de filaments à partir de micronucléoles ( $\times 730$ ).

quelles apparaissent des filaments. Les nucléoles périphériques sont de taille moyenne et présentent des phases de multiplication.

*Stade 2.* Les ovocytes, dont les noyaux mesurent 80 à 100  $\mu$ , sont caractérisés par la formation et la libération des filaments nucléoplasmiques, dérivés des macronucléoles et qui envahissent peu à peu tout le nucléoplasme. Les chromosomes sont toujours du type villeux, à poils droits, sans structure visible, mais plus longs. Les nucléoles périphériques peuvent présenter une sorte de bourgeonnement.

*Stade 3.* Les ovocytes, dont les noyaux mesurent 100 à 200  $\mu$ , ont un nucléoplasme rempli de la masse énorme des filaments dérivés des macronucléoles et, pour une part, des nucléoles périphériques. Les macronucléoles, ayant achevé leur évolution,

disparaissent. Ce n'est que très exceptionnellement qu'on en voit encore un, dans les noyaux de 130 à 150  $\mu$ . Les chromosomes, du type vilieux, sont souvent très difficiles à reconnaître en raison de la petitesse de leurs chromomères éloignés les uns des autres et de la densité des filaments nucléoplasmiques. Les chromosomes vilieux se transforment en chromosomes plumeux, à mesure que les filaments nucléoplasmiques se désagrègent. Les nucléoles périphériques sont gros et généralement au repos.

*Stade 4.* Ce stade correspond au début de la vitellogenèse alors que les noyaux mesurent 200  $\mu$  (exceptionnellement 150  $\mu$  à 300  $\mu$ ). Les filaments nucléoplasmiques ont disparu ou sont devenus rares. Les chromosomes sont nettement plumeux, les poils s'étant généralement transformés en boucles.

*Stade 5.* Quand la vitellogenèse est achevée, les chromosomes plumeux se rassemblent au centre de la vésicule germinative, accompagnés par un nombre croissant de nucléoles qui abandonnent la périphérie et entourent l'amas central de chromosomes. En même temps se forme une poussière de micronucléoles paraissant provenir d'une désintégration de certains nucléoles. Les chromosomes présentent une fonte de leurs poils et boucles qui se dissocient en donnant une poussière de fins granules sidérophiles. Il ne reste que les chromonèmes et leurs chromomères, qui s'enrichissent en acide désoxyribonucléique. Les chromosomes se raccourcissent, reçoivent un revêtement de chromatine et se rassemblent en un micronoyau, au centre de la vésicule germinative.

Après cette esquisse de l'évolution des ovocytes dans l'ovaire de Tritons adultes, nous étudierons plus en détail les différents constituants du noyau.

## CHAPITRE II

### **Macronucléoles, nucléoles, filaments nucléoplasmiques.**

Nous pensons que ces formations ont été très insuffisamment étudiées par les auteurs. En particulier, nous n'avons trouvé aucune mention du rôle, cependant si frappant, des macronucléoles dans la genèse des filaments nucléoplasmiques ni de la signification

de ces derniers et de leurs rapports avec la formation des chromosomes plumeux.<sup>1</sup>

### I. MACRONUCLÉOLES

Ces nucléoles de grande taille, mesurant jusqu'à 10-15  $\mu$  de diamètre, sont caractérisés par le fait qu'ils se trouvent en plein nucléoplasme et non à sa périphérie comme les nucléoles ordinaires.

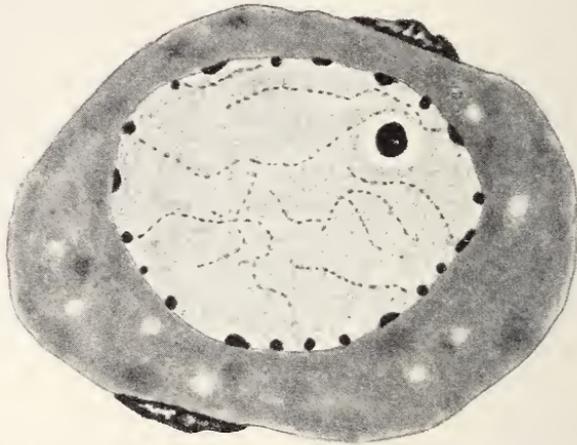


FIG. 9.

Noyau (60  $\mu$ ) d'un jeune ovocyte de Triton adulte. On voit les chromosomes villeux, un macronucléole au repos. Pas de filaments dans le nucléoplasme ( $\times$  730).

Nous avons observé que, chez les Tritons immatures, immédiatement après la métamorphose, alors que les noyaux mesurent 65 à 80  $\mu$ , les macronucléoles entrent en activité. L'un d'entre eux,

<sup>1</sup> Cependant CARNOY et LEBRUN (1897) ont figuré, dans un noyau d'ovocyte de *Salamandra maculosa*, un macronucléole, d'où sort une masse plasmodiale et, d'autre part, des amas de filaments nucléoplasmiques (fig. 21 et 30 de leur mémoire). Toutefois, ils n'ont pas compris l'origine de ces filaments et n'ont pas su les distinguer des chromosomes. MARÉCHAL (1907) a figuré, dans son étude des ovocytes de *Pristiurus*, une grosse masse nucléolaire d'où paraissent sortir des filaments (fig. 102 de son mémoire). Il attribue ces filaments, soit « à un simple alignement de sphérules ou de petites masses chromatiques sur un filament quelconque du réseau caryoplasmique », soit à de gros nucléoles qui, ruinés et vieillis « dégorgent par une brèche des structures filamenteuses captées jadis par eux ou même élaborées à leur intérieur ».

au moins, émet des masses plasmodiales qui se fragmentent et donnent naissance à des paquets de filaments. Cette poussée est hâtive; on ne voit que rarement le bourgeonnement des masses plasmodiales par les macronucléoles. Il n'est pas certain que cette première fournée de filaments persiste. Il est possible qu'ils se



FIG. 10.

Noyau ( $85 \mu$ ) d'un ovocyte de Triton adulte. On voit, outre les chromosomes vilieux, un macronucléole qui commence à former deux bourgeons; des filaments, issus d'une masse plasmodiale et encore agglomérés; des filaments nucléoplasmiques libres ( $\times 730$ ).

désagrègent ou même, comme semblent l'indiquer certaines figures, qu'ils sortent du noyau et se désagrègent dans le cytoplasme. Une première émission de masses plasmodiales n'épuise pas l'activité du macronucléole; d'autres n'entreront en activité que plus tard.

Six à huit mois après la métamorphose, le processus se répète, mais plus lentement, dans les ovocytes de  $70$  à  $125 \mu$ . On observe plus fréquemment la sortie des masses plasmodiales hors du macronucléole en évolution. Ceci se passe dans les ovocytes qui, au moment de la métamorphose, devaient avoir des noyaux de  $65$  à  $70 \mu$  et qui ont dû être l'objet d'une première libération de filaments. Comme ceux-ci ne s'observent plus, on peut en conclure qu'ils ont

été désagrégés ou expulsés. Les nouveaux filaments qui se forment se répandent dans un nucléoplasme absolument clair et homogène.

L'évolution des macronucléoles, dans les ovaires adultes, s'observe dans les ovocytes jeunes qui représentent une poussée



FIG. 11.

Noyau (95  $\mu$ ) d'un ovocyte de Triton adulte, montrant un macronucléole en bourgeonnement, une masse plasmodiale avec grains, deux autres dont se dégagent des filaments et des groupes de filaments dans le nucléoplasme ( $\times 730$ ).

récente. Les macronucléoles, nettement visibles au début de la période de croissance, alors que les noyaux ont 30 à 40  $\mu$ , sont au nombre de deux, trois, rarement quatre. D'un noir intense, après coloration par l'hématoxyline ferrique, ils occupent, dans le nucléoplasme, le centre d'une aire claire, résultant vraisemblablement d'une rétraction due à la fixation (fig. 9).

C'est à la fin du premier stade dans les noyaux mesurant de 65 à 80  $\mu$  que, comme dans les Tritons immatures, les macronucléoles entrent en activité. Ils présentent une ou deux saillies un peu moins

foncées (fig. 10 à 12) qui leur donnent parfois une forme en citron. Pendant le deuxième stade (noyaux de 80 à 100  $\mu$ ) et le début du troisième (100 à 150  $\mu$ ), ces saillies s'allongent hors du macronucléole en donnant naissance à des masses plasm-

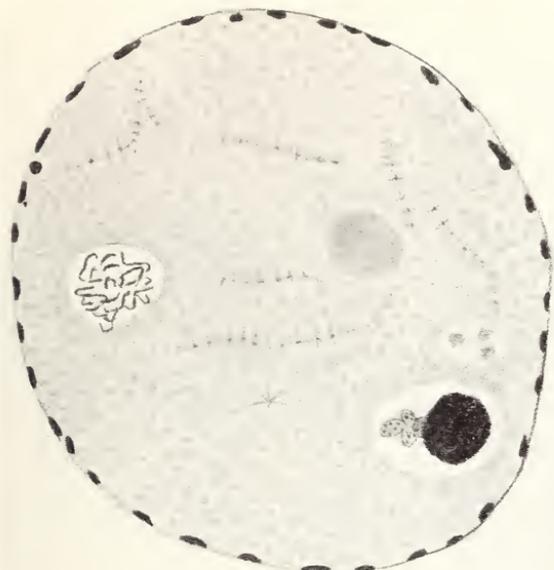


FIG. 12.

Noyau (95  $\mu$ ) d'un ovocyte de Triton adulte; on voit un macronucléole en bourgeonnement, de reliquats de masses plasmodiales et un paquet de filaments encore agglomérés ( $\times 730$ ).

diales, d'aspect enfumé, dans lesquelles on distingue des points sombres, colorés en noir (fig. 11, 12 et 13).

Ces masses, de forme et de dimensions très variables, se détachent, occupent quelque temps le centre d'un halo clair semblable à celui qui entoure les macronucléoles (fig. 14, 15). On y observe toujours des grains sombres en même temps que se forment, sans doute à partir de ces grains, des filaments encore courts et mal délimités. Ces masses peuvent rester sur place et, après dissolution de leur substance fondamentale, se transformer en un amas sphérique de filaments de plus en plus nets et longs (fig. 10, 12).

Souvent aussi ces masses plasmodiales se désagrègent, donnant naissance à plusieurs masses secondaires, de forme très irrégulière (fig. 11, 13) dans lesquelles on reconnaît soit les grains sombres, soit les filaments en formation. On voit ces filaments se dégager de ces petites masses plasmodiales dans lesquelles ils restent

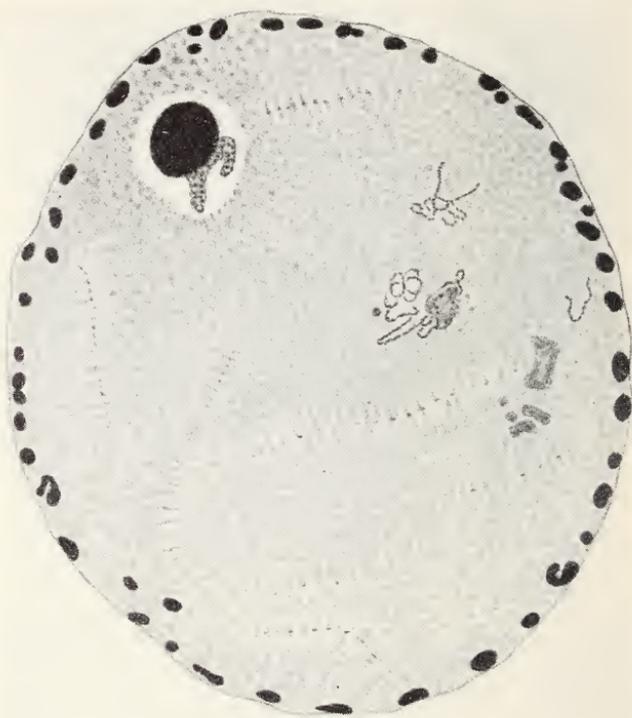


FIG. 13.

Noyau ( $120\ \mu$ ) d'un ovocyte de Triton adulte: un macronucléole en bourgeonnement; une masse plasmodiale d'où sortent des filaments; des reliquats de plasmodes et des filaments libres; chromosomes vilieux ( $\times 730$ ).

encore partiellement enchâssés. On peut suivre souvent avec une grande netteté l'organisation de ces filaments à l'intérieur d'une masse plasmodiale en désagrégation (fig. 14 b).

Finalement, les débris des masses se voient encore sous forme de boules grises, plus ou moins volumineuses (fig. 12 et 13), tandis que les filaments qui en sont sortis restent enchevêtrés en nombre

variable (fig. 10, 11, 12). Dans la suite, ces filaments, devenus libres, mais encore en groupes (fig. 15), se dispersent dans tout le nucléoplasme.

Cette évolution (fig. 16) peut s'observer à plusieurs reprises, car une première émission de masses plasmodiales n'épuise pas l'activité d'un macronucléole. De plus, les divers macronucléoles

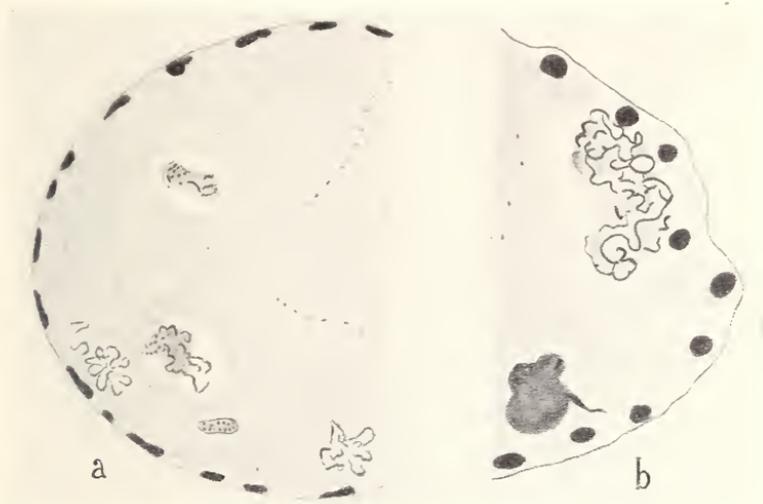


FIG. 14.

Masses plasmodiales et formation des filaments nucléoplasmiques dans les noyaux d'ovocytes de Triton adulte ( $\times 730$ ).

- a) Noyau ( $85 \mu$ ) contenant trois masses plasmodiales avec grains et filaments en formation; groupes de filaments libérés dans le nucléoplasme.  
 b) Noyau ( $80 \mu$ ) montrant une masse plasmodiale en désagrégation avec libération de filaments.

ne fonctionnent pas tous en même temps. Il résulte de ces deux faits que l'on peut observer simultanément l'émission d'une masse plasmodiale par un macronucléole et la formation de filaments dans des masses libres provenant d'une poussée antérieure (fig. 11, 12 et 13).

Quand un macronucléole arrive au terme de son évolution, il est plus petit, moins colorable. Ce n'est que très rarement qu'on en rencontre encore dans des noyaux de  $150 \mu$ . Nous en avons observés qui n'avaient qu'une teinte grise, avec des points sombres visibles à l'intérieur. Sans doute de tels macronucléoles étaient-ils

destinés à disparaître après une ultime genèse de filaments. A la fin du stade 3 (noyaux de 150 à 200  $\mu$ ), le nucléoplasme se trouve bourré d'innombrables filaments qui lui donnent un aspect sombre et empêchent souvent de discerner les chromosomes (fig. 25).



FIG. 15.

Noyau (115  $\mu$ ) d'un ovocyte de Triton adulte: nucléoles périphériques en bourgeonnement; reste d'un macronucléole; filaments libres ou encore groupés en amas; chromosomes vilieux ( $\times 730$ ).

Notre description correspond à ce que l'on voit dans les préparations colorées à l'hématoxyline ferrique. Les macronucléoles ne se colorent jamais par le Feulgen; si l'on ajoute une coloration de fond par le vert lumière ou le jaune de métanile, ils sont, comme le protoplasme, faiblement verts ou jaunes. Après traitement par la pyronine-vert de méthyle, ils restent incolores. Si l'on admet avec J. BRACHET que la pyronine colore l'acide ribonucléique, le caractère négatif des deux essais indique que les macronucléoles

ne contiennent ni acide désoxyribonucléique ni acide ribonucléique: ils ne sont donc pas de nature nucléoprotéique.

Après coloration par l'hémalum puis par le picro-indigo-carmin, ce qui fait virer au rouge-orange les parties qui ont retenu l'héma-

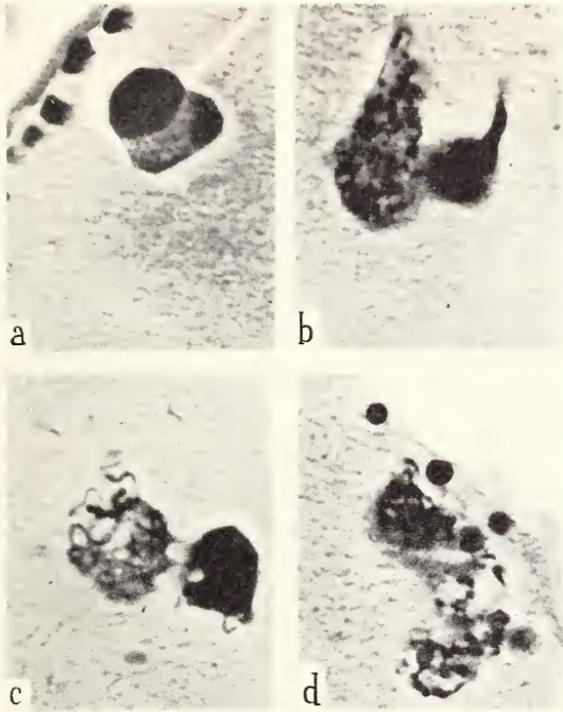


FIG. 16.

Photographies de macronucléoles et de masses plasmodiales dans des noyaux ( $120 \mu$ ) d'ovocytes de Triton adulte ( $\times 860$ ).

- a) Macronucléole et masse plasmodiale s'en détachant;
- b) Macronucléole avec prolongement indiquant une émission antérieure; masse plasmodiale où s'organisent des filaments;
- c) Macronucléole et masse plasmodiale où se différencient des filaments;
- d) Désagrégation d'une masse plasmodiale libérant des filaments (Cf. fig. 6, b).

lun, les macronucléoles sont bleu vert, mais avec des grains rouges à leur intérieur. De même, après le Giemsa, ils sont bleu violacé, mais contiennent des grains nettement bleus. Après la coloration par le Mann (bleu de méthyle-éosine), ils sont généralement bleus avec des masses rouges à leur intérieur (fig. 17 a). Toutes ces

réactions indiquent une constitution hétérogène. Celle-ci se précise au moment de l'émission des masses plasmodiales. Dans les préparations colorées au Mann, les macronucléoles eux-mêmes sont bleus, tandis que les masses plasmodiales qui en sortent sont d'un beau rouge (fig. 17 *b*) et présentent, à leur intérieur, des grains et des filaments d'un rouge plus sombre (fig. 17 *c*). Après allongement et libération, ces filaments ne conservent qu'une teinte rose. Dans

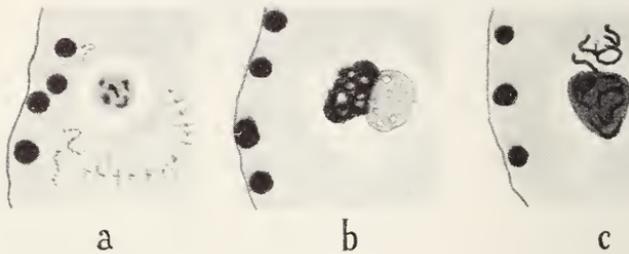


FIG. 17.

Macronucléoles colorés au Mann (bleu = gris clair; rouge = noir) ( $\times 730$ ).

- a) Macronucléole bleu renfermant des corps internes rouges;
- b) Bourgeonnement d'une masse plasmodiale, colorée en rouge;
- c) Masse plasmodiale rouge d'où sortent des filaments rouge sombre.

les préparations colorées à l'azan, les macronucléoles au repos sont rouges à orange. Les masses plasmodiales sont généralement bleues, mais peuvent être colorées en jaune orange avec des filaments plus sombres à leur intérieur.

Ces faits indiquent des affinités tinctoriales distinctes des macronucléoles et des produits de leur bourgeonnement. Par comparaison avec ce que donne le Mann pour d'autres cellules telles que celles de l'hypophyse antérieure, on peut considérer que la teinte bleue indique une basophilie et la coloration rouge une acidophilie. Toutefois, comme cela est fréquent avec ce genre de colorant, les différenciations observées ne sont pas constantes. Les débris des masses plasmodiales, ainsi que les filaments libres dans le nucléoplasme, peuvent être rouges, mais aussi bleus ou en partie rouges et en partie bleus. On ne peut donc conclure à une différence constante dans les affinités vis-à-vis du colorant.

Nous rappellerons, au sujet de l'apparition des filaments dans ou à partir des nucléoles, que BERNHARD, HAGUENAU et OBERLING (1952), étudiant au microscope électronique les nucléoles de cellules hépatiques ou spléniques de rat, y ont observé une structure filamenteuse.

## II. NUCLÉOLES PÉRIPHÉRIQUES.

Les nucléoles, situés à la périphérie du noyau, en contact plus ou moins étroit avec la membrane nucléaire, sont, en raison de leur nombre, une des structures les plus caractéristiques des ovocytes de Batraciens.

Pendant toute la période de croissance, leur nombre s'accroît à peu près comme la surface de la sphère, mais ce rapport n'est que très approximatif car les nucléoles varient aussi de dimensions.

L'augmentation numérique des nucléoles résulte d'un phénomène de multiplication, tenant de la division et du bourgeonnement. On voit les nucléoles primitivement sphériques s'allonger, s'étaler contre la membrane nucléaire en prenant des formes irrégulièrement bosselées (fig. 18 *a*). Par étirement, les bosses s'écartent les unes des autres, encore reliées par des ponts étroits, des filaments, puis deviennent indépendantes (fig. 18 *b*). D'autres nucléoles acquièrent, vus de face dans des calottes de noyaux, des formes très irrégulières, en raquette, polygonales, ramifiées; ils émettent, à la façon de bourgeons (fig. 19), des nucléoles plus petits, rattachés temporairement à la masse principale par des ponts filamenteux, puis libres.

Ce processus de multiplication s'observe aussi bien à partir de nucléoles déjà gros, dans des noyaux de 100 à 150  $\mu$ , que dans le cas de nucléoles plus petits (fig. 5), comme cela se voit dans les ovaires de Tritons immatures, immédiatement après la métamorphose, ou dans les ovocytes jeunes des ovaires adultes. Cette multiplication se répète assez rapidement pour engendrer des groupes de 4, 8, 12 nucléoles, de plus en plus petits et de taille variable, et peut aboutir parfois à la genèse de véritables micronucléoles (fig. 8). Les groupes ne tardent pas à se dissocier; les nouveaux nucléoles se disposent assez régulièrement à la face interne de la membrane nucléaire et présentent, dès lors, un accroissement de leur masse.

Les nucléoles se colorent toujours en noir intense par l'hématoxyline ferrique. Le Feulgen ne les colore pas. Pendant toute la période de la vitellogenèse, les nucléoles présentent cependant d'abord des granules rouges, plus tard des vacuoles, en nombre variable, où la teinte est plus diffuse et qui semblent indiquer

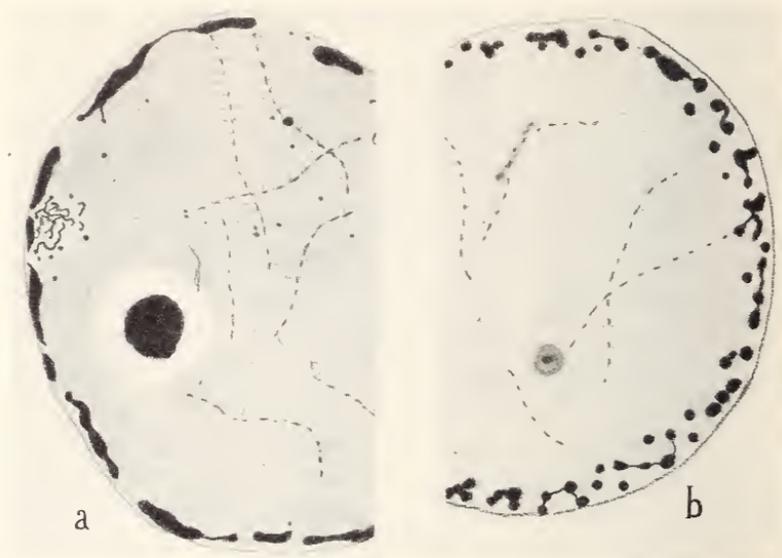


FIG. 18.

Multiplication de nucléoles périphériques dans les ovocytes de Triton adulte ( $\times 730$ ).

- a) Noyau ( $95 \mu$ ) dont les nucléoles sont irréguliers et aplatis contre la membrane nucléaire. On voit un macronucléole, un groupe de filaments nucléoplasmiques, des chromosomes villeux en rapport avec des nucléoles.
- b) Noyau (plus de  $100 \mu$ ) montrant des nucléoles périphériques en voie de multiplication (division et bourgeonnement).

l'élaboration, à l'intérieur des nucléoles, d'acide désoxyribonucléique. Cependant, dans un but de vérification, nous avons coloré par le réactif de Schiff des coupes du même ovaire, dont les unes ont été soumises à l'hydrolyse chlorhydrique, les autres non. Or, dans ces dernières, on observe, dans les nucléoles périphériques, les mêmes grains ou vacuoles colorés en rouge, peut-être moins intensément. Nous pensons utile de signaler cette cause d'erreur. La coloration rouge, obtenue sans hydrolyse, peut être due, soit à une recoloration de la fuchsine, à la suite d'une réaction différente

de celle impliquant la présence de l'acide désoxyribonucléique, soit à une fixation, par certains constituants des nucléoles, de l'aldéhyde formique, en raison de la présence de formol dans le fixateur.

Après coloration par le vert de méthyle-pyronine selon Unna, les nucléoles restent incolores dans les jeunes ovocytes (noyaux de 35



FIG. 19.

Calotte d'un noyau d'ovocyte de Triton adulte: les nucléoles périphériques sont vacuolisés et de forme irrégulière; un macronucléole prêt à bourgeonner; une masse plasmodiale où s'organisent des filaments; des chromosomes villeux ( $\times 730$ ).

à 70  $\mu$ ). Plus tard, il se colorent régulièrement en rose par la pyronine. Ils sont donc producteurs d'acide ribonucléique. Ils se colorent en bleu vif par le Giemsa, en rouge par le Mann. Après coloration à l'azan, ils ont une teinte rouge orange; cependant si on a faiblement coloré par l'azocarmin, ils se teignent en jaune et renferment à leur intérieur des grains rouges et des bleus. Ils ont manifestement une constitution hétérogène.

Les nucléoles sont susceptibles d'engendrer, par divers procédés, des filaments nucléoplasmiques s'ajoutant à ceux qui sont issus des macronucléoles. Dans un premier mode, le point de départ serait constitué par les micronucléoles qui résultent d'une intense multiplication et qui occupent une zone du nucléoplasme plus interne que la couche des nucléoles périphériques (fig. 8). On voit alors de

ces grains sidérophiles s'étirer en un court filament droit ou recourbé en U que terminent deux renflements résultant de leur dédoublement (fig. 20, *a*, *b*). Ces formations s'allongent, s'étirent, deviennent de longs filaments qui se montrent constitués d'une série de grains

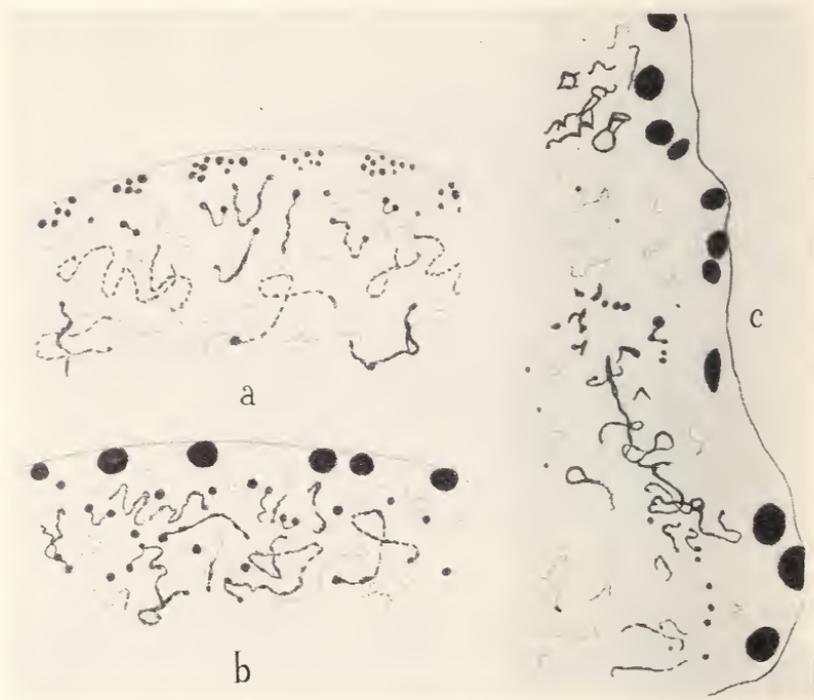


FIG. 20.

Formation de filaments épais à partir de micronucléoles ( $\times 730$ ).

- a*) Les nucléoles se sont multipliés jusqu'à formation de micronucléoles; certains, passant en profondeur, s'étirent en bâtonnet, en U et s'allongent en filaments à structure granulaire;
- b*) Des micronucléoles s'étirent en formant des filaments épais;
- c*) Divers stades de formation de filaments épais à partir de petits nucléoles. Dans les trois figures, comparez ces filaments sombres aux filaments nucléoplasmiques ordinaires, plus courts et plus minces.

plus colorables. Ces filaments sont plus longs, plus grossiers, plus colorables, plus irréguliers aussi que les filaments provenant des macronucléoles. Ils s'observent dans la couche périphérique du noyau, là où se trouvent les micronucléoles qui n'ont pas encore subi cette transformation (fig. 20 *c*).

Une variante de ce procédé a pour point de départ des nucléoles qui ont quitté la périphérie et pénétré dans le nucléoplasme. Ils se déforment, émettent des prolongements, s'étirent, se recourbent

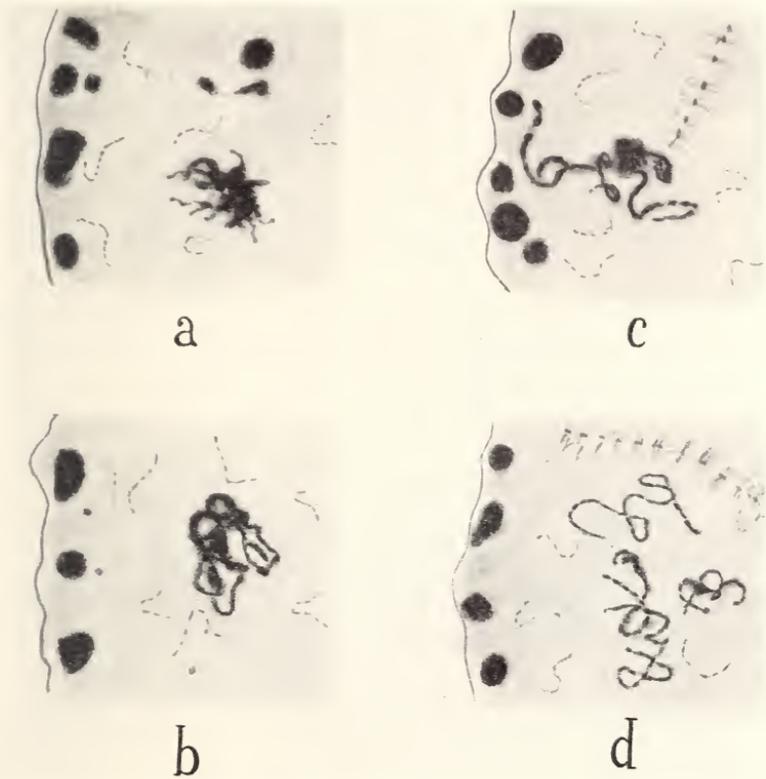


FIG. 21.

Transformation en filaments d'un nucléole ayant émigré en profondeur  
( $\times 1268$ ).

- a) Nucléole prenant un aspect ramifié;
- b) Etirement du nucléole en une masse filamenteuse;
- c) Commencement de libération des filaments;
- d) Filaments épais libres, résultant de cette transformation.

(fig. 21, a, b). Finalement, ils se transforment en filaments grossiers (fig. 21, c) qui s'allongent, se régularisent et deviennent, ici encore, des filaments nucléoplasmiques (fig. 21, d) beaucoup plus longs, épais et sombres que les filaments dérivés de macronucléoles.

Nous croyons que ces deux modes de formation, basés sur des observations sériees, sont certains. En tout cas, ils permettent de comprendre que, dans les noyaux dont le nucléoplasme est bourré de filaments, on observe toujours deux sortes de filaments, des fins et des plus grossiers. Toutefois, la genèse des filaments épais par l'un des processus que nous venons d'examiner s'observe plus rarement que celle des filaments minces à partir des macronucléoles : il suffit de jeter un coup d'œil sur les figures 24 et 25, pour se rendre compte de la proportion, dans le nucléoplasme, des deux types de formations filamenteuses.

Le premier processus que nous venons de décrire consiste donc dans une transformation directe soit de micronucléoles, soit de nucléoles entiers.

Il existe un deuxième mode de production de filaments nucléolaires que nous considérons comme très probable et que nous nous réservons d'étudier ultérieurement plus en détail. Les figures relatives à cette genèse, si elles sont fréquentes dans certains ovaires, ne s'observent que rarement dans les autres glandes. On voit des nucléoles restés périphériques ou un peu enfoncés dans le nucléoplasme émettre de fins prolongements dont les uns sont courts et terminés par un petit renflement, dont les autres sont plus longs et constituent de véritables filaments mais qui sont plus fins que ceux que l'on rencontre libres dans le nucléoplasme (fig. 22, *a*). On peut supposer que ces filaments se détachent, s'épaississent et deviennent des filaments nucléoplasmiques semblables à ceux qui proviennent des macronucléoles. Si ce processus vient, dans la suite, à être confirmé, on comprendrait, eu égard au nombre considérable des nucléoles, que l'on finisse par observer un véritable remplissage du nucléoplasme par d'innombrables filaments.

A l'appui de cette interprétation, on peut aussi citer le fait que très fréquemment, les premiers filaments sont localisés surtout dans la couche des nucléoles périphériques (fig. 22, *b*) et à leur contact immédiat. On comprend cependant qu'il est difficile de dire s'il s'agit de filaments macronucléolaires qui ont gagné la couche externe du noyau ou de filaments nucléolaires formés sur place. Ajoutons que SCHULTZE (1882) avait déjà vu, chez le Triton, des nucléoles s'accroître, se vacuoliser et finalement se briser en fragments dont certains sont filiformes.

Nous avons également observé cette vacuolisation des nucléoles

qui est peut-être le prélude à la formation de filaments nucléolaires. Des nucléoles, déjà volumineux, acquièrent des formes irrégulières qui se voient particulièrement bien sur des sections correspondant à des calottes de noyaux (fig. 18). Ces nucléoles sont creusés d'une ou deux cavités plus claires. Sur les autres sections, ces nucléoles



FIG. 22.

Types de transformation des nucléoles périphériques ( $\times 730$ ).

- a) Nucléoles émettant de nombreux filaments de formes et de dimensions variables;
- b) Nucléoles présentant une masse sombre et une partie bulleuse plus claire; filaments très proches des nucléoles.

montrent une ou plusieurs bulles claires, saillant à leur surface. Dans les colorations à l'hématoxyline ferrique, les bulles sont incolores ou de teinte enfumée, alors que le reste du nucléole est parfaitement noir (fig. 22 *b* et 23 *a*).

Il s'agit évidemment d'une ségrégation en deux substances ayant des affinités tinctoriales différentes. Dans les préparations traitées par le Mann, les parties sombres des nucléoles sont colorées

en rouge, tandis que les bulles claires sont bleues. Après coloration par le vert de méthyle-pyronine, les nucléoles sont colorés en rouge en raison de leur teneur en acide ribonucléique, tandis que les bulles restent incolores. Après le Giemsa, les nucléoles sont bleus et les bulles d'un rose violacé.



FIG. 23.

- a)* Noyau ( $100\ \mu$ ) présentant des nucléoles aplatis, des nucléoles bulleux, des amas de filaments proches des nucléoles, des chromosomes vilieux et des reliquats de masse plasmodiale ( $\times 730$ ).
- b)* Noyau dans lequel on voit un macronucléole, des résidus de masses plasmodiales. De petits corps gris, dont certains paraissent accrochés aux chromosomes vilieux, correspondent peut-être à l'expulsion de la substance claire des nucléoles bulleux ( $\times 730$ ).

Que deviennent ces bulles ? Il est très probable qu'elles sont expulsées, mais le fait ne pourrait être saisi que sur le vivant. On observe parfois cependant des noyaux, dont les nucléoles périphériques ne contiennent que la substance sidérophile colorable en noir, tandis que le nucléoplasme renferme d'assez nombreux corpuscules, de forme irrégulière, de teinte grise, groupés ou isolés, parfois fixés sur les chromosomes (fig. 23 *b*) qui pourraient représenter la substance expulsée par les nucléoles. Toutefois, cela n'est pas

certain et la substance des bulles pourrait tout aussi bien diffuser dans le nucléoplasme ou passer dans le cytoplasme.

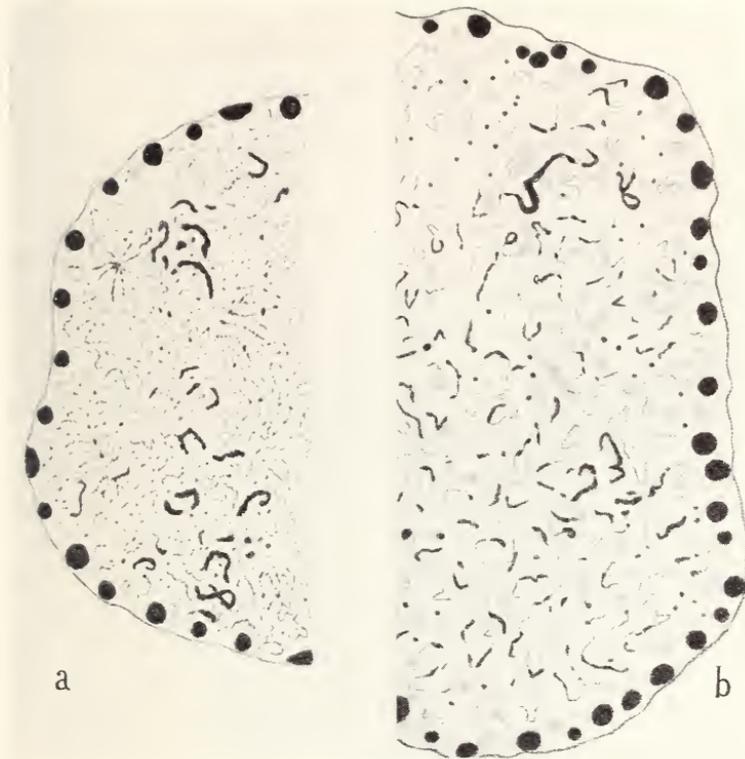


FIG. 24.

- a) Noyau de  $120 \mu$ , dans lequel on distingue des chromosomes villex à poils déjà longs et une rosette; le nucléoplasme est rempli de filaments nucléoplasmiques minces et de quelques filaments épais ( $\times 730$ ).
- b) Noyau de  $130 \mu$  dans lequel on ne distingue des chromosomes villex que la file des chromomères. Nucléoplasme rempli de filaments minces et épais ( $\times 730$ ).

Ce qui paraît certain, c'est que les nucléoles, de constitution hétérogène, représentent de minuscules laboratoires où s'élaborent bien des substances (acide ribonucléique; substance des bulles claires) et qui jouent certainement un rôle important dans le métabolisme de l'ovocyte.

## III. FILAMENTS NUCLÉOPLASMIQUES.

Nous groupons sous ce nom la masse des filaments qui sont libres dans le nucléoplasme, qu'ils aient une origine macronucléolaire ou nucléolaire. A certains moments, le nucléoplasme est si rempli par ces formations (fig. 24 *a*, *b* et 25) que les chromosomes ne s'y voient que difficilement ou même échappent complètement à l'observation. Ces filaments sont si apparents, si différents aussi des structures beaucoup plus fines que certains fixateurs (le Bouin notamment) font apparaître artificiellement dans le suc nucléaire, que nous sommes étonnés que les auteurs ne les aient pas signalés. RUCKERT (1892) a simplement indiqué, dans les ovocytes de Sélaciens, la présence d'un réseau achromatique, prenant faiblement les colorants et qu'il est difficile de distinguer des chromosomes. BRACHET (1929) a vu, chez les Batraciens, le noyau « rempli, à des degrés quelque peu variés, de granules et de filaments qui prennent le colorant de la basichromatine »; il ajoute simplement que cet enrichissement en matériaux basophiles ne correspond pas à un enrichissement en acide désoxyribonucléique.

Il y a, nous l'avons vu, deux sortes de filaments nucléoplasmiques. Des filaments fins, diversement contournés, mesurent 5 à 10  $\mu$  de longueur. Après coloration à l'hématoxyline ferrique convenablement différenciée, ils se montrent formés par une file de grains plus colorables. Ils ressemblent alors beaucoup aux poils ou fragments de boucles des chromosomes plumeux qui se formeront plus tard. Moins nombreux sont les filaments épais, plus longs (10 à 15  $\mu$ ), plus colorables qui ont aussi une constitution granulaire plus confuse (fig. 24 *a*, *b* et 25).

Ces divers filaments se voient bien dans les préparations légèrement surcolorées à l'hématoxyline ferrique; les filaments fins sont gris avec des points plus sombres; les filaments épais sont presque noirs. Par ailleurs, ces filaments ne se colorent certainement pas par le Feulgen. Ils ne retiennent électivement aucun des colorants que nous avons utilisés. Cette achromaticité explique qu'ils aient si souvent échappé aux observateurs. Même s'ils ne sont pas colorés ou ne le sont qu'à peine, on les distingue aisément, en diaphragmant fortement. Cet énorme matériel qui encombre le nucléoplasme et

qui provient des différentes formations nucléolaires, doit jouer un rôle important dans le métabolisme de l'ovocyte. Il est probable qu'une partie se désagrège ou se dissout et passe dans le cytoplasme.

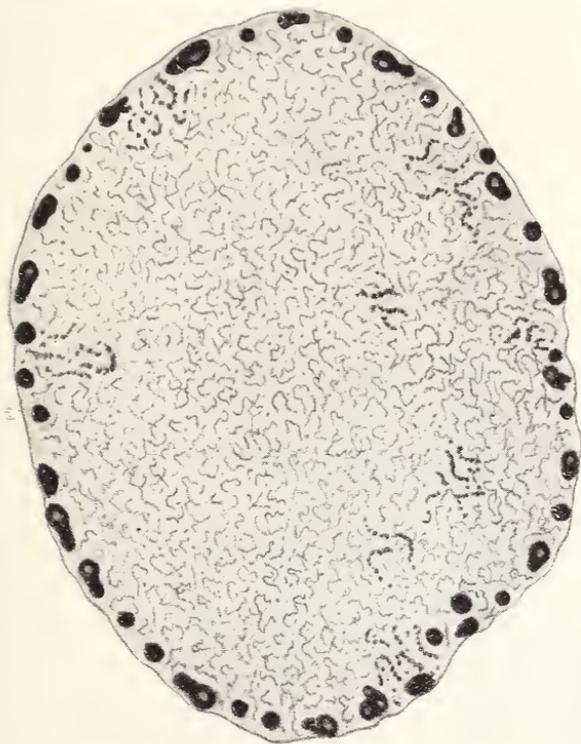


FIG. 25.

Noyau de 120  $\mu$ , dont le nucléoplasme est littéralement bourré de filaments minces et de quelques filaments épais au point que les chromosomes y sont indiscernables ( $\times$  730).

Ce qu'il y a de certain, comme nous le verrons, c'est que ces filaments se désintègrent au moment même où les chromosomes villeux se transforment en chromosomes plumeux et qu'il y a là plus qu'une simple coïncidence.

## CHAPITRE III

**Les chromosomes.**

Les chromosomes, très nets dans les jeunes ovocytes, s'allongent considérablement pendant la période de croissance. Ils deviennent alors si fins, constitués par une file de chromomères minuscules si éloignés les uns des autres, que l'on a souvent conclu à leur disparition, suivie d'une néoformation. C'est ce qu'ont admis les anciens observateurs tels que SCHULTZE (1887), CARNOY et LEBRUN (1897-1900), FICK (1893-99), BORN (1892-94).

Contre cette conception qui était admissible à l'époque où elle fut présentée, H. KING (1908) a réagi: chez *Bufo lentiginosus*, dit-elle, on n'observe jamais un noyau où il n'y ait pas de chromosomes; c'est ce que confirment les recherches plus modernes de DODSON (1948) et de DURYEE (1950). Ce dernier, travaillant sur des noyaux non fixés ni colorés, a pu sortir les chromosomes du noyau, les étirer, les mesurer. Nos propres observations avec le microscope au contraste de phase nous ont convaincu que les chromosomes peuvent se voir sur le vivant, même à des stades où la simple observation microscopique est impuissante à les révéler. En ce qui concerne le matériel fixé et coloré, en dehors de quelques cas où le nucléoplasme n'est plus qu'un feutrage dense de filaments, nous avons constaté que les chromosomes sont toujours visibles d'un bout à l'autre de l'ovogénèse. La question de la pérennité des chromosomes, qui avait été le point de départ de ce travail, ne se pose donc plus.

Nous distinguerons, dans l'évolution des chromosomes des ovocytes, quatre stades: les chromosomes filamenteux, formés d'une file de chromomères; les chromosomes vilieux; les chromosomes plumeux; enfin, la disparition des poils et boucles et la condensation des chromosomes préparatoire à la première division de maturation.

## I. CHROMOSOMES FILAMENTEUX.

Nous ne reviendrons pas sur la description que nous avons donnée des chromosomes, dans les ovocytes larvaires. Ils se pré-

sentent, à l'hématoxyline ferrique, comme une file de chromomères assez allongés pour se toucher par endroits (fig. 1 et 2). Les mêmes ovocytes (30 à 35  $\mu$ ), étudiés après coloration au Feulgen, présentent des chromomères plus fins, bien qu'un peu empâtés par place

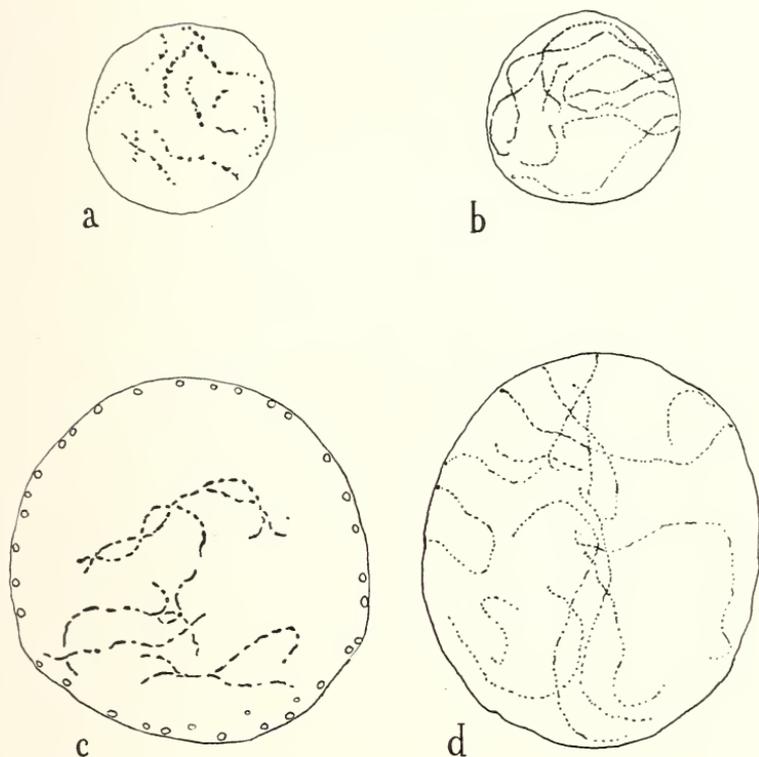


FIG. 26.

Chromosomes filamenteux et vilieux, colorés au Feulgen ( $\times 730$ ). Ils sont disposés par paires dont les éléments forment entre eux des chiasmés.

a) noyau de 35  $\mu$ ; b) noyau de 33  $\mu$ ; c) noyau de 65  $\mu$ ; d) noyau de 65  $\mu$ .

(fig. 26 a, b). L'acide désoxyribonucléique n'est donc pas limité strictement aux chromomères, mais revêt, par places, le chromomère. Cette disposition se rencontre encore dans des noyaux de 60  $\mu$  (fig. 26 c). Ces chromosomes, dont certains ont une grande longueur, sont toujours groupés par paires et forment des chiasmés (fig. 26 c, d) dont la disposition paraît caractéristique pour chaque paire.

## II. CHROMOSOMES VILLEUX.

Dans les noyaux de 70 à 100  $\mu$  (fin du stade 1 et stade 2), où le nucléoplasme est encore clair, non obscurci par la masse des filaments, les chromosomes, après coloration à l'hématoxyline ferrique (fig. 3 à 5), ont conservé l'aspect de longs filaments, formés d'une file de traits chromatiques, les chromomères, dans lesquels

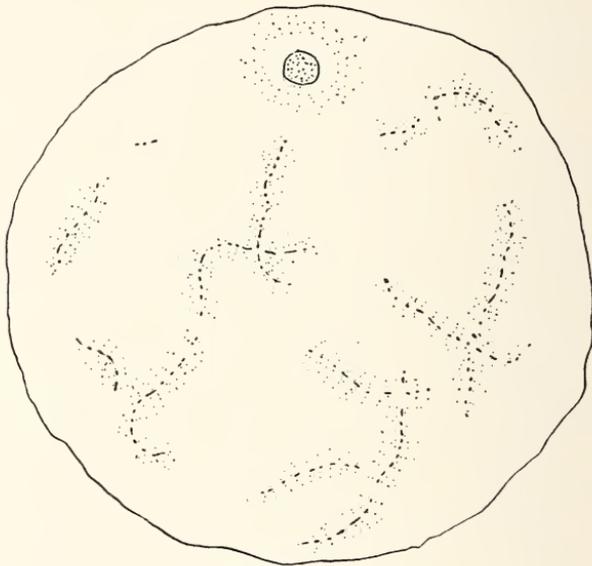


FIG. 27.

Noyau de 100  $\mu$ , coloré au Feulgen. On reconnaît les chromosomes dont les chromomères sont colorés en rouge. Les poils (type villeux) sont incolores, mais se distinguent si l'on diaphragme fortement ( $\times 730$ ).

le chromonème reste incolore. C'est aussi ce que l'on observe, dans les préparations colorées au Feulgen (fig. 27), les chromomères étant réduits souvent à de simples points rouges sombres.

En dehors de cette structure axiale qui ne s'est qu'à peine modifiée, les chromosomes se montrent revêtus de nombreux poils courts, droits, d'aspect homogène, bien différents des futures boucles des chromosomes plumeux. Ces poils, légèrement teintés de gris pâle par l'hématoxyline, ne se voient pas, après coloration au Feulgen, sauf si l'on diaphragme fortement au moment de

l'observation (fig. 27). Ces poils fins ne paraissent guère avoir été signalés que par Dobson (1948) qui les a observés et figurés dans les noyaux des ovocytes d'*Amphiuma*. Il les décrit comme des excroissances courtes, pointues qui augmentent de nombre et s'allongent.

En fait, un aspect vilieux s'observe déjà dans des noyaux de 35 à 50  $\mu$  (fig. 28), mais cette disposition est alors obscurcie par

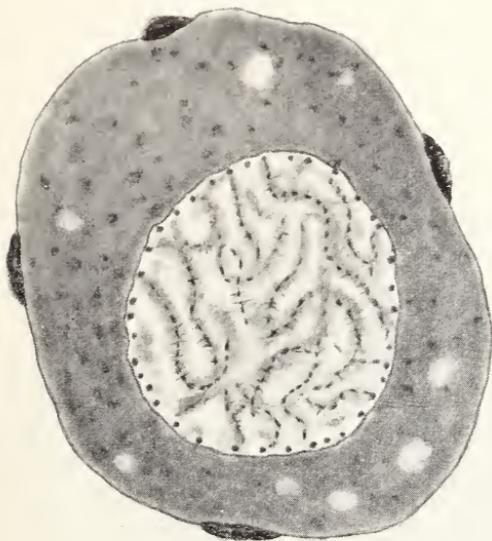


FIG. 28.

Jeune ovocyte de Triton adulte, mesurant 80  $\mu$ ; dans le noyau (50  $\mu$ ) les chromosomes ont l'aspect d'une file de chromomères et présentent le début du type vilieux ( $\times 730$ ).

la condensation autour du chromosome d'un nucléoplasme plus colorable. Plus tard, cette gangue a disparu et les poils se distinguent très nettement dans le nucléoplasme clair (fig. 9 à 15). Lorsque le chromosome est coupé perpendiculairement à son axe (fig. 5, 7, 12 et 24), les poils sont déjà disposés en *rosette*, comme le seront les boucles des chromosomes plumeux. On peut donc penser qu'il y aura continuité de structure entre les deux types de formations.

Tandis que les chromosomes, étudiés à ce stade au Feulgen, nous apparaissent comme une simple file de points chromomériques, Dobson trouve que, dans les noyaux de 60 à 150  $\mu$ , non seulement les chromomères, mais le chromonème lui-même sont colorés.



FIG. 29.

Ovocyte atypique d'un ovaire de Triton adulte. Le cytoplasme est anormalement clair; les chromosomes sont colorables sur toute leur longueur d'une façon continue et trop courts. Dans le noyau de 70  $\mu$ , on n'aperçoit ni macronucléoles, ni filaments nucléoplasmiques ( $\times 730$ ).

Il est possible que, chez *Amphiuma*, l'axe du chromosome contienne également de l'acide désoxyribonucléique, mais ce n'est pas le cas chez le Triton.

Nous pensons utile, à ce sujet, de signaler une cause d'erreur possible. On trouve toujours, dans les ovaires de Tritons adultes, quelques ovocytes qui sont caractérisés par trois particularités.

Ils ont un cytoplasme anormalement clair; ils présentent des chromosomes qui attirent l'œil par leur netteté (fig. 29). Ce sont des filaments chromatiques continus mais non poilus, se colorant intensément, disposés par paires avec chiasmes et moins allongés que normalement. Enfin, ces ovocytes sont remarquables par la

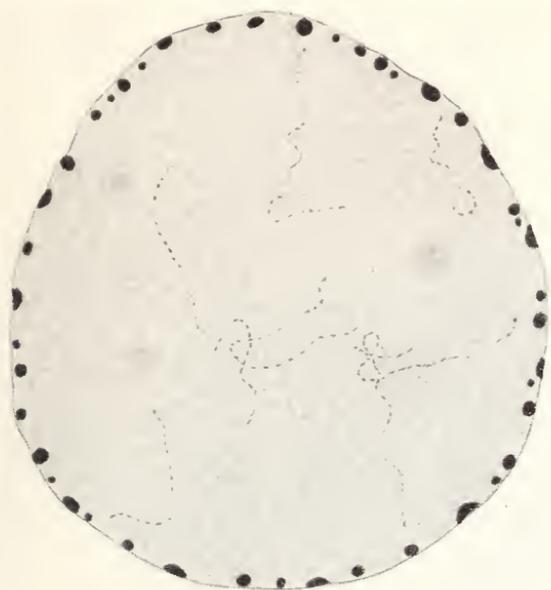


FIG. 30.

Noyau de  $100\ \mu$  montrant l'aspect des chromosomes vilieux, à chromomères très fins ( $\times 730$ ).

petitesse de leurs nucléoles et par l'absence de macronucléoles et, plus tard, de filaments nucléoplasmiques. Nous pensons qu'en dépit de la netteté de leurs chromosomes, ces ovocytes ne sont pas destinés à évoluer au delà d'un certain stade et sont abortifs.

A mesure que le noyau grossit, les chromosomes, dispersés dans le suc nucléaire, deviennent très allongés, constitués par une file de chromomères extrêmement fins. Ils sont cependant encore bien visibles dans des noyaux de  $90$  à  $100\ \mu$  (fig. 30). Au Feulgen, les chromomères deviennent d'une petitesse extrême et dans des noyaux de  $135\ \mu$  et plus, sont extrêmement difficiles à aperce-

voir. Il en est de même pour les chromosomes plumeux des stades ultérieurs.

Nous dirons, à ce sujet, quelques mots des difficultés que nous avons rencontrées en appliquant la technique de Feulgen aux ovocytes de Triton. Nous possédions un réactif de Schiff qui, avec le traitement normal, colorait admirablement les noyaux des cellules folliculaires, ceux des ovocytes jeunes, mais ne révélait absolument rien dans les ovocytes de 100  $\mu$  et plus. En vain, nous modifiâmes les durées d'hydrolyse et de coloration. Cependant, dans des coupes de testicules utilisées comme témoin, tout ce qui était chromatine était parfaitement coloré. Nous préparâmes de nouveaux réactifs de Schiff, en utilisant la technique donnée par BRACHET: mêmes insuccès. Aussi nous crûmes-nous autorisés à affirmer qu'à certains stades les chromosomes ne se coloraient pas par le Feulgen.

BRACHET (1929) connut les mêmes difficultés. Après fixation par le sublimé acétique, les chromosomes ne se coloraient pas dans les gros noyaux; l'auteur devait revenir sur cette affirmation et annoncer, en 1940, que les chromosomes se coloraient bien, mais à la condition de fixer le matériel au Bouin-Allen au lieu du sublimé acétique. Ceci nous conduisit à utiliser les fixateurs les plus divers, sans résultat. Finalement, nous retrouvâmes une vieille fuchsine de Grüber qui, préparée par la méthode de BRACHET, nous donna un réactif de Schiff qui enfin colorait les chromomères extrêmement fins dans les chromosomes à tous les stades. Encore parfois a-t-on de la peine à reconnaître, çà et là, des files de minuscules grains rouges éloignés les uns des autres.

Il est évident qu'à certains stades (début de chromosomes plumeux et après), les chromomères de Triton ne renferment — et probablement pas tous — que des quantités minimales d'acide désoxyribonucléique. La chose doit d'ailleurs varier avec les animaux: DODSON, chez *Amphiuma*, peut colorer par le Feulgen le chromonème et même la base des poils. BRACHET (1940), par contre, déclare que, chez la Grenouille, la réaction de Feulgen est négative pendant la période de grand accroissement. KOLTZOFF (1938), travaillant sur les ovocytes de Triton, a eu des difficultés semblables à celles que nous avons rencontrées, pour colorer au Feulgen les chromosomes plumeux. Toutefois, il ne les a pas surmontées et a cru pouvoir affirmer que la réaction de Feulgen

est négative déjà avant la formation des « lampbrush chromosomes » et qu'elle le reste jusqu'à ce que l'aspect plumeux ait disparu, juste avant la mitose de maturation. Nous savons que ce n'est pas exact, mais la difficulté que l'on éprouve à avoir des réactions positives indique la très faible teneur de ces chromosomes en acide désoxyribonucléique.

### III. PASSAGE DES CHROMOSOMES VILLEUX AUX CHROMOSOMES PLUMEUX.

DODSON, qui est le seul, après KING, à avoir reconnu les poils fins qui caractérisent l'état vilieux des chromosomes, décrit dans

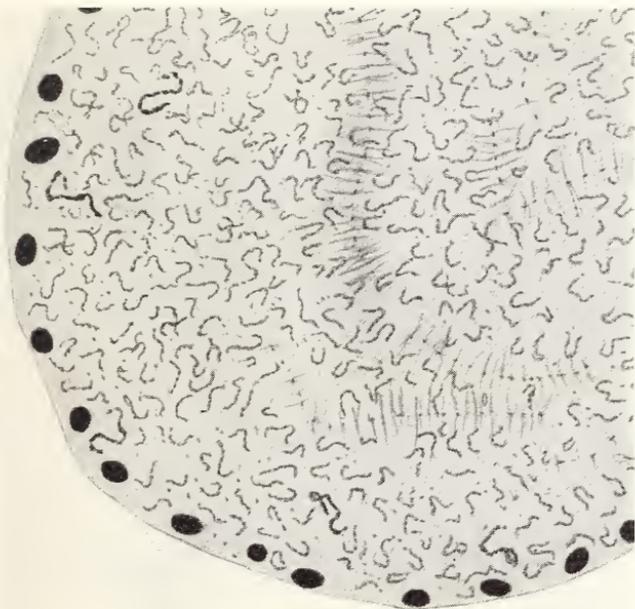


FIG. 31.

Portion d'un noyau de 150  $\mu$  montrant des chromosomes vilieux à poils longs et droits et un nucléoplasme encore rempli de filaments nucléoplasmiques ( $\times 730$ ).

les noyaux de 80  $\mu$  l'apparition sur le chromosome d'expansions pseudopodiformes, dont les unes sont des poils bien définis, dont les autres ont une extrémité élargie. Nous n'avons rien vu de

semblable, si ce n'est la plus grande densité que présentent, surtout à leur extrémité, les poils du type villeux très allongés et se transformant en poils de chromosomes plumeux.

Nous relaterons nos observations en partant de l'aspect observé dans des noyaux de  $150\ \mu$  (fig. 31). Le nucléoplasme dans lequel on reconnaît les chromosomes du type villeux, à poils toujours



FIG. 32.

Partie d'un noyau de  $160\ \mu$  montrant des chromosomes villeux à poils très longs, une rosette et des filaments nucléoplasmiques commençant à se désintégrer en granulations ( $\times 730$ ).

droits, homogènes, mais plus longs, est rempli de filaments nucléoplasmiques minces et de quelques filaments épais. D'assez nombreux granules sidérophiles proviennent, de toute évidence, d'un début de désagrégation des filaments. Là où le chromosome est coupé perpendiculairement à son axe, ses poils dessinent une rosette (fig. 24 et 33).

La fragmentation des filaments se poursuit, donnant un nombre croissant de granules (fig. 32). A ce moment, les longs poils des chromosomes villeux se chargent à leur extrémité d'une matière plus chromophile, tandis que les filaments diminuent nettement de nombre. Les deux phénomènes marchent de pair: diminution et désintégration des filaments; croissance et charge chromatique des poils de chromosomes (fig. 33 a). Ceci s'observe dans le noyau ( $150\ \mu$ ) d'ovocytes dont la vitellogénèse n'a pas encore commencé.

Au moment où apparaissent, à la périphérie du cytoplasme, les tout premiers granules de vitellus, le noyau ( $180\ \mu$ ) présente encore un état comparable: les longs poils droits des chromosomes sont enrichis en matériaux colorables tandis que les filaments

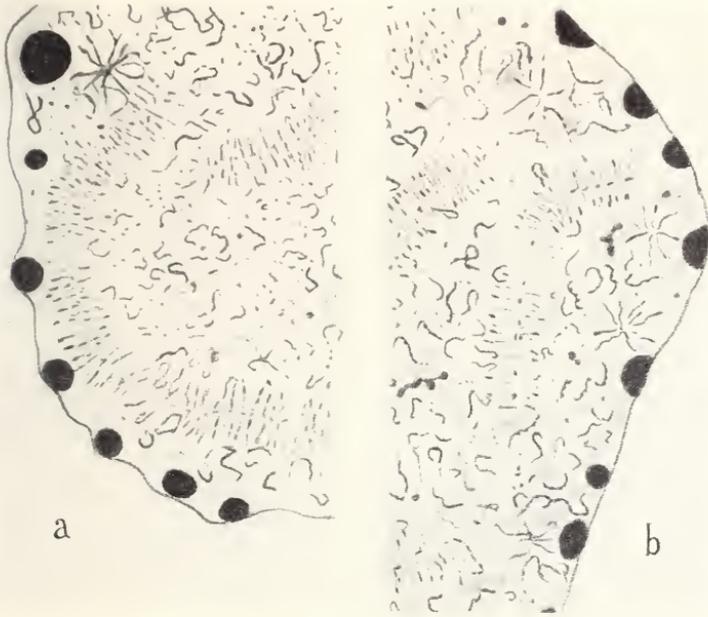


FIG. 33.

Figures montrant l'enrichissement des poils de chromosomes villeux à mesure que les filaments nucléoplasmiques se désintègrent ( $\times 730$ ).

- a) Fragment d'un noyau de  $150\ \mu$  montrant de beaux chromosomes villeux dont les poils sont plus épais et colorables, surtout à leur extrémité; une rosette; filaments et grains résultant de leur désagrégation.
- b) Fragment d'un noyau de  $180\ \mu$ ; les extrémités des poils de chromosomes se colorent fortement; deux rosettes; la plus grande partie des filaments sont déjà réduits en grains.

nucléoplasmiques sont beaucoup moins nombreux et en voie de désagrégation (fig. 33 b). La surcharge en substance colorable qui avait débuté à l'extrémité libre du poil s'étend maintenant à toute sa longueur. Peu après, alors que la vitellogenèse commence, la transformation s'achève (fig. 34, a). Les poils des chromosomes qui se sont encore allongés présentent maintenant une structure nettement granulaire. C'est alors que, sans doute en raison de leur

surcharge en matériel, ils se clivent suivant leur longueur: les deux moitiés s'écartent l'une de l'autre, tout en restant unies à leur point d'insertion sur le chromosome. L'espace entre ces deux moitiés des poils primitifs s'agrandit; le poil est devenu boucle.

La transformation n'est pas rigoureusement synchrone pour tous les chromosomes d'un même noyau. Les uns ont encore de longs poils

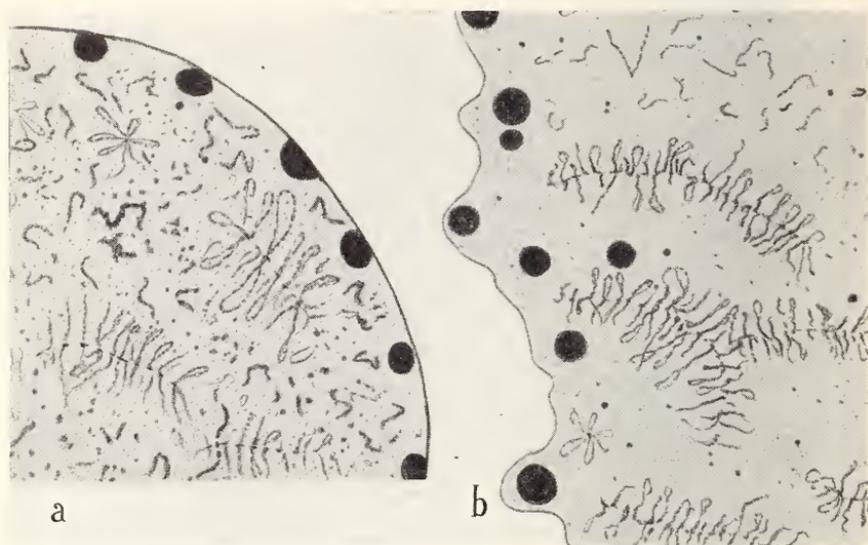


FIG. 34.

Transformation des poils simples du type vilieux en boucles de chromosomes plumeux dans des noyaux de  $200 \mu$  ( $\times 730$ ).

- a) Les poils du type vilieux se sont allongés et commencent à se dédoubler (les deux chromosomes inférieurs); le dédoublement a constitué de véritables boucles (chromosome supérieur).  
 b) On voit tous les passages des poils simples à un début de fissuration et à l'ouverture des boucles.

simples ou présentant un début de clivage; les autres possèdent des boucles déjà parfaitement constituées. Les filaments nucléoplasmiques minces ont disparu ou ne sont plus représentés que par une poussière de granulations. On ne voit plus guère, avec quelques débris, que des filaments épais restés inutilisés (fig. 34, a et b).

Nous pouvons, d'après ces observations, considérer que les poils définitifs, destinés à s'ouvrir pour former les boucles, ont une double origine. Ils sont constitués, en premier lieu, par les poils droits,

expansions du chromosome vilieux. Il est très vraisemblable que ces poils sont produits par les chromioles sur lesquels ils sont insérés; ils traduiraient de manière visible l'activité de synthèse des gènes. D'autre part, les filaments nucléoplasmiques qui remplissent le suc nucléaire représentent une réserve de matériaux mis en liberté lors de leur désagrégation. Une partie des substances libérées passe probablement dans le cytoplasme où la vitellogenèse va s'amorcer. Le reste se fixe sur les poils des chromosomes d'une manière que nous ne pouvons préciser (adsorption, plus probablement combinaison). Il en résulte une accumulation de substances qui, sans doute en raison de leur charge électrique, amènent la fissuration longitudinale du poil, l'écartement des moitiés et la formation des boucles qui vont persister jusqu'à la fin de la vitellogenèse.

Notre description et nos observations bien sérieuses nous permettent de rejeter un certain nombre d'interprétations fantaisistes. Nous laisserons à MAKAROV (1946) la responsabilité de prétendre que poils et boucles ne sont que des productions artificielles résultant de l'action des fixateurs sur le nucléoplasme. Nous rejetterons non moins catégoriquement l'opinion de RIS (1945) d'après laquelle l'apparence poilue des chromosomes serait due au fait que les quatre chromatides qu'il leur attribue présenteraient un double enroulement majeur et mineur qui n'existe que dans son esprit. C'est la prétendue spirale majeure qui, par son développement, produirait l'apparence poilue.

C'est à une interprétation analogue que recourent PAINTER (1940) et KOLTZOFF (1938) pour lesquels les chromosomes plumeux seraient le résultat d'une reduplication. PAINTER suppose que chacun comprendrait des milliers de filaments provenant d'une série de divisions intranucléaires. C'est beaucoup pour un chromosome si fin qu'on ne le voit pas et pour des chromomères si minuscules qu'ils sont à la limite de la visibilité. Ce sont là de simples hypothèses gratuites, inspirées directement par ce qu'on croit savoir de la constitution des chromosomes géants dans les glandes salivaires des larves de *Drosophila*, qui correspondent à un cas tout à fait spécial. Nous ne retiendrons pas davantage l'hypothèse de PAINTER et TAYLOR (1942) qui interprètent les poils et boucles comme de simples expansions latérales d'une matrice dont l'existence reste à démontrer.

Pour DURYEE (1950), les grains des chromosomes ou chromioles, observés sur le vivant, sont doubles. Ceci indiquerait que le chromosome est en réalité formé de deux chromatides qui restent étroitement accolées. Nous sommes d'accord avec ce point de vue, car

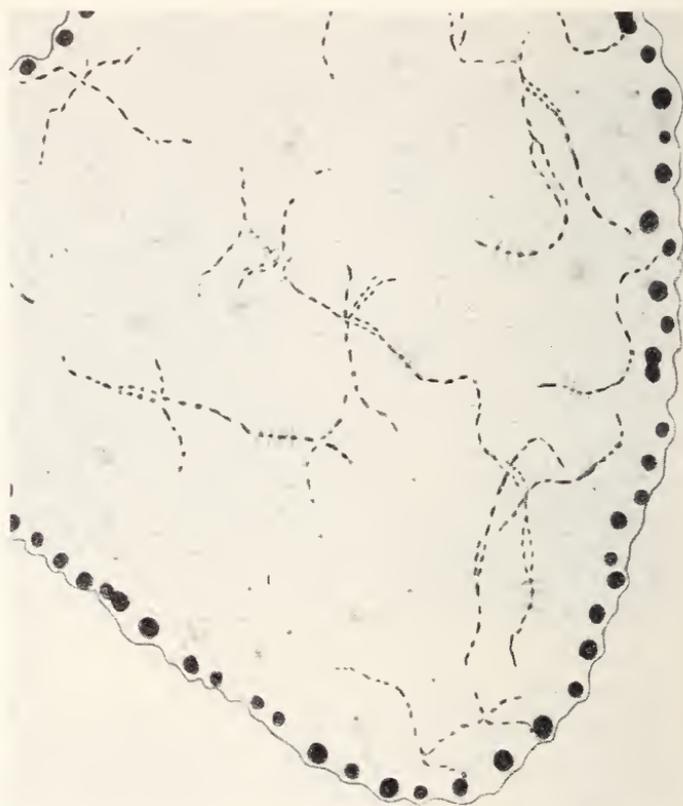


FIG. 35.

Noyau de  $140\ \mu$ , coloré à l'hématoxyline ferrique; on voit nettement les paires de chromosomes formant des chiasmés et les chromosomes eux-mêmes dédoublés par place en leurs deux chromatides où les chromioles se répètent deux à deux ( $\times 730$ ).

nous avons vu parfois (fig. 35), et l'examen sur le vivant confirme la chose, ces chromatides s'écartent l'une de l'autre en certains points. Par contre DURYEE imagine que le pont qui unit les deux chromioles pourrait en s'allongeant donner naissance aux boucles des chromosomes plumeux. L'hypothèse est ingénieuse, mais est

inconciliable avec nos observations détaillées sur la genèse de ces formations.

Seul DODSON (1948) nous paraît avoir correctement interprété la genèse des poils et des boucles. Comme nous, il a vu les poils courts et précoces des chromosomes que nous avons appelés vilieux. Il les a vu s'allonger et se cliver pour se transformer en boucles; par contre l'enrichissement des poils en substances dérivées des filaments nucléoplasmiques, qu'il ne mentionne pas, lui a complètement échappé.

#### IV. LES CHROMOSOMES PLUMEUX.

Nous ne consacrerons pas une longue étude à ces structures signalées par SCHULTZE (1887), par BORN (1892) chez les Amphibiens, que RÜCKERT (1892) a retrouvées chez les Sélaciens et dont MARÉCHAL (1906) a donné de bonnes figures.

Les chromosomes plumeux, caractérisés par leurs poils transformés en boucles, apparaissent avec les premiers grains de vitellus et persistent pendant toute la durée de la vitellogenèse. L'axe des chromosomes qui ont atteint le maximum d'allongement n'est représenté, après coloration au Feulgen, que par une file de points minuscules, éloignés les uns des autres, chromioles et chromomères. Ceux-ci ne comprennent que des traces d'acide désoxyribonucléique alors que les gènes doivent présenter une intense activité chimique.

Le revêtement des chromosomes (fig. 36) est typiquement formé de boucles, pouvant atteindre une longueur de 10 à 15  $\mu$ . Ces boucles ont une structure finement granulaire, se présentant comme une file de petits grains, retenant faiblement l'hématoxyline (fig. 37), mais ne se colorant jamais par le Feulgen. Dans les coupes on observe très souvent de simples poils parfois fort longs et ayant la même structure. On peut évidemment penser que ces poils correspondent à des demi-boucles; cependant cet aspect se rencontrant dans des coupes de 12  $\mu$  d'épaisseur, il paraît peu vraisemblable que cette interprétation soit valable dans tous les cas. Par contre, lorsque le chromosome est coupé transversalement, les rosettes comprennent surtout des boucles (fig. 37). En plus des boucles ou poils minces, les chromosomes présentent souvent, en certains points, des boucles plus colorables, toujours disposées par

paires, à grains plus volumineux (fig. 38). Nous ignorons quelle est la signification de ces formations. Peut-être correspondent-elles à des régions du chromosome riches en hétérochromatine ?



FIG. 36.

Photographie d'un noyau d'un ovocyte de  $250\ \mu$  montrant des chromosomes plumeux, dont on voit bien les chromomères, ainsi que les poils et boucles. En bas et à droite, une rosette (chromosome coupé perpendiculairement) ( $\times 310$ ).

Ces poils et boucles ne retiennent électivement aucun colorant. La pyronine ne les colore pas. Dans certains Giemsa bien réussis, les chromomères sont bleus, tandis que les poils et boucles sont roses. Il y a là, semble-t-il, un matériel de réserve qui peut être le siège d'actions de synthèse et qui sera utilisé tout à la fin de l'ovogenèse. A ce moment, en effet, les poils et boucles se désagrégeront et

leurs matériaux passeront dans le protoplasme où ils interviendront au cours du développement.

Deux faits sont à retenir. D'une part, l'aspect filamenteux granulaire que présentent diverses formations (filaments nucléo-

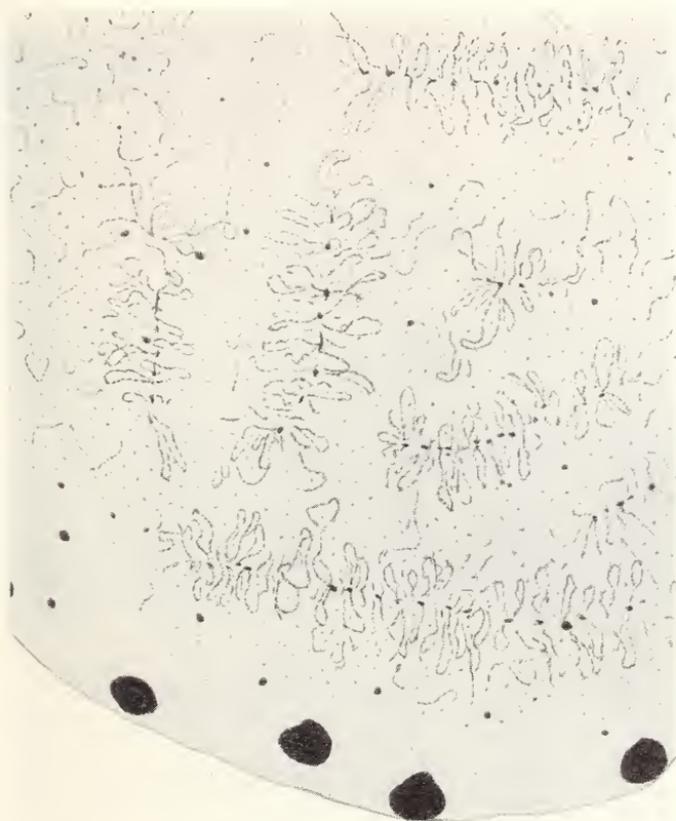


FIG. 37.

Chromosomes plumeux typiques dans un noyau de 300  $\mu$ . Notez les chromomères, seule partie visible de l'axe, les poils et boucles d'aspect granulaire ( $\times 730$ ). La vitellogenèse est en cours.

plasmiques d'origine macronucléolaire et d'origine nucléolaire; poils et boucles de chromosomes); l'état physico-chimique du nucléoplasme doit favoriser ces associations qui correspondent peut-être à des phénomènes de polymérisation. D'autre part, à deux reprises, il y a accumulation de matériaux qui doivent intervenir à un

moment donné dans le métabolisme de la cellule. La masse des filaments nucléoplasmiques, si elle joue un rôle dans la différenciation ultime des poils de chromosomes, doit aussi se répandre dans le cytoplasme et cette décharge correspond à l'approche de la vitellogenèse. Les matériaux que représentent les boucles de chromosomes

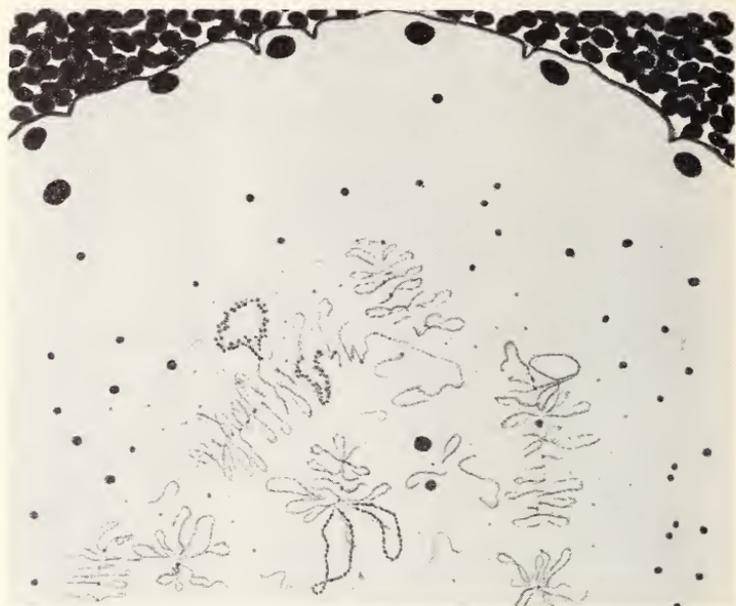


FIG. 38.

Chromosomes plumeux dans un ovocyte dont la vitellogenèse est achevée.

Dans le noyau ( $360\ \mu$ ) quelques micronucléoles, des chromosomes plumeux portant par place des boucles épaisses disposées par paires ( $\times 730$ ).

se désagrègent, comme nous allons le voir, peu avant l'éclatement de la vésicule germinative et doivent, répandus dans le cytoplasme, conditionner maintes différenciations chimiques préparatoires à la segmentation et à l'embryogenèse.

#### V. LA VÉSICULE GERMINATIVE A LA FIN DE LA VITELLOGENÈSE.

Lorsque la vitellogenèse est achevée, le noyau de l'ovocyte a pris une forme ovoïde. Il est énorme, mesurant  $450\ \mu$  sur  $320$  à  $350\ \mu$ . Les nucléoles occupent encore la périphérie et les chromosomes plumeux sont répartis dans tout le nucléoplasme.

Le premier signe de l'évolution terminale du noyau est le rassemblement des chromosomes au centre de la vésicule (fig. 39). Ils y occupent une aire elliptique ou circulaire (fig. 40) selon l'orientation des coupes. Ces chromosomes qui, pendant toute la vitellogenèse ont conservé le type plumeux caractéristique (fig. 37),

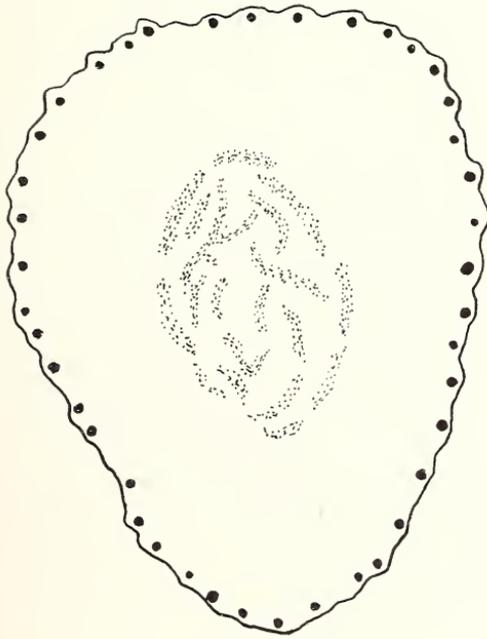


FIG. 39.

La vésicule germinative à la fin de l'ovogenèse, montrant le rassemblement des chromosomes au centre. Les nucléoles sont encore à la périphérie ( $\times 230$ ).

commencent à présenter la régression des boucles ou des poils qui les revêtaient. Les extrémités libres des boucles se désagrègent, si bien qu'on ne voit plus que la base de ces productions; en même temps, le nucléoplasme se remplit d'une poussière de granulations provenant vraisemblablement de la désintégration des boucles (fig. 41). Cette interprétation est confirmée par le résultat des colorations au Giemsa: les chromomères sont bleus; les restes des boucles sont roses comme les granulations du suc nucléaire, dans la zone des chromosomes. Nous pensons qu'il est impossible d'admettre

le point de vue exprimé par PAINTER et par RIS, d'après lequel les boucles seraient résorbées par le chromosome et non dissoutes.

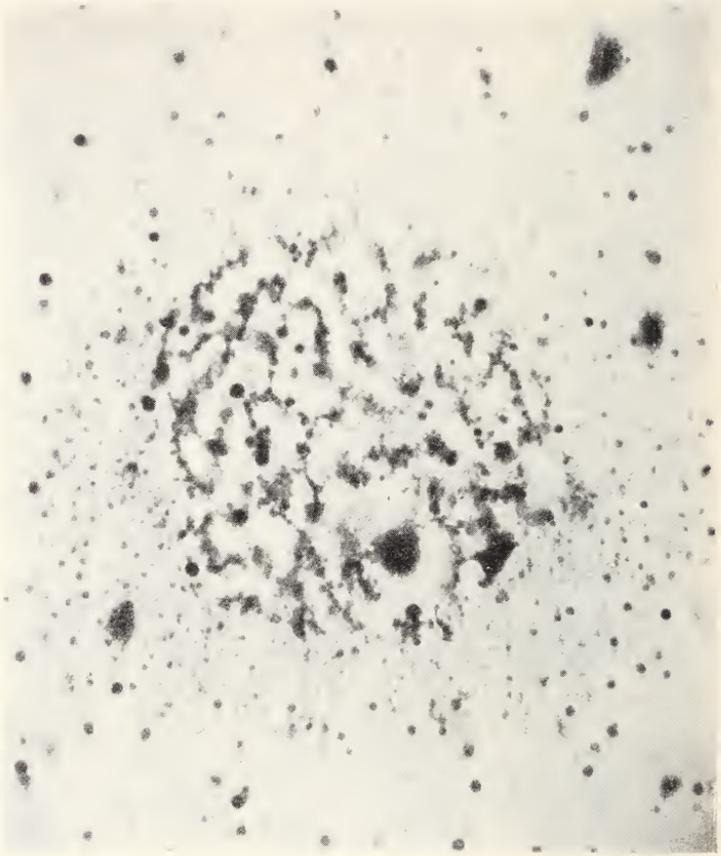


FIG. 40.

Photographie montrant l'aire centrale de la vésicule germinative où sont rassemblés les chromosomes, dont les poils et boucles sont en voie de disparition. Autour, couche de micronucléoles et de granulations ( $\times 1.040$ ).

DODSON a déjà fait remarquer que cette interprétation était insoutenable.

La disparition des boucles ne se fait pas toujours de la même manière: tantôt toutes les boucles se désagrègent; le chromosome n'en porte plus que les moignons et quelques filaments libres en désagrégation représentent les restes de boucles détachées (fig. 41);

tantôt, certaines boucles persistent encore, alors que les autres sont réduites à leur portion basale (fig. 42).

Tandis que les chromosomes subissent ces transformations, un nombre croissant de nucléoles abandonnent la périphérie, viennent

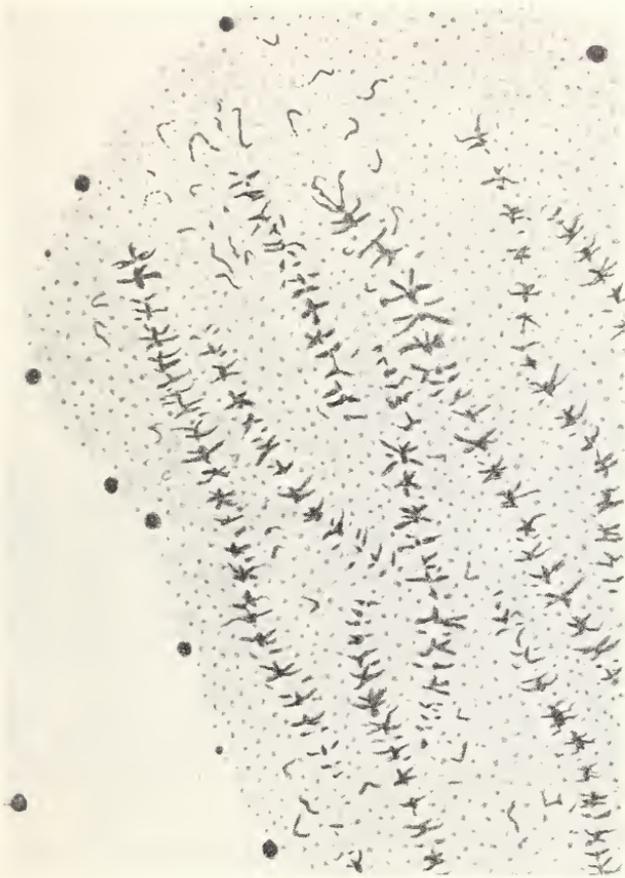


FIG. 41.

Chromosomes, rassemblés dans une aire de la vésicule germinative, dont les poils et boucles sont réduits à l'état de moignons. Le fond du nucléoplasme est rempli de granulations ( $\times 730$ ).

entourer l'amas central ( $100 \mu$ ) des chromosomes ou pénètrent à l'intérieur. Comme ceux qui occupaient la surface du noyau pendant la vitellogénèse, ces nucléoles renferment des grains ou des vacuoles colorables.

Dès ce moment, il apparaît dans cette région un grand nombre de micronucléoles. Il est presque certain que ces petits éléments sidérophiles — ne se colorant pas par le Feulgen — proviennent

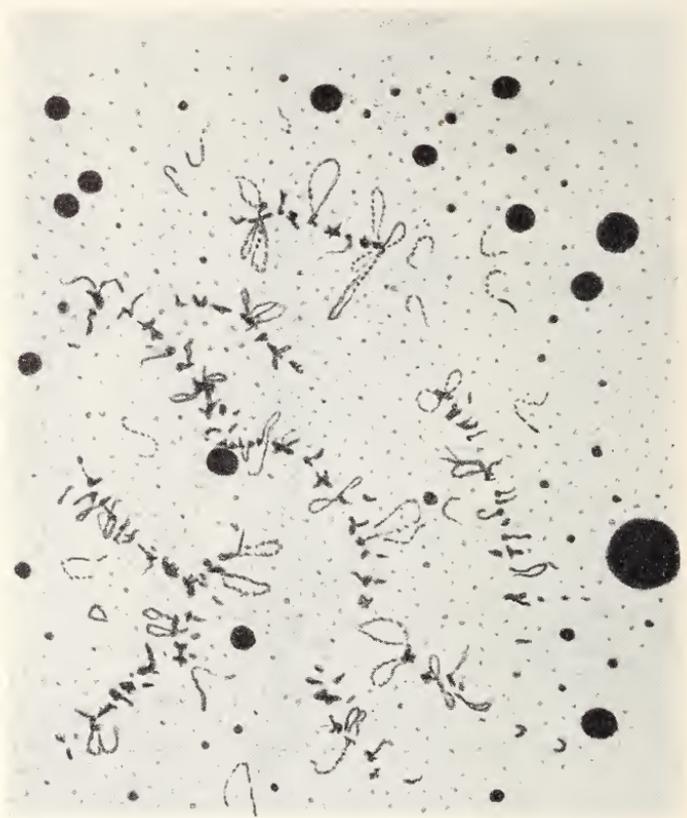


FIG. 42.

Chromosomes rassemblés au centre de la vésicule germinative en un amas que les nucléoles commencent à encercler. La plus grande partie des poils et boucles ont disparu ( $\times 730$ ).

d'une transformation de certains des gros nucléoles. On voit ces derniers prendre des formes irrégulières, s'allonger en filaments grossiers et détacher de leur substance quelques micronucléoles (fig. 43 *a*). Ces filaments s'étirent, forment des boucles encore unies par des ponts (fig. 43 *b*). Finalement, on peut les voir se désagréger en libérant une file de micronucléoles (fig. 43 *c*).

A ce stade, les bases des boucles se gonflent, deviennent plus diffuses. Il semble que ces vestiges des boucles subissent une imbibition et une dissolution (fig. 44). Les chromosomes se trouvent



FIG. 43.

Formation de micronucléoles à partir de nucléoles entourant l'amas central de chromosomes dans la vésicule germinative d'un ovocyte mûr ( $\times 730$ ).

- a) Formes irrégulières prises par des nucléoles;
- b) Etirement de ces nucléoles en filaments grossiers renfermant des boules de matière chromophile;
- c) Décomposition d'un filament nucléolaire en file de micronucléoles.

ainsi réduits à une file de chromomères, d'une finesse extrême au Feulgen (fig. 47, a), portant encore çà et là les derniers restes de quelques boucles.

C'est alors que se produit un enrichissement du chromosome en acide désoxyribonucléique. Sur le chromonème dénudé, on voit

s'étaler de grosses gouttes de substance sidérophile (fig. 45). Ces gouttes s'allongent et tendent à revêtir le chromosome. Après coloration au Feulgen, ces gouttes se colorent en rouge intense

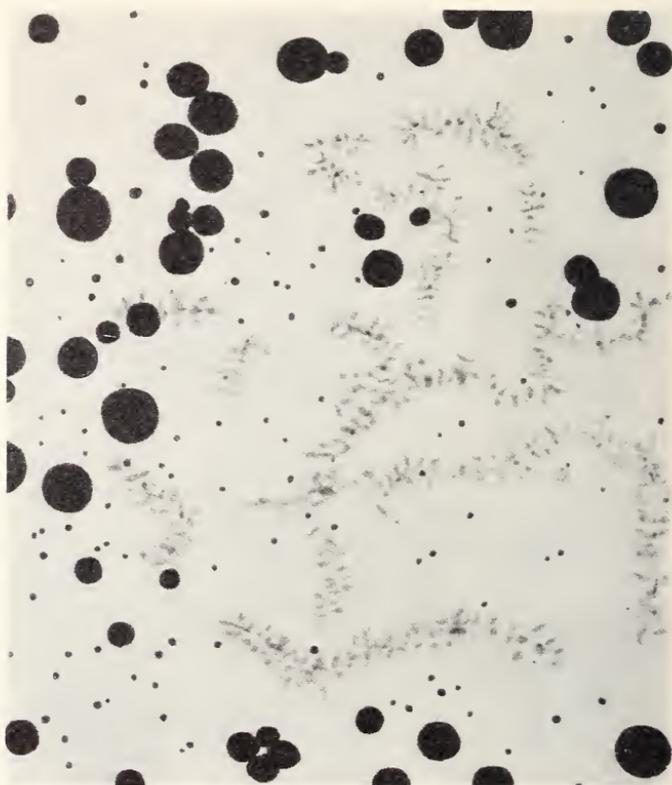


FIG. 44.

Chromosomes rassemblés au centre de la vésicule germinative, encadrés de nucléoles, montrant un état gonflé des poils en voie de disparition ( $\times 730$ ).

(fig. 46); elles sont bleu-vert après traitement par le vert de méthyle-pyronine.

Tandis qu'au début, les chromosomes rassemblés au centre de la vésicule germinative étaient, après coloration par le Feulgen, réduits à une file de chromomères d'une finesse extrême, les chromosomes, sans s'être sensiblement raccourcis, présentent des chromomères plus gros, plus colorables, qui tendent à confluer (fig. 47, *b*).

Les auteurs admettent, en général, que l'augmentation de chromatocité des chromosomes à ce stade résulte uniquement de leur raccourcissement qui rapproche les chromomères. Nous croyons

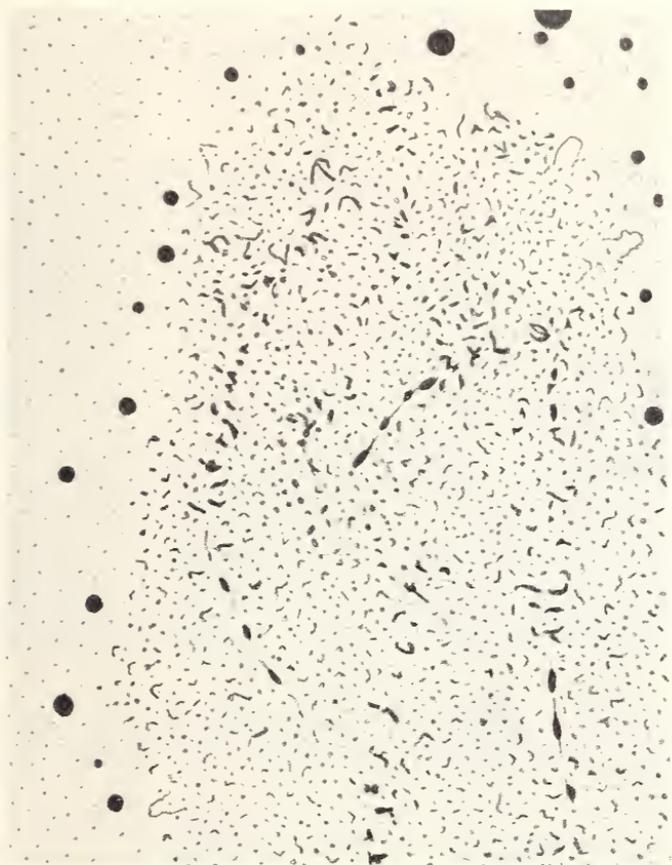


FIG. 45.

Au centre de la vésicule germinative, après la disparition des poils et boucles, des gouttes de matière chromatique colorées à l'hématoxyline ferrique se déposent sur les chromonèmes et s'étalent à leur surface ( $\times 730$ ).

qu'il y a, en réalité, deux processus concomitants: la contraction progressive des chromosomes et la tendance à la confluence des chromomères, mais aussi un véritable enrichissement du chromosome en acide désoxyribonucléique sous forme des gouttes colorables au Feulgen que nous avons signalées.

Tandis que le chromosome garde encore une structure discontinue (fig. 47) quand il est coloré au Feulgen, il se présente comme un filament chromatique continu après coloration par l'hématoxyline ferrique ou le Giemsa (fig. 48). Le revêtement chromatique n'est donc pas uniquement formé d'acide désoxyribonucléique.

Au sein de l'aire centrale de la vésicule germinative, entourée de gros nucléoles, bourrée de micronucléoles, les chromosomes,

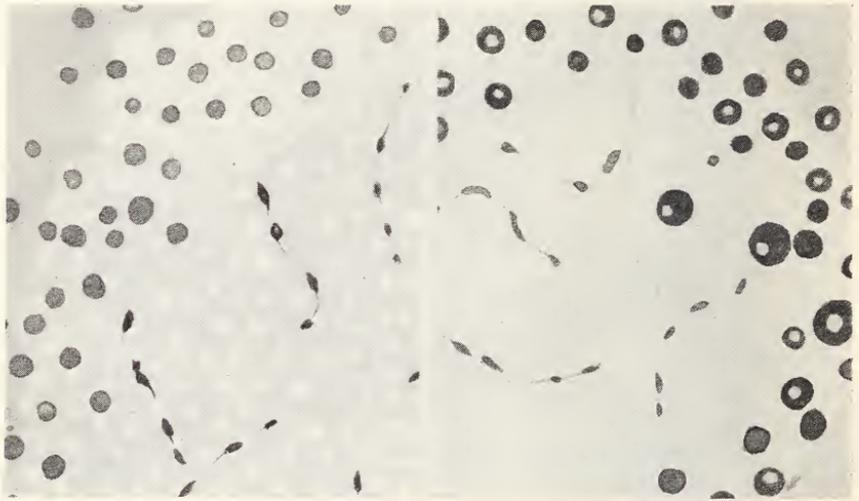


FIG. 46.

Même légende que la figure 45, sauf qu'à droite les masses chromatiques sont colorées en vert par le vert de méthyle et, à gauche, en rouge par le Feulgen ( $\times 730$ ).

redeviennent des filaments continus, se rassemblent, montrant des groupements par paires avec chiasmés (fig. 48, 49) très semblables à ceux que l'on observe dans les jeunes ovocytes (fig. 29). L'espace occupé par les chromosomes se réduit encore (fig. 50 *a*); les filaments chromatiques se trouvent rassemblés dans une aire réduite, ne mesurant que  $25 \mu$  de diamètre (fig. 50 *b*), toujours entourée de nucléoles et occupant le centre de la vésicule germinative.

Là s'arrêtent nos observations. On sait qu'à l'approche de la première cinèse de maturation, la vésicule germinative devient excentrique, puis éclate, déversant dans le cytoplasme son contenu, suc nucléaire, nucléoles, micronucléoles, granulations, tandis que les

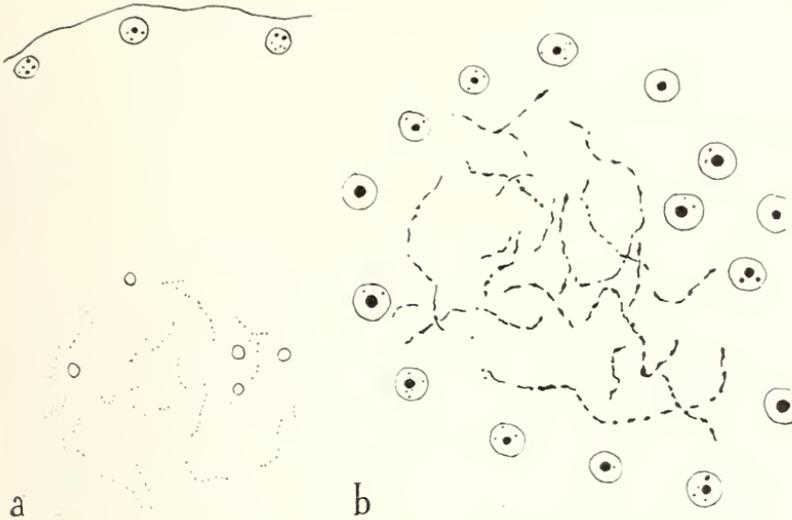


FIG. 47.

Chromosomes colorés au Feulgen ( $\times 730$ ).

- a) Au centre de la vésicule germinative avant l'enveloppement par les nucléoles: chromomères encore très fins.
- b) Plus tard, quand arrivent les nucléoles: chromomères plus gros et tendant à confluer.

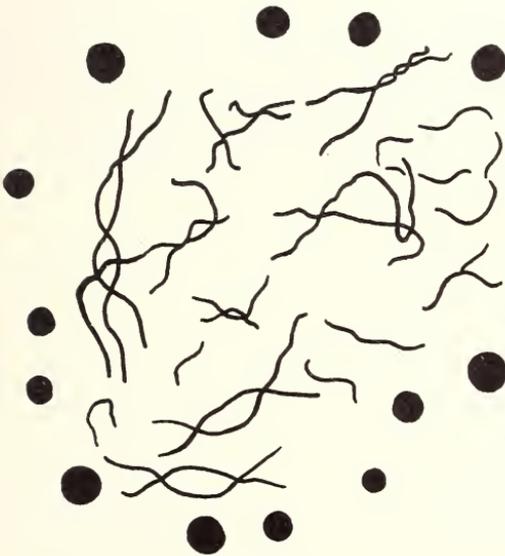


FIG. 48.

Chromosomes, complètement sans poils ni boucles, rassemblés dans le centre de la vésicule germinative et entourés de nucléoles. L'hématoxyline ferrique les colore sans discontinuité ( $\times 730$ ).

chromosomes de plus en plus contractés occupent l'intérieur du micronoyau qui se forme.

Nous avons pu provoquer toutes ces transformations de la vésicule germinative, même hors saison, en faisant aux femelles de Tritons des implantations d'hypophyses de Batraciens. On peut

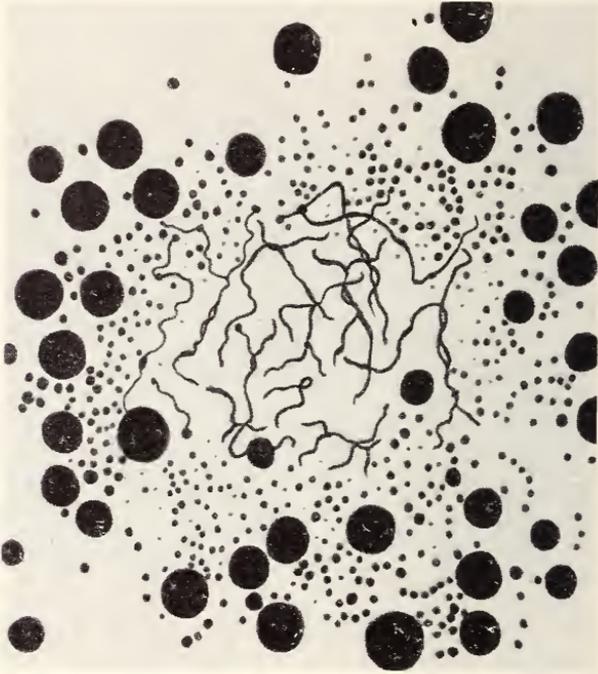


FIG. 49.

Chromosomes, plus rassemblés au centre de la vésicule germinative, entourés de nucléoles et de micronucléoles ( $\times 730$ ).

alors, en sacrifiant plus ou moins tôt les animaux, observer à volonté tel ou tel stade; en attendant une huitaine de jours, on obtient la ponte.

Nous terminerons cet exposé par quelques considérations sur le rôle de l'acide désoxyribonucléique. Pour beaucoup d'auteurs, il représenterait la partie essentielle des gènes, opinion basée en partie sur des assimilations plus ou moins justifiées rapprochant les gènes de certains virus chimiques, effectivement formés de nucléoprotéides. Cette opinion reste douteuse. Nous ne

dirons pas avec KOLTZOFF que l'acide désoxyribonucléique ne fait pas partie du gène, affirmation basée sur l'insuccès de l'auteur dans ses essais pour colorer au Feulgen les chromosomes plumeux. Nous devons cependant bien constater qu'à ce stade qui correspond à une intense activité métabolique de la cellule et, sans doute, à une grande activité synthétique des gènes, la quantité d'acide désoxy-

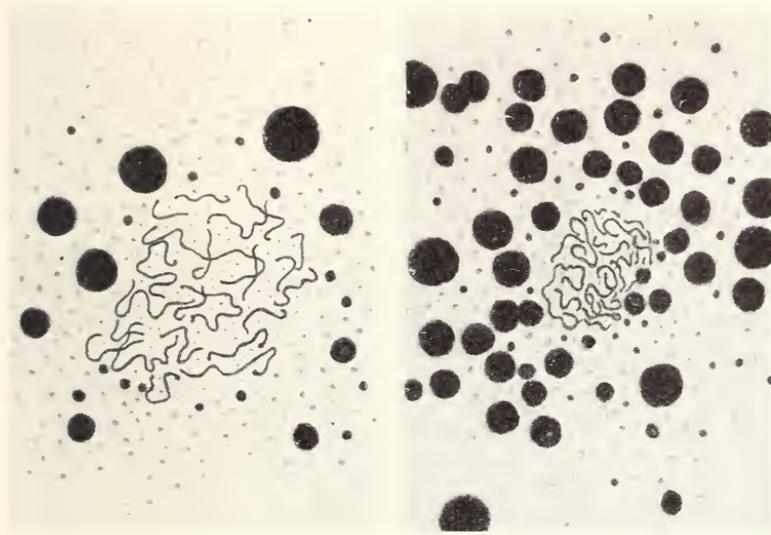


FIG. 50.

Deux étapes de la contraction des chromosomes au centre de la vésicule germinative. Il s'agit de Tritons traités par des implantations d'hypophyse ( $\times 730$ ).

ribonucléique passe par un minimum. BRACHET a même constaté que, chez la Grenouille, il y a une période de l'évolution des ovocytes où les chromosomes deviennent incolores par le Feulgen. Par contre, l'acide désoxyribonucléique augmente considérablement à l'approche de la cinèse de maturation, lorsque l'activité chimique des gènes a pris fin. On peut donc dire que le chromosome a d'autant plus d'acide désoxyribonucléique que ses gènes travaillent moins et d'autant moins qu'ils sont en plus grande activité.

La fonction attribuée aux nucléoprotéides repose en partie sur les observations faites sur les chromosomes géants des glandes salivaires dans les larves de *Drosophile*. Sans doute, les bandes,

assimilées avec plus ou moins de certitude aux gènes, contiennent de grandes quantités d'acide désoxyribonucléique. Mais n'est-il pas évident que dans les cellules salivaires la plus grande partie des gènes ne fonctionnent pas, en tout cas pas plus que dans une glande quelconque, et que la teneur considérable des bandes en acide désoxyribonucléique est absolument disproportionnée avec l'activité des gènes dans des cellules arrivées au terme de leur évolution ?

L'acide désoxyribonucléique n'est même pas la trame essentielle des chromosomes. La destruction de cet acide par la désoxyribonucléase, effectuée par DODSON dans les chromosomes plumeux, permet de constater que si ces chromosomes ne se colorent plus par le Feulgen, ils se colorent par l'hématoxyline ferrique exactement comme avant le traitement: la continuité morphologique du chromosome, la structure de ses poils et de ses boucles sont donc assurées par autre chose que l'acide nucléique. Rappelons à ce sujet que Mc DONOUGH, ROWES et MOHN (1952), ayant traité les chromosomes salivaires géants de la *Drosophile* par une désoxyribonucléase cristallisée, ont constaté que si le Feulgen est devenu complètement négatif, l'hématoxyline ferrique et la brasiline n'en mettent pas moins en évidence les mêmes structures fondamentales: bandes transversales, chromomères et chromonèmes.

Nous sommes enfin frappés par le fait que, dans les ovocytes de Batraciens, les produits d'élaboration du noyau (filaments nucléoplasmiques, poils et boucles des chromosomes), qui jouent certainement un rôle considérable dans une cellule dont l'activité métabolique est intense (vitellogénèse, accroissement énorme, mise en place des matériaux de la segmentation) ne contiennent aucune trace d'acide désoxyribonucléique. Cet acide fait certainement partie de la constitution des chromomères et peut-être des gènes. Son rôle exact dans l'activité chimique des éléments héréditaires demeure incertain.

## DEUXIÈME PARTIE

## CHAPITRE IV

**L'ovogenèse de *Rana temporaria*.**

## I. CYCLE ET DESCRIPTION DES STADES.

L'allure générale de l'ovogenèse, dans la Grenouille rousse, est liée au fait que la ponte se fait en une seule fois et à une période déterminée. Aussi a-t-elle un caractère nettement cyclique que M<sup>me</sup> Danon a précisé: on observe, dans l'ovaire, quatre poussées successives d'ovogenèse, correspondant aux pontes qui auront lieu au printemps suivant, puis un an, deux ans et trois ans plus tard.

On peut reconnaître, dans l'histoire individuelle des ovocytes, au cours de cette longue période, quinze stades, dont les cinq derniers (11 à 15) correspondent à l'intervalle de douze mois entre la dernière ponte et la prochaine. Le stade 11 prédomine en juin, le stade 12 en juillet-août, le stade 13 en novembre, le stade 14 en décembre-janvier et le stade 15 en février, juste avant la ponte.

Ces cinq stades, caractérisés à la fois par les dimensions des ovocytes et des noyaux, par l'état des constituants nucléaires et, en ce qui concerne les deux derniers, par le début et l'achèvement de la vitellogenèse, forment une série parfaitement continue. Nous les décrirons plus loin.

Si maintenant on examine un ovaire fixé en février, on y trouve en abondance des stades 15, correspondant aux ovocytes qui vont être pondus, mais il y a, en outre, toute une série d'ovocytes plus jeunes et de divers âges. Or, ces ovocytes appartiennent aux stades 10, 7 et 4, qui n'atteindront la maturité qu'un, deux ou trois ans après la prochaine ponte.

De même, au mois de novembre, les ovocytes qui seront pondus en mars de l'année suivante sont au stade 13; les autres ovocytes correspondent aux stades 9, 6 et 3.

Au moins de juillet, les ovocytes qui constitueront la prochaine ponte sont au stade 12; les autres ovocytes représentent les stades 8, 5 et 2.

Si nous réunissons dans un tableau les stades observés à ces trois périodes de l'année pour lesquelles notre matériel fut le plus abondant, nous nous rendrons compte qu'il y a toujours quatre poussées d'ovogenèse ou encore que l'histoire d'un ovocyte, depuis la fin de la prémeiose jusqu'à la ponte, dure quatre ans :

	Juillet	Novembre	Février
1 <sup>re</sup> poussée . . . . .	12	13	15
2 <sup>e</sup> » . . . . .	8	9	10
3 <sup>e</sup> » . . . . .	5	6	7
4 <sup>e</sup> » . . . . .	2	3	4

Après avoir établi cette marche parfaitement définie de l'ovogenèse, nous étudierons l'histoire d'un ovocyte, en examinant, avant tout, les transformations nucléaires. Comme certains des stades reconnus par M<sup>me</sup> Danon pour établir la chronologie de l'ovogenèse sont très voisins, ne différant guère que par la taille et des détails secondaires, nous adopterons une autre classification en indiquant entre parenthèses à quels stades correspondent nos types de description.

*Type A* (stade 1). Ce sont de petits ovocytes de 55  $\mu$  environ, dont les noyaux mesurent 35 à 40  $\mu$ . Dans un nucléoplasme clair, finement granuleux, homogène, on note la présence de plusieurs nucléoles arrondis, de taille variable, qui se colorent en rose par la pyronine (fig. 51 *a*).

*Type B* (stade 2). Des ovocytes de 100  $\mu$  possèdent des noyaux de 50  $\mu$ , dont le nucléoplasme est toujours finement granuleux et d'aspect homogène. Il renferme des nucléoles dont les uns sont petits et sphériques, tandis que d'autres forment d'énormes « masses nucléolaires », très irrégulières, lobées, se colorant uniformément en noir intense par l'hématoxyline (fig. 51 *b*). Après coloration à la pyronine-vert de méthyle, ces masses sont grisâtres, lobées et renferment un ou deux corps intensément pyroninophiles (fig. 52, *a*, *b*). Certaines de ces masses se fragmentent en deux ou trois corps semblables, mais naturellement de moindre dimension.

*Type C* (stades 3 et 4). Il s'agit d'ovocytes de 180 à 225  $\mu$  dont les noyaux ont un diamètre de 60 à 100  $\mu$ . On est immédiate-

ment frappé par un obscurcissement considérable du nucléoplasme, ce qui est dû à la présence d'un nombre immense de filaments libres ou encore agglutinés par paquets (fig. 51 *c* et 53). Ces filaments ont les mêmes caractères que les filaments nucléoplasmiques

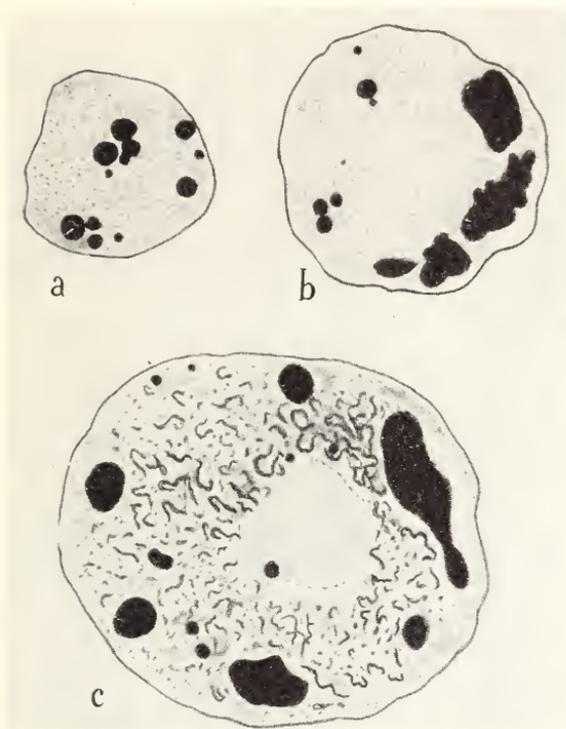


FIG. 51.

Noyaux de jeunes ovocytes de Grenouille ( $\times 730$ ).

- a*) Noyau de  $35 \mu$ , montrant des nucléoles de tailles différentes;  
*b*) Noyau de  $50 \mu$ , renfermant des nucléoles et plusieurs grosses masses nucléolaires ou « nucléoles composés » de KING;  
*c*) Noyau de  $70 \mu$ , montrant des nucléoles et de grosses masses nucléolaires, en partie déjà rempli de filaments nucléoplasmiques.

que nous avons décrits chez le Triton et nous les désignerons sous le même nom. Ils sont flexueux, arqués, enroulés parfois et présentent une constitution granulaire. Ils ne se colorent ni par le Feulgen ni par la pyronine, mais se teignent en gris plus ou moins foncé et même en noir par l'hématoxyline ferrique. Ils sont encore

en partie groupés en amas parfois arborescents. Le centre du noyau est dépourvu de ces filaments. Il constitue une plage claire, finement granuleuse, dans laquelle on distingue parfois une file de grains sidérophiles, qui représentent les chromomères de chromosomes très fins, de type filamenteux, que l'on aperçoit pour la première fois (fig. 51 c).

Les nucléoles sont encore de deux types: il en est qui sont arrondis, petits, occupant des places variées dans le noyau. Les autres sont d'énormes masses nucléolaires, de forme irrégulière, se colorant uniformément en noir par l'hématoxyline ferrique. Après coloration par la pyronine, ces masses de teinte rosée, de structure spongieuse, présentent un ou deux corps principaux rouge sombre et une série de corps périphériques également pyroninophiles (fig. 52 c). La coloration au Giemsa donne en bleu sombre et bleu clair, des figures superposables (fig. 52 d).

## II. APPARITION DES FILAMENTS NUCLÉOPLASMIQUES.

Il suffit de comparer la figure 51 b (type B) et la figure 51 c (type C) pour se rendre compte qu'entre ces deux stades s'est produite une transformation importante: l'apparition des filaments qui vont donner pendant longtemps aux noyaux leur physionomie caractéristique. D'où viennent ces filaments ?

En général, leur étude a été complètement négligée par les auteurs. BOUIN (1901) les a notés chez *Rana*, mais sans les distinguer des chromosomes. MARÉCHAL (1907) les a figurés dans des ovocytes de Sélaciens mais sans en préciser l'origine. CERUTTI et DELLA VALLE (1905) les ont également vus chez *Scyllium*, mais, renouvelant l'erreur de CARNOY et LEBRUN, les ont confondus avec les chromosomes.

Seule, H. KING (1908) les a bien étudiés dans les ovocytes de *Bufo lentiginosus* et en a reconnu l'origine. L'auteur a observé dans les jeunes ovocytes des masses nucléolaires dont une plus grande que les autres. Cette masse que KING appelle « n u c l é o l e c o m p o s é » subit une sorte de désintégration qui met en liberté à la fois un grand nombre de petits nucléoles qui gagneront la périphérie et un réseau de filaments d'abord confus, puis de plus en plus nets. Ces filaments, au nombre d'une cinquantaine, sont

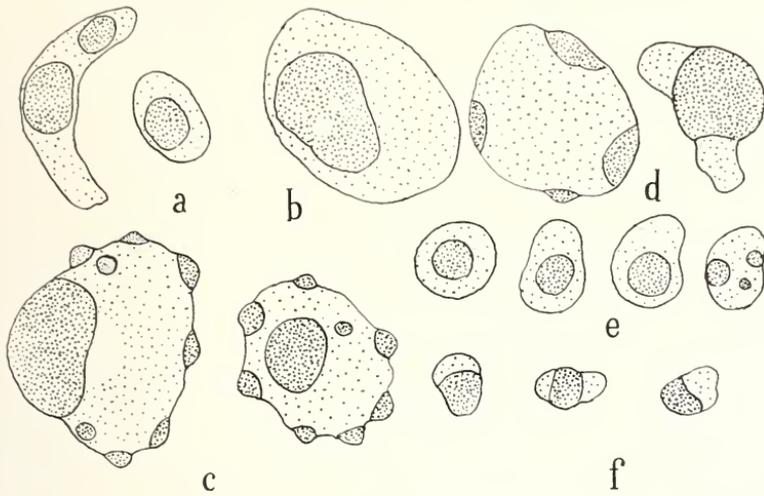


FIG. 52.

Masses nucléolaires et nucléoles colorés à la pyronine. Les parties sombres sont pyroninophiles ( $\times 730$ ).

a) masses nucléolaires dans un noyau de  $30 \mu$ ; b et c, masses nucléolaires dans un noyau de  $55 \mu$ ; d, les mêmes masses colorées au Giemsa; e et f, nucléoles dans des noyaux de  $100 \mu$ .

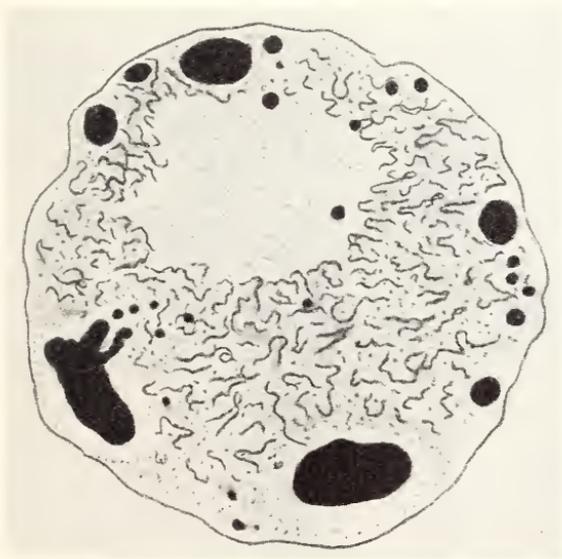


FIG. 53.

Noyau ( $100 \mu$ ) d'un ovocyte de Grenouille ( $\times 730$ ).

On voit des nucléoles, trois grosses masses nucléolaires et des filaments nucléoplasmiques dont une aire centrale est dépourvue.

sans aucun rapport avec les chromosomes. Après coloration par la safranine-violet de gentiane, les filaments se colorent en bleu et non en rouge comme la chromatine: KING a donné à ces productions le nom de filaments oxychromatiques. Après qu'un premier nucléole composé a engendré un amas filamenteux, d'autres

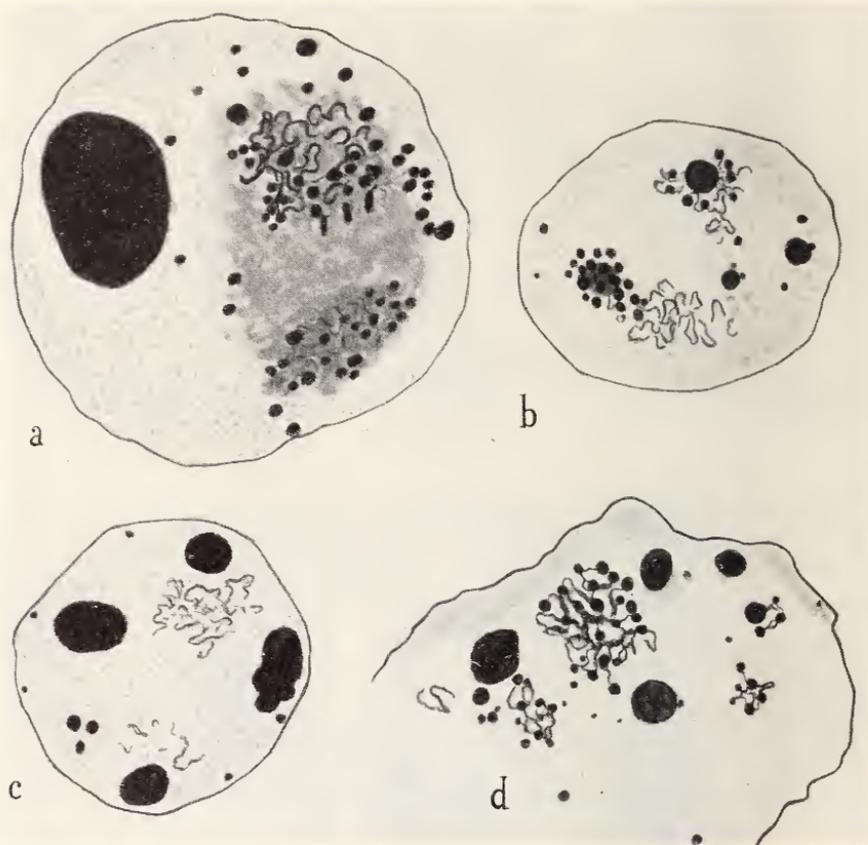


FIG. 54.

Quatre exemples d'évolution des masses nucléolaires, aboutissant à la formation de nucléoles et de filaments nucléoplasmiques ( $\times 730$ ).

- a) Noyau de  $65 \mu$  présentant une énorme masse nucléolaire intacte et une autre qui s'est désagrégée en libérant des essaims de nucléoles et des filaments en voie d'organisation;
- b) Noyau de  $50 \mu$ , dans lequel deux masses nucléolaires ont déjà libéré des filaments et des nucléoles;
- c) Noyau de  $45 \mu$  montrant des masses nucléolaires encore intactes et des filaments déjà libérés;
- d) Noyau de  $120 \mu$  montrant une émission tardive de nucléoles et de filaments.

nucléoles grossissent et subissent plus tardivement la même transformation.

C'est en observant les ovocytes jeunes, que l'on rencontre assez rarement dans les ovaires de Grenouilles adultes (noyaux de 45 à 65  $\mu$ ), et qui correspondent au passage du type B au type C, que nous avons découvert quelques figures qui sont très comparables à celles données par KING. Malheureusement, en raison de la rareté de ces petits ovocytes, nos observations sont nécessairement fragmentaires, car nous ne disposons pas d'ovaires de petits individus récemment métamorphosés, où ces stades doivent être fort nombreux. Il y a là une lacune que nous nous proposons de combler.

Quoi qu'il en soit, voici les observations que nous avons faites. Dans un noyau de 65  $\mu$  (fig. 54 a), il y a une énorme masse nucléolaire, uniformément colorée en noir par l'hématoxyline et, d'autre part, une plage sombre renfermant deux amas filamenteux. L'un présente un feutrage de filaments déjà bien nets ainsi qu'un nombre élevé de petits nucléoles. L'autre, provenant d'une transformation plus récente, contient de petits nucléoles et des débuts de filaments. Ce sont là deux aspects qui correspondent très exactement aux figures de KING.

Dans un noyau plus petit (45  $\mu$ ) le processus est plus avancé (fig. 54 b). Deux amas de petits nucléoles sont en contact avec des filaments mieux définis, encore enchevêtrés dans un cas, déjà en voie de libération dans l'autre. Il peut paraître étonnant que ce stade manifestement plus avancé se rencontre dans un ovocyte plus petit, mais il faut se rendre compte que le processus a lieu plusieurs fois. On rencontre des ovocytes (fig. 54 c) qui ont déjà des filaments groupés en amas et encore de grosses masses nucléolaires dont la résolution ne se produira que plus tard.

Il n'est donc pas étonnant que ces figures puissent s'observer dans des noyaux mesurant de 40 à 65  $\mu$ . Nous en avons de même retrouvé, avec plusieurs centres de formation de filaments et de nucléoles, dans un noyau de 120  $\mu$  (fig. 54 d). La multiplicité de ces centres producteurs est liée à la fragmentation des masses nucléolaires initiales qui est fréquente.

Dans un noyau de 130  $\mu$  (fig. 55) nous avons vu des filaments récemment formés, car ils étaient encore enchevêtrés en masses plus ou moins arborescentes.

Ces observations, en complet accord avec celles de KING, nous révèlent par quel mécanisme apparaissent, aux dépens des grosses masses nucléolaires ou nucléoles composés, à la fois de nouveaux nucléoles et des paquets de filaments nucléoplasmiques. Le processus se poursuit tant qu'il reste des grosses masses

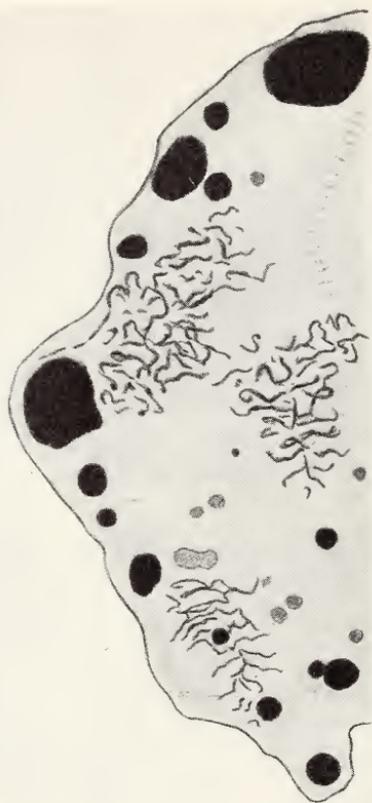


FIG. 55.

Dernière genèse de filaments dans un noyau de  $130\ \mu$ : les filaments sont encore groupés en amas pseudoarborescents qu'un examen superficiel pourrait faire confondre avec des chromosomes plumeux ( $\times 730$ ).

le nucléoplasme se trouve divisé en deux parties d'aspect très différent (fig. 56 et 57). L'une qui occupe, soit un pôle du noyau (fig. 57), soit une aire centrale (fig. 56), est d'aspect sombre, gra-

nucléolaires, c'est-à-dire dans les noyaux ayant de  $45$  à  $120\ \mu$ . Finalement, le nucléoplasme est rempli d'un nombre immense de filaments qui sont ici incomparablement plus nombreux que chez *Bufo lentiginosus*.

Nous ajouterons enfin que ce processus rappelle à coup sûr la genèse des filaments nucléoplasmiques que nous avons suivie chez le Triton, à partir des macronucléoles ou des masses plasmodiales qui en proviennent. La différence consiste dans le fait que les macronucléoles n'engendrent pas de nucléoles en même temps que les filaments. Il y a donc, chez le Triton, dissociation de deux processus qui se trouvent réunis chez les Anoures.

### III. TYPES D'OVOCYTES D A I.

*Type D* (stades 5 à 6).

Dans des ovocytes dont les noyaux mesurent  $110$  à  $150\ \mu$ ,

nuleuse et renferme la quasi-totalité des filaments. Ceux-ci présentent déjà des symptômes de désagrégation et se décomposent en fragments et en granules. Parmi eux, les chromosomes sont cette fois bien visibles, constitués par une file de très petits chromomères, sur lesquels sont insérés des poils fins, droits, de

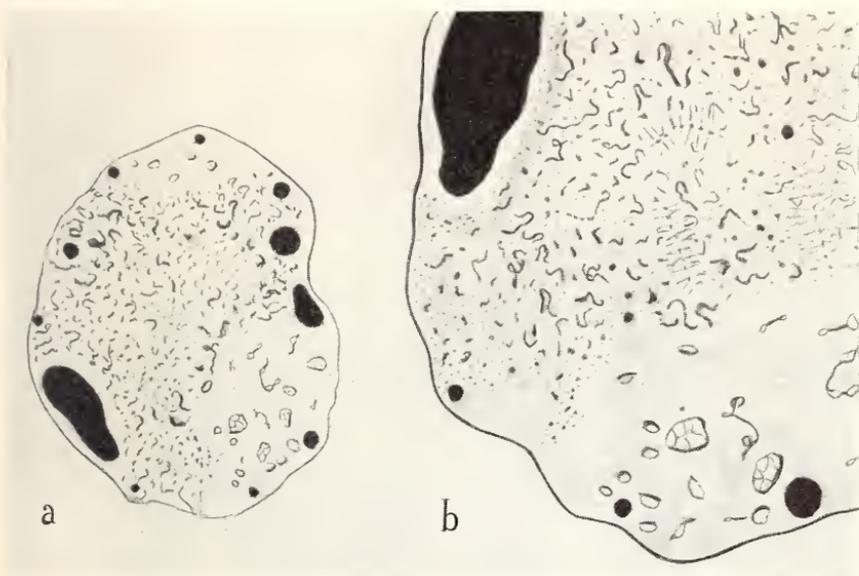


FIG. 56.

- a) Noyau de 145  $\mu$ , montrant la division du nucléoplasme en deux zones: l'une est bourrée de filaments; l'autre n'en contient que quelques-uns en état de dégénérescence vacuolaire ( $\times 320$ );  
 b) Une portion du même noyau plus grossie montrant notamment des chromosomes villex au milieu des filaments nucléoplasmiques et dans la zone claire des filaments en dégénérescence ( $\times 730$ ).

dimension moyenne: leur aspect correspond à celui des chromosomes villex du Triton (fig. 56 b).

L'autre partie du nucléoplasme, dérivant sans doute de l'aire centrale des noyaux du type C, est, comme cette dernière, une zone claire, très finement granuleuse, qui fait parfois le tour du noyau si bien que la coupe la rencontre deux fois (fig. 56 a). Dans cette aire claire, on observe des figures singulières et variées qui résultent, semble-t-il, d'une vacuolisation de filaments ou de fragments de filaments nucléoplasmiques entraînés dans cette zone.

Des fragments très courts, parfois de simples grains se creusent d'une cavité et donnent ainsi naissance à des corps ovoïdes, en navette, en annelets, de taille et de forme variables. Des fragments plus longs se creusent d'une vacuole à une extrémité (forme en

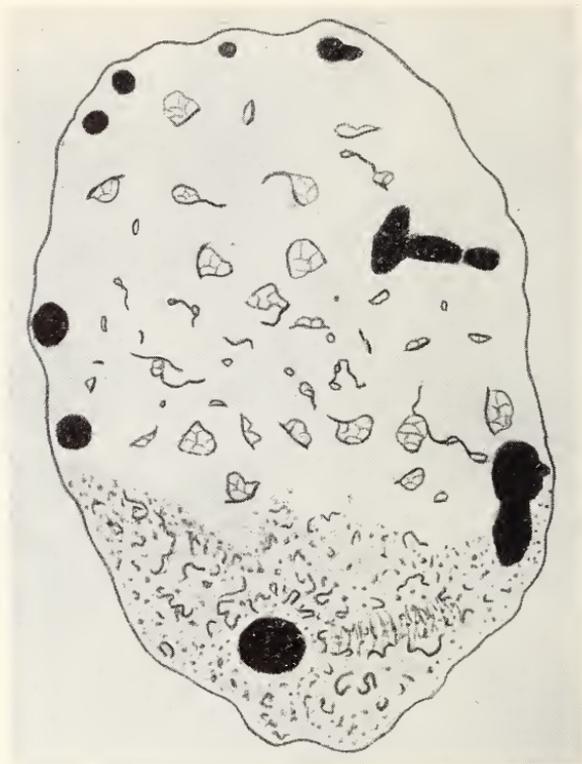


FIG. 57.

Noyau de  $150\ \mu$  montrant encore des masses nucléolaires et les deux zones du nucléoplasme, l'une granuleuse renfermant des filaments et des chromosomes, l'autre homogène avec figures de dégénérescence de filaments nucléoplasmiques ( $\times 730$ ).

raquette) ou aux deux. Parfois ils constituent des masses spumeuses, asymétriques: celles-ci présentent d'un côté l'aspect compact, sombre, du filament initial, de l'autre ont des contours très fins, à peine colorables. On voit parfois enfin de grands filaments se creuser de deux ou trois vacuoles et l'on observe tous les passages conduisant à de grandes masses vacuolaires à plusieurs loges (fig. 57).

Nous avons d'abord pensé que les plus gros corps vacuolisés résultaient d'une transformation de nucléoles, mais l'absence de formes intermédiaires nous a fait abandonner cette hypothèse. Nous verrons d'ailleurs plus loin que, dans les stades ultérieurs où

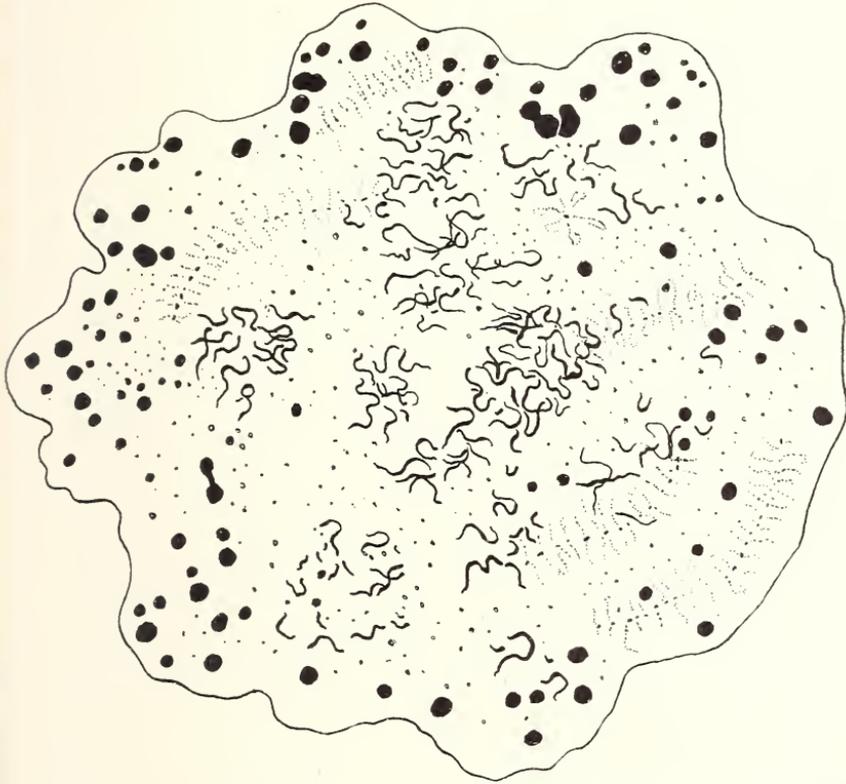


FIG. 58.

Noyau ( $200 \mu$ ) d'un ovocyte de Grenouille du type E. On voit des nucléoles de tailles variées, des chromosomes villex et des amas de filaments nucléoplasmiques ( $\times 480$ ).

les filaments se décomposent en grains, ceux-ci se transforment fréquemment en petits corps vacuolisés ou en anneaux. Ce qui caractérise, en somme, le stade que nous décrivons, c'est qu'il existe une zone du nucléoplasme dans laquelle aucun filament ne peut pénétrer sans être l'objet d'une dégénérescence vacuolaire conduisant à la lyse du filament. Il est très remarquable que

coexistent ainsi, dans un même noyau, deux zones et sans doute deux substances différentes ayant des limites parfaitement nettes.

Pendant cette période, on observe encore les deux sortes de nucléoles: des petits, sphériques, pyroninophiles et quelques grosses masses nucléolaires, se fragmentant souvent en deux ou trois corps moins volumineux. Il s'agit toujours de nucléoles composés, ayant après coloration par la pyronine-vert de méthyle ou par le Giemsa les aspects déjà décrits (fig. 52) et qui sont susceptibles d'engendrer les derniers amas de filaments.

*Type E* (stades 7 à 9). Dans les noyaux de 150 à 200  $\mu$ , les grosses masses nucléolaires ont disparu. Il n'y a plus, sous la membrane nucléaire festonnée, formant souvent des expansions digitées, pseudopodiformes, que des nucléoles arrondis de tailles variées (fig. 58). Souvent ces nucléoles présentent un phénomène de bourgeonnement aboutissant à la production de nombreux nucléoles très petits. On voit ces nucléoles perdre leur forme sphérique, s'allonger en biscuit, parfois se hérissier de petites boules qui se détachent. A la pyronine, l'aspect le plus habituel est celui d'un corps allongé présentant aux pôles ou au centre une ou deux masses rouges, pyroninophiles, le reste étant gris ou à peine rosé (fig. 52 f). Au Giemsa, ces nucléoles présentent des masses bleu sombre et des expansions à paroi mince bleu clair.

Le nucléoplasme ne montre plus cette division en deux aires qui caractérisait les stades précédents. Il y a toujours des filaments nucléoplasmiques isolés ou en grappes, ces dernières provenant vraisemblablement de la résolution des derniers nucléoles composés. Telle est certainement l'origine des amas de filaments que nous avons observés dans un noyau de 130  $\mu$  (fig. 55) et de ceux que nous avons figurés dans un noyau de 200  $\mu$  (fig. 58).

Les chromosomes sont maintenant bien visibles, occupant surtout la périphérie du noyau. Ils présentent le passage du type villeux au type plumeux. Leurs poils sont plus longs, souvent recourbés ou même en boucles, mais toujours très fins et peu colorables (fig. 59).

*Type F* (stade 10). Les noyaux de ce stade, mesurant 200 à 250  $\mu$ , présentent trois caractéristiques. En premier lieu, les nucléoles composés ont définitivement disparu: par voie de conséquence, il ne se formera plus de filaments nucléoplasmiques.

D'autre part, les anciens filaments sont en pleine désagrégation (fig. 60 *a*). Ce qu'il en reste forme une couche périphérique et moyenne, laissant au centre du noyau une aire finement granuleuse. L'examen de la zone filamenteuse montre, outre quelques filaments, des fragments plus ou moins longs, irréguliers, en triangle, en virgule

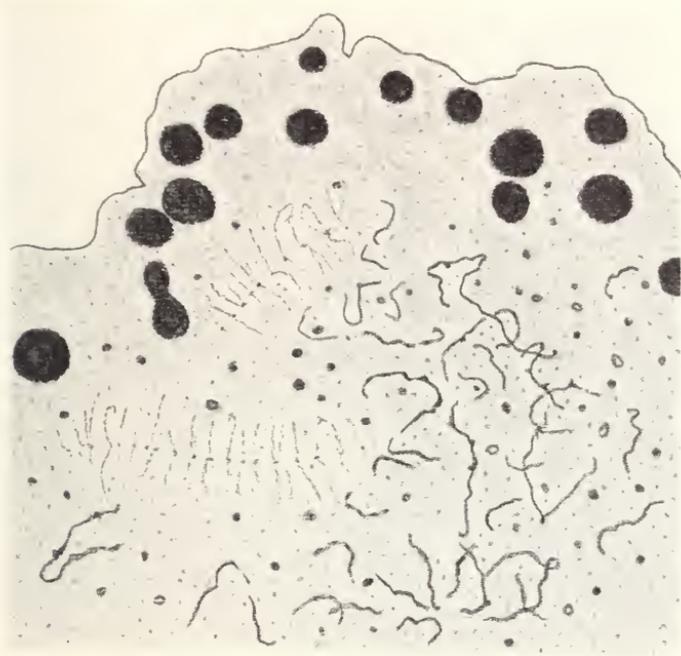


FIG. 59.

Partie d'un noyau de 200  $\mu$  (type E), montrant des chromosomes villos, des filaments nucléoplasmiques et des grains résultant de leur désagrégation et se transformant en petits anneaux ( $\times 1.268$ ).

et surtout des grains (fig. 60 *b*). Certains de ces grains se vacuolisent et aboutissent à la formation d'anneaux, de navicules, de raquettes.

Ce n'est là d'ailleurs que le stade ultime d'une désagrégation qui s'est poursuivie dès le stade C. On peut dire qu'à mesure que se forment de nouveaux filaments, la plupart des anciens se désagrègent. Normalement, les noyaux de 225  $\mu$  et plus ne présentent plus de filaments intacts.

On observe cependant certains ovocytes exceptionnels, à cytoplasme plus sombre, dont les noyaux mesurant 200 à 240  $\mu$ , ont une

constitution anormale. Au lieu de présenter, à l'intérieur de la couronne de nucléoles au repos, une couche moyenne de filaments en désagrégation et une aire centrale claire, tout leur centre est rempli de filaments, de débris de filaments, bâtonnets, virgules, grains, dont un certain nombre vacuolisés. Il s'agit, en somme,

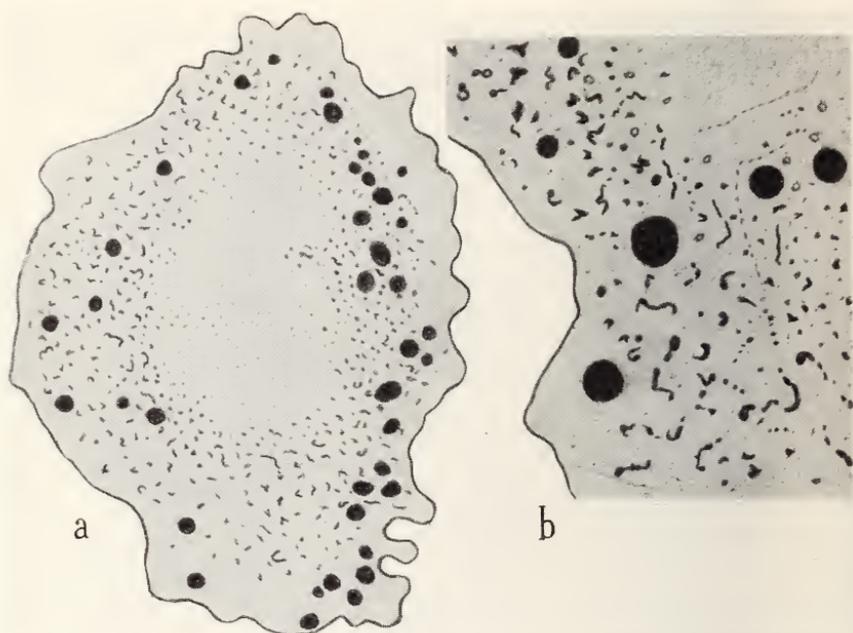


FIG. 60.

- a) Noyau de  $240 \mu$  montrant la zone périphérique des filaments et leur désagrégation ( $\times 320$ ).  
 b) Fragment du même noyau plus grossi montrant la désagrégation des filaments et la transformation de grains en petits anneaux ( $\times 730$ ).

d'une désagrégation moins brutale des filaments et d'une persistance anormale, dans tout le noyau, des produits de leur dissociation (fig. 61).

Nous signalerons, à ce propos, que nous avons, dans notre collection de préparations, des coupes d'un ovaire de Grenouille (sans indication d'espèce) où tous les ovocytes moyens et gros présentent la même disposition. Diverses particularités différencient cet ovaire de ceux de *Rana temporaria*. Il s'agit, sans doute, d'une

autre espèce, où la persistance prolongée des débris de filaments et de leurs formes vacuolisées est la règle, tandis que, chez la Grenouille rousse, cette situation est exceptionnelle.

*Type G* (stades 10 à 12). Il n'y a plus de filaments nucléoplasmiques. Tout au plus peut-on leur attribuer en partie l'origine de la

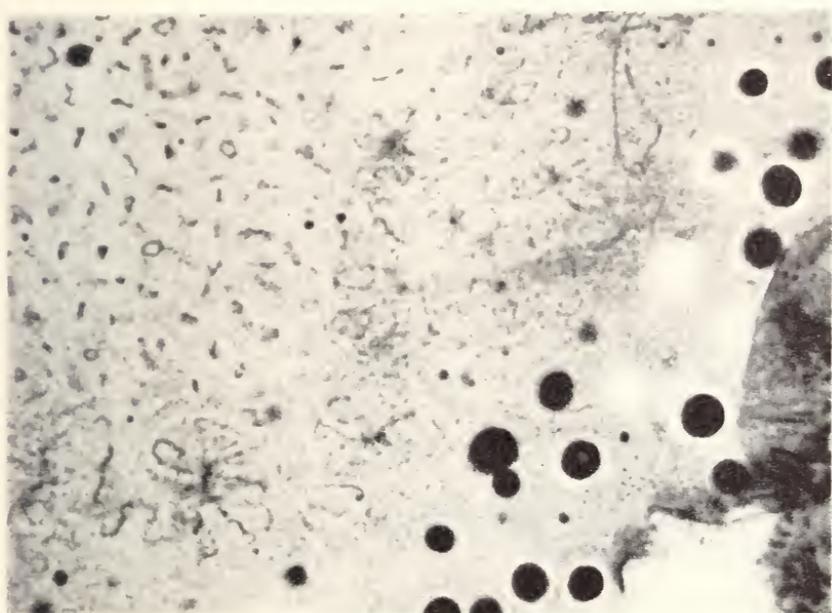


FIG. 61.

Photographie d'une partie d'un noyau d'ovocyte de Grenouille du type F. On voit à la périphérie des chromosomes plumeux et, au centre, des grains plus ou moins vacuolisés provenant de la désintégration des filaments nucléoplasmiques ( $\times 540$ ).

couche granuleuse périphérique qui subsiste. Le centre du noyau n'est que finement granuleux et c'est là que sont maintenant rassemblés les chromosomes (fig. 62).

Ce qui caractérise ce stade c'est l'activité très particulière des nucléoles: si quelques-uns sont encore sphériques et au repos, la plupart se déforment, s'allongent, acquièrent des formes en anneau, en roue ou rappelant des caractères d'écriture. D'autres se brisent en plusieurs masses réunies temporairement par des ponts ou forment des saillies, des bourgeons de taille très variable qui se

détachent et deviennent autant de micronucléoles. Il y a, en somme, une multiplication aboutissant fréquemment à une véri-

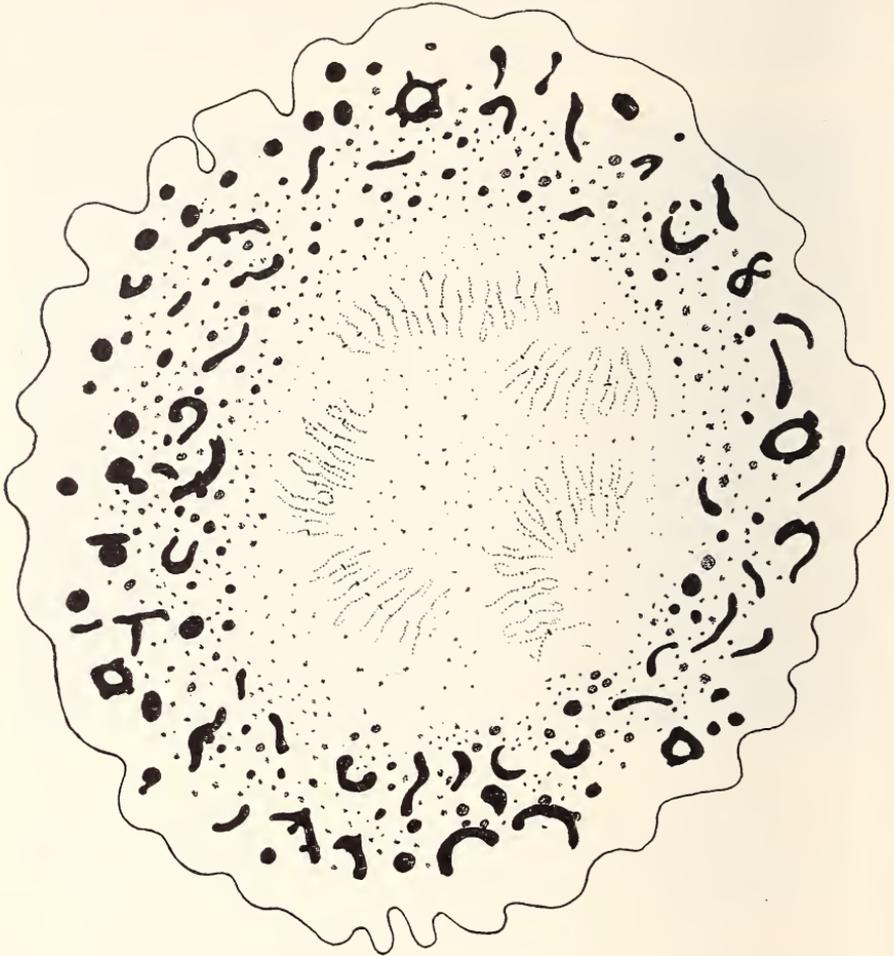


FIG. 62.

Noyau ( $230 \mu$ ) d'un ovocyte de Grenouille du type G. On voit les nucléoles périphériques déformés en tubes, en anneaux et se résolvant en micronucléoles. Au centre, les chromosomes plumeux ( $\times 480$ ).

table pulvérisation. Les micronucléoles ainsi formés constituent une partie importante de la couche granuleuse signalée plus haut.

Sur les préparations colorées par la pyronine ou le Giemsa, on peut suivre de près la transformation des nucléoles. On les voit

s'allonger en une sorte de tube droit ou arqué, à peine colorable, mais dans lequel se différencient des parties sombres, fortement pyroninophiles qui occupent l'une des extrémités ou les deux (fig. 63). Ces productions se décomposent en libérant, d'une part, des boules pyroninophiles, véritables micronucléoles et, d'autre



FIG. 63.

Nucléoles du stade précédent, colorés par la pyronine. On note (en noir), les parties pyroninophiles et (en gris) les bourgeons pyroninophobes. Les deux parties aboutissent à des micronucléoles dont les uns se colorent par la pyronine et les autres non ( $\times 1268$ ).

part, des restes de tubes non colorables, finissant par prendre également l'aspect de micronucléoles, mais pyroninophobes.

Les noyaux des types F et G ont à peu près les mêmes dimensions (200 à 250  $\mu$ ): il s'agit simplement d'états qui s'observent à des époques différentes de l'année. Il en est de même du stade 12 (juillet) où la membrane nucléaire est fortement mamelonnée, lobée. Les nucléoles sont au repos, arrondis. Les chromosomes sont localisés à la périphérie du noyau, proches des nucléoles.

*Type H* (stade 13). C'est à ce moment que devient apparente la polarisation de l'ovocyte. Le noyau, de forme ovoïde, mesure 300  $\mu$  sur 220  $\mu$ . La membrane nucléaire forme toujours des

expansions digitées, pseudopodiformes. Les nucléoles sont arrondis, de tailles variées; ils s'accumulent contre un pôle du noyau. C'est aussi de ce côté que, plus intérieurement, se groupent les chromoso-

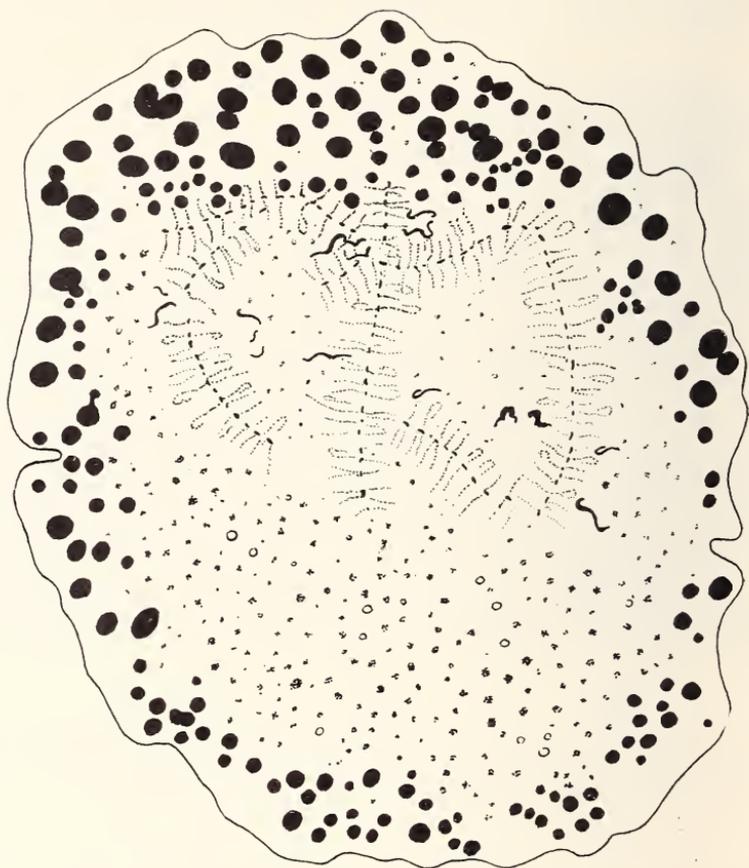


FIG. 64.

Noyau ( $220 \mu$ ) d'un ovocyte de Grenouille du type H. Accumulation des nucléoles et groupement des chromosomes du côté correspondant au futur pôle végétal. Au futur pôle animal, nucléoles rares et amas de granulations ( $\times 480$ ).

mes qui ont le type plumeux (fig. 64). Ce pôle correspond à la région du cytoplasme où le boyau vitellin a pris le plus grand développement: c'est le futur pôle végétal de l'ovule.

Au pôle opposé du noyau, les nucléoles sont rares: le nucléoplasme est rempli de grains, d'annelets qui sont vraisemblablement

les ultimes résultats de la désintégration des filaments nucléoplasmiques.

*Type I* (stades 14 à 15). Au stade 14, les noyaux toujours de forme ovoïde, mesurant  $300\ \mu$  sur  $200\ \mu$ , sont à la fois excentriques

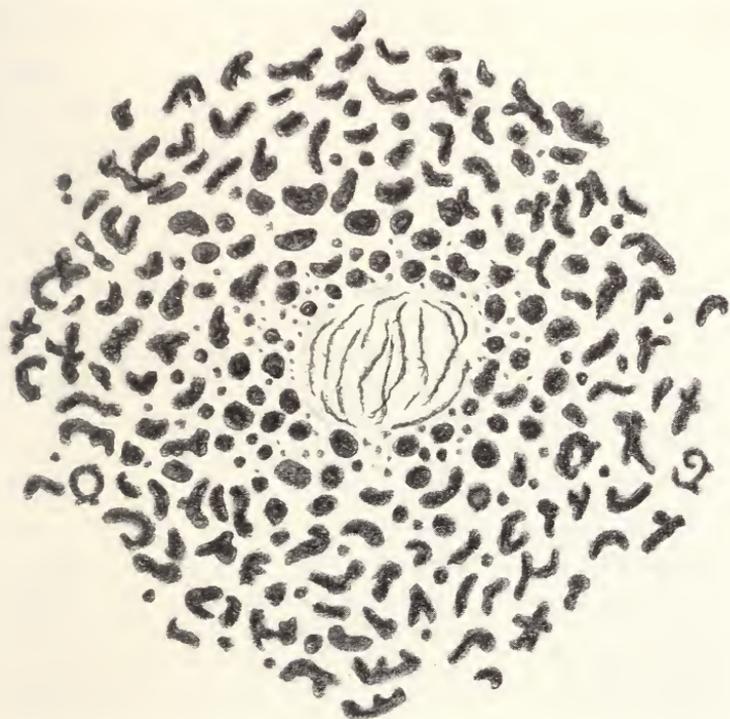


FIG. 65.

Ovocyte mûr de Grenouille: au centre de la vésicule germinative, rassemblement des chromosomes entourés des nucléoles en dégénérescence ( $\times 480$ ).

et aplatis. Tandis que les nucléoles occupent encore la périphérie, les chromosomes plumeux, accompagnés de micronucléoles, se rassemblent dans une aire centrale du noyau. C'est à ce moment qu'à la périphérie du cytoplasme débute la formation du vitellus.

Le stade 15 correspond à l'achèvement de la vitellogenèse. La vésicule germinative a encore grandi et mesure  $380\ \mu$  sur  $350\ \mu$ . En son centre, dans une aire de  $40$  à  $45\ \mu$  de diamètre, sont rassemblés les chromosomes qui ont presque entièrement perdu leurs poils

et se colorent plus fortement. Cette aire a une apparence finement granuleuse et se trouve nettement délimitée par rapport au reste de la vésicule germinative, comme si elle avait une viscosité différente (fig. 65). Autour de ce micronoyau en préparation, s'accumulent les nucléoles qui occupent un champ dont le diamètre est de 120 à 160  $\mu$ ; le reste de la vésicule ne renferme plus de formations visibles.

Les nucléoles, d'abord arrondis, ne tardent pas à prendre des formes aberrantes, dessinant des croissants, des roues, des tubes allongés, bosselés, ramifiés. Finalement ils se pulvérisent, se décomposent en granules. Cette fonte des nucléoles débute à la périphérie et s'étend peu à peu aux régions plus internes de la masse nucléolaire. Les ovocytes mesurent à ce moment 1400  $\mu$  de diamètre. Tout est prêt pour la première division de maturation et la ponte ovarienne.

La lyse des nucléoles résulte vraisemblablement d'une action générale, probablement hormonale, car il se produit en même temps, en février, un morcellement des nucléoles dans tous les autres stades présents à cette époque dans l'ovaire. Etant donné la façon dont les implantations d'hypophyses déclenchent l'achèvement rapide de la vitellogénèse et des transformations nucléaires, on peut penser que les réactions synchrones des nucléoles traduisent à ce moment l'action physiologique de l'hormone gonadotrope.

#### IV. COMPARAISON AVEC L'OVOGÉNÈSE DU TRITON.

##### a) *Les chromosomes.*

Les chromosomes de *R. temporaria* sont toujours plus fins, moins visibles que ceux de *T. cristatus*. Dans les préparations colorées à l'hématoxyline, nous n'avons pas réussi à les apercevoir dans les ovocytes jeunes (noyaux de 45 à 120  $\mu$ ), bien que, dans les premiers stades, le nucléoplasme soit clair, homogène, vide de filaments ou n'en renferme qu'un petit nombre. Il est probable que ce résultat négatif tient à une différenciation trop poussée et aussi au petit nombre des très jeunes ovocytes dans les coupes d'ovaires adultes.

Ce qui nous confirme dans cette interprétation, c'est qu'ayant retrouvé de vieilles préparations d'ovaires de Grenouille, peu

après la métamorphose, qui avaient été simplement colorées à l'hémalum-éosine, nous avons constaté que tous les ovocytes dont les noyaux mesurent 40 à 50  $\mu$ , ont des chromosomes très visibles. Sans doute, la coloration ne met pas en évidence les chromomères, mais les filaments chromosomiques y sont entourés d'une gaine de nucléoplasme plus sombre, un peu villeuse; l'aspect est très semblable à celui observé dans les jeunes ovocytes de Triton (fig. 28).

D'autre part, en regardant attentivement des préparations d'ovaire adulte de *Rana*, colorées au Feulgen, nous avons fini par discerner, dans des noyaux de 70 à 90  $\mu$ , des files de grains d'une extrême ténuité, à la limite de la visibilité, qui sont certainement les chromosomes.

A partir du type D (noyaux de 110 à 150  $\mu$ ), les chromosomes sont reconnaissables, bien que difficiles à découvrir, en raison de leur finesse et de l'encombrement du suc nucléaire par les innombrables filaments nucléoplasmiques. Ces chromosomes sont caractérisés par une file de très fins chromomères et par les poils déjà longs, mais non flexueux qui les recouvrent. Ce sont, comme chez le Triton, des chromosomes villeux.

Au moment où va commencer la vitellogenèse (type H, stade 13), les chromosomes occupent, sous la masse des nucléoles, le futur pôle végétal. Ce sont des chromosomes plumeux typiques, mais leurs poils et boucles, de structure granulaire, sont plus fins que ceux du Triton. Lorsque la vitellogenèse est achevée (type I, stade 15), les chromosomes perdent leurs boucles, deviennent plus colorables et se rassemblent au centre de la vésicule germinative, aussi bien chez la Grenouille que chez le Triton.

#### b) *Les filaments nucléoplasmiques.*

Chez la Grenouille, ces filaments sont d'abord groupés en formations pseudo-arborescentes, si bien qu'ils pourraient être pris pour des chromosomes porteurs de poils longs et très épais. Ce n'est qu'une apparence. Puis, les filaments se dispersent mais n'occupent jamais qu'une partie du nucléoplasme; une autre zone en est complètement dépourvue (fig. 57). Rien de semblable ne s'observe chez le Triton où les filaments nucléoplasmiques remplissent la totalité du noyau (fig. 25).

Tandis que les filaments du Triton proviennent des macro-nucléoles et des masses plasmodiales qui en dérivent, et, pour une

part, des nucléoles périphériques, les filaments de la Grenouille résultent, comme l'a vu KING chez le Crapaud, de la dissociation des grosses masses nucléolaires qui apparaissent précocement. Ces « nucléoles composés » se dissocient en produisant un buisson de filaments, mais aussi une quantité de nucléoles, ce qui n'est pas le cas chez le Triton. Dans cet animal, c'est par une multiplication des nucléoles périphériques que s'effectue, à plusieurs reprises, l'augmentation de nombre de ces formations. Il y a donc, chez le Triton, séparation de deux processus qui se produisent ensemble chez la Grenouille.

Le noyau des ovocytes de Triton contient deux ou trois macronucléoles qui interviennent successivement. Comme chacun d'eux émet, à plusieurs reprises, des masses plasmodiales génératrices de filaments, il en résulte que la production des filaments nucléoplasmiques, commencée dans les noyaux de 60  $\mu$ , se poursuit et ne s'achève que lorsque les noyaux mesurent environ 130  $\mu$ .

Chez la Grenouille, il existe précocement un énorme nucléole composé et deux ou trois plus petits, susceptibles de s'accroître par la suite. Ces divers nucléoles composés peuvent d'ailleurs se fragmenter et tous finalement se dissocient les uns après les autres, si bien que la genèse des filaments s'observe depuis des noyaux de 40 à 50  $\mu$  jusque dans des noyaux mesurant 120 à 130  $\mu$ .

Dans les deux espèces, les filaments nucléoplasmiques ont une constitution granulaire qui est plus fine, plus régulière chez le Triton. Ces filaments n'ont aucune affinité tinctoriale spécifique et ne se voient que par surcoloration (hématoxyline ferrique, Giemsa, etc...). Dans les deux cas, ces filaments finissent par se rompre en fragments, en bâtonnets et se résolvent en une poussière de grains.

Chez la Grenouille, ces débris sont souvent vacuolisés, engendrent de petits anneaux, ce qui ne s'observe pas chez le Triton. Une disposition particulière à la Grenouille est l'existence, dans les noyaux de 70 à 150  $\mu$ , d'une aire dépourvue de filaments. Il arrive cependant que quelques-uns y sont entraînés, mais ils sont alors l'objet d'une dégénérescence vacuolaire, produisant des formes variées (annelets, raquettes, chapelets de vacuoles, masses spumeuses) et qui correspond vraisemblablement à une lyse de ces filaments.

c) *Les nucléoles.*

Dans les tout jeunes ovocytes de Triton, on observe déjà deux ou trois, parfois quatre macronucléoles et un certain nombre de nucléoles périphériques dont l'origine reste incertaine. Ces nucléoles présentent ensuite, à plusieurs reprises, des phénomènes de multiplication par une sorte de bourgeonnement. Les macronucléoles engendrent, nous l'avons vu, des masses plasmodiales et, par elles, les filaments nucléoplasmiques.

Chez la Grenouille, les macronucléoles sont remplacés par les grosses masses nucléolaires ou nucléoles composés de KING, qui engendrent à la fois les filaments nucléoplasmiques (filaments oxychromatiques de King) et de nombreux nucléoles qui gagnent ensuite la périphérie. Il y a aussi des phénomènes de multiplication des nucléoles périphériques qui s'observent surtout dans les noyaux du stade 10 (environ 225  $\mu$ ). Les nucléoles présentent une sorte de germination; ils se transforment en tubes allongés, sinueux, arqués, en couronne, qui sont formés de deux parties (fig. 63): une ou deux masses pyroninophiles, se colorant fortement en rouge par la pyronine, en bleu sombre par le Giemsa; une vésicule ou un tube pyroninophobe, ne se colorant pas par la pyronine ou prenant une teinte bleu pâle par le Giemsa. Les masses pyroninophiles s'isolent en formant des micronucléoles fortement colorables; les tubes pyroninophobes se brisent en fragments et forment des boules, ayant les mêmes dimensions, mais ne présentant qu'une très faible colorabilité. L'hématoxyline colore indifféremment en noir ces deux sortes de micronucléoles.

On rencontre, chez la Grenouille, mais non chez le Triton, des nucléoles périphériques arrondis, accompagnés chacun d'un grain rouge sombre, après coloration au Feulgen. Ce grain est extérieur au nucléole et généralement situé du côté de la membrane nucléaire. Ce granule correspond sans doute à l'organisateur décrit par PAINTER et TAYLOR (1942). Les nucléoles eux-mêmes contiennent des grains et vacuoles se colorant en rouge par le Feulgen. Les grands nucléoles composés renferment aussi de nombreux grains colorés en rouge par le Feulgen.

Après coloration par le Mann, les nucléoles sont rouges et contiennent des grains, ayant la situation de ceux que colore le

Feulgen, mais qui sont simplement d'un rouge plus sombre: ils devraient être bleus s'ils étaient formés de chromatine.

De même, après coloration par l'orange-éosine-bleu de toluidine, les nucléoles sont rouges avec des grains rouges et non bleus. Ces réactions colorantes font douter que les grains Feulgen positifs soient réellement de nature chromatique. Nous rappellerons, à ce sujet, que les grains colorés par le Feulgen dans les nucléoles du Triton sont colorés, même quand la préparation n'a pas été soumise à l'hydrolyse. Nous vérifierons la chose chez la Grenouille. Il faut, en tout cas, être très prudent avant d'affirmer la présence d'acide désoxyribonucléique.

Par ailleurs, les colorations indiquent la nature composite des nucléoles de Grenouille dans les noyaux de  $150\ \mu$  et plus. Au Giemsa, ils sont bleus avec des grains rouges. Les gros nucléoles composés sont bleu sombre avec des masses rouges mal définies à leur intérieur.

Très fréquemment, les nucléoles offrent l'aspect de corps ovoïdes ou allongés formés nettement de deux parties. Après coloration à la pyronine, une masse dense à une extrémité et une bulle incolore; ou une masse rouge centrale et deux extrémités vacuolaires (fig. 52 *f*). Après le Giemsa, la masse dense se colore en bleu sombre et la partie vésiculeuse en bleu très pâle. Le Mann montre des masses bleues et des parties vésiculeuses rouges. L'orange-éosine-bleu de toluidine révèle aussi l'existence de parties bleues (basophiles) et de parties rouges saillantes (acidophiles). L'azan montre des nucléoles rouges, des bleus et des bulles rouges ou orange.

Chez la Grenouille, lorsqu'au stade 10, les nucléoles s'allongent en corps tubulaires diversement contournés, nous avons vu que ces formations ont également des parties pyroninophiles et d'autres pyroninophobes (fig. 63); ces parties se colorent respectivement en bleu sombre et en bleu clair par le Giemsa. Après le Mann rapide, ces productions sont uniformément d'un beau rouge. Il est difficile de tirer des indications claires de ces divers résultats, si ce n'est qu'ils sont la preuve de l'hétérogénéité de constitution des nucléoles.

## TROISIÈME PARTIE

## CHAPITRE V

**Etude des noyaux d'ovocytes sur le vivant ou non fixés.**

Pendant un an et demi, nous n'avons utilisé que le microscope ordinaire. Cette période ne nous a guère réservé qu'insuccès et déboires. Notre but était alors d'obtenir des préparations de chromosomes permettant de les étudier parallèlement au microscope et au microscope électronique.

Les fragments d'ovaire étant placés dans une grosse goutte de solution de Ringer, les noyaux étaient extraits par dilacération des ovocytes au moyen de deux fines aiguilles. Les noyaux étaient aspirés avec une pipette de calibre approprié et transportés dans une nouvelle goutte de Ringer pour observation.

Le liquide de Ringer, que nous avons utilisé pendant cette première phase de nos recherches avait la composition suivante (selon Darlington):

Chlorure de sodium . . . . .	6,00 gr.
Chlorure de potassium . . . . .	0,075 »
Chlorure de calcium . . . . .	0,10 »
Bicarbonate de soude . . . . .	0,10 »
Eau distillée pour . . . . .	1000 »

La concentration est de 6,2 pour mille. Le pH est d'environ 7, mais peut osciller entre 6,8 et 7,2.

## I. OBSERVATIONS AU MICROSCOPE ORDINAIRE.

A. *Ovocytes de Triton.*

Les très nombreuses observations que nous avons faites peuvent se résumer ainsi. Qu'il s'agisse de noyaux petits ou gros (100  $\mu$  à 250  $\mu$ ), ceux-ci montrent une membrane nucléaire dont l'existence est réelle et que l'on peut déchirer, des nucléoles très nombreux,

brillants ou plus sombres selon l'éclairage. Par ailleurs, le noyau se montre optiquement vide et ne révèle pas trace de chromosomes.

Si l'on transporte les noyaux dans l'eau distillée, ils se gonflent, leurs nucléoles disparaissent et ils finissent par éclater sans qu'aucun chromosome soit visible.

Nous avons fixé de ces noyaux en faisant arriver du Bouin entre lame et lamelle et nous les avons colorés (carmin acétique, hémalun, bleu de Löffler, etc.). Les nucléoles se colorèrent, mais les chromosomes restèrent invisibles. Dans quelques cas cependant, nous avons aperçu quelques filaments peu distincts, collés contre la membrane, qui étaient probablement des chromosomes.

Notre premier résultat positif provint d'une observation fortuite. Nous avons laissé en chambre humide, pendant 24 heures, des noyaux conservés entre lame et lamelle dans du liquide de Ringer. Quand nous les observâmes après ce délai, nous y aperçûmes des filaments chromomériques que nous pûmes colorer à l'acéto-carmin. Pour la première fois, nous voyions « apparaître » les chromosomes dont le microscope électronique nous avait déjà révélé l'existence.

Répétant cet essai, nous pûmes constater que cette apparition des chromosomes se faisait déjà au bout de 10 à 20 minutes de séjour en chambre humide pour les petits noyaux mais nécessitait quelques heures pour les gros.

Sans coloration, ces chromosomes sont toujours peu nets; ce sont des filaments souvent très longs, présentant des points plus sombres (chromomères). La figure 2 de la planche 1 donnera une idée de l'aspect de ces filaments photographiés sans coloration, dans du Ringer, à travers la membrane nucléaire.

Par contre, traités par l'acéto-carmin, ces chromosomes deviennent très nets. Souvent, ils sont rassemblés à un pôle et même sortent du noyau en formant un écheveau de filaments<sup>1</sup>. Ces chromosomes paraissent, au premier abord, avoir une structure continue, mais, examinés à un plus fort grossissement (pl. 1, fig. 3), ils montrent très nettement les chromomères dont ils sont formés.

Utilisant des ovocytes de Triton immature, il nous a été possible de conserver ces chromosomes sortis du noyau, de les fixer

---

<sup>1</sup> Voir les figures 5, 6, 7 et 7' du tableau II, dans notre mémoire paru dans *Arch. J. Klaus Stiftung*, B. XXV, 1950.

et de les colorer (pl. 1, fig. 4). Ces chromosomes, nettement chromomériques, forment encore entre eux des chiasmes. Dans quelques cas, les préparations colorées à l'acéto-carmin ont montré la présence de paquets de filaments libres qui étaient sans doute des filaments nucléoplasmiques.

Aucun de ces chromosomes ne montrait cependant l'aspect plumeux classique. Ils ne paraissaient porter ni poils ni boucles. C'est à ce moment que nous eûmes connaissance des travaux de DURYEE (1937-51), dont une partie ne nous a pas été accessible si bien que nous avons dû nous contenter de l'analyse parue dans les *Berichte f. wiss. Biologie* (1937). DURYEE a travaillé sur les ovocytes d'une Grenouille (*R. fusca=temporaria*) et accessoirement sur ceux de *Triturus pyrrhogaster*.

Les recherches de cet auteur nous paraissent d'autant plus remarquables qu'il ne s'est servi que du microscope ordinaire, ce qui ne l'a pas empêché de sortir des chromosomes à l'aide du micro-manipulateur de Chambers, d'en mesurer la longueur, d'en constater l'élasticité, de voir la disposition des chromioles et des chromomères, d'étudier les boucles dont il a reconnu l'aptitude à l'étirement.

DURYEE a donné de précieuses indications sur les milieux qu'il convient d'utiliser pour ces études. Son milieu type est constitué de :

Chlorure de sodium . . . . .	0,5 %
Chlorure de potassium . . . . .	0,01 %

et ne contient pas de calcium. Le calcium produit, en effet, une gélification.

Les chromosomes, primitivement invisibles, apparaissent sous l'action de diverses substances (acide sulfurique très dilué, nitrate d'argent 0,005%; acide acétique; colorants basiques; ions de métaux lourds; calcium). Par contre, ils disparaissent si l'on ajoute au milieu de la potasse ou de la soude diluées, des acides ou bases forts. L'asphyxie seule serait capable de faire apparaître les chromosomes et c'est peut-être là l'explication des résultats que nous avons obtenus par conservation entre lame et lamelle, en chambre humide.

En ce qui concerne les nucléoles, DURYEE a constaté qu'ils sont solubles dans les solutions diluées contenant sodium, potassium ou ammonium ou dans les solutions alcalines, mais qu'ils sont insolubles dans les acides, l'éther et l'alcool. Le chlorure de potassium

dissout les nucléoles sans toucher aux chromosomes. L'addition à son milieu de phosphate monosodique lui a permis de constater que les boucles des chromosomes plumeux sont insérées sur les chromioles.

Nous avons essayé d'utiliser certains résultats de DURYEE, notamment le fait que le Ca produirait une floculation du nucléoplasme, ce qui rendrait les chromosomes visibles. Toutefois, nous n'avons pu constater, à ce point de vue, une action spécifique du calcium. Des noyaux conservés dans du chlorure de sodium à 6 pour mille ou du chlorure de potassium, auxquels nous ajoutâmes une goutte de chlorure de calcium à 4 pour mille, ne présentèrent aucun changement.

Nous avons conservé des noyaux dans du Ringer à 6 pour mille, à pH 7, en laissant se faire une concentration par séchage. Les noyaux prennent alors l'apparence de vésicules vides. L'addition d'eau distillée, dès que la concentration critique est dépassée, produit une floculation immédiate, mais les chromosomes n'apparaissent pas pour autant. Devant ces insuccès, nous avons continué à nous servir du liquide de Ringer.

### B. *Ovocytes de Grenouille.*

Nos premières observations ont été aussi négatives que celles effectuées sur les ovocytes de Triton: aucun chromosome n'était visible. Le fait que, chez le Triton, les chromosomes « apparaissaient » après un certain temps de conservation en chambre humide, nous avait amené à penser qu'il se passait quelque chose de comparable à ce que CHAMBERS (1924) a observé dans les spermatocytes de *Dissosteria carolina*: un revêtement des chromonèmes invisibles par un dépôt croissant de matériel chromatique. Ceci nous donna l'idée d'essayer de traiter les noyaux, en les conservant dans du Ringer additionné de nucléoprotéides. Ces substances furent préparées par extraction alcaline à partir du ris de veau (GUYÉNOT et DANON, 1950). Les résultats parurent très encourageants. Au bout de quelques heures, les chromosomes, apparaissaient. Cependant, alors que les noyaux témoins n'avaient montré aucun chromosome après 12 à 24 heures en chambre humide, au cours de nouveaux essais quelques-uns présentèrent spontanément l'apparition des chromosomes, si bien que nous

abandonnâmes cette recherche et la théorie qui en était la base. Peut-être avons-nous cédé à un découragement bien naturel ? Ces essais mériteraient d'être repris dans des conditions plus précises.

## II. EXAMENS FAITS A L'AIDE DU CONTRASTE DE PHASE.

C'est en mai 1950 que nous pûmes nous procurer un microscope Winkel-Zeiss avec dispositif de contraste de phase. Nous ne saurions dire assez quels services éminents nous rendit cet appareil. Grâce à lui, nous pûmes enfin, pour la première fois, observer sur le vivant les classiques chromosomes plumeux (pl. 1, fig. 5). Nous avons pu examiner, avec l'objectif à immersion, ces chromosomes, leur chromonème avec ses chromomères, leurs poils qui s'agitaient sous l'influence du mouvement brownien (chromosomes villeux). Dans d'autres cas, nous avons vu les boucles, leur insertion sur le chromonème. Nous avons constaté combien ces formations, poils et boucles, entraînées par les courants qui se produisaient dans le liquide de Ringer, étaient extensibles et pouvaient atteindre une longueur inimaginable, tandis que le chromonème lui-même s'étirait jusqu'au point de n'être plus qu'un fil invisible, jalonné par quelques taches plus sombres, les chromioles.

Cependant, ces observations souvent passionnantes furent loin d'être constantes. Dans nombre de cas, nous n'observâmes, même dans des noyaux qui, d'après l'étude sur coupes, renfermaient certainement des chromosomes plumeux, que des chromosomes beaucoup moins complets appartenant aux types que nous appelâmes, pour notre commodité, chromosomes granuleux, chromosomes en fil de fer barbelé, chromosomes en moisissure (fig. 66 *a, b, d*). Certes, dans certains cas au moins, ces aspects correspondaient assez fidèlement aux chromosomes villeux que l'étude cytologique sur coupes nous a permis de reconnaître dans les jeunes ovocytes (fig. 3 à 15).

Il n'était pas moins évident que, dans beaucoup d'autres cas, les aspects observés correspondaient à des altérations de chromosomes plumeux. Un exemple de ces altérations nous avait été offert par l'emploi d'un fixateur (liquide de Bouin). Si, tandis que l'on observe un magnifique chromosome plumeux, on fait arriver sous

la lamelle une goutte de Bouin, en un éclair, les poils et boucles se rabattent contre le chromonème, perdent toute individualité. On n'observe plus qu'un filament bosselé, portant çà et là des épaisissements qui sont tout ce qui reste des poils qui, l'instant d'avant, flottaient et s'agitaient dans le liquide d'observation.

Il est évident que bien des chromosomes en fil de fer barbelé ou en moisissure devaient correspondre à des altérations analogues, bien que moins totales, de la structure plumeuse. Fallait-il incriminer le liquide de Ringer ? Mais pourquoi, dans d'autres cas, nous avait-il permis d'observer de magnifiques chromosomes plumeux que nous pûmes même photographier ?

Certes, le liquide de Ringer n'est pas le milieu d'observation optimum. Mais il n'est pas si défectueux qu'il faille lui attribuer toutes les altérations observées. Il est certain que les poils et boucles de chromosomes sont des structures très délicates que les seules manipulations (transport et éclatement du noyau) sont susceptibles d'altérer plus ou moins gravement. Ces chromosomes plumeux font partie d'un milieu nucléaire dont on ne les détache pas sans produire des modifications de structure. Il faut, en somme, un concours de circonstances favorables pour que l'on puisse observer, sortis du noyau, des chromosomes plumeux en parfait état de conservation.

Quoi qu'il en soit, les nombreux succès que nous réserva même l'examen au contraste de phase nous conduisirent à utiliser deux autres milieux de conservation qui, dans l'ensemble, se révélèrent excellents. L'un est constitué par l'eau distillée acidulée par 5% d'acide acétique; l'autre est une solution de chlorure de sodium à 4 ‰ additionnée de 5 à 10% d'acide acétique. Dès lors, c'est très régulièrement que nous pûmes observer et photographier (pl. 2, fig. 6 à 11) des chromosomes plumeux bien conservés. Cependant, même dans ces milieux, nous avons aussi vu et photographié des chromosomes en « fil de fer barbelé » ou en « moisissure »: ces aspects qui sont l'image des chromosomes villeux à poils plus ou moins longs, ne sont donc pas toujours le résultat d'altérations de chromosomes plumeux.

Après divers essais, nous avons constaté que le meilleur milieu pour conserver les chromosomes et augmenter les contrastes en vue de les photographier était la solution de chlorure de sodium à 4 ‰ additionnée de 5 à 10% d'acide acétique.

A. *Les chromosomes vus au contraste de phase.*

Nous ne ferons plus de distinction entre Triton et Grenouille, les images étant dans l'ensemble très semblables.

Pendant toute la période de croissance des ovocytes, les chromosomes restent associés par paires et forment entre eux des chiasmés. Cette disposition, qui s'observe sur les coupes des jeunes ovocytes, se voit fort bien, si les chromosomes sont extraits de la vésicule germinative. Les filaments chromatiques peuvent être alors examinés dans toute leur longueur et forment entre eux plusieurs chiasmés.

Le chromosome est formé d'un chromonème qui a l'aspect d'un mince filament sombre lorsqu'il n'est pas trop étiré. Il présente des chromioles, qui sont des points de fort contraste, et des épaissements plus volumineux, les chromomères. Ceux-ci paraissent correspondre à des groupements de chromioles (pl. 1, fig. 3). Par endroits, le chromosome se montre dédoublé en ses deux chromatides et les chromioles se correspondent deux à deux.

a) *Chromosomes granuleux.*

Ces aspects peuvent correspondre, soit à des chromosomes normaux provenant de très petits ovocytes, soit plus fréquemment à une altération de chromosomes villeux ou de chromosomes plumeux, ayant perdu poils et boucles. Non étirés, ces chromosomes (fig. 66, *d*) sont constitués par un chromonème sur lequel sont fixés de nombreux granules, dont certains sont peut-être des chromomères. Lorsqu'ils sont étirés, les chromonèmes sont si fins qu'ils deviennent par place invisibles, mais se reconnaissent aux granules espacés qui en jalonnent le trajet (fig. 66, *d*, à gauche).

b) *Chromosomes en fil de fer barbelé.*

Ce sont des filaments assez épais et sombres qui sont hérissés d'appendices plus clairs, courts, assez espacés. Dans les jeunes ovocytes (fig. 66, *b*), ils correspondent à l'aspect normal des chromosomes lorsqu'ils commencent à devenir villeux. Ailleurs, ils représentent sans doute le résultat d'une altération des poils ou boucles de chromosomes. Nous avons souvent pu suivre ces transformations qui se produisent rapidement dans le liquide de Ringer.

c) *Chromosomes en moisissure.*

Ce sont des filaments, montrant distinctement chromioles et chromomères, sur lesquels s'insèrent des poils très fins, généralement droits ou recourbés à l'extrémité (fig. 66, a). Ils correspondent certainement, dans un grand nombre de cas, à l'aspect villeux que nous avons décrit dans les ovocytes de dimensions moyennes. Il peut se faire aussi que certains de ces aspects résultent d'une légère altération de chromosomes plumeux, dont seuls certains poils ou boucles, spécialement épais, sont conservés.

d) *Chromosomes plumeux* (fig. 66, c).

Sur les chromioles et chromomères s'insèrent des poils longs, flexueux et des boucles (pl. 2, fig. 6 à 8). Certains auteurs (DODSON, DURYEE) considèrent qu'il n'y a que des boucles. Sur coupes, aussi bien qu'au contraste de phase, nous avons vu, suivant des proportions variables, les deux sortes de formations. D'ailleurs, nous pensons avoir observé, sur coupes, les formes de passage qui relient les poils simples, déjà présents dans les chromosomes villeux, aux boucles. Sur les photographies, on reconnaît aisément, en plus des boucles, des poils simples qui sont extrêmement extensibles (pl. 1, fig. 3). Les boucles sont de longueur très variables; ce sont des anses allongées dont les deux branches s'insèrent en un même point du chromosome. Si le chromonème est étiré et que les boucles soient peu nombreuses, on reconnaît qu'elles s'insèrent sur un chromiole. Or, chaque chromiole porte toujours deux boucles disposées symétriquement et de même dimension. Si l'on se souvient qu'il y a deux chromatides et, en chaque point, deux chromioles généralement au contact, on peut en conclure que chaque paire de boucles correspond aux deux chromatides qui les ont formées. Quand l'insertion se fait sur les chromomères, il y a toujours, en un même point, insertion de plusieurs paires de boucles et de poils.

En plus des poils et boucles de texture fine, il y a, en certains points, des poils ou des boucles plus gros, plus sombres dont la structure granulaire est plus nette. Or, ces boucles ou poils épais, déjà vus sur les coupes, sont aussi régulièrement disposés par paires. Le fait saute aux yeux parce que ces formations épaisses ne se rencontrent que çà et là le long des chromosomes (pl. 1, fig. 3 et pl. 2, fig. 7 et 8).

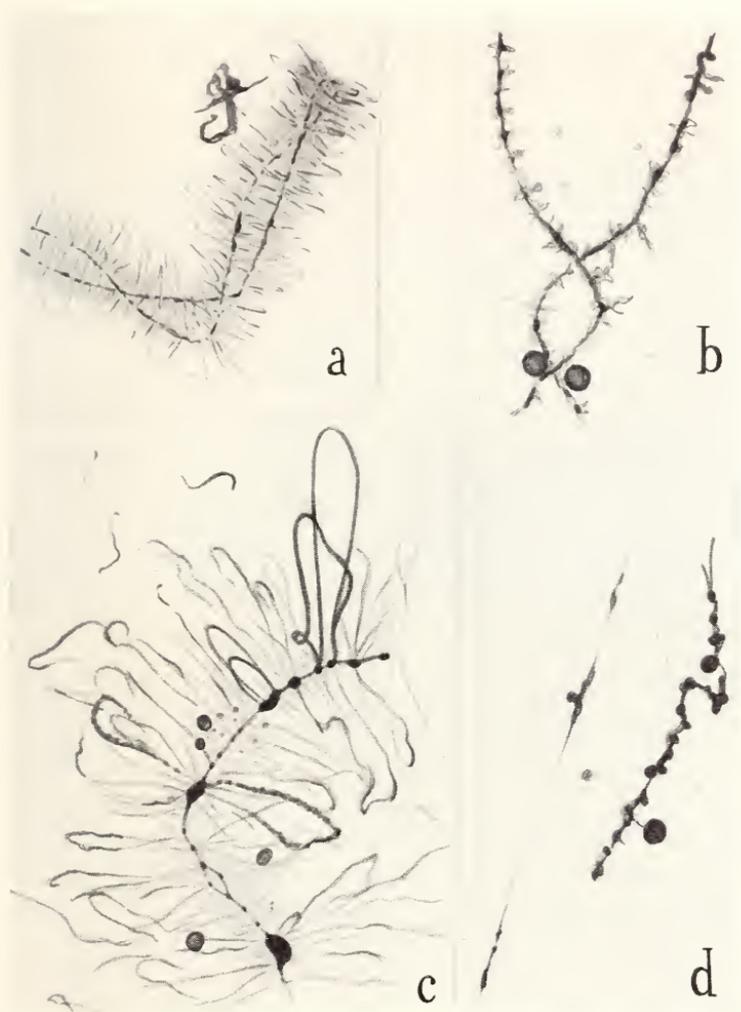


FIG. 66.

Dessins à main levée des diverses sortes de chromosomes observés au contraste de phase.

- a) Chromosome en moisissure (type vilieux);
- b) Chromosomes en fil de fer barbelé, formant des chiasmés et liés à deux nucléoles;
- c) Chromosome plumeux;
- d) Chromosome granuleux.

Nous avons pensé au début que la boucle provenait de ce qu'un de ses bras naissait du chromiole d'une chromatide et l'autre bras du chromiole correspondant de l'autre chromatide. Cela est certainement inexact. Nous pensons d'ailleurs que la boucle résulte de la fissuration longitudinale d'un poil simple, conformément à nos observations faites sur coupes chez le Triton.

Dans les préparations examinées au contraste de phase, nous avons rencontré çà et là des anses disposées en sautoir, dont les branches s'insèrent assez loin l'une de l'autre sur le chromosome (pl. 2, fig. 6 et 10). Nous ne savons au juste comment les interpréter. On pourrait penser à un glissement d'une chromatide par rapport à une autre au cours d'un étirement, si bien que les chromioles ne seraient plus en face. Mais comme il existe, entre les points d'insertion, des boucles parfaitement normales, cette interprétation est insoutenable. Peut-être s'agit-il de poils, très allongés par les mouvements du liquide d'observation et dont l'extrémité libre, entraînée par les courants, est venue se souder à une certaine distance, sur le chromosome. Quand on sait avec quelle facilité ces poils adhèrent aux objets ou se rabattent contre le chromonème, cette opinion devient assez vraisemblable. Ajoutons que pareille disposition ne se voit jamais sur coupes.

### B. *Les nucléoles.*

Les nucléoles périphériques sont toujours très visibles, même au microscope ordinaire. Ils sont infiniment plus résistants aux changements du milieu que les chromosomes. Ils se conservent parfaitement bien dans les diverses solutions essayées (liquide de Ringer, chlorure de sodium, chlorure de potassium avec ou sans acide acétique). Il suffit de respecter la concentration ionique (4 à 6 ‰). Par contre, ils se dissolvent dans l'eau distillée.

Nous avons retrouvé les différents aspects que ces nucléoles montrent sur les coupes. Collés contre la membrane nucléaire, ce sont des corps très réfringents, brillants lorsqu'on les examine au contraste de phase, rappelant, par leur aspect, des gouttelettes d'huile. Les uns sont sphériques, les autres sont aplatis, allongés contre la membrane; certains sont fragmentés en petites sphérules ou portent des vacuoles de toutes tailles ou, dans d'autres cas, des expansions filamenteuses.

On se souvient que, chez la Grenouille, aux stades 10 et 11, les nucléoles prennent des formes tubulaires, diversement contournées ou même constituent d'assez gros anneaux. Nous avons souvent observé ces dernières formations au contraste de phase. Or, quand on examine un de ces anneaux dans du liquide de Ringer, on peut le voir se transformer, en un temps très court (une à quelques



FIG. 67.

Photographie d'anneaux formés par les nucléoles du stade G, observés au contraste de phase, puis fixés et colorés à l'hématoxyline ferrique. A droite, nucléoles en anneaux; à gauche, nucléoles tubuliformes et en anneaux ( $\times 700$ ).

minutes). La cavité de l'anneau se rétrécit progressivement sous les yeux de l'observateur, ce qui donne finalement naissance à un nucléole plein. Nous avons pu fixer de ces anneaux au Bouin, entre lame et lamelle, les colorer à l'hématoxyline ferrique et les photographier (fig. 67). Par contre, si l'ovaire a été conservé cinq heures à la glacière, les anneaux ne s'observent plus dans les préparations.

Un cas spécial est celui des « nucléoles » qui se trouvent à l'intérieur du nucléoplasme et sont, semble-t-il, en rapport avec les chromosomes. Ce sont des sphérules de dimensions variables qui, au contraste de phase, ne sont pas brillantes comme les nucléoles périphériques, mais noires. Il semble que ces sphères puissent en s'étirant, donner naissance à des poils noirs épais qui sont aussi en rapport avec les chromosomes.

C'est surtout dans les gros ovocytes que l'on peut observer de tels « nucléoles » fixés sur les chromosomes plumeux. Leur disposition est symétrique dans les deux chromatides d'un chromosome et dans les deux chromosomes d'une paire (pl. 2, fig. 9). C'est ainsi que, dans un ovocyte de Crapaud examiné au contraste de phase, nous avons pu photographier une extrémité d'une paire de chromosomes. Il y a quatre filaments, en deux groupes de deux qui portent chacun, au même point, un « nucléole » noir.

Nous avons déjà fait une remarque semblable en ce qui concerne les poils ou boucles épais, paraissant noirs au contraste de phase, que l'on aperçoit, çà et là, sur les chromosomes plumeux. Cette disposition symétrique s'observe aussi pour les boucles ou poils ordinaires lorsqu'ils sont isolés par l'étirement du chromonème. On peut en induire que la même distribution doit être valable pour la totalité des poils et des boucles, bien qu'en raison de leur nombre considérable, il soit difficile d'établir le fait avec précision.

Ces constatations nous paraissent d'un grand intérêt, car elles permettent de rejeter certaines hypothèses qui ont été formulées, en ce qui concerne la nature et l'origine des poils et boucles des chromosomes plumeux. Nous reviendrons sur ce point.

## QUATRIÈME PARTIE

## CHAPITRE VI

**Etudes faites au microscope électronique.**

## I. CONDITIONS GÉNÉRALES.

L'examen de préparations cytologiques à l'aide du microscope électronique doit se faire dans des conditions très particulières et sans rapport avec celles qui sont utilisées pour l'étude avec le microscope optique. Nous les rappellerons brièvement.

*a)* En premier lieu, les préparations sont soumises à une dessiccation totale, ce qui modifie nécessairement l'aspect des objets; elles sont examinées dans un espace où le vide est très poussé, afin de permettre la marche des électrons.

*b)* Ces préparations doivent être extrêmement minces. L'épaisseur des objets ne doit pas dépasser un dixième de micron: au-delà, ils seraient entièrement opaques. Le fond de la préparation doit être suffisamment clair pour que l'on obtienne des images nettes. Aussi est-il impossible d'utiliser des chromosomes en suspension dans une solution saline (liquide de Ringer; solution physiologique, etc.) que l'on laisserait simplement sécher. Le dépôt des cristaux de sels rendrait le fond si obscur que les objets seraient impossibles à étudier. Il faut aussi tenter d'éliminer les substances (protéines notamment) provenant du suc nucléaire, pour la même raison.

*c)* L'emploi de porte-objets en verre, même très minces, est exclu en raison de leur imperméabilité aux électrons. Il faut se servir de porte-objets d'une tout autre nature. Nous avons utilisé des disques de 3 millimètres de diamètre, constitués par un quadrillage en cuivre, dont les mailles ont elles-mêmes un diamètre de 100  $\mu$  environ. Sur une telle grille, on recueille une membrane qui est obtenue, sous forme d'un film très mince, en faisant s'étaler sur l'eau une goutte de collodion (ou de parladion) dissout dans l'acétate d'amyle. C'est sur les porte-objets ainsi préparés que l'on dispose

l'objet à étudier qui sera soumis ensuite à la dessiccation, puis à l'ombrage à l'or, afin de donner un certain relief.

d) L'examen est toujours indirect. On observe sur un écran fluorescent l'image de l'objet. Cette image peut, au plus, s'étendre sur 100  $\mu$ , diamètre d'une maille, mais, vu le grossissement utilisé, cela correspond à une dizaine de champs qu'il faut examiner successivement, ces champs ayant un diamètre de 10  $\mu$  environ. L'appareil utilisé permettait d'ailleurs deux grossissements: 3600 et 10.000. Quand un champ montre une image intéressante, il faut le photographier, seul moyen d'en conserver un souvenir durable. Comme un chromosome peut s'étendre sur 5, 6, 10 champs, il faut faire autant de photographies et raccorder ensuite les épreuves positives (pl. 3, fig. 12). Le négatif obtenu donne un positif où l'objet apparaît en noir sur fond blanc. On peut alors faire un négatif inversé, de manière à avoir, en positif, un objet blanc sur fond noir. Lors du tirage du positif, on peut grossir plus ou moins l'image, ce qui permet d'obtenir des grossissements apparents de 20.000 à 30.000 ou plus. Enfin, comme certains chromosomes ont une longueur de 100 à 500  $\mu$ , il en résulte que l'on ne peut en voir que des fragments dans le cadre d'une maille de la grille porte-objets.

## II. HISTORIQUE ET TECHNIQUE.

Quand nous avons commencé ces recherches en 1947, nous ignorions tout de l'emploi du microscope électronique et de ses possibilités. Avec le précieux concours d'un physicien, M. P. DINICHERT, nous étudiâmes d'abord, à titre de tests, diverses préparations telles que fibrilles musculaires, cils et palettes nataires de *Pleurobrachia*, spermatozoïdes d'Annélides (DINICHERT, GUYÉNOT et ZALOKAR, 1947). Après en avoir obtenu de bonnes images, nous essayâmes de préparer des chromosomes provenant de jeunes ovocytes (200  $\mu$ ) de *Rana fusca*. Les noyaux, isolés dans du liquide de Ringer, lavés à l'eau distillée, étaient transportés après éclatement sur le porte-objets. Les images montraient un fond encore riche en cristaux très fins et en granulations: çà et là, s'observaient des filaments pouvant avoir jusqu'à 30  $\mu$  de longueur 200 à 300 Å de diamètre; ces filaments, légèrement flexueux, se montraient par places dédoublés, sous forme de figures losangiques. L'ombrage à l'or permettait de conclure qu'il s'agissait non d'un

alvéole, mais des deux moitiés (chromatides ?) du filament situées dans un même plan.

Comme des figures très semblables furent rencontrées, lors de l'examen de noyaux provenant d'ovocytes d'une sauterelle (*Stauroderus*), on pouvait supposer, sans en avoir la certitude, que ces filaments étaient des chromosomes; aujourd'hui, nous serions encore moins affirmatifs.

En 1948, nous essayâmes une technique légèrement différente. Les noyaux d'ovocytes de *Rana* ou de *Triton*, isolés dans une goutte de liquide de Ringer, lavés par passage dans une série d'autres gouttes, étaient aspirés dans une pipette et déposés sur les porte-objets où ils arrivaient généralement éclatés. La préparation était alors séchée à l'étuve à 55°, puis retournée et mise à flotter sur l'eau distillée pour dissoudre les cristaux de sels et si possible les protéines provenant du nucléoplasme. On pouvait espérer que le séchage avait suffi à faire adhérer les chromosomes à la membrane de collodion.

Les préparations, après ombrage à l'or, permirent d'observer des filaments extrêmement fins, parfois flexueux, ayant un diamètre d'environ 100 Å et plusieurs dizaines de microns de longueur. Des photographies de ces filaments furent présentées lors d'une communication à la Société zoologique suisse, en septembre 1949 et publiées l'année suivante (GUYÉNOT, DANON, KELLENBERGER et WEIGLÉ, 1950). Ces filaments étaient-ils des chromosomes ? C'est possible, car les fibres protéiniques pouvant provenir du nucléoplasme sont plus courtes, moins bien individualisées, disposées de façon parallèle ou anastomosées en réseau. D'autre part, la membrane nucléaire se dissocie en filaments irréguliers, épais à une extrémité, effilés ou ramifiés à l'autre. Ces formations éliminées, les figures observées ne pouvaient, semble-t-il, correspondre qu'à des chromosomes.

Cependant un doute persistait. Aussi eûmes-nous recours à une autre méthode. Nous pensâmes à utiliser l'acide acétique à 45%, c'est-à-dire suivant la concentration de l'acéto-carmin avec lequel nous avons obtenu de belles préparations. Les noyaux, sortis des cellules, lavés dans le liquide de Ringer, étaient placés dans l'acide acétique à 45% et aspirés dans une pipette trop étroite, ce qui provoque leur éclatement. La solution acide, contenant ces noyaux éclatés, était alors soumise à la centrifugation.

Nous utilisâmes dans ce but de petits blocs en matière plastique, creusés de cavités ayant 3 à 4 millimètres de profondeur et 2 millimètres de diamètre. Une fois la cavité remplie du liquide acide, l'orifice en était fermé par application directe de la lamelle de collodion constituant le 'porte-objets. Ce petit appareil a été décrit par notre collaborateur physicien, M. KELLENBERGER (1949). Le culot de centrifugation se dépose directement sur la lamelle de collodion à laquelle il adhère fortement. Les préparations, ainsi obtenues, examinées après ombrage à l'or, permirent de reconnaître sur un fond d'une clarté parfaite des chromosomes dont l'identification ne laissait place à aucun doute.

Les photographies de ces chromosomes, présentées à la réunion de la Société zoologique suisse en septembre 1949, furent publiées en partie l'année suivante (GUYÉNOT, DANON, KELLENBERGER et WEIGLÉ, 1950 *a* et 1950 *b*). Elles montrent des chromosomes flexueux, longs de 30 à 60  $\mu$  et plus, dédoublés par endroits en deux chromatides et présentant, dans certaines conditions, une structure chromomérique nette.

Cependant, il ne s'agissait encore que de chromosomes filamenteux, comme ceux qu'on voit sur coupes dans les jeunes ovocytes, ou correspondant plus généralement à des chromosomes villeux ou plumeux ayant perdu poils et boucles. On observait souvent, près du chromosome, des amas de grains qui devaient représenter les produits de la lyse des poils et boucles, opérée par une trop forte concentration en acide acétique.

Pour remédier à cet inconvénient, nous utilisâmes alors le milieu qui nous avait donné de bons résultats lors de nos études au contraste de phase: une solution de chlorure de sodium à 4 ‰, renfermant 5% d'acide acétique.

Afin de centrifuger de plus grandes quantités de liquide et de pouvoir faire des lavages, nous avons employé de nouveaux blocs de matière plastique creusés de cavités coniques ouvertes aux deux extrémités. La base a 6 millimètres de diamètre et l'extrémité tronquée 3 millimètres; une petite rainure circulaire permet d'y appliquer très exactement la membrane porte-objets, maintenue par un dispositif de serrage. Nous avons ainsi obtenu, à coup sûr, des préparations riches en chromosomes auxquels adhéraient encore çà et là quelques poils ou boucles. L'immense majorité n'en était pas moins détachée, sans doute en raison des actions mécaniques

exercées pendant la centrifugation. Poils et boucles détachés se trouvaient d'ailleurs dispersés, souvent par fragments, dans la préparation.

Ces constatations nous ont alors amenés à renoncer à l'action trop brutale de la centrifugation. Utilisant le même dispositif, nous laissons simplement les chromosomes, en suspension dans la solution salée acide, se déposer sur la lamelle de collodion par sédimentation. D'abord nous centrifugions lentement et pendant une courte durée, après 24 heures de sédimentation à la glacière, afin d'assurer une meilleure adhérence des chromosomes à la membrane. Par la suite, nous reconnûmes qu'on pouvait même se passer de toute centrifugation.

Cette fois, notre but était atteint. Dès le début de 1951, nous avons pu observer et photographier très régulièrement de beaux chromosomes plumeux avec leurs poils et leurs boucles en place et en étudier la structure et la disposition.

A notre connaissance, peu de recherches ont été effectuées concernant l'examen de chromosomes plumeux de Batraciens au microscope électronique.

CLARK, BARNES et BAYLOR (1942) sortent des ovocytes (espèce animale non indiquée) des noyaux et les placent sur film de collodion, où ils sont privés de leur membrane. Le tout est exposé à la dessiccation à l'air. Les auteurs ont vu des chromosomes (?) fortement ramifiés et subramifiés, en feuilles de fougère. D'autres formations ont des branches moins nombreuses, plus globuleuses. Il y a des rameaux intermédiaires entre les deux types. Les auteurs ont vu jusqu'à quatre filaments, enroulés l'un autour de l'autre. Ils n'ont jamais vu de boucles bien qu'ils aient utilisé des ovocytes arrivés au terme de leur croissance. L'absence de photographies rend difficile d'interpréter ces résultats. Toutefois comme nous n'avons jamais vu de chromosomes ramifiés, nous doutons fortement qu'il s'agisse de chromosomes, d'autant que la disposition en feuilles de fougère fait penser avant tout à des dépôts cristallins que la méthode utilisée ne permettait pas d'éliminer.

Plus récemment, TOMLIN et CALLAN (1951) ont étudié les chromosomes provenant d'œufs presque mûrs de *T. cristatus*; les noyaux isolés dans une solution de KCl 0,2 M, ont été fixés par l'acide phosphotungstique à 0,1%, lavés et séchés sur un film

de formvar. Les auteurs ont vu des chromosomes, semblables à ceux que nous avons obtenus en 1949-50: ce sont des filaments de 200 Å environ auxquels adhéraient des amas de substance représentant, pensent-ils, les restes des boucles qu'ils n'ont jamais observées.

### III. LES CHROMOSOMES VUS AU MICROSCOPE ÉLECTRONIQUE.

Cette étude présente, avant tout, la valeur d'une iconographie et ne se prête pas à de longs développements. Dans bien des cas, les interprétations sont difficiles, incertaines. Nous ne pouvons que présenter des images et dire, à leur propos, ce que l'on croit y distinguer ou ce qu'elles suggèrent.

Nous donnerons d'abord quelques indications générales. Nous considérerons en premier lieu les chromosomes dépourvus des poils et boucles caractéristiques de l'état plumeux. Il s'agit alors, soit de chromosomes provenant de Tritons immatures, qui sont du type filamenteux ou du type vilieux, soit de chromosomes plumeux de Tritons adultes, traités par l'acide acétique à 45% qui produit la lyse des poils et des boucles.

Ces chromosomes « nus » apparaissent comme des cordons, épais d'environ 1600 Å. Toutefois, ces cordons s'aminçissent, par places (pl. 3, fig. 12, point indiqué par une flèche; pl. 5, fig. 16, 2, point indiqué par une flèche; pl. 5, fig. 17, 2) et peuvent même être réduits (pl. 4, fig. 15, 2) à des filaments d'une minceur extrême. Comment interpréter ces différences d'épaisseur dont nous avons déjà donné des exemples dans notre mémoire de 1950 (fig. 9, 14 et 16) ?

Il peut s'agir d'un étirement local du chromosome. Nous avons observé à maintes reprises cet allongement extrême des chromosomes au contraste de phase. Ils finissent par être constitués par un axe invisible, jalonné par des points plus sombres, les chromioles. Il n'est pas impossible que des étirements analogues aient pu se produire au cours de la centrifugation et du séchage. Il semble cependant que l'étirement devrait être alors moins localisé.

L'aminçissement du chromosome pourrait résulter, d'autre part, de la lyse partielle ou de la désorganisation d'une gaine enveloppante. S'il en est ainsi, le chromonème axial, correspondant aux

« lieux » génétiques, serait plus fin que le chromosome apparent. La figure 15, 2 de la planche 4, par exemple, montre en haut un chromosome entouré de débris provenant de la destruction des poils par l'acide acétique à 45%. Cette lyse s'étend plus bas au chromosome lui-même qui devient granuleux. Plus loin, aux deux endroits désignés par une flèche, on ne voit plus que deux filaments jumelés, d'une minceur extrême (axes des chromatides ?) correspondant ensemble à une largeur d'environ 300 Å. Tout autour se voient des amas granuleux représentant les produits de désintégration des poils ainsi que de la gaine du chromosome. Il semble, en définitive, que la lyse aurait affecté non seulement les poils, mais l'enveloppe même du chromosome.

Cette gaine ou enveloppe paraît être formée d'une substance se présentant sous l'aspect de fibres; elle présente, en effet, très fréquemment un aspect fasciculé (pl. 3, fig. 12; pl. 4, fig. 14, 3); il arrive souvent (pl. 3, fig. 12, en haut) qu'une fibre s'écarte du chromosome en formant une anse. Ces fibres pourraient être formées soit de nucléoprotéines, soit de protéines acides. La dernière interprétation nous paraît la plus probable. La gaine est, en effet, continue tandis que les figures, obtenues après coloration au Feulgen, montrent un état discontinu des parties colorables (chromioles et chromomères).

Si certains chromosomes ont une épaisseur régulière, d'autres présentent des épais s s e m e n t s, formés d'une matière opaque, et qui font naturellement penser aux c h r o m o m è r e s (pl. 3, fig. 13, 1; pl. 4, fig. 14, 1; pl. 5, fig. 17, 2). Nous avons aussi reproduit de ces épais s s e m e n t s dans notre mémoire de 1950 (fig. 13). L'assimilation de ces épais s s e m e n t s, correspondant à une épaisseur de 4000 Å, aux chromomères du cytologiste soulève deux objections: pourquoi ne les voit-on pas sur tous les chromosomes et pourquoi ne sont-ils pas plus régulièrement disposés ?

Le résultat paraît dépendre, comme nous l'ont montré nos observations sur le vivant et au contraste de phase, du fait que les ovocytes ou les noyaux ont séjourné plus ou moins longtemps dans le liquide de Ringer, avant le moment de la préparation des chromosomes. On se souvient que des noyaux, ne montrant pas trace de chromosomes lors d'un premier examen, présentaient des chromosomes visibles après quelques heures de séjour dans le liquide de Ringer. Ce qui les rendait visibles, c'était précisément l'apparition

de chromomères. De même, lorsque des ovaires ont été fixés avec retard, après 24 heures de séjour dans le liquide de Ringer, à la glacière, les coupes révèlent des chromosomes à chromomères plus épais, dont la chromatine tend à s'étaler sur le chromonème entre deux chromomères successifs.

En définitive, et c'est bien ce qui résulte de l'aspect des épaisissements vus au microscope électronique, les nucléoprotéides se colorant par le Feulgen, constitueraient autour du chromosome et de sa gaine fibrillaire, un dépôt localisé, correspondant aux chromomères des cytologistes.

Cette situation extérieure des nucléoprotéides permet de comprendre que, suivant les cas, ces substances soient localisées en certains points, correspondant sans doute aux « lieux » d'activité du chromonème axial, ou, au contraire, s'étalent entre deux chromomères comme l'a vu DODSON chez *Amphiuma*. Nous rappellerons, à ce sujet, les figures que nous avons données (fig. 45 et 46) montrant des gouttes de chromatine, colorables au Feulgen, qui revêtent progressivement les chromosomes après que ceux-ci ont perdu leurs poils.

Un autre fait très net est la fissuration longitudinale du chromosome en ses deux chromatides, que celles-ci soient pourvues de leur gaine (pl. 4, fig. 14, 2) ou qu'elles soient dénudées (pl. 4, fig. 15, 2). Cette interprétation n'est pas douteuse, car les images électroniques sont la réplique de ce que montrent certaines coupes (fig. 35) ainsi que les observations faites au contraste de phase.

Nous noterons enfin que les chromosomes d'une paire sont unis par des *chiasmés* (pl. 4, fig. 14, 1). Sur une image agrandie, il semble bien (pl. 3, fig. 13, 1) que le chromosome qui traverse la préparation de bas en haut, passe sur l'autre chromosome au croisement inférieur et dessous à l'autre point de croisement. Nous rappellerons que ces chiasmés s'observent avec une très grande netteté sur les coupes ou lors des examens au contraste de phase.

D'après les données qui précèdent, nous nous représentons de la façon suivante la structure d'un chromosome. Celui-ci est constitué par deux filaments axiaux très minces (au plus 150 Å) qui représentent les deux chromatides. Ces filaments sont chacun entourés d'une gaine de nature fibrillaire,

constituée vraisemblablement par des protéines acides. Ces deux gaines sont étroitement accolées sauf en certains points où les deux moitiés s'écartent quelque peu. Par places, autour de ce câble d'environ 1600 Å, formé de deux éléments, un épaissement représente un dépôt périphérique de nucléoprotéides colorables par le Feulgen. Ce sont les chromomères ( $0 \mu$ , 4). Nous insisterons sur le fait que rien n'indique l'existence de plus de deux éléments (chromatides) dans le chromosome, pas plus que celle d'un enroulement mineur ou majeur. Dans les ovocytes en croissance, les chromosomes qui atteignent une grande longueur sont complètement déroulés.

Les chromosomes du type villeux, provenant de Tritons immatures, n'ont été étudiés qu'après centrifugation dans l'acide acétique à 45%. Dans certains cas (pl. 3, fig. 13, 1 et 2), on observe des filaments constitués par une file de grains qui paraissent rattachés au chromosome: représentent-ils le reliquat, après la lyse, des poils fins qui sont bien visibles au contraste de phase ou sur les coupes? Dans la figure 15, 3 de la planche 4, un chromosome de Triton immature, centrifugé dans l'acide acétique à 45%, montre, en haut (P) des cordonnets moniliformes qui pourraient correspondre, soit à des poils du type villeux, soit à des filaments détachés de la gaine fibrillaire du chromosome.

Au cours des centrifugations dans l'acide acétique à 45%, les poils et boucles des chromosomes plumeux sont arrachés et lysés (pl. 4, fig. 15, 2; pl. 6, fig. 19, 2 et 3). On voit alors, tout contre le chromosome ou dans son voisinage immédiat, des amas de substance provenant de la désagrégation de ces formations. Tantôt, ces résidus sont encore formés de chaînons en bâtonnets (pl. 6, fig. 19, 2), semblables à ceux qui constituent les poils, structure bien visible, par exemple, dans le poil recourbé en anneau que l'on voit isolé dans la figure 19, 3. Tantôt, ces chaînons se désagrègent à leur tour et se résolvent en une poussière de granulations (pl. 4, fig. 15, 2).

Ce n'est que dans l'eau salée à 4 ‰, contenant 5% d'acide acétique, que les poils et boucles sont bien conservés. Si l'on emploie la centrifugation, les poils sont arrachés; tout au plus on observe-t-on, par endroits, la base encore attachée au chromosome (pl. 3, fig. 12, P). Les poils et boucles détachés se retrouvent, à l'état libre, dans la préparation (pl. 6, fig. 19, 4, 5 et 6).

Il faut utiliser la sédimentation dans l'eau salée acétique pour obtenir des préparations de chromosomes plumeux ayant conservé en place leurs poils et leurs boucles (pl. 5, fig. 16, 1 et 2). Encore faut-il se rendre compte que ces appendices, insérés tout autour du chromosome, se trouvent ramenés dans un seul plan, ce qui engendre nécessairement un certain degré de confusion (pl. 5, fig. 17, 1 et surtout 2). Les boucles (pl. 5, fig. 16, 1 *b*; fig. 17, 1) sont bien reconnaissables, mais plus ou moins déformées. Les poils sont en état de contraction ou, au contraire d'extension (pl. 6, fig. 19, 1). On voit bien le rapport des poils et du chromosome au lieu d'insertion. Par exemple, la figure 18, 1 de la planche 6 montre l'insertion au niveau d'un chromomère de deux poils opposés. Dans la figure 18, 2, il y a continuité entre le chromosome et un poil; il semble que les deux poils situés à droite se soient détachés du chromomère qui apparaît comme une grosse tache blanche.

Les poils présentent certainement une structure particulière et caractéristique. Les photographies sont plus ou moins nettes, mais elles montrent toujours une alternance de chaînons transversaux faisant saillie à droite et à gauche (pl. 6, fig. 19, 3, poil recourbé en anneau; fig. 19, 4 et 6). Ces figures correspondent à un aspect, déformé par l'aplatissement dans un plan, d'éléments qui devaient être diversement orientés. Dans les endroits les plus clairs, un chaînon faisant saillie à droite se raccorde à un chaînon faisant saillie à gauche. Le poil paraît formé d'éléments ou chaînons repliés les uns sur les autres à la façon d'un mètre pliant, dont les éléments, simplement rapprochés, dessineraient une sorte de zigzag. Lorsque le poil vient à être étiré, on voit, par places, un effacement complet de cette structure. Les boucles (fig. 19, 5) présentent la même constitution.

#### IV. DESCRIPTION DES PHOTOGRAPHIES OBTENUES AU MICROSCOPE ÉLECTRONIQUE.

Nous compléterons cette étude, en décrivant, avec quelque détail, les figures (Pl. 3 à 6), représentant quelques photographies de chromosomes parmi les centaines qui constituent notre documentation.

EXPLICATION DES PLANCHES 3 A 6<sup>1</sup>*Planche 3.*

La figure 12 représente un chromosome d'un ovocyte de Triton adulte, préparé par centrifugation dans l'eau salée (4‰) acétifiée (5%). Très épais (en haut et à gauche), le chromosome est beaucoup plus mince au point marqué par la flèche. Il présente un aspect fasciculé. Il porte encore quelques poils fixés sur lui (P). A une extrémité (en haut, à droite) paquets de poils et un nucléole ( $\times 13\ 200$ ).

La figure 13 représente trois chromosomes de Triton immature, préparés par centrifugation dans l'acide acétique à 45%. En 1, les filaments sont épaissis par place, ce qui rappelle les chromomères auxquels correspondent ces parties épaissies. Sur le fond serpentent des filaments granuleux qui pourraient représenter les restes des poils courts et minces du type villeux. En un point, le chromosome médian se montre fissuré ( $\times 12.000$ ).

En 13, 2, les deux chromosomes forment un chiasme. Le chromosome de droite paraît, comme l'indique un léger trait d'ombre, passer sous l'autre chromosome (en bas) et par-dessus celui-ci (en haut) ( $\times 16.250$ ).

*Planche 4.*

La figure 14, 1 montre un chiasme entre deux chromosomes de Triton immature. Ce chiasme a été grossi dans la figure 13, 2. Le chromosome supérieur est dédoublé dans sa portion gauche ( $\times 4935$ ).

La figure 14, 2 montre un chromosome de Triton adulte présentant un dédoublement très net, correspondant selon toute vraisemblance aux deux chromatides ( $\times 28.000$ ).

La figure 14, 3 correspond à un fragment d'un chromosome de Triton adulte (centrifugation dans l'acide acétique à 45%). Ce chromosome montre l'apparence fasciculée de sa couche superficielle ( $\times 18.900$ ).

La figure 15, 1 correspond à un chromosome de Triton adulte centrifugé dans l'eau acétifiée. Ce filament, qui porte deux restes de poils, montre une structure fasciculée ( $\times 14.420$ ).

La figure 15, 2 montre un chromosome de Triton adulte, préparé par centrifugation dans l'acide acétique 45%. Les poils ont été lysés et sont représentés par des amas de chaînons et de granulations. L'enveloppe du chromosome est elle-même en grande partie détruite, si bien qu'aux points marqués par une flèche, il ne reste que deux filaments (chromatides ?) extrêmement minces ( $\times 8.720$ ).

<sup>1</sup> Pour l'explication des Planches 1 et 2, voir p. 128.

La figure 15, 3 montre un chromosome de Triton immature, centrifugé dans l'acide acétique 45%. Ce chromosome paraît dédoublé par places. En haut s'insèrent sur lui trois cordons; un quatrième est pelotonné à part (P). Il pourrait s'agir de poils minces du type villeux ( $\times 12.310$ ).

#### *Planche 5.*

La figure 16, 1 montre un fragment de chromosome de Triton adulte, préparé par sédimentation dans l'eau salée acétifiée. L'extrémité du chromosome porte une touffe de poils et une boucle *b* ( $\times 10.400$ ).

La figure 16, 2 représente un fragment d'un chromosome de Triton adulte préparé de la même manière. Noter l'amincissement du chromosome au niveau indiqué par la flèche. Plus à droite, il porte deux renflements (chromomères ?) sur lesquels s'insère une touffe de poils ( $\times 10.400$ ).

La figure 17, 1 correspond à un fragment de chromosome de Triton adulte, préparé par sédimentation dans l'eau acétifiée. Tout autour nombreux poils et boucles (à droite) ( $\times 7860$ ).

La figure 17, 2 montre un chromosome préparé de la même manière et présentant un épaississement (chromomère ?). Ce fragment porte des poils bien nets en haut, plus confus sur les côtés ( $\times 8107$ )

#### *Planche 6.*

Les figures 18, 1 et 2 sont des régions de chromosomes très grossies. En 1, deux poils s'insèrent à droite et à gauche d'un épaississement (chromomère). En 2, on voit également un chromomère sur lequel s'inséreraient deux poils légèrement écartés. Un troisième et un quatrième poil sont encore en relation avec le chromosome ( $\times 19.800$ ).

La figure 19, 1 montre des poils en état de demi-extension ( $\times 4750$ ).

Les figures 19, 2 et 3 correspondent à des chromosomes de Triton adulte, préparés par centrifugation dans l'acide acétique à 45%. En 2, on note des paquets de bâtonnets correspondant exactement aux éléments qui forment les poils, ainsi que cela se voit bien sur la figure 3, dans le poil disposé en anneau. La dissociation est plus avancée dans la masse de granulations de la figure 3 ( $\times 12.600$ ).

Les figures 19, 4, 5 et 6 (clichés non inversés) montrent la structure de deux poils (4 et 6) et d'une boucle (5), détachés du chromosome. On a l'impression que ces poils sont formés d'une série de chaînons disposés d'une façon à peu près alternée, comme repliés les uns sur les autres ( $\times 11.000$ ).

## CONCLUSIONS

I. Bien que l'étude des chromosomes ait été notre objectif principal, l'examen sur coupes de l'ovogenèse du Triton nous a permis de découvrir le rôle des « macronucléoles » présents dans le noyau des ovocytes. Ces corps émettent par bourgeonnement des masses plasmodiales dans lesquelles s'organisent des « filaments nucléoplasmiques ». Comme le processus se répète et que trois ou quatre macronucléoles interviennent successivement, le nucléoplasme finit par être tellement rempli de filaments que les chromosomes sont parfois impossibles à reconnaître.

II. Chez la Grenouille, une évolution similaire se produit, ainsi que KING (1908) l'a bien décrit chez le Crapaud, à partir des grosses masses nucléolaires ou nucléoles composés. Ceux-ci se décomposent en donnant naissance à la fois à un essaim de nucléoles qui gagnent la périphérie et à un lacis de « filaments nucléoplasmiques » (filaments oxychromatiques de KING) qui se dispersent dans le nucléoplasme.

III. Les nucléoles périphériques présentent, dans les deux espèces du Triton et de la Grenouille, des phénomènes de division et de bourgeonnement. Chez le Triton, c'est le processus essentiel de leur multiplication. Chez la Grenouille, le phénomène aboutit surtout à leur morcellement et à la production de micronucléoles.

Chez le Triton, les nucléoles peuvent, par divers procédés, contribuer à la formation des filaments nucléoplasmiques, engendrer en particulier des filaments qui sont plus sombres et plus épais.

Chez la Grenouille, les nucléoles prennent, à un certain stade, des formes allongées, des aspects tubuliformes que nous avons pu étudier sur coupes et au contraste de phase. Par cette dernière étude, on peut voir de ces formations tubulaires constituer des anneaux qui, en quelques minutes, se retransforment, sous les yeux de l'observateur, en nucléoles pleins. Ceci montre la plasticité de ces « gouttes » nucléolaires.

Ces nucléoles ont une constitution hétérogène. Ils sont formés d'une partie pyroninophile et d'une partie pyroninophobe; nous avons essayé de définir leur constitution par diverses colorations mettant en évidence des constituants basophiles et acidophiles. Ils contiennent des grains et des gouttelettes qui se colorent en rouge par le Feulgen, mais des essais de contrôle nous ont montré que la coloration se produisait, même sans hydrolyse acide; elle n'est donc pas révélatrice de la présence d'acide thymonucléique. Le résultat est surprenant et ne peut guère se comprendre que si ces nucléoles contiennent une réserve de désoxyribose ou si leurs grains fixent électivement, et malgré les lavages, le formol des fixateurs.

IV. Les filaments nucléoplasmiques qui ont été parfois aperçus par les auteurs, mais dont l'origine (sauf chez *Bufo*) et la destinée étaient restées inconnues, sont cependant une des structures les plus caractéristiques des ovocytes. Sans en avoir fait l'étude au contraste de phase, nous les avons néanmoins aperçus dans certaines préparations.

Chez le Triton, ils se désagrègent en formant des granulations. Cette désagrégation s'accompagne d'une charge en matière chromatique des poils de chromosome et nous pensons qu'il y a là une relation de cause à effet.

Chez la Grenouille, ils sont aussi l'objet d'une décomposition en grains qui souvent se creusent d'une vacuole en formant des annelets. Il existe une zone nettement définie du nucléoplasme des ovocytes jeunes où les filaments subissent une évolution particulière, par vacuolisation, aboutissant à des structures en anneaux, en raquettes, moniliformes ou à des masses spumeuses.

D'une façon ou de l'autre, ces filaments nucléoplasmiques, réserve considérable de matériel non nucléoprotéidique, se dissolvent dans le nucléoplasme. Ces substances dissoutes peuvent être en partie utilisées par les chromosomes, en partie déversées dans le cytoplasme.

V. Les chromosomes des ovocytes de Triton sont reconnaissables pendant toute la durée de l'ovogenèse. Ils sont d'abord filamenteux, puis couverts de poils droits et fins (chromosomes villeux); enfin ils deviennent plumeux, revêtus de poils longs et flexueux dont la plupart, sous l'influence de leur

charge en matériel provenant des filaments nucléoplasmiques, se fissent et s'ouvrent pour former des boucles.

Pendant la période des chromosomes villeux et plumeux, ces formations sont, dans le noyau frais, invisibles au microscope ordinaire, sauf très exceptionnellement. Cependant, après quelques heures de séjour dans le liquide de Ringer, ils deviennent apparents sous l'aspect d'une file de points plus sombres ou chromomères, qui augmentent de masse ou changent de nature, peut-être sous l'influence de l'asphyxie.

Chromosomes filamenteux, villeux et plumeux sont incomparablement plus faciles à observer au contraste de phase. Cependant, même avec ce dispositif dont l'emploi est si précieux, les chromosomes peuvent rester invisibles ou n'« apparaître » qu'au bout d'un certain temps. Nous avons décrit leurs divers aspects qui résultent souvent d'altérations dans le liquide d'observation. Le liquide de Ringer paraît, à ce point de vue, peu favorable; aussi y avons-nous renoncé pour utiliser une solution de chlorure de sodium à 4 ‰, additionnée de 5% d'acide acétique. Cette eau salée acétifiée représente le meilleur milieu pour la conservation des chromosomes plumeux et, grâce à une augmentation des contrastes, permet de photographier ces structures délicates.

Nous avons pu, au contraste de phase, observer de magnifiques chromosomes villeux et plumeux, dont les poils et les boucles étaient agités par le mouvement brownien; nous avons constaté l'extrême extensibilité du chromonème qui peut s'étirer au point d'être invisible, jalonné seulement par une file de points sombres, les chromioles. Nous avons observé la fissuration du chromosome en deux chromatides, dont les grains sombres (chromioles) se correspondent deux à deux. C'est sur ces chromioles jumelés que sont insérés les poils et boucles qui sont disposés par paires. Cela est particulièrement évident pour des poils et des boucles sombres qui s'observent en certains points du chromosome et qui sont déjà reconnaissables sur coupes. Enfin, les chromosomes sont souvent liés topographiquement à de petits « nucléoles », d'apparence sombre et non brillants comme les nucléoles périphériques. Or, ces nucléoles se répètent deux à deux sur les deux chromatides et par groupes de quatre sur les deux chromosomes d'une paire.

Si le chromosome est extensible (et élastique), les poils et boucles ne le sont pas moins. Les poils, entraînés par les courants

du liquide d'observation peuvent s'étirer d'une façon inimaginable. Certaines boucles sont insérées à des points éloignés l'un de l'autre: ces formations en sautoir jamais observées sur coupes, résultent probablement de poils étirés dont l'extrémité libre s'est rabattue contre le chromonème et y a adhéré en un point quelconque.

D'une façon générale, l'étude faite à l'aide du contraste de phase confirme les structures révélées par les coupes de matériel fixé, colorées par l'hématoxyline ferrique et le Feulgen.

VI. Les chromosomes des ovocytes de Grenouille sont, dans l'ensemble, plus difficiles à observer que ceux du Triton. Dans les noyaux de grandeur moyenne, ils sont à peu près invisibles sur coupes. La coloration au Feulgen reste négative ou ne laisse distinguer çà et là que des points sombres (rouges ?) à la limite de la visibilité.

Même dans les chromosomes plumeux des ovocytes de Triton, les chromomères colorés en rouge restent des points d'une finesse extrême. Il faut, pour les révéler, un réactif de Schiff préparé avec une fuchsine particulière. Les réactifs, pour lesquels nous avons utilisé d'autres fuchsines, colorent admirablement les noyaux de toutes les cellules (cellules folliculaires, érythrocytes, ovocytes en préméiose; cellules du testicule), mais sont impuissants à révéler quoi que ce soit dans les chromosomes villeux ou plumeux.

Ces faits montrent que, dans les deux espèces étudiées, pendant la période de croissance qui correspond à une phase d'activité métabolique intense des ovocytes (croissance, vitello-génèse), la teneur des chromosomes en acide désoxyribonucléique passe par un minimum.

Il n'en est plus de même lorsque la croissance et la vitello-génèse sont terminées et que se prépare la première cinèse de maturation. Les chromosomes se rassemblent au centre de la vésicule germinative, groupés par paires, unis par des chiasmés, disposition qui a été conservée depuis le début de la strepsiténie. Ces chromosomes présentent une lyse de leurs poils et boucles dont la substance, qui n'est pas de nature nucléoprotéique, se dissout dans le nucléoplasme et sera déversée, au plus tard lors de l'éclatement de la vésicule germinative, dans le cytoplasme.

A ce moment, les chromosomes s'enrichissent en acide désoxyribonucléique. Les chromomères se colorent plus intensément par le Feulgen. Ceci peut résulter, pour une part du raccourcissement des chromosomes. Mais, il y a apparition de gouttes de chromatine, se colorant en noir par l'hématoxyline ferrique, en rouge par le Feulgen, en bleu-vert par le vert de méthyle, qui s'étalent sur le chromosome, revêtant chromomères et chromonème et finissent par donner aux chromosomes l'aspect de filaments colorables de façon homogène, au moins à l'hématoxyline ferrique. On assiste là à un revêtement des chromosomes par une chromatine — qui n'est peut-être pas uniquement de nature thymonucléoprotéique — et qui interviendra, par sa charge électrique, au cours des cinèses de maturation. A cette phase de repos de l'activité chimique des chromosomes, la teneur en acide désoxyribonucléique passe par un maximum.

VII. La signification des poils des chromosomes vilieux, celle des poils et boucles des chromosomes plumeux ont été diversement interprétées. Nos observations nous autorisent à rejeter les opinions qui en font la conséquence d'un état polyploïde ou d'un enroulement qui n'existe pas. CARNOY et LEBRUN qui ont vu l'aspect en rosette des chromosomes coupés transversalement, le comparent à celui d'un aster, et pensent à une orientation du nucléoplasme autour du chromosome. MARÉCHAL parle aussi d'une « accession » de fibres du nucléoplasme se fixant sur le chromosome. D'autres auteurs y voient des différenciations de la matrice: ce seraient donc des ornements sans valeur fonctionnelle.

Après la découverte des filaments nucléoplasmiques, nous nous sommes aussi demandé, pendant un certain temps, si les poils et plumes ne résultaient pas d'une fixation de ces filaments sur les chromosomes. Cependant, même dans des noyaux bourrés de filaments nucléoplasmiques, on finit par distinguer les chromosomes qui sont revêtus de poils plus minces, plus courts, moins colorables. Nous avons reconnu le dépôt sur les poils de chromosomes (Triton) d'un matériel légèrement chromatique venant de la désagrégation des filaments nucléoplasmiques, mais les poils préexistent à ce dépôt et s'observent même avant la formation des filaments.

Nous ne pouvons envisager une autre hypothèse que celle de la formation des poils par le chromosome. Leur insertion, au niveau des points colorables par le Feulgen (chromioles) semble établir une relation entre la structure intime du chromosome et la formation de ces appendices. Comme ils apparaissent au moment où l'activité de synthèse chimique du chromosome doit être considérable, nous présentons, à titre d'hypothèse, la conception suivante.

Les gènes ne peuvent intervenir dans le métabolisme de la cellule que par leur activité autocatalytique ou par l'activité synthétique de certains au moins des éléments constitutifs de leurs molécules. Normalement, ces produits de leur activité diffusent peu à peu dans le nucléoplasme et, de là, dans le cytoplasme. Dans le noyau des ovocytes en croissance sont réalisées des conditions qui favorisent la polymérisation de ces constituants (filaments nucléoplasmiques en chaînes de grains; poils et boucles des chromosomes présentant une structure analogue qui est précisée par les images électroniques). Il résulte de ces conditions particulières que les molécules, résultant de l'activité chimique des gènes, restent groupées ou se multiplient par autocatalyse, engendrent des états polymères se traduisant par des aspects filamenteux.

Cet état particulier aboutit à la constitution de matériaux de réserve qui seront déversés dans le cytoplasme lors de l'éclatement de la vésicule germinative et qui seront sans doute utilisés, lors des premières phases du développement, lorsque s'établissent dans l'œuf les phénomènes de polarisation et de spécialisation chimique qui sont à la base du développement embryonnaire.

VIII. Nous avons mis au point des techniques permettant l'étude des chromosomes au microscope électronique.

Dans une première série, après divers tâtonnements plus ou moins heureux, nous avons utilisé la centrifugation, dans un dispositif spécial, de chromosomes en suspension dans l'acide acétique à 45%. Ce milieu qui précipite notamment les nucléoprotéides conserve assez bien le chromosome lui-même, mais dissout les poils et les boucles qui le recouvrent. Il peut parfois s'attaquer au chromosome lui-même, dissolvant une gaine qui laisse à nu l'axe extrêmement fin des deux chromatides qui le constituent. Cet axe qui mesure au plus 100 à 150 Å est contenu dans une gaine

formée vraisemblablement de protéines acides (peut-être aussi de nucléoprotéides); les deux chromatides entourées de leurs gaines et accolées atteignent un diamètre de 1600 Å. Elles ne sont pas soudées, mais peuvent s'écarter par endroits: cette fissuration longitudinale est aussi très nette sur coupes et dans les examens au contraste de phase. La gaine est constituée par un matériel fibrillaire.

Autour de cette gaine se disposent — dans certaines conditions — des amas de substance opaque qui donnent localement au chromosome une épaisseur de 4000 Å. Ces épaissements semblent correspondre aux chromomères qui doivent être formés avant tout de désoxyribonucléoprotéides, puisque dans les coupes et les frottis ces amas se colorent en rouge par le Feulgen. Il en résulte que ces nucléoprotéides ne seraient pas dans la masse du chromosome mais à sa périphérie. Cependant leur distribution discontinue semble correspondre aux « lieux » du chromosome, c'est-à-dire aux points de plus grande activité chimique. C'est aussi sur ces chromomères que s'insèrent les poils et les boucles qui nous paraissent traduire, sur le plan morphologique, l'activité synthétique des lieux ou gènes. Il semble que l'acide désoxyribonucléique intervienne, à titre de médiateur, dans le travail du chromosome.

Nous ajouterons que rien, dans les images électroniques, ne permet de parler d'un état polyploïde des chromosomes, pas plus que d'une spiralisation mineure ou majeure. Par contre, on retrouve les chiasmés que forment entre eux les deux éléments d'une paire.

IX. Pour obtenir des images des poils et des boucles, si caractéristiques des chromosomes plumeux, nous avons utilisé l'eau salée acétifiée indiquée pour les examens au contraste de phase. Après centrifugation, la plupart des poils et boucles sont mécaniquement arrachés, mais se retrouvent, à l'état libre, dispersés dans la préparation.

C'est en laissant les chromosomes plumeux, en suspension dans le même milieu, se déposer par sédimentation, que nous avons observé de très belles images, que personne n'avait obtenues jusqu'à présent, de ces chromosomes avec leurs poils et leurs boucles en place.

Ces formations ont une structure caractéristique; ce sont des chaînons en bâtonnets, éléments d'une chaîne continue, repliés les uns sur les autres dans différents plans et prenant dans

l'ensemble une disposition en zig-zag. Lorsque le poil est partiellement étiré, le zig-zag s'efface localement, remplacé par un filament d'aspect continu. L'extensibilité et l'élasticité de ces poils résultent du déplissement et du repliement de ces chaînons constitutifs. Seul le microscope électronique pouvait révéler une telle structure.

X. Pour conclure, nous ferons remarquer que l'étude des chromosomes sur le vivant et au contraste de phase, l'examen sur coupes d'ovocytes fixés et colorés, les images fournies par le microscope électronique nous apportent une représentation cohérente de la structure des chromosomes plumeux et permettent de présenter une interprétation plus complète, basée sur des faits précis, de la constitution de ces éléments essentiels du noyau cellulaire.

#### AUTEURS CITÉS

1952. BERNHARD, W., F. HAGUENAU et Ch. OBERLING. *L'ultra-structure du nucléole de quelques cellules animales, révélée par le microscope électronique*. *Experientia*, VIII, 58.
1892. BORN, G., *Die Reifung des Amphibieneies und die Befruchtung unreifer Eier bei Triton taeniatus*. *Anat. Anz.*, VII, 772-781.
1894. — *Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taeniatus*. *Arch. mikr. Anat.*, XLIII, 1-79.
1901. BOUIN, M. *Histogenèse de la glande génitale femelle chez Rana temporaria*. *Arch. de Biol.*, XVII, 201-383.
1929. BRACHET, J. *Recherches sur le comportement de l'acide thymonucléique au cours de l'ovogenèse chez diverses espèces animales*. *Arch. de Biol.*, XXXIX, 677-697.
1940. — *La localisation de l'acide thymonucléique pendant l'ovogenèse et la maturation chez les Amphibiens*. *Ibid.*, LI, 151-202.
1897. CARNOY, J. B. et H. LEBRUN. *La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens*. *La Cellule*, XII, 191-295.
1898. — *Ibid.*, XIV, 113-200.
1900. — *Ibid.*, XVI, 300-401.
1905. CERRUTI, A. et A. DELLA VALLE. *Sulle «risoluzioni nucleolari» nella vesicola germinativa degli oociti di alcuni vertebrati*. *Anat. Anz.*, XXVI, 613-622.
1924. CHAMBERS, R. *The physical structure of protoplasm as determined by micro-dissection and injection*. *Gen. Cyt.*, sect. V, 237-309. Univ. of Chicago Press.
1942. CLARK, G. L., M. R. BARNES et E. R. BAYLOR. *A study of lampbrush chromosomes by the electron microscope*. *Science*, XCV, 250.

1947. DINICHERT, P., E. GUYÉNOT et M. ZALOKAR. *Observations cytologiques avec le microscope électronique*. Rev. suisse Zool., LIV, 283-290.
1948. DODSON, E. O. *A morphological and biochemical study of lampbrush chromosomes of vertebrates*. Univ. Calif. Public. Zool., 53, 281-314.
1937. DURYEE, W. R. *Isolation of nuclei and non-mitotic chromosomes pairs from frog eggs*. Arch. exp. Zellforsch., XIX, 171-176.
1950. — *Chromosomal physiology in relation to nuclear structure*. Ann. New-York Acad. sc., L, 920-953.
1893. FICK, R. *Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotleies*. Zeit., Wiss. Biol., LVI, 529-614.
1899. — *Mitteilungen über die Eireifung bei Amphibien*. Verhand. Anat. Gesells., 13<sup>e</sup> Vers., 68-72.
1950. GUYÉNOT, E., M. DANON, E. KELLENBERGER et J. WEIGLÉ. *Les chromosomes des ovocytes quiescents de Batraciens, étudiés au microscope électronique*. Arch. d. J. Klaus-Stiftung, XXV, 47-53.
1950. — *Electron micrograph of a chromosome of Triton*. Nature, CLXV, 33.
1950. GUYÉNOT, E. et M. DANON. *Les chromosomes invisibles des ovocytes de Batraciens étudiés au microscope électronique*. C. R. Acad. Sc., CCXXX, 498-500.
1952. — *L'évolution des chromosomes dans les ovocytes de Batraciens*. Ibid., CCXXXIV, 25-28.
1904. JANSSENS, F. A. *Das chromatische Element während der Entwicklung der Ovocyts des Triton*. Anat. Anz., XXIV, 648-651.
1949. KELLENBERGER, E. *Microscopie électronique. La technique de préparation par microcentrifugation*. Experientia, V, 253.
1908. KING, H. *The oogenesis of Bufo lentiginosus*. Jour. of Morphol., XIX, 369-438.
1938. KOLTZOFF, N. K. *The structure of the chromosomes and their participation in cell metabolism*. Biologicheskii Zh. Mosk., VII, 3-46.
1902. LUBOSCH, W. *Ueber die Nucleolarsubstanz des reifenden Tritonies nebst Betrachtung über das Wesen der Eireifung*. Jen. Zeits. Naturwiss., XXXVII.
1946. MAKAROV. Cité d'après DURYEE, 1950.
1904. MARÉCHAL, J. *Ueber die morphologische Entwicklung der Chromosomen im Keimbläschen des Selachiereies*. Anat. Anz., XXV.
1906. — *Sur l'ovogenèse des Sélaciens et de quelques autres Chordata*. La Cellule, XXIV, 1-239.
1952. McDONOUGH, E. S., M. ROWAN et N. MOHN. *Structure and staining reactions of salivary gland chromosomes of Drosophila treated with crystalline Desoxyribonuclease*. Jour. of Hered., XLIII, 3.
1940. PAINTER, T. S. *On the synthesis of cleavage chromosomes*. Proc. Nat. Acad. Sci., Wash., XXVI, 95-100.

1942. PAINTER, T. S. et A. N. TAYLOR. *Nucleic acide storage in the toad's egg*. Proc. nat. Acad. Sc., XXVIII, 311.
1945. RIS, H. *The structure of meiotic chromosomes in the grasshopper and its bearing on the nature of « chromosomes » and « lampbrush chromosomes »*. Biol. Bull. Wood's Hole, 89, 242-257.
1892. RÜCKERT, J. *Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern*. Anat. Anz., VII.
1893. — *Ueber die Verdoppelung der Chromosomen im Keimbläschen des Selachiereies*. Ibid., VIII, 44-52.
1887. SCHULTZE, O. *Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies*. Zeit. wiss. Zool., XLV, 177-226.
1950. TOMLIN, S. G. et H. G. CALLAN. *Preliminary account of an electron microscopic study of chromosomes of newt ovocytes*. Quart. Jour. micr. Sci., XCII, 221-224.

## EXPLICATION DES PLANCHES

### Planche 1.

- FIG. 1. — Une paire de chromosomes d'un ovocyte de Triton, sortis du noyau, photographiés après coloration à l'acéto-carmin. Du type granuleux, ces chromosomes montrent deux chiasmés et des nucléoles qui leur adhèrent ( $\times 450$ ).
- FIG. 2. — Noyau ( $140 \mu$ ) d'un ovocyte de Triton, photographié au microscope ordinaire, dans du liquide de Ringer. On voit les nucléoles brillants et, dans le tiers supérieur, des filaments clairs qui sont des chromosomes ( $\times 540$ ).
- FIG. 3. — Chromosomes plumeux de Triton dans l'eau salée acétifiée, photographiés au contraste de phase. On voit les chromomères qui jalonnent l'axe du chromosome, de très nombreux poils et boucles; deux poils sombres (à droite) et deux boucles sombres (à gauche) ( $\times 800$ ).
- FIG. 4. — Chromosomes filamenteux sortis du noyau d'un jeune ovocyte de Triton, fixés et colorés à l'acéto-carmin. On voit nettement les chromomères ( $\times 675$ ).
- FIG. 5. — Chromosomes plumeux de Triton, photographiés au contraste de phase, dans l'eau salée acétifiée. Les boucles sont bien conservées ( $\times 900$ ).

### Planche 2.

- FIG. 6. — Chromosomes plumeux de Triton, photographiés au contraste de phase dans l'eau acétifiée. On remarquera l'extrême étirement de certains poils et boucles; trois éléments sont disposés en « sautoir » ( $\times 1000$ ).

FIG. 7. — Partie d'un chromosome plumeux de Triton, photographié au contraste de phase, dans l'eau salée acétifiée. La flèche indique le point d'insertion d'une paire de poils sombres ( $\times 1000$ ).

FIG. 8. — Partie d'un chromosome plumeux de Triton, photographié au contraste de phase, dans l'eau salée acétifiée. La flèche indique le lieu d'insertion d'une paire de boucles sombres ( $\times 1000$ ).

FIG. 9. — Les quatre extrémités similaires d'une paire de chromosomes divisés chacun en ses deux chromatides et portant quatre nucléoles, disposés symétriquement. Photographie au contraste de phase ( $\times 800$ ).

FIG. 10. — Photographie au contraste de phase, dans l'eau salée acétifiée, d'un fragment de chromosome plumeux. Les poils et boucles sont étirés sous l'influence de courants dans le liquide d'observation. Noter l'extrême élongation de certains poils et la présence de deux boucles en sautoir ( $\times 1000$ ).

FIG. 11. — Chromosomes plumeux d'un Triton, photographiés au contraste de phase dans l'eau salée acétifiée. On voit bien les chromomères, les boucles et les poils en extension sous l'influence des courants du liquide ( $\times 500$ ).

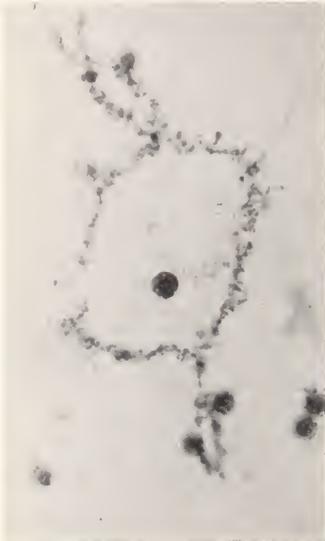
(Pour l'explication des Pl. 3 à 6, voir page 117.)

---

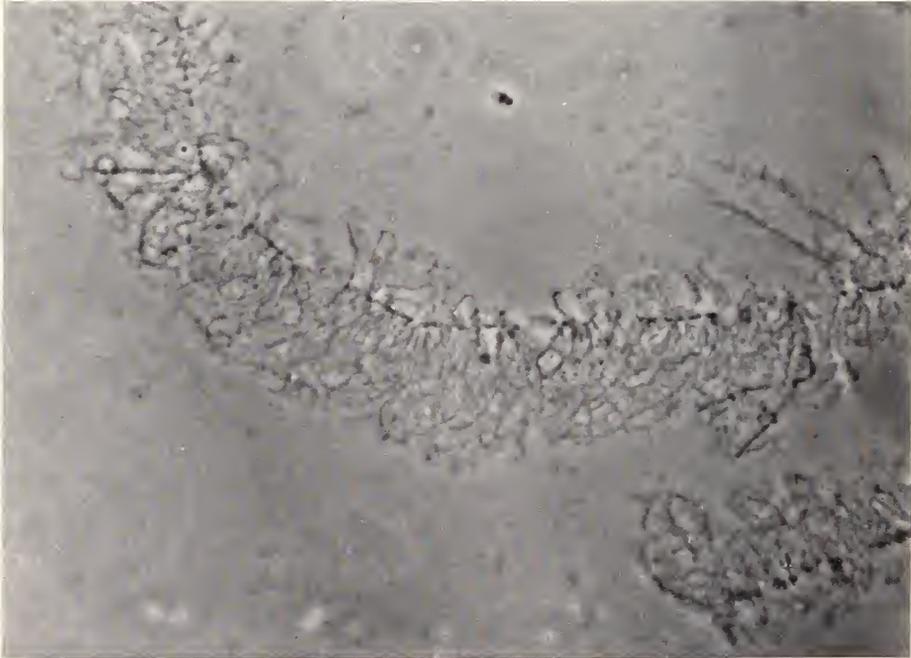
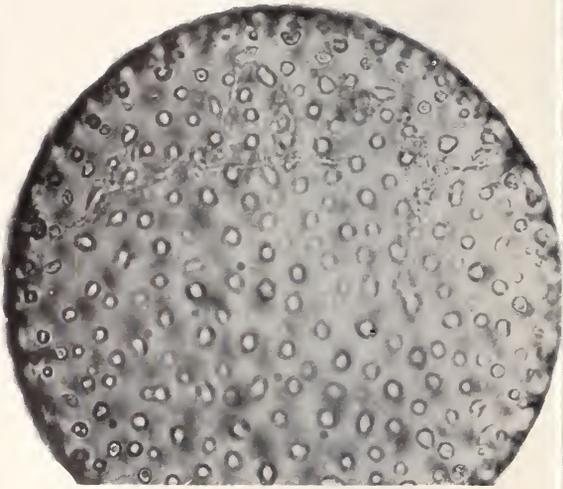




1

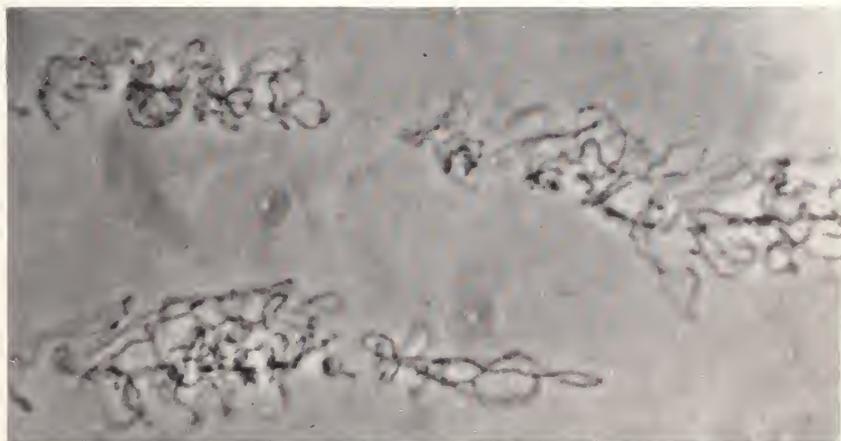
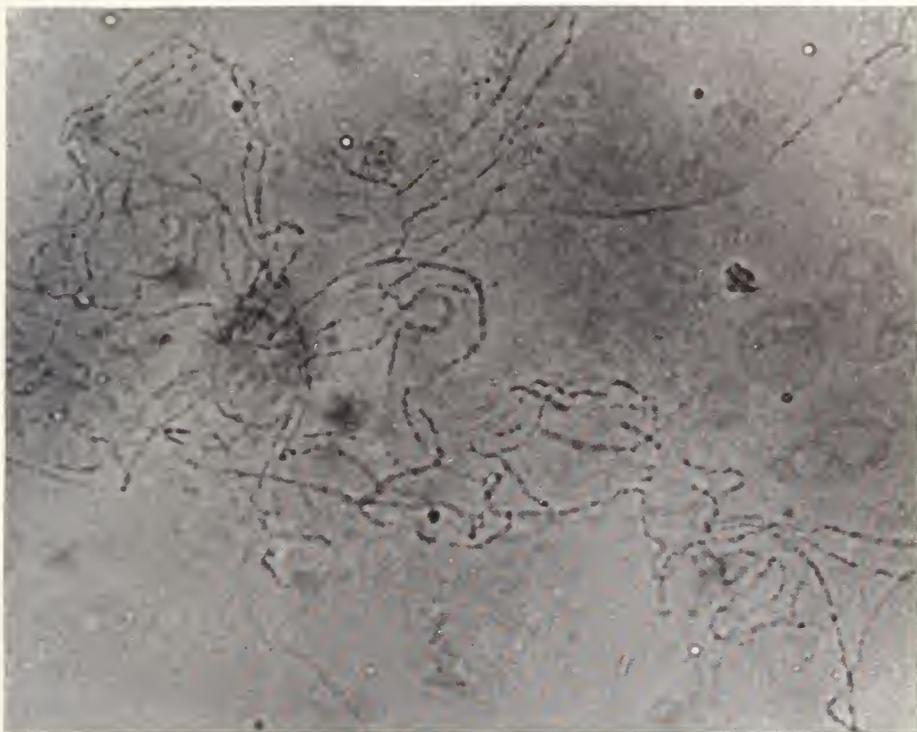


2



3

4



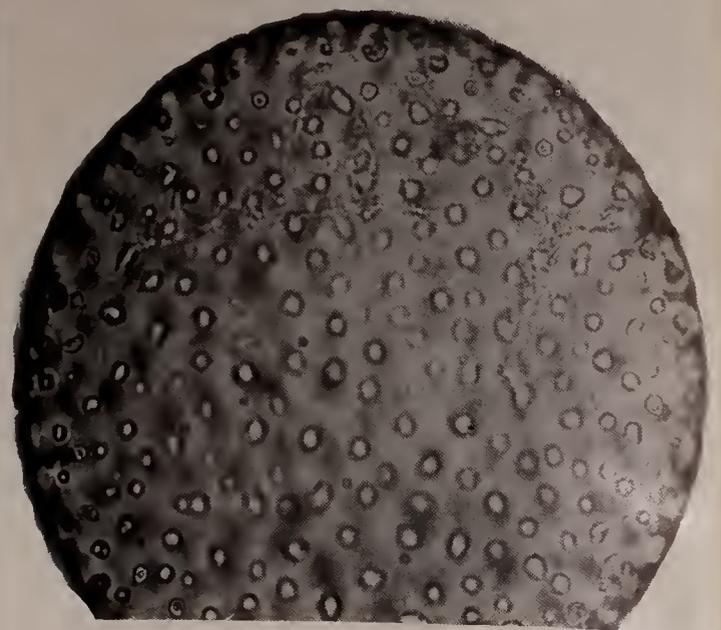
5



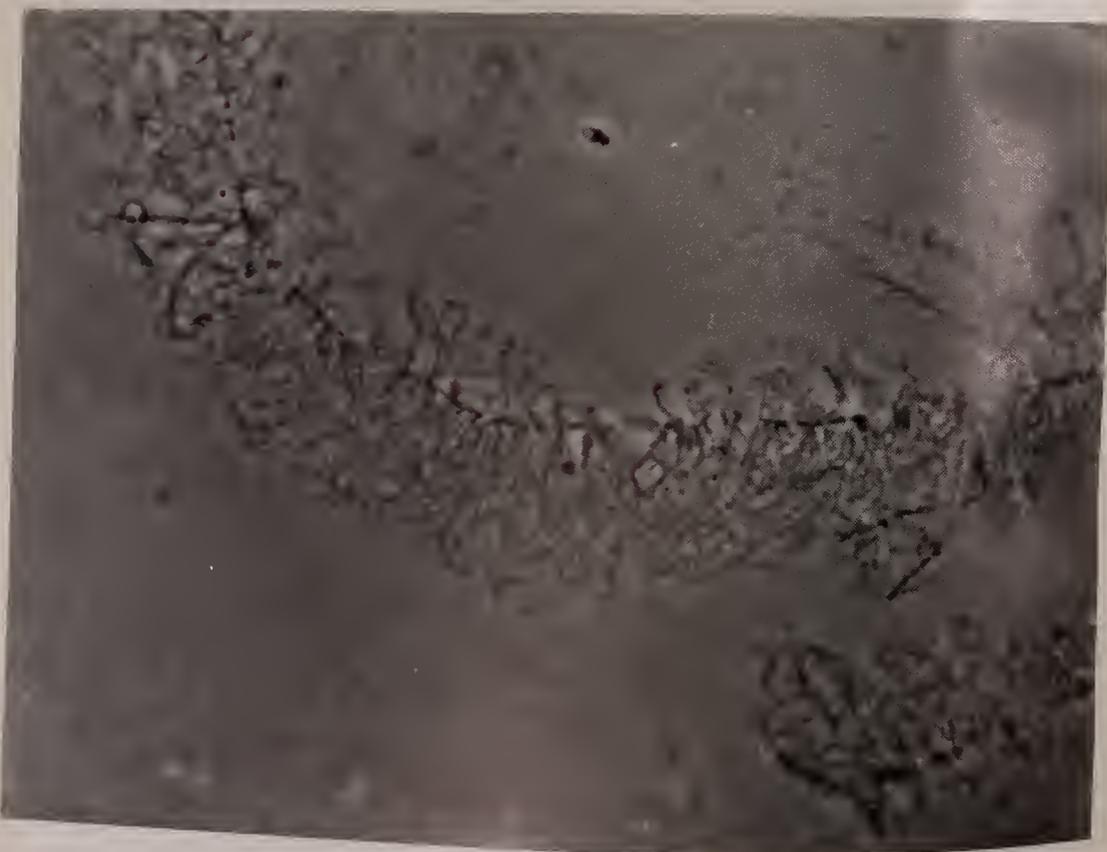
1



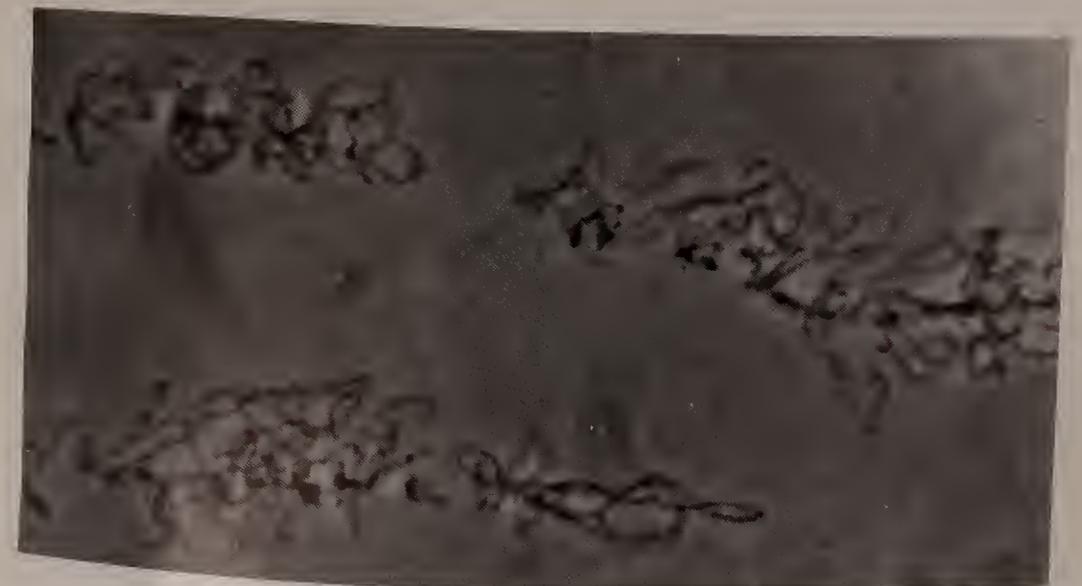
2



4



3



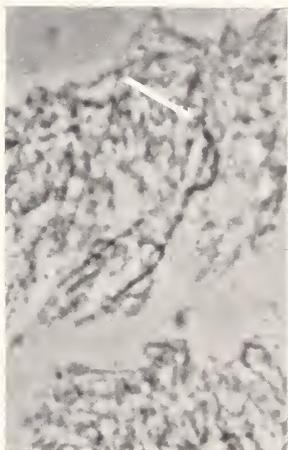
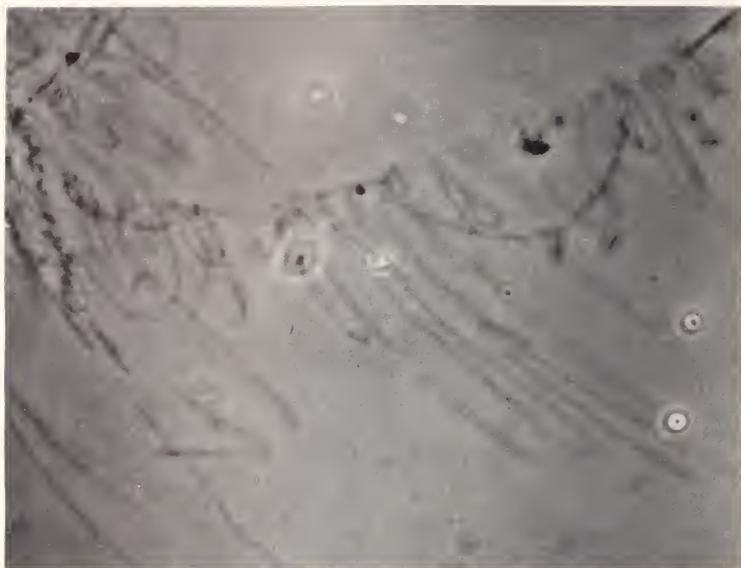
5

E. GUYÉNOT ET M. DANON. — CHROMOSOMES ET OVOCYTES DE BATRACIENS





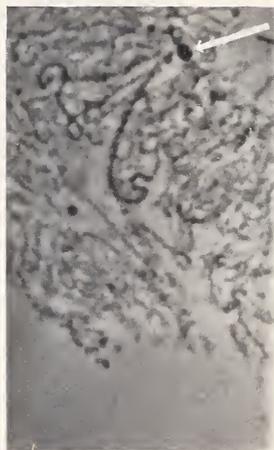
6



7

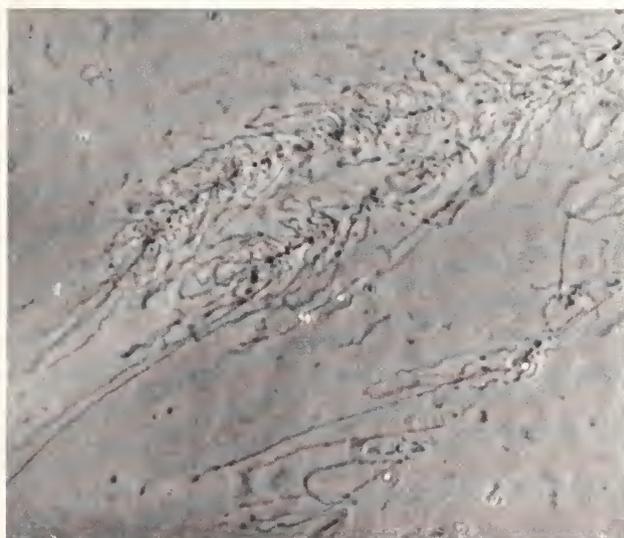
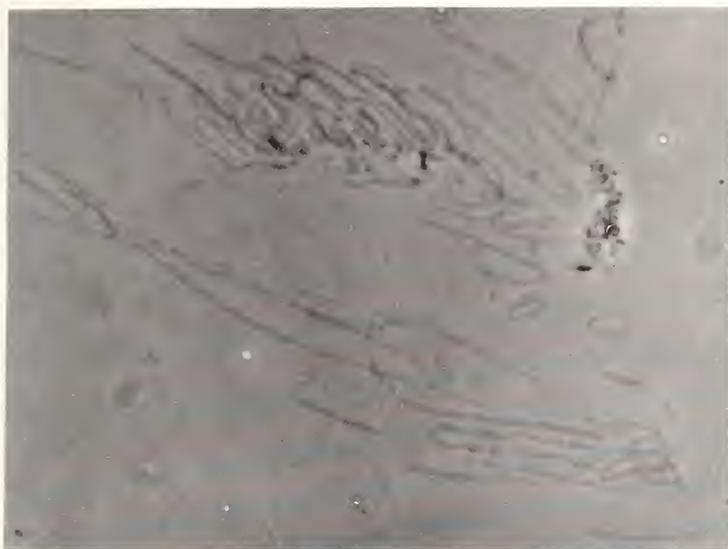


9



8

10



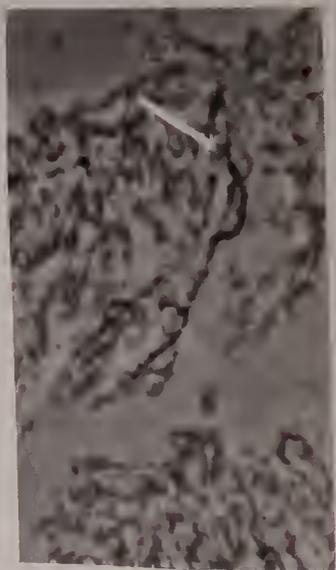
11



6



10



7

8

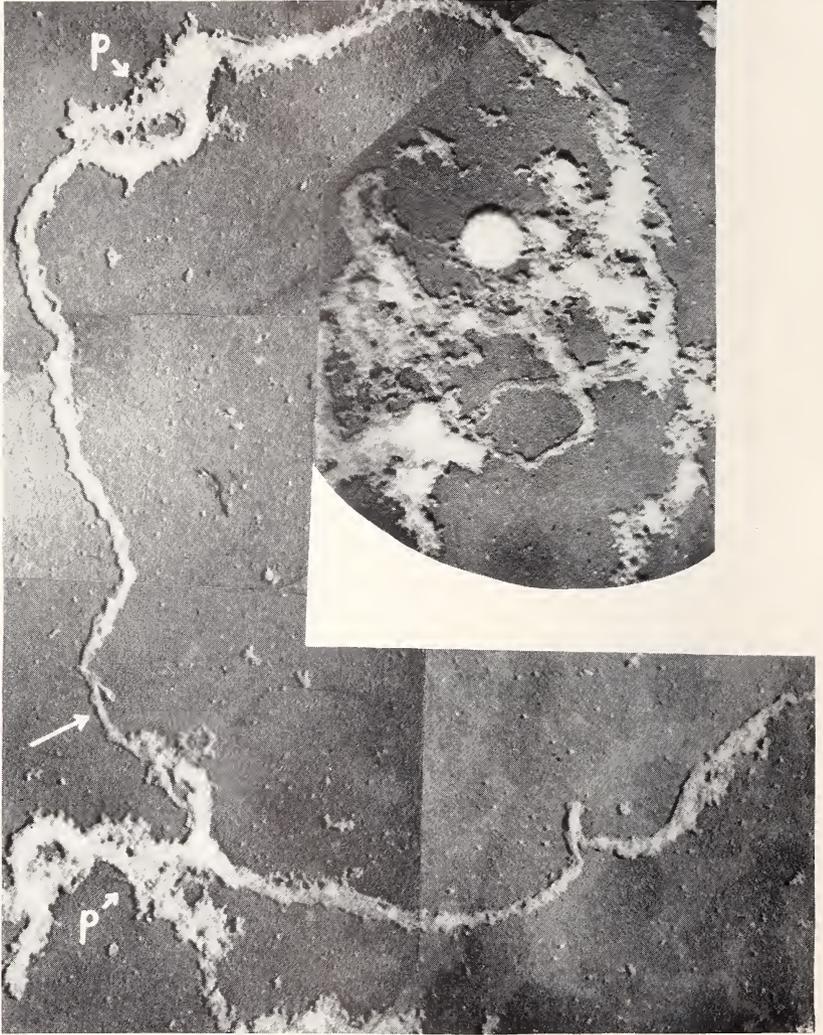
9

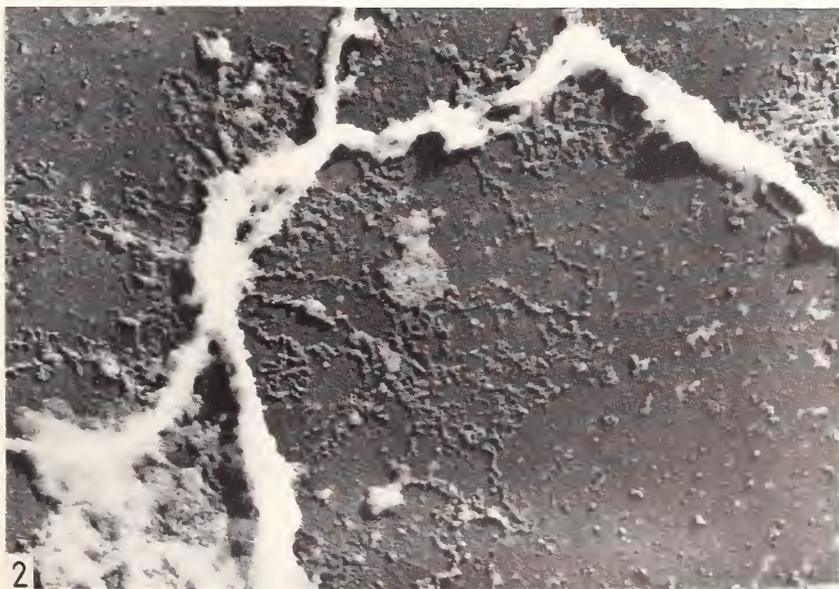


11



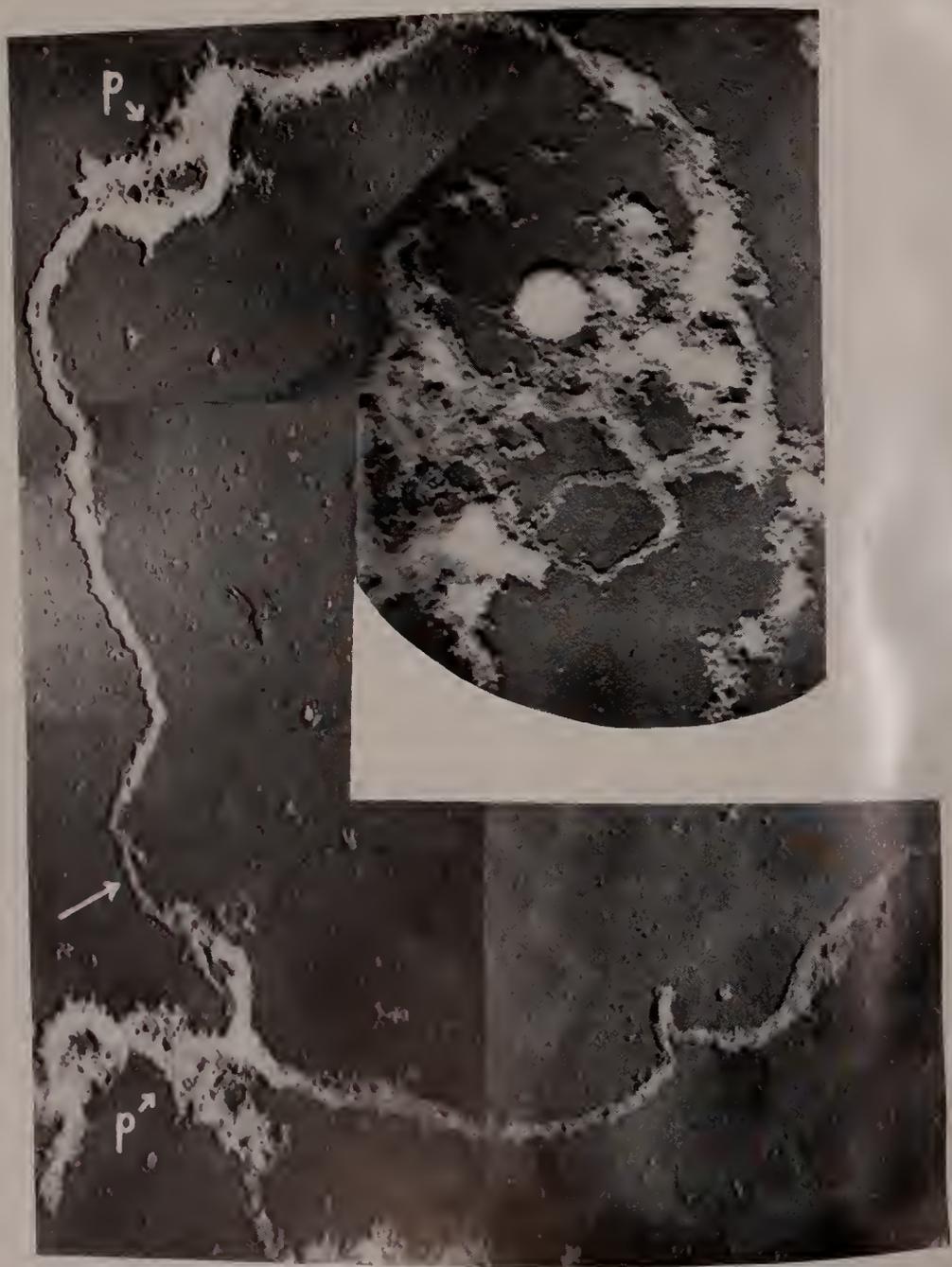




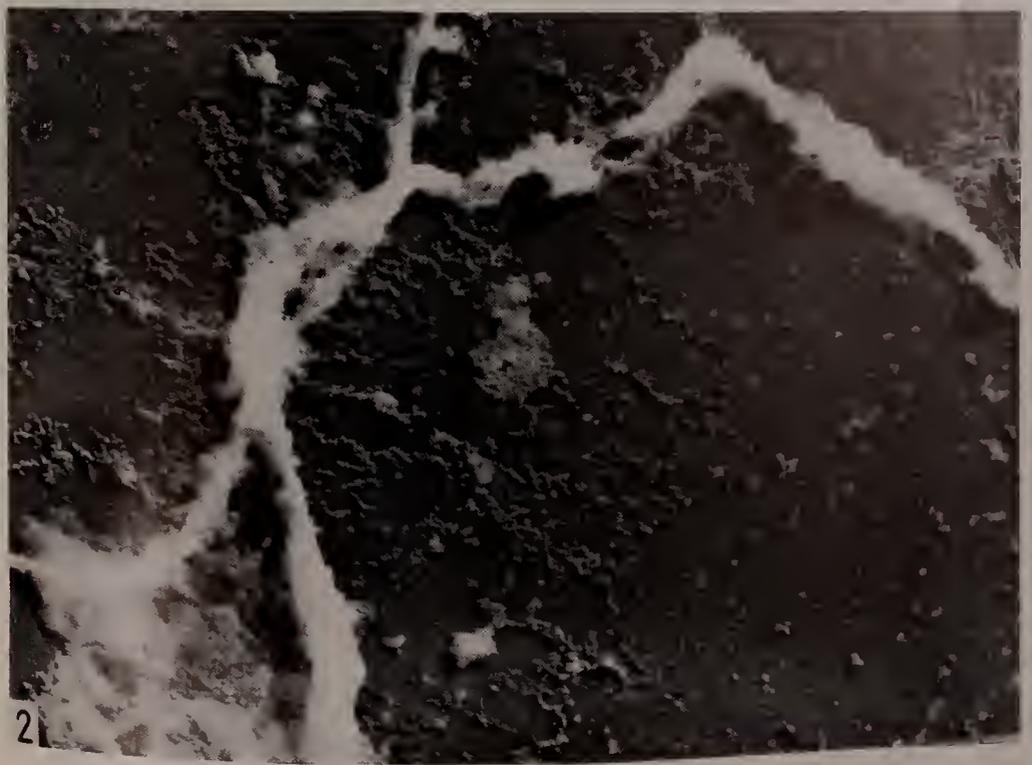
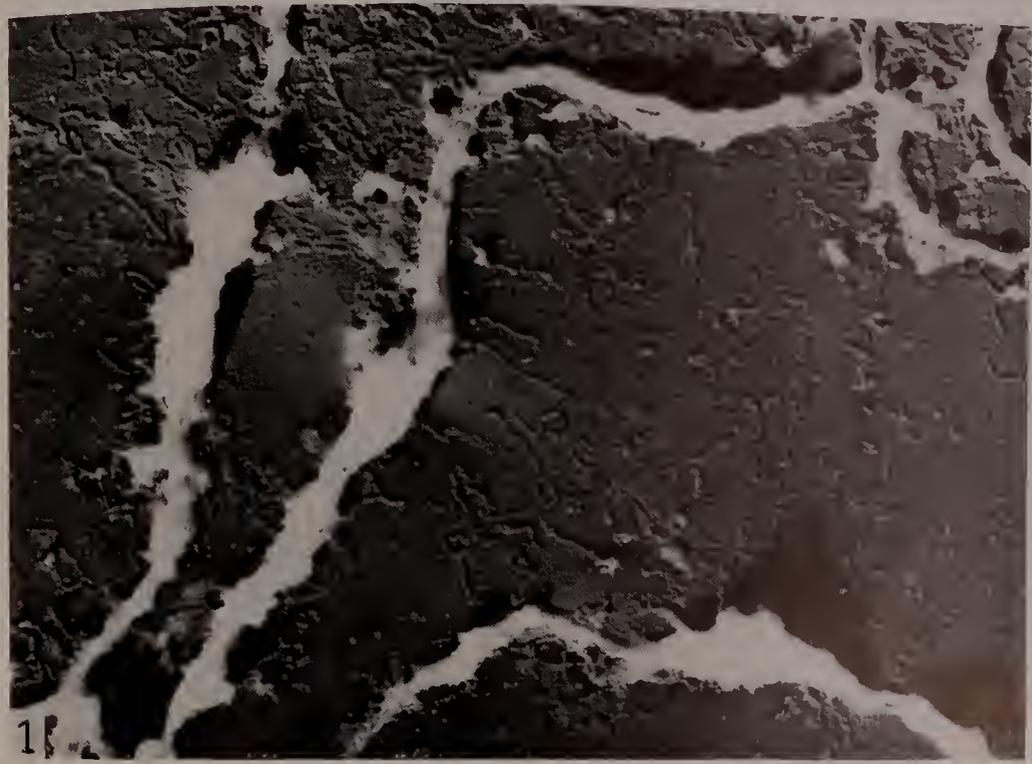




12



13





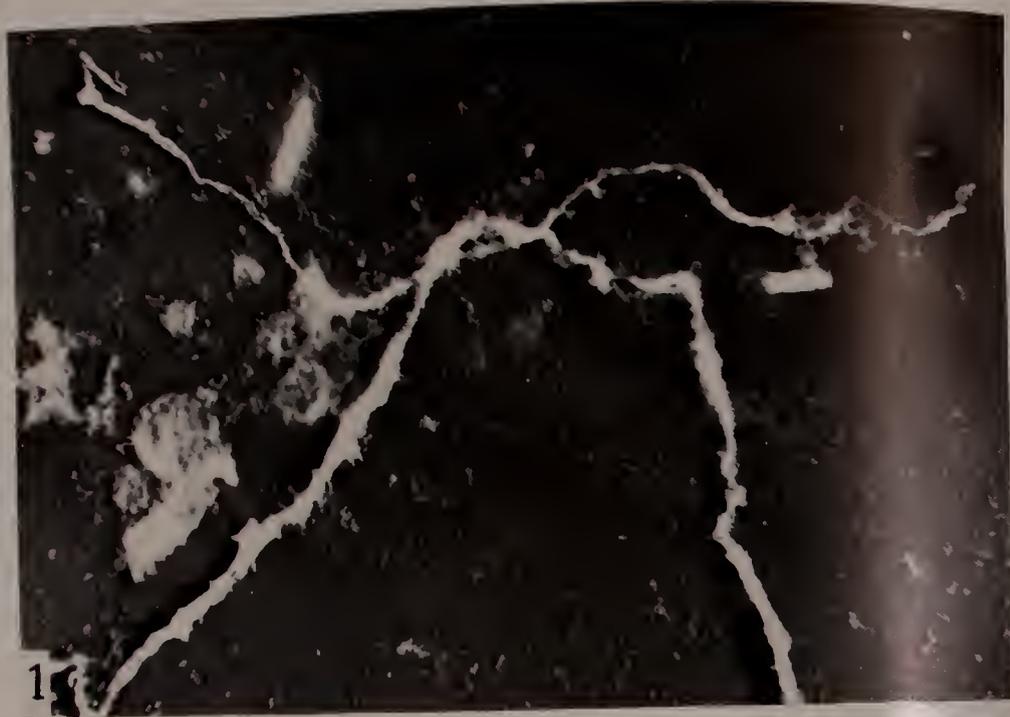








14

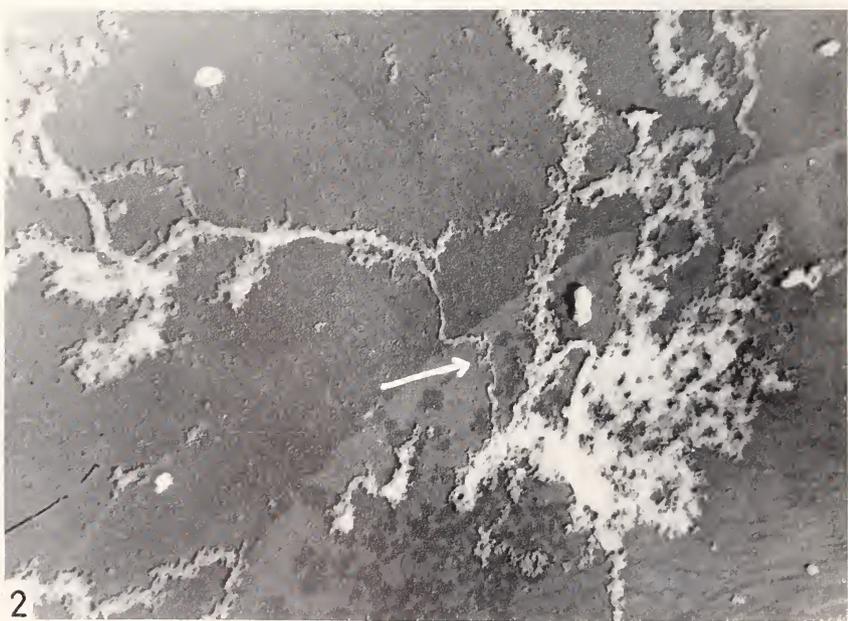
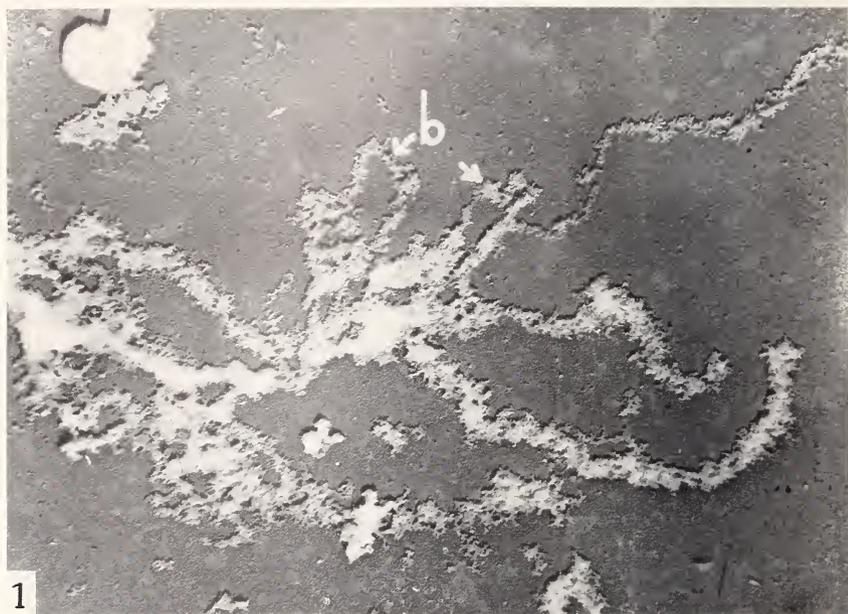


15

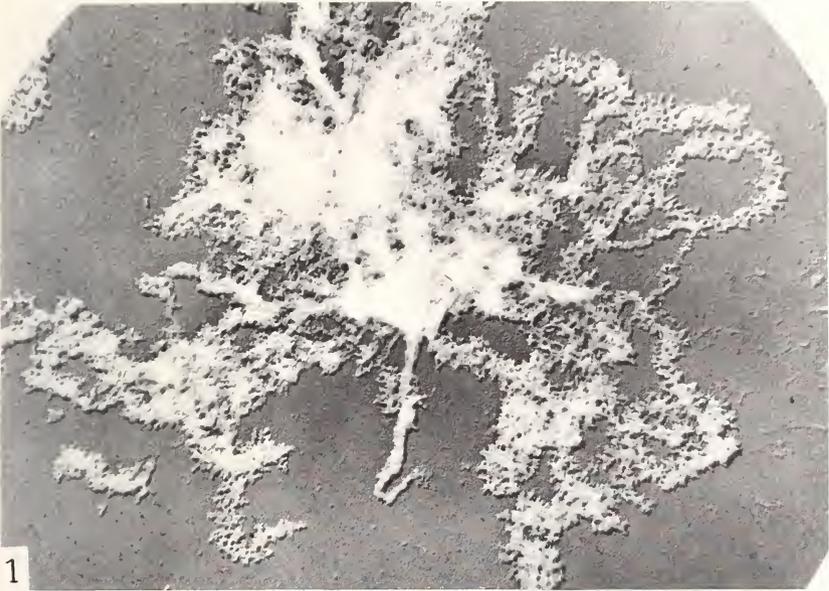


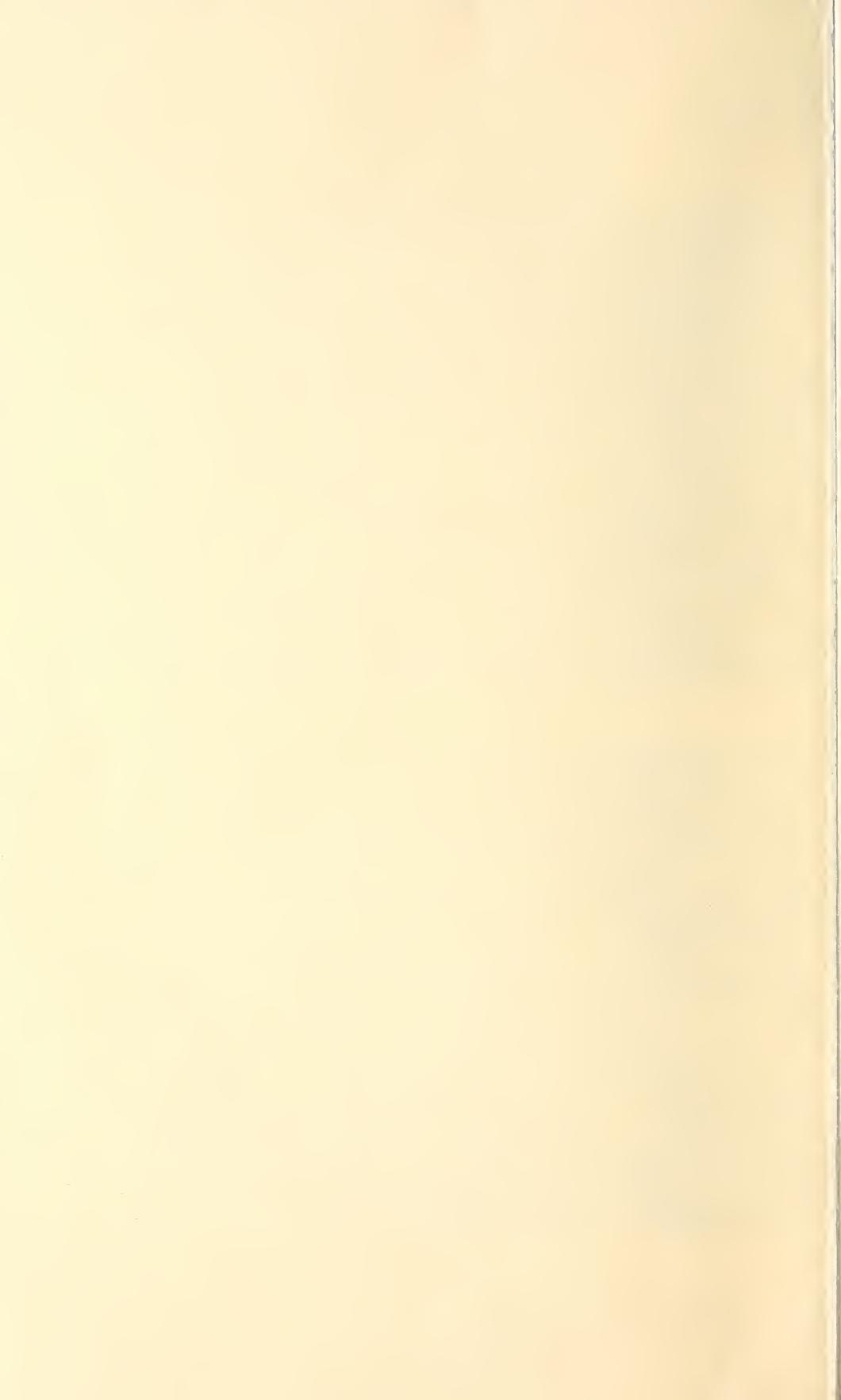




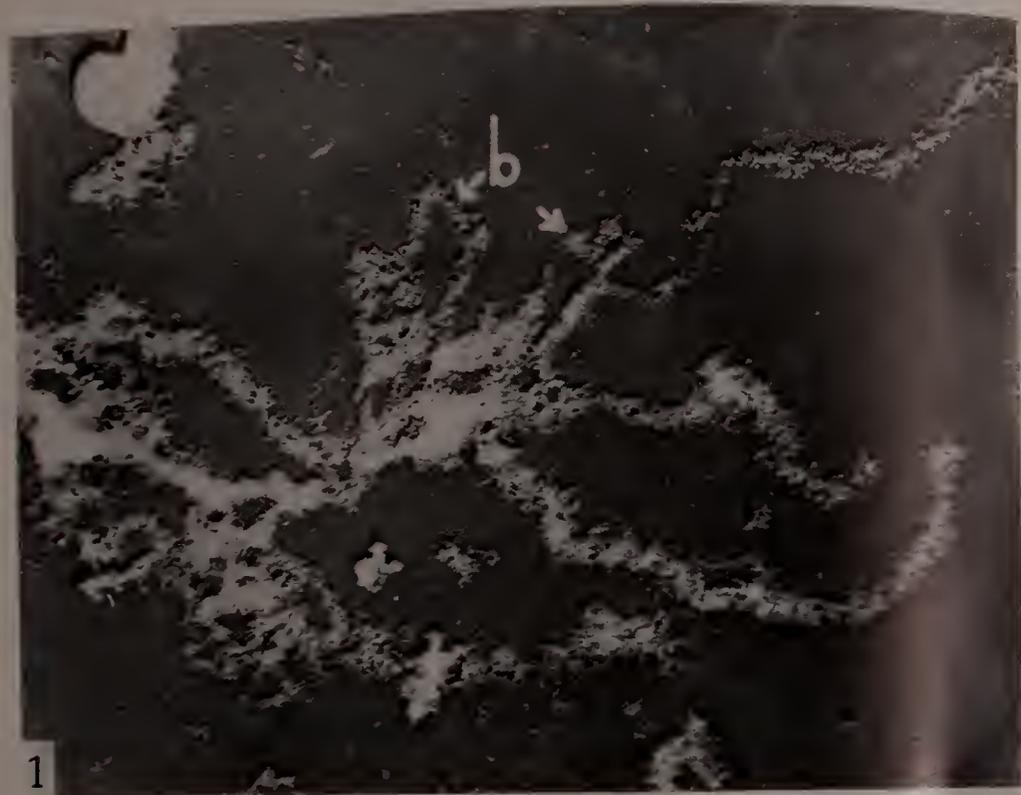


17

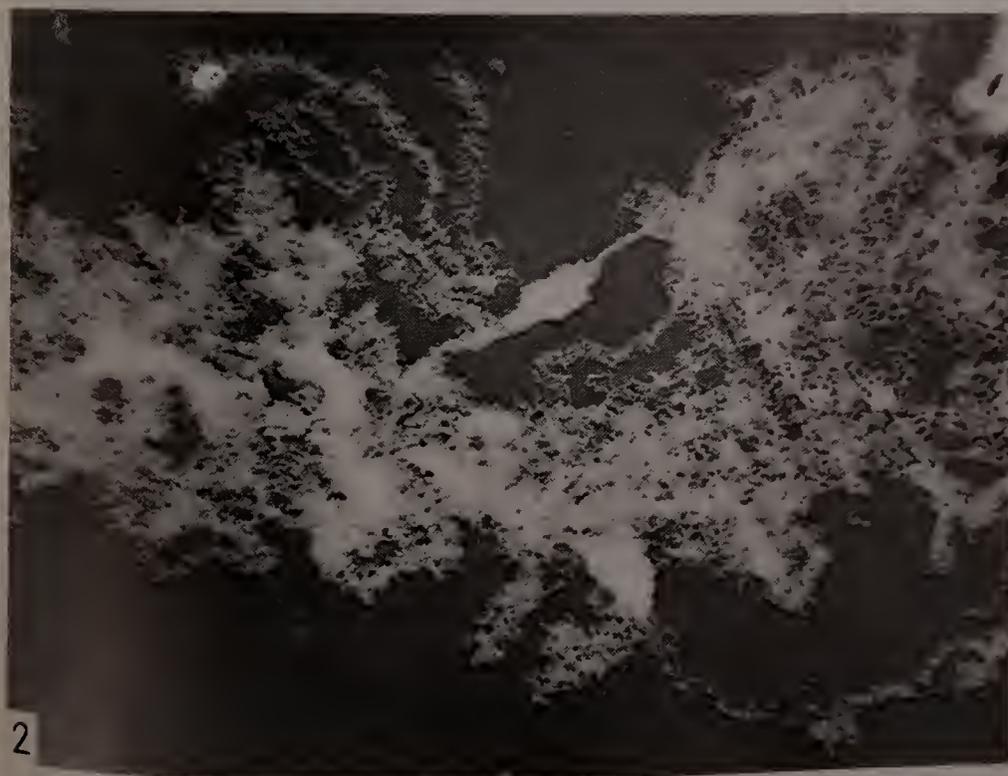




16



17

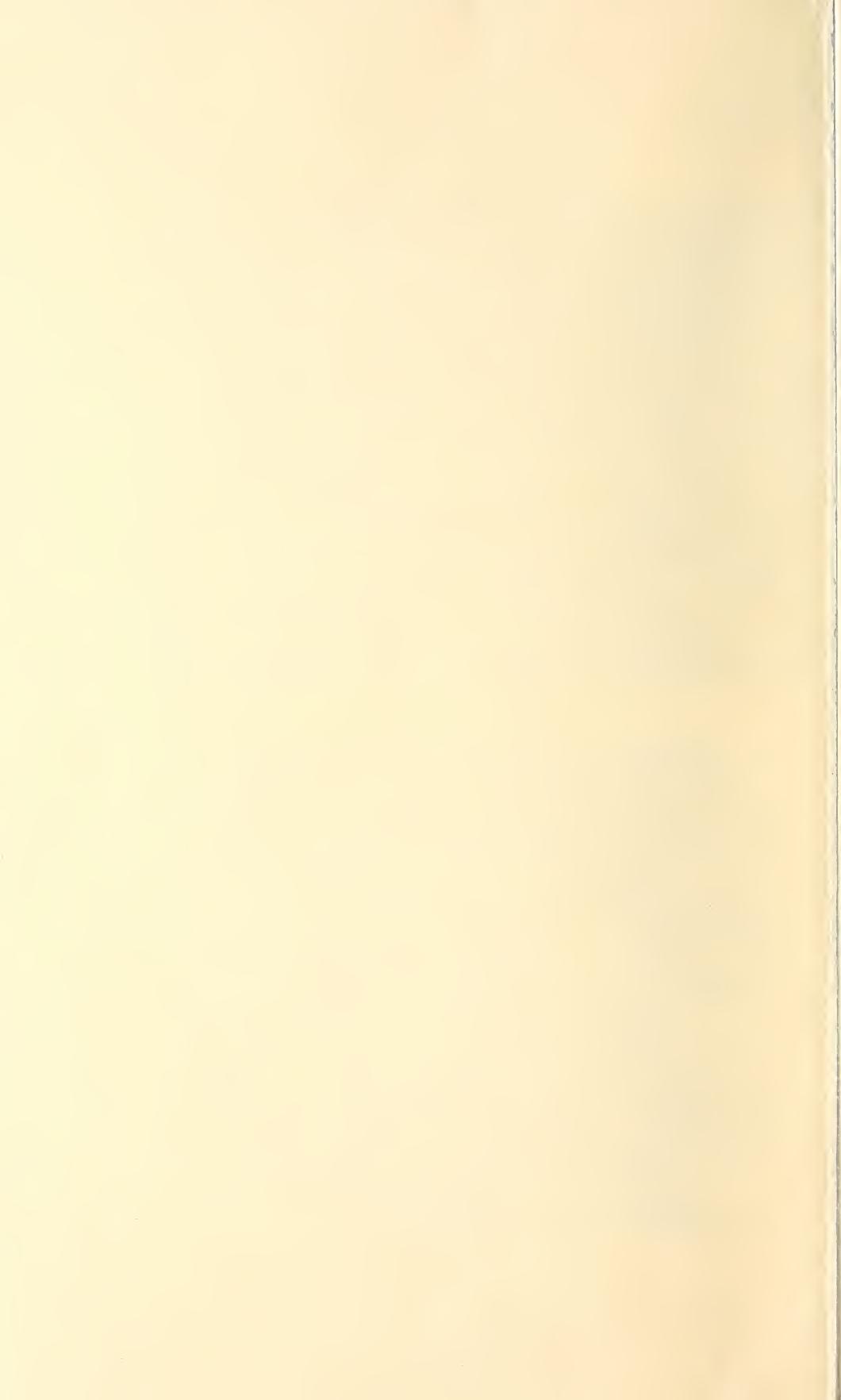






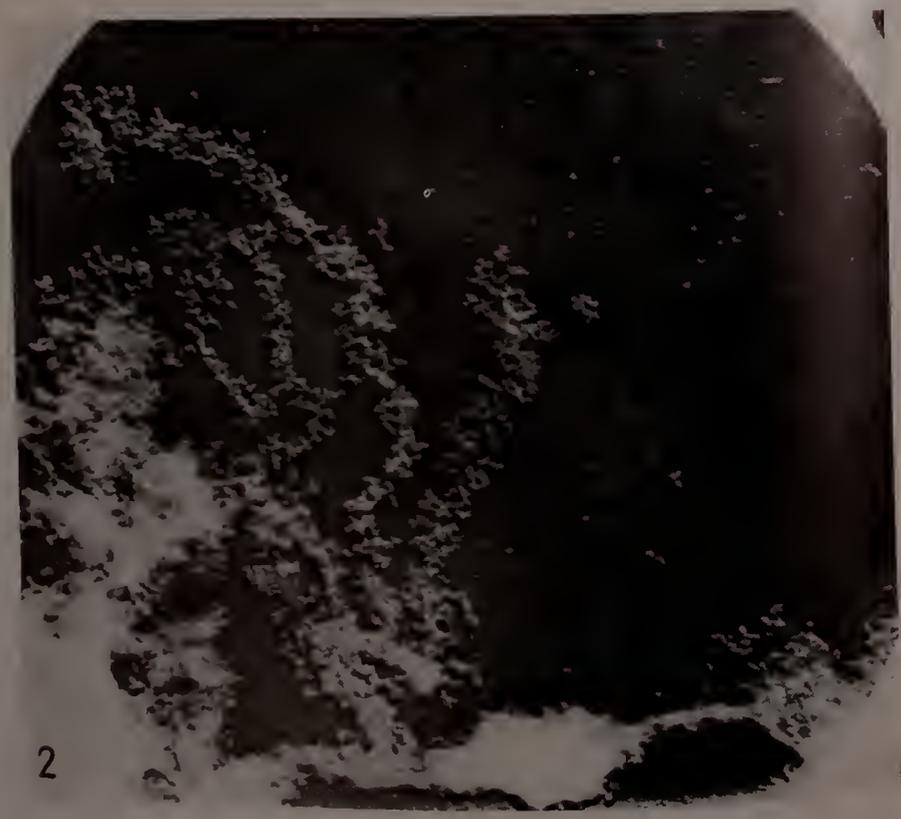
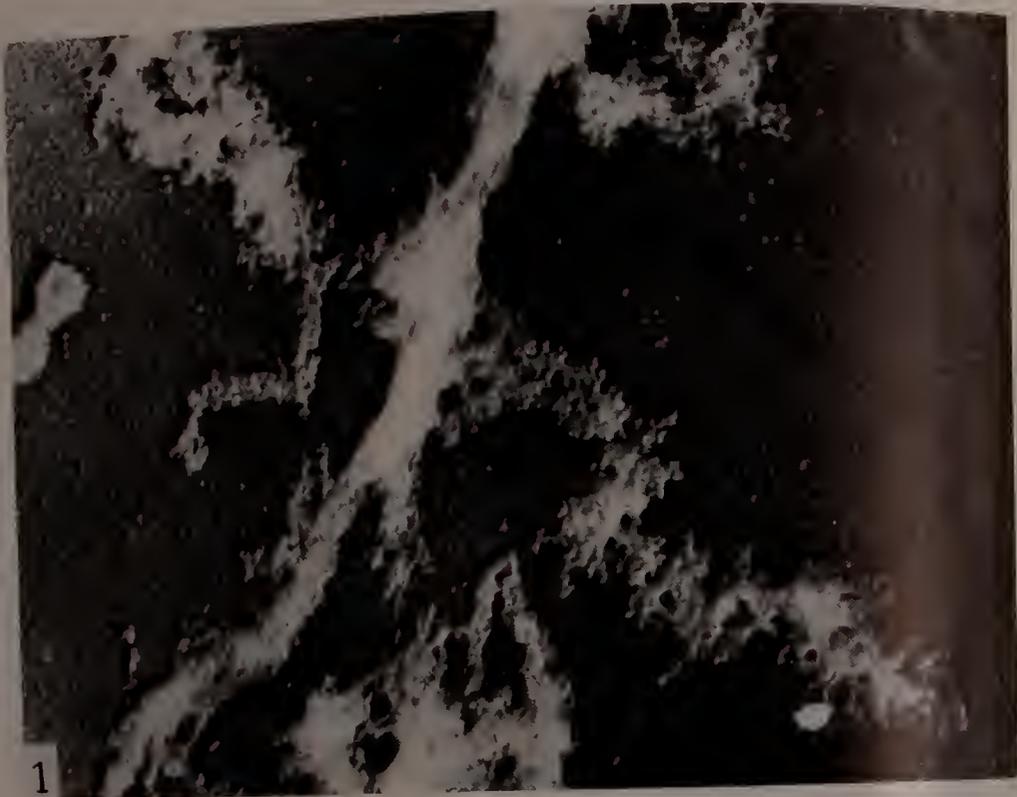






18

19





# Les Types de la Collection Lamarck au Muséum de Genève

Mollusques vivants, IV<sup>1</sup>

par

**G. MERMOD**

Conservateur de Malacologie

Avec 47 figures dans le texte.

**Navicella elliptica** Lk., vol. 6, 2<sup>e</sup> part., p. 181, n° 1; rivières de l'Île-de-France, de l'Inde et des Moluques; mon cabinet; long. 13 l. (= 29 $\frac{1}{4}$  mm.); mss. 7 ex. — Coll. Lk. Genève, 7 ex. (**fig. 154**) accompagnés d'une étiquette de Lk. «*Navicella elliptica*, Nacelle elliptique, coquille fluviatile de l'Isle de France, de Timor, etc.». Les dimensions sont les suivantes:

	Gr. diam.	Diam. transv.	Epaisseur
N° 1 . . . . .	32	20 $\frac{1}{2}$	11 ( <b>fig. 154, 1</b> )
N° 2 . . . . .	29	21	10 ( <b>fig. 154, 2</b> )
N° 3 . . . . .	28	21	10
N° 4 . . . . .	24	17	8
N° 5 . . . . .	22	16	7
N° 6 . . . . .	20	14	7 ( <b>fig. 154, 6</b> )
N° 7 . . . . .	18	14	6 $\frac{1}{2}$

Coquille néritifforme, à spire réduite à un crochet à peine dévié par rapport au gr. diam., affleurant le plan apertural. Ouverture énorme, ovale, parfois ovoïde, dont le pourtour presque entier est

<sup>1</sup> Voir pour la première partie *Rev. suisse Zool.*, 1950, tome 57, pp. 687-756; pour la deuxième partie, *ibid.*, 1951, tome 58, pp. 693-753; et pour la troisième partie, *ibid.*, 1952, tome 59, pp. 23-97.

formé par le labre extérieur, mince, tranchant. La partie columellaire interne est transformée en un faux septum à bord mince, subrectiligne. L'ornementation est essentiellement formée de lignes d'accroissement concentriques peu accentuées. La couleur est olivâtre très foncée, presque noire grâce à l'épiderme. Par transparence on aperçoit un grand nombre de taches claires, sagittées, de grandeurs variables, disposées en rangées concentriques peu régulières. La surface est mate. L'intérieur de l'ouverture est

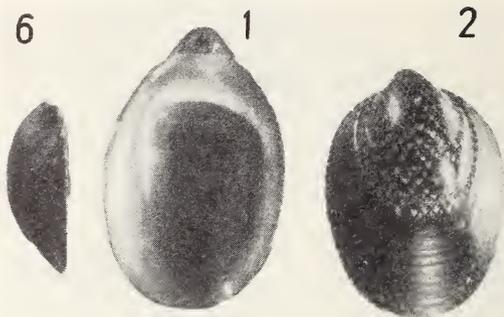


FIG. 154

blanc bleuâtre. Parfois la surface de l'aire columellaire est colorée en jaune orangé. Sous les extrémités columellaires (pseudoseptum), s'avancant de chaque côté, on remarque deux empreintes musculaires allongées spatulées. L'extrémité de la spire est généralement corrodée ou usée par frottement lorsque l'animal se déplace. Nous ne possédons pas d'opercule. LK avait déjà établi pour son espèce une synonymie avec le *Nerita porcellana* de MART. et CHEMN. I, pl. 124, fig. 1082. Notre ex. n° 2 est probablement celui figuré dans l'*Encyclop.*, pl. 456, fig. 1, bien que d'une façon un peu fantaisiste. MARTENS, in MARTINI et CHEMN., p. 11, admet la synonymie de notre esp. avec *Navicella borbonica* (Bory de Saint-Vincent) et THIELE, vol. I, p. 76, énumère l'espèce comme *Septaria (Septaria) borbonica* B. St. Vinc. La répartition s'étend surtout sur l'île Maurice, Bourbon, Rodriguez, Madagascar, les Comores et les Seychelles; les localités Indes, Timor et Moluques, citées par LK. restent douteuses.

**Navicella lineata** Lk., vol. 6, part 2, p. 182, n° 2; rivières de l'Inde; mon cabinet; longueur  $8\frac{1}{2}$  l. (= 19 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex. (fig. 155) avec étiquette de Lk. libellée «*Navicella elongata* (ce dernier mot biffé) *fluviatile de l'Inde*» et, au verso, de la main de R. Lk. «*Navicella lineata*». Diam. max. 18; diam. transv. 8; épaisseur (dans le sens du diam. max.) 4; épaisseur (dans le sens du diam. min.) 5 mm. Coquille très fragile, linguiforme, légèrement déviée vers la droite. Péristome mince, tranchant. Plan apertural nettement convexe; la coquille posée sur un plan ne le touche que par les deux côtés latéraux. L'apex affleure le péristome qui s'infléchit de chaque côté. La longueur de l'aire columellaire est de 4 mm. jusqu'à l'apex; son bord interne est concave presque semi-circulaire, à environ 2 mm. au-dessous du péristome. La coquille, brillante, ne montre que des lignes d'accroissement concentriques; sa couleur est cornée blonde, l'apex est rougeâtre. Du sommet partent en éventail des bandes brunes incarnat, radiales, filiformes au début, s'élargissant vers la périphérie; on peut en compter 18 environ sur le bord externe. La couleur de la cavité est blanc bleuâtre, laissant transparaître les bandes externes. Les deux empreintes musculaires arrivent à 6 mm. du bord frontal.



FIG. 155

Notre ex. est très probablement figuré dans l'*Encyclop.*, pl. 456, fig. 2 *b* et *a* (cette dernière donne une fausse idée de l'ornementation externe) ainsi que dans CHENU, *Man.*, n° 2488 (agrandie). MARTENS, in *Mart. et Chemn.*, p. 39, pl. 8, figs. 7-9, a figuré sous le nom de *Navicella tessellata* L. *var. compressa subvar. lineata* Lk. des coquilles extrêmement voisines de notre ex. par leur forme mais un peu différentes par leur ornementation. Il en est de même de TRYON, vol. 10, pl. 29, fig. 60 (*N. picturata* Garr. ?) et non pas 58. TRYON, *loc. cit.*, p. 82, énumère l'espèce comme *Navicella (Stenopoma) lineata* Lk. Elle habiterait plus spécialement les Philippines et les Iles Viti.

**Navicella tessellata** Lk., vol. 6, part. 2, p. 182, n° 3; rivières de l'Inde; mon cabinet; mss. 1 ex., pour le Type longueur 11 l. envir. (= 24 mm.) (*Navicella tessellaria* in *Encyclop.*, pl. 456, fig. 4 a-b) et 1 ex. pour la *var. b* (*testa angustiore fragilis*). — Coll. Lk. Genève. 1 ex. pr. le Type, avec étiquette R. Lk (**fig. 156, 1**), diam. max. 24; diam. min. 14½; épaisseur 6; distance du centre du bord colum. au bord frontal 20 mm. Coquille formant une

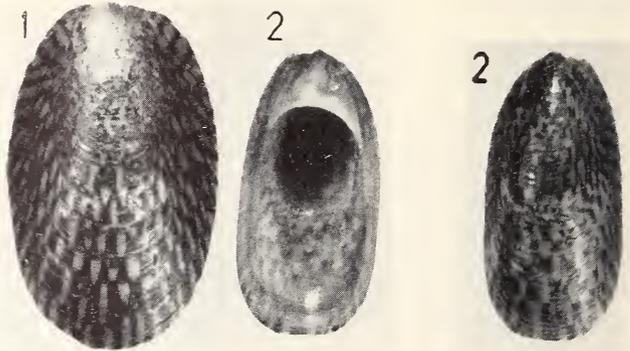


FIG. 156

ellipse très régulière, légèrement tronquée vers l'apex, plan apertural convexe. Péristome un peu évasé, mince, tranchant. Deux sortes d'ornementation: d'abord des stries concentriques assez grossières, invisibles sur l'apex (corrosion). Puis un second mode d'ornementation n'intéressant que la surface du périostracum et consistant en un réseau concentrique et un réseau radial extrêmement fins, visibles seulement à un fort grossissement du binoculaire, il produit à la surface un aspect comparable à ce que l'on aperçoit sur un test-objet de *Pleurosigma*. La couleur générale est olivâtre foncé, la région apicale fauve. La surface est couverte de taches blanches, en fer de lance, tronquées à leurs bases. Ces taches arrangées radialement sont presque toutes de même taille sur une même rangée concentrique. Intérieur blanc bleuâtre et blanc faiblement orangé sur l'aire columellaire. Empreintes musculaires très visibles. L'apex arrive à fleur du péristome. Un second ex., de la *var. b*, existe dans la coll. Lk., (**fig. 156, 2**), diam. max. 19; diam. transv. 4½; épaisseur 5½; distance du bord colum. central au

bord frontal  $15\frac{1}{2}$ . Cette coquille, plus étroite que la précédente, moins évasée, est cependant très voisine. Le mode de coloration diffère en ce que les taches blanches en fer de lance sont moins distinctes et prolongées généralement à leur pointe par un petit chapeau sagitté de couleur brun très foncé. La région apicale est incarnat foncé, débordant un peu sur la columelle. Ces deux coquilles sont probablement figurées dans *Encyclop.* sous le nom de *N. tessellaria*, pl. 456, fig. 4 pour le type et fig. 3 pour la var. Ces figures sont du reste trop conventionnelles pour pouvoir affirmer qu'il s'agit de nos 2 ex. MARTENS, in *Mart. et Chemn.*, p. 37, a admis la nomenclature suivante: *Navicella tessellata* Lk. var. *c* pour notre n° 1 (Type de Lk.) et *Nav. tessellata* Lk. var. *d* pour notre n° 2 (var *b* in Lk.). L'habitat: Indes, donné par Lk. est précisé par MARTENS: Sumatra, Java, Célèbes, Moluques, Nouvelle-Guinée et Iles Viti.

**Neritina zigzag** Lk., vol. 6, part. 2, p. 185, n° 5; Antilles ?; mon cabinet; diam. transv. 11 l. (=  $24\frac{3}{4}$  mm.); mss. 4 ex. — Coll. Lk. Genève, 3 ex. avec étiquette R. Lk. (un ex. manque depuis une date probablement récente car le carton porte encore la trace du 4<sup>me</sup> ex.). N° 1 (**fig. 157, 1**), alt. 25; diam. 23; apert. alt. 23 (de la base à la suture) et 17 pour l'ouverture seulement; apert. diam. 19 du bord ext. au bord gauche du calus et 12 mm. pour l'ouvert. seulement; 3 tours. Coquille subsphérique, la spire n'émerge presque pas; suture superficielle linéaire, crénelée à l'extrémité. Dernier tour déprimé et légèrement concave sous la suture. L'ornementation, sans qu'il soit possible de distinguer ce qui appartient au système spiral et au radial, se révèle comme un fin chagriné superficiel. Quelques lignes d'accroissement plus fortes se montrent aux zones d'arrêt de croissance. La coloration de fond est lie de vin, sur ce fond se dessine une succession de bandes presque noires, très étroites, radiales, faisant de très nombreux zigzags surtout sur le dernier tour; on peut compter en suivant une seule de ces lignes 38 angles alternativement anté et rétrocurrents. Autour du sommet les bandes ne forment pas de zigzags. L'ouverture est blanc bleuâtre, ovale et anguleuse à la commissure. Le péristome est simple (légèrement ébréché), entier, en biseau tranchant sur les deux autres ex. La columelle a le bord interne nettement concave, obtus, légèrement denté en bas; son calus est très large (7 mm.), blanc, porcelané, lisse.

Les autres ex. plus jeunes et mieux conservés mesurent: n° 2, (fig. 157, 2), alt.  $18\frac{1}{2}$ ; diam.  $17\frac{1}{2}$ ; apert. alt. tot. 16; apert. diam. tot. 14 mm.; n° 3 (fig. 157, 3), alt.  $17\frac{1}{2}$ ; diam. 18; apert. alt. tot.  $17\frac{1}{2}$ ; apert. diam. tot. 13 mm. Ces deux ex. comptent environ 3 tours. Le dernier est nettement concave sous la suture. L'ornementation montre un très fin réseau spiral. La coloration de fond

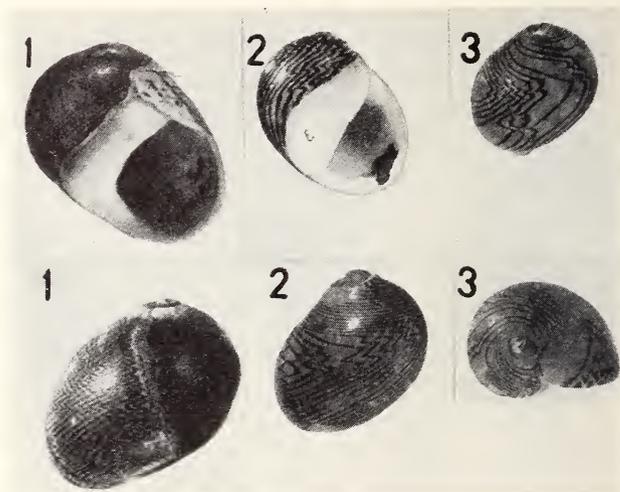


FIG. 157

est violet clair, les lignes foncées sont beaucoup moins nombreuses et surtout forment moins de zigzags, mais des chevrons imbriqués. L'ouverture est semi-ronde, blanche, à péristome tranchant. Le bord columellaire est rectiligne, avec un léger sinus basal et 6 petites dents, à peine perceptibles dans le milieu. Le bord est aigu et la surface de l'aire columellaire est très large, porcelanée, lisse.

Entre l'ex. que LK. considérait comme son type (?) et les deux derniers il existe des différences; la columelle est concave, édentée, dans le n° 1 tandis que les n°s 2 et 3 en ont une rectiligne, tranchante et munie de petites dents. Il y a également des différences de coloration qui me semblent peu importantes. DELESSERT, pl. 32, fig. 1 a-d, a reproduit 3 ex. que nous n'avons pas retrouvés, ce ne sont certainement pas ceux décrits ci-dessus. MARTENS in *Mart. et*

*Chemn.*, p. 103 et 280, a fait remarquer qu'il était douteux que les ex. de *N. zigzag* de Sow. soient de même esp. que ceux de Lk. MARTENS, qui reçut de BROU des renseignements sur les ex. de Lk., a publié, *loc. cit.*, pl. 23, figs. 35-36, des coquilles qui, d'après lui, seraient très voisines de celles de Lk. Je trouve qu'elles ne montrent nullement la faible concavité du dernier tour sous la suture, leur couleur est également très différente. Dans la coll. BROU des ex. déterminés *virginea* L. ressemblent absolument aux plus petits ex. de Lk.; d'autre part des ex. de la coll. Deless. montrent des *zigzag* Lk. semblables à notre n° 1. TRYON a mis l'espèce de Lk. en synonyme avec *N. reclinata* Say, mais les figures qu'il en donne, vol. 10, p. 30, pl. 12, figs. 25-30, ne me semblent correspondre ni par leur forme trop conique, ni par leur columelle trop fortement dentée, ni par leur dessin. MARTENS, *loc. cit.*, pense qu'il faudrait considérer ces espèces (*reclinata* Say et *zigzag* Lk.) comme des synonymes ou des var. de *Nerit. lineolata* Lk. Dépourvu d'un matériel de comparaison certain et surtout accompagné d'habitats exacts, je renonce à trancher la question et me borne à figurer les 3 ex. de Lk. dans deux positions.

***Neritina gagates* Lk.**, vol. 6, part. 2, p. 185, n° 6; habite ?; mon cabinet; diam. transv. 10 l. (= 22½ mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève, 2 ex. avec étiquette de Lk. N° 1 (**fig. 158, 1**), alt. 24; diam. 21; alt. apert. tot. 21; diam. apert. 10; *idem* (avec calus) 17½ mm.; envir. 3 tours; coquille faiblement conique à suture très ascendante, irrégulière, comme tronçonnée en segments plus ou moins larges par le début des lignes d'accroissement. Le dernier tour est nettement contracté sous la suture. La surface est finement chagrinée, les lignes spirales sont très indistinctes, l'épiderme, presque noir, laisse deviner par place la présence en profondeur d'un réseau de fines lignes foncées radiales formant de très nombreux zigzags imbriqués. Ouverture semi-circulaire à bord externe en biseau mince; bord columellaire droit, avec une faible échancrure au milieu, portant environ 14 dents très obsolètes. Surface de l'aire columellaire bombée, blanche, finement chagrinée. Le n° 2 (**fig. 158, 2**), mesure alt. 19; diam. 18; alt. apert. 16½; diam. apert. intérieur 9; apert. diam tot. (avec aire columell.) 14 mm.; 4 tours. La spire est plus conique et la suture, régulière, faiblement canaliculée. Dernier tour contracté, concave sous la

suture. Ornementation semblable à l'ex. précédent. L'épiderme moins foncé et moins chagriné, laisse voir des taches spirales ovales ou sagittées, brun roux foncé; en outre une large bande rousse partant du calus arrive à une certaine distance du labre. L'ouverture et la columelle sont semblables à l'ex. précédent; l'aire columellaire, plane, porte sur son bord externe une forte tache

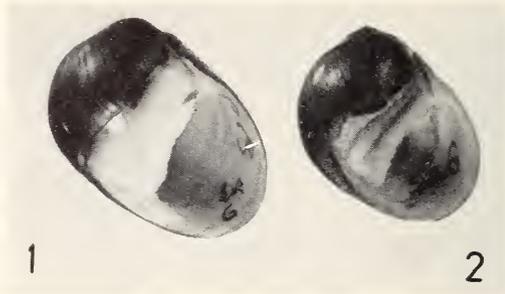


FIG. 158

allongée couleur rouille. Nous ne possédons pas l'opercule de cette espèce.

DELESSERT, pl. 32, fig. 2, a probablement figuré notre ex. n° 2, mais les macules brunes sont en réalité moins visibles. Des opinions très diverses ont été exprimées au sujet de la synonymie de *Ner. gagates* Lk., elles sont discutées par VON MARTENS in *Mart. et Chemn.*, pp. 95 et 279, pour lequel BROT avait comparé les ex. de Lk. avec des coquilles que le précédent lui avait soumises. Les conclusions de MARTENS (p. 279) sont que notre n° 1 est bien le Type de *N. gagates* Lk. par contre le n° 2, avec sa tache columellaire brune, serait plutôt une *Ner. variegata* Less. (*Voyage Coquille*, p. 378) de la var. n° 2. Parmi les nombreuses figures publiées de *N. gagates* et *N. variegata* Less., aucune ne s'accorde aussi bien avec notre n° 1 pour la forme que la fig. de SOWERBY, *Concholog. Illustr.*, fig. 29, la couleur étant probablement exagérée. Pour TRYON, vol. 10, p. 35, notre n° 1 est la *Neritina (Neritina) gagates* Lk. Notre n° 2 est pour WENZ (*Handb. Palaeozool.*, 1938, p. 428) une *Neritina (Vittoidea) variegata* Less. La répartition, non précisée par Lk. serait pour notre n° 1 les Iles de la Réunion et pour le n° 2 plutôt l'Archipel indien et la Polynésie.

*Neritina lugubris* Lk., vol. 6, part. 2, p. 185, n° 7; habite ?; mon cabinet (MACLEAY); diam. transv. 9 l. env. (= 20 mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève, 2 ex. avec une étiquette de R. Lk. puis une autre, très probablement du collecteur « Island of Timeo » (?) au-dessous, de la main de Lk., « MACLEAY »; ce mot de Timeo ou Times (?) dont la signification était restée également

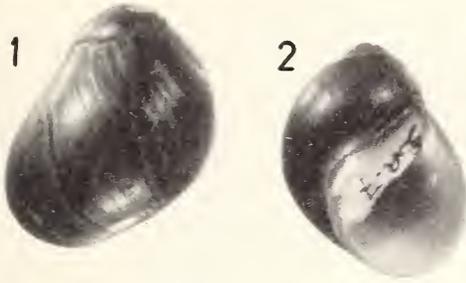


FIG. 159

incertaine à Lk, indique je suppose Timor. N° 1 (**fig. 159, 1**), alt.  $19\frac{1}{2}$ ; diam. 17; apert. alt. tot. 16; apert. diam. tot. 12 mm.; 2 tours existants, les autres sont corrodés; n° 2 (**fig. 159, 2**), alt. 17; diam. 14; apert. alt. tot. 14; apert. diam. tot. 11 mm.;  $2\frac{1}{2}$  tours, apex corrodé. Malgré l'absence de leurs apex ces ex. sont sensiblement moins globuleux et à spire plus conique que ceux des esp. précédentes. L'ornementation consiste en lignes d'accroissement peu marquées, en S très ouvert sauf à la suture; à la loupe on n'aperçoit pas de lignes spirales, par contre à un grossissement de 20 fois apparaît un réseau spiral superficiel, très fin, un peu ondulé et interrompu par le système radial, comptant environ 20 lignes parall. au mm. La coloration de l'épiderme est sensiblement noire, des bandes linéaires brunes, peu sinueuses, descendent obliquement d'arrière en avant chez le n° 2; on en compte 34 sur le dernier tour. Chez le n° 1, plus adulte, l'allure de ces bandes est fortement zigzagante à partir de la moitié du dernier tour; une de ces bandes montre 17 angles anté et rétrocurrents. L'ouverture subsemi-circulaire est largement arrondie par le bas. Le dernier tour est nettement déprimé sous la suture et l'angle commissural aigu. Labre droit,

mince, tranchant, bordé intérieurement d'un liseré bleuâtre. Bord columellaire interne rectiligne dans le tiers supérieur, puis légèrement sinueux, avec une première dent bien marquée, suivie d'une série de petites dents (10 environ) très régulières; le dernier tiers de la columelle est tranchant, lisse un peu concave. Aire columellaire blanche, large, renflée, à surface chagrinée et légèrement incisée par le prolongement des dents. Bord externe du calus marqué, presque semi-circulaire.

DELESSERT, pl. 32, fig. 3 *a-b* a figuré notre n° 1, qu'il est facile de reconnaître à un détail d'ornementation exactement rendu. L'apex manquant a été reconstitué, la couleur des bandes, trop larges, est trop orangée et le bord columellaire inférieur ne débute pas par une courbe aussi large mais presque à angle droit sous le labre. MARTENS, in *Mart. et Chemn.*, p. 280, sur des indications données par BROU, a modifié son opinion exprimée p. 113, il mettait notre esp. en synonymie de *N. communis* Q. et Gaim., alors que BROU considère plutôt *lugubris* comme un synonyme de *N. turrita* Chem. C'est aussi l'opinion de TRYON, vol. 10, p. 37. La répartition admise par TRYON pour l'espèce est: Indes orient., Philippines, Australie, donc l'indication incertaine de MACLEAY in Lk. Timor (?) serait plausible.

*Neritina brevispina* Lk., vol. 6, part. 2, p. 185, n° 9; Timor; mon cabinet; diam. transv. 7 l. (= 16 mm.); mss. 4 ex. — Coll. Lk. Genève, 4 ex. (fig. 160, 1, 2, 3, 4) avec une étiquette de Lk. «*Nérite courte épine* de Timor». Nous possédons 3 ex. adultes épineux ou inermes et un ex. jeune épineux. N° 1, ex. operculé, alt. 15; diam. 16; alt. apert. tot. 14½; diam. apert. tot. (avec le calus) 11½ mm.; 3 tours de spire envir., 10 épines courtes, creuses ou canaliculées sur le bord externe, ce qui montre qu'elles ont fait partie du labre au moment où celui-ci marquait son arrêt de croissance. La spire est très plate ainsi que le montre le peu de différence entre l'alt. tot. et celle de l'ouverture. N° 2, alt. 15; diam. 15; alt. apert. tot. 14; diam. apert. tot. 10 mm.; 3 tours munis, sur la suture ou son prolongement, de 6 épines très courtes. N° 3, alt. 16½ envir.; diam. 16; apert. alt. 15; apert. diam. tot. 12 mm.; 4½ tours moins aplatis, concaves sous la suture. Cet ex. est presque inerme, seul trois vestiges d'épines existent. N° 4, alt. 7½; diam. 8½; apert. alt. 7; apert. diam. 5 mm.; 2½ tours

presque plans, dont le dernier porte 3 épines creuses, ex. jeune, operculé.

Les quatre individus montrent une ouverture semblable, semi-lunaire, largement arrondie (moins chez l'ex. n° 3). Le bord columellaire est semblable, il consiste en bas, en un premier trajet court, lisse, convexe, suivi d'une concavité munie de 6 petites

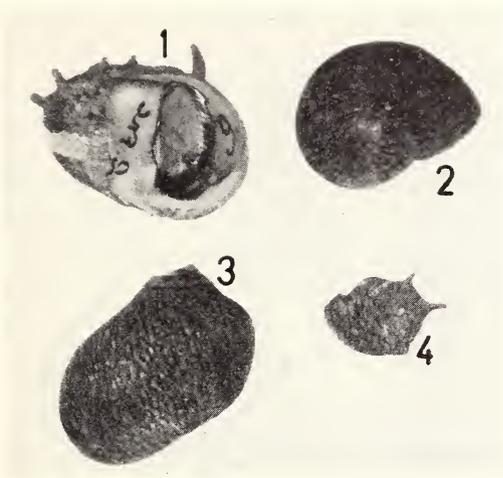


FIG. 160

dents; puis une dent plus grande située au-dessus du milieu et suivie d'une seconde concavité armée aussi de 6 petites dents. L'aire columellaire est blanche, chagrinée, plane chez les nos 1, 2 et 4, le n° 3 étant plutôt renflé. Ainsi que nous l'avons vu les tours sont aplatis et la spire presque nulle chez 1, 2, 4, plus marquée chez 3. Chez tous les individus l'apex est entier, dépourvu de pigment, les tours suivants montrent une suture un peu en bourrelet et une ornementation axiale grossière sous forme de cordons flexueux rétrocurrents au départ et jusque sur l'épaule portant les épines. La couleur de fond est olivâtre, avec de très nombreuses taches claires sagittées, arrangées en spirale indistincte sur les premiers tours et arrondies ou ovales, logées entre les cordons sur le tour ultime. Chez les nos 1 et 2 il existe deux bandes spirales externes, larges, peu visibles.

Craignant d'abîmer la coquille en extrayant l'opercule je n'ai pu voir que l'extérieur, il est réniforme, entaillé légèrement par la dent centrale de la columelle, le nucléus est placé tout en bas à gauche; de ce point part une spire paucispirée avec des lignes d'accroissement régulièrement sinueuses; entre ces lignes on aperçoit de nombreuses et fines punctuations.

L'ex. figuré par DELESSERT, pl. 32, fig. 5, est notre n° 1, la coloration, trop claire, ne donne pas une idée exacte de la teinte grise olivâtre, d'apparence prulineuse. VON MARTENS, pp. 157, 158 et 282 et TRYON, vol. 10, p. 65 donnent une nombreuse synonymie pour l'esp. de LK. TRYON introduit cette Neritine dans le sous-genre *Clithon* avec un nombre surprenant de variations figurées. La répartition comprend la plus grande partie des Iles de l'Archipel indien, la Nouvelle-Calédonie et la Nouvelle-Guinée. MARTENS, *loc. cit.*, p. 282, d'après BROU, pense que *N. dominguensis* Lk. est semblable à l'ex. inerme n° 3. Après comparaison avec *N. dominguensis* Lk. ils ne me semblent pas pouvoir être considérés comme synonymes. Il y a convergence de forme externe mais l'ornementation, la couleur et surtout la suture diffèrent.

**Neritina crepidularia** Lk., vol. 6, part. 2, p. 186, n° 10; habite ?; mon cabinet; diam. transv.  $7\frac{1}{2}$  l. (=  $16\frac{3}{4}$  mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève, 2 ex. sans opercule ((fig. 161, 1, 2), accompagnés d'une étiquette de LK. « *Neritina crepidularia* ». N° 2, alt. (dans l'axe vertic.) 11 mm.; diam. tot. 16; apert. alt. (se confondant avec l'alt. de la coq.); apert. diam. tot. 12; diam. apert. (du bord int. colum. au bord droit) 7 mm.; n° 1, alt. (ds. l'axe)  $11\frac{1}{2}$ ; diam. tot.  $14\frac{1}{2}$ ; alt. apert. (= alt. coq.); diam. apert. (du bord colum. int. au bord droit)  $7\frac{1}{2}$  mm. Chez les 2 ex. le nombre des tours, difficile à compter exactement, est de  $2\frac{1}{2}$  env. Les lignes d'accroissement concentriques sont nombreuses et très visibles, les lignes spirales, encore plus nombreuses et serrées, forment avec les précédentes une surface chagrinée très fine et régulière. La coloration des ex. de LK. est assez semblable. L'apex est jaunâtre, les tours sont violets (teinte épiscopale) avec de nombreuses zones concentriques blanches, multiples surtout dans le n° 2; dans le n° 1 elles se résolvent surtout en taches arrangées concentriquement, allongées ou sagittées. L'ouverture très grande est régulièrement arrondie extérieurement avec un labre à bord mince s'épais-

sissant rapidement en un large biseau jaune brunâtre, porcelané, lisse, se continuant sans transition sur le pourtour de l'aire columellaire. Cette dernière, très large, presque plane, ne laisse subsister de l'ouverture de la coquille proprement dite qu'une cavité semi-lunaire. Bord columellaire interne subrectiligne, muni en son centre de 8 petites dents égales. Le bord externe ne s'applique pas exactement sur la paroi pariétale et ombilicale du n° 2.

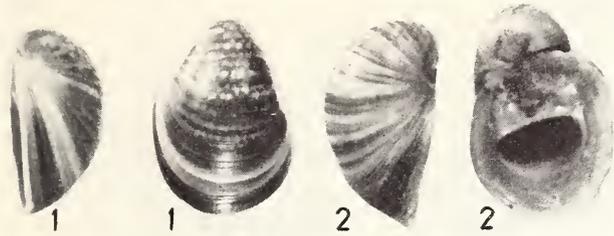


FIG. 161

TRYON, vol. 10, p. 77, admet le nom de Lk. mais il y joint cependant partiellement le nom antérieur de *Ner. violacea* Gmel.; il donne en outre 17 autres noms qu'il considère comme synonymes. La répartition de *Neritina (Dostia) crepidularia* Lk. s'étend sur l'Océan Indien, l'Archipel malais, la Chine, les Philippines et la Nouvelle-Calédonie. Parmi les figures données, pl. 23 par TRYON seul le n° 98, recopié de Sow., ressemble à peu près par le galbe, mais non par la couleur, à nos ex. MARTENS in *Mart. et Chemn.*, pp. 37-45, 276, ne semble pas avoir demandé de renseignements à BROU sur les ex. de Lk. mais il a consulté dans RÉCLUZ, *J. de Conch.*, vol. 1, pp. 59-64 la description faite sur ces ex.

Malheureusement ces descriptions ne correspondent pas d'une façon satisfaisante à nos ex. RÉCLUZ dit qu'une des coq. de Lk. est épidermée, or toutes deux en sont dépourvues, les couleurs ne correspondent pas non plus, on peut donc douter que les ex. de Lk. en notre possession soient les mêmes que ceux examinés par RÉCLUZ. En tout cas, si nous utilisons la clé dichotomique de cet auteur on est inmanquablement conduit à *Ner. violacea* Gmel. plutôt qu'à *Ner. crepidularia* dans le sens de RÉCLUZ. Ce dernier dit posséder dans sa Coll. (qui se trouve à Genève) un ex. absolu-

ment semblable à celui de Lk. Nous y avons en effet retrouvé un échant. extrêmement voisin, déterminé de la main de RÉCLUZ, *Ner. violacea* Gm. = *N. crepidularia* Lk., provenant du Gange. Les autres ex. de cette coll. sont très différents par leur coloration et leur taille, ils correspondent alors beaucoup mieux aux indications de couleurs données par RÉCLUZ.

*Neritina auriculata* Lk., vol. 6, part. 2, p. 186, n° 11; Nouvelle-Hollande, rapportées par PÉRON; mon cabinet; diam. max.  $6\frac{3}{4}$  l.



FIG. 162

(= 15 mm. envir.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève, 3 ex. (fig. 162, 1-3), avec une étiquette annexe, d'écriture inconnue: « *lamarckii* Desh. » Le n° 1 est probablement l'ex. figuré dans l'*Encyclopédie*, pl. 455, fig. 6 *a-b*; alt. (de l'apex à la base de l'ouverture) 10; diam. tot. 14; apert. alt.  $11\frac{1}{2}$ ; diam. apert. tot. 13; diam. apert., sans calus, 7 mm. N° 2, alt. de l'apex à la base de l'apert.  $9\frac{1}{2}$ ; diam. tot. 14; alt. apert. tot.  $10\frac{1}{2}$ ; apert. diam. max. 14; diam. apert. seulement 7 mm. N° 3 (dimensions données dans le même ordre que précédemment) 8;  $11\frac{1}{2}$ ; 9;  $9\frac{1}{2}$ ; 5 mm. Chez les 3 ex. le nombre des tours est de  $2\frac{1}{2}$ . La spire est complètement plate, l'apex n'est visible que comme un point brillant. La partie supérieure terminale du dernier tour remonte de façon à former un lobe triangulaire, pointu, dépassant sensiblement le niveau de l'apex. A la base de l'ouverture se reproduit le même lobe moins pointu (légèrement ébréché dans la fig. 162, 1). L'ouverture prend la forme d'un étrier un peu asymétrique. Le labre est mince, en biseau peu prononcé. L'aire columellaire,

très large, est un peu renflée, jaunâtre en son milieu, sa limite externe est presque rectiligne et le bord interne est ensellé en son centre, portant environ 13 petites dents régulières. La surface du calus est nettement chagrinée, avec orientation verticale des éléments, en outre quelques sillons contournés partent des dents. L'ornementation se compose de lignes d'accroissement qui se croisent avec des lignes spirales, ce qui rend la surface très finement grillagée. La couleur est olivâtre brune foncée mais presque uniforme, on ne remarque aucune tache ou maculation.

Les trois ex. de Lk. sont munis de leur opercule; l'un d'eux (fig. 162, 4) a été extrait et photographié. La portion qui s'applique sur la columelle est nettement trilobée, le centre de la spire operculaire est, comme toujours, située en bas à gauche, les rayons qui en partent sont surtout visibles vers le bord externe, ils sont presque parallèles au bord columellaire. Vu de profil ce bord se montre épaissi, taillé en un biseau qui s'enfonce sous la columelle de la coquille. Vu par-dessous le nucléus est revêtu d'une apophyse composée d'une portion digitiforme double, comme deux doigts accolés, dirigée vers le bas. Une seconde apophyse de fermeture, en forme de rampe spirale montante effectue un demi-tour environ. Son bord supérieur est gris, strié transversalement. Le reste de la surface interne montre des lignes d'accroissement disposées presque de la même façon qu'à l'extérieur.



FIG. 162.

TRYON, vol. 10, p. 73, nomme notre espèce *Neritina* (*Neritopteron*) *auriculata* Lk. Il en est de même pour THIELE et WENZ qui citent une espèce très voisine *N. thaitensis* Less., probablement synonyme de *N. lamarckii* Desh. et de *N. auriculata* Sow.

Notre espèce habite Ceylan, Célèbes, les Moluques, les Philippines, etc. (Voir MARTENS in *Mart. et Chemn.*, pp. 31 et 276.)

*Neritina dominguensis* Lk., vol. 6, part. 2, p. 186, n° 12; rivières de Saint-Domingue; mon cabinet; diam. transv.  $7\frac{1}{2}$  l. (=  $16\frac{3}{4}$  mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève, 2 ex. avec étiquette de Lk. « Neritine fluviatile de Saint-Domingue ». N° 1 (fig. 163, 1), alt. 16; diam. 15; apert. alt. tot. 16; apert. diam. tot.  $11\frac{1}{2}$ ; diam. apert.

seulement  $7\frac{1}{2}$  mm. Telle qu'elle était dans la Coll. Lk. c'était une coquille complètement encroûtée d'un revêtement calcaire gris, épais et compact. Au moyen d'une pointe j'ai dégagé la coquille qui est apparue presque identique à l'ex. n° 2 (**fig. 163, 2**) celui-ci mesure: alt. 16; diam. 14; apert. alt. tot. 14; apert. diam. tot. 11; diam. apert. proprement dite  $7\frac{1}{2}$  mm. Coquille globuleuse à spire de 4 tours. Apex très petit, incolore, le premier tour est hyalin, lisse et brillant puis commencent immédiatement après les costules



FIG. 163

d'accroissement, arquées d'avant en arrière. L'épiderme est vert olivâtre, avec de très nombreuses petites taches pointues plus claires, presque vert d'eau, arrangées à la fois dans le sens radial et spiral. L'ex. n° 1 porte une fascie spirale étroite, infra-carénale, presque blanche, puis, plus bas, une seconde fascie de même couleur, beaucoup plus large, périombilicale. Cette dernière seule se retrouve sur le n° 2.

Après les tours embryonnaires la suture qui était simple, linéaire, devient largement canaliculée, mais ce canal est rempli chez les 2 ex. par une incrustation difficile à enlever. Il ne m'est pas possible de dire si cette suture est normale ou si l'individu encroûté, déjà à partir du 2<sup>e</sup> tour, s'est agrandi par-dessus le revêtement, ce qui produirait une suture canaliculée. Cette alternative me semble possible car, en décortiquant de sa gangue le n° 1, j'ai remarqué qu'une partie du calus pariétal était construit non pas directement sur la paroi de l'avant-dernier tour mais sur l'incrustation qui le recouvrait, ce qui se voit nettement

sur l'ex. Les tours sont faiblement contractés, concaves sous la suture du dernier tour. L'ouverture est semi-lunaire, avec un péristome mince, en biseau allongé, blanc verdâtre. Bord columellaire interne d'abord subrectiligne à la base puis muni d'une large dent, suivie d'un sinus portant 4-5 petites dents. Au dessus une forte dent centrale et, près de la commissure, une petite sinuosité garnie de 3 petites dents. Celles-ci se prolongent légèrement à leur base sous forme de sillons sur l'aire columellaire. Cette aire est plane, brillante, porcelanée, nettement chagrinée, blanche vers le bord interne et jaunâtre à gauche. Nous ne possédons pas d'opercules. MARTENS in *Mart. et Chemn.*, p. 282, s'étonne des renseignements que lui donne BROU sur les ex. de Genève. Ce dernier pense qu'il y a identité entre les ex. lamarckiens de *Nerit. brevispina* et les *Nerit. dominguensis* Lk., ceci indiquerait que les localités d'une des deux espèces sont inexactes. En réalité il y a une grande ressemblance entre l'ex. inerte de *brevispina* et les *dominguensis*, mais je pense qu'il ne s'agit que d'une ressemblance seulement. La couleur ainsi que le genre d'arrangement des macules (surtout des lignes d'accroissement) et la suture sont différentes. Je ne crois donc pas à la synonymie des deux espèces. *Ner. dominguensis* n'est pas mentionné dans TRYON ni dans REEVE; RÉCLUZ, *J. Conch.* I, p. 147, l'énumère sans commentaires, en renvoyant avec un ? à la figure de Sow. *Conch. Illustr.*, fig. 42; elle montre une coquille qui me paraît différente, au lieu d'olivâtre elle est brune, et son bord columellaire diffère également.

***Neritina fasciata*** Lk., vol. 6, part. 2, p. 186, n° 13; habite ?; mon cabinet; diam. transv. 9 l. env. (= 20 mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève, n° 1; c'est certainement l'ex. figuré dans *Encyclop.*, pl. 455, fig. 5 a-b; (**fig. 164, 1**) alt. 16, diam. tot. 19; apert. alt. 15; apert. diam. tot. 13; diam. apert. proprement dite 9 mm.; 3 tours; n° 2 (**fig. 164, 2**), alt. 16; diam. tot. 18; apert. alt. 16; diam. apert. tot. 13; diam. apert. proprement dite 8½ mm.; 3 tours env. Abstraction faite de la disposition des fascies spirales les deux ex. sont presque identiques. Tous deux ont été dépouillés de leur épiderme par un polissage qui ne laisse presque rien subsister de la couleur naturelle sauf quelques parcelles près des sutures où elles montrent un épiderme brun assez foncé, alors que nos coquilles sont blanches et ressemblent, au premier coup d'œil, à des *Hel. picta* ou même à nos *Hel.*

*nemoralis*. La spire est très déprimée, mais l'apex, très petit, est pointu, incolore et lisse, faiblement corrodé chez le n° 2. La suture est simple, tombante de 3 mm. envir. à son extrémité; le dessus du dernier tour est faiblement concave sous la suture. Le n° 1 porte une fascie noire, étroite, accolée à la suture, plus bas l'ébauche d'une autre fascie (indiquée dans l'*Encyclop.*), ensuite,

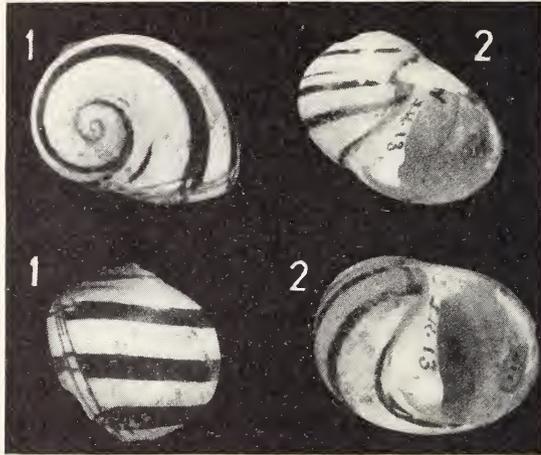


FIG. 164

3 larges fascies d'un noir si net qu'on pourrait les croire appliquées artificiellement; une 6<sup>e</sup> bande ébauchée sur le péristome n'a que 3 mm. de long; enfin, une 7<sup>e</sup> bande large, périombilicale circonscrit exactement le calus columellaire. L'ornementation se compose de lignes d'accroissement peu accentuées et de lignes spirales obsolètes très serrées, visibles avec une forte loupe seulement. L'ouverture est semi-circulaire. Le péristome est mince, blanc, en biseau très allongé à l'intérieur de l'ouverture; à 6 mm. du bord se forme un bourrelet très net, terminé vers la commissure par un épaissement dentiforme; en bas se trouve une dent beaucoup plus marquée, triangulaire, aiguë, qui sert sûrement de point d'attache aux muscles de l'opercule (que nous ne possédons pas). L'aire columellaire est plane, lisse, brillante, blanche et légèrement jaunâtre vers le bord externe qui n'a pas de limite tranchée. Le bord columellaire interne est droit ou faiblement concave, il

est tranchant et inerme. Le n° 2 (**fig. 164, 2**) est semblable, il porte également 7 fascies développées ou simplement ébauchées. L'intérieur de la cavité est nettement blanc et non bleu comme le figure les auteurs. Parmi ces figures il n'y en a aucune qui corresponde vraiment à nos ex.

Les auteurs, entre autres MARTENS in *Mart. et Chemn.*, p. 137; TRYON, vol. 10, p. 44, mettent en synonymie l'espèce de Lk. avec *Neritina (Neritodryas) dubia* Chemn. tandis que RÉCLUZ, *J. de Conch.*, vol. 1, p. 153, met en synonymie *N. fasciata* Lk. avec *cornea* L. Si l'on en croit les figures publiées, l'espèce est extrêmement variable et polymorphe; dans tous les cas, que l'on adopte une des synonymies plutôt qu'une autre, les répartitions sont sensiblement les mêmes, ce sont les Indes orientales, les Philippines, la Nouvelle-Calédonie, les Iles Viti, etc.

**Neritina lineolata** Lk., vol. 6, 2<sup>e</sup> part., p. 186, n° 14; habite ?; mon cabinet; diam. transv. 7 l. envir. (= 16 mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève, 2 ex. N° 1 (**fig. 165, 1**), alt. 24; diam. 21; alt. apert. 19; diam. apert. tot. 17; apert. diam. seulement 10 mm.; 5½ tours; n° 2 (**fig. 165, 2**), alt. 18; diam. 18; apert. alt. 16; apert. diam. tot. 14; diam. apert. seulement 8 mm.; 4 tours. Par ses dimensions, la première des coquilles ne correspond pas avec les données de Lk.; la seconde par contre s'en rapproche à 2 mm. près envir.; différence faible étant donné la difficulté de prendre exactement les mesures sur une coquille globuleuse. Pour son espèce Lk. renvoie à CHEMN., pl. 124, fig. 1081 et à l'*Encyclop.*, pl. 455, fig. 4; toutes deux montrent des lignes brunes, presque parallèles au labre, mais peu nombreuses et larges. La diagnose de Lk. dit ces lignes « *tenuissimis* », elles le sont en effet. Sur les deux ex. de Lk. on peut en compter de 4 à 10 par mm. vers la suture. D'après DESH. *An. s. Vert.*, édit. 2, vol. 8, p. 574, ce caractère ne serait d'aucune importance, ce dont je ne suis pas persuadé. Chez notre n° 1 la spire est très déprimée, son galbe est arrondi en dôme, la suture dessine une spirale assez irrégulière, superficielle, crénelée dans son quart final. Sous la suture le tour ultime est nettement déprimé et concave, mais de façon beaucoup moins marquée dans le n° 2 qui est subglobuleux. Ouverture semi-circulaire, plus arrondie à la base. Labre blanc, mince, formant un biseau interne allongé qui se continue presque sans transition par le bord externe de

l'aire columellaire. Celle-ci est très large, bordée extérieurement de jaune dans le n° 1 où sa surface est porcelanée, renflée, un peu chagrinée. Le bord columellaire interne, un peu sinueux à la base, est rectiligne et presque inerme dans le n° 1. Il porte, chez le n° 2, une vingtaine de petites dents. La commissure montre un renflement obsolète dentiforme. La surface externe du n° 2 ne

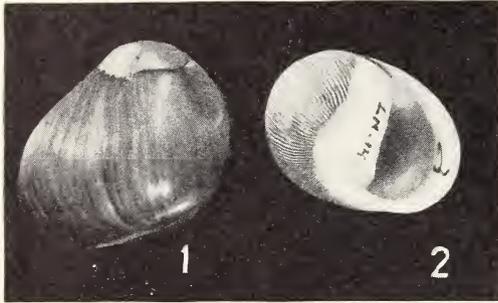


FIG. 165

la portion terminale du n° 1 montre de fortes stries d'accroissement qui correspondent aux crénelures de la suture, probablement caractère gérontique. L'apex est jaune et ne forme aucune saillie dans le n° 2 et une très légère chez l'autre. La couleur de fond est gris clair, légè-

rement violacé. L'intérieur de l'ouverture est blanc. Les auteurs, entre autres MARTENS, in *Mart. et Chemn.*, pp. 119 et 280, puis TRYON, vol. 10, p. 39, estiment que *Neritina lineolata* Lk. est un synonyme ou une forme à courte spire de *Nerit. reclinata* Say 1822, nom donné un peu après celui de Lk. et qui devrait céder la priorité, mais que l'auteur américain préfère considérer comme *nomin. conservanda*. TRYON cite également *N. zigzag* Lk. non auct., c'est aussi l'avis de RÉCLUZ, *J. de Conch.*, vol. 1, p. 152. Ce dernier cite *N. reclinata* comme esp. spéciale. En examinant la coll. Récluz je remarque deux ex. déterminés de sa main, *N. lineolata* Lk. = *zigzag* Sow., *Conch. Ill.*, n° 41, provenant de l'île Maurice et de Timor. Un des ex. est presque identique de galbe et de couleur à celui de Lk. n° 1. Les dents columell. sont cependant moins obsolètes et les lignes brunes sont encore plus denses; dans l'autre ex. ces lignes sont si serrées qu'elles confluent et qu'il n'est plus possible d'apercevoir la teinte de fond.

D'autres ex. plus nombreux, déterminés *N. reclinata*, de couleur vert olivâtre, plus petits et provenant du Mexique, de Cayenne et de localités caraïbes non précises, montrent des lignes très serrées également et, dans la plupart des cas, une spire sensiblement plus

marquée. Tous nos ex. sont dépouvus d'opercules et de restes permettant d'en extraire la radule. Je me contente d'exposer les caractères des ex. de la Coll. Lk. sans en tirer de conclusions qui ne feraient probablement qu'ajouter à l'incertitude de la synonymie.

**Neritina semi-conica** Lk., vol. 6, 2<sup>e</sup> part., p. 187, n<sup>o</sup> 15; rivières d'Amérique; mon cabinet; diam. longit. 10 l. (= 22½ mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève. Ne se trouve pas dans la coll. Lk.; par contre la coll. Delessert renferme 9 ex. parmi lesquels se trouve peut-être l'ex. type qu'il est impossible de désigner. Ils proviendraient en grande partie de Madagascar (?), les longueurs sont respectivement: 4 ex. de 25 mm.; 1 de 29; 1 de 26; 1 de 24½; 1 de 21 et 1 de 18 mm.; ils sont tous très semblables entre eux et voisins de la figure 23 de Sow., *Conch. Ill.*, et 30 de REEVE. L'ex. n<sup>o</sup> 1 de notre collection (**fig. 166, 1**) est celui figuré par CHENU, *Man.* n<sup>o</sup> 2447. Le galbe est nettement piriforme, grâce à la spire conique dont les tours sont peu séparés. La suture est irrégulière, parfois les tours apicaux sont partiellement recouverts par les suivants. Voici les dimensions de notre figure n<sup>o</sup> 1: alt. 24¼; diam. 20; alt. apert. 19; diam. apert. tot. 15; diam. apert. proprement dite 10; alt. spire 5 mm.; 4 tours dont les premiers, très petits, sont partiellement masqués et en contrebas. La suture un peu sinueuse, très oblique, semble remonter sur le tour précédent. Le dernier tour est faiblement concave sous la suture. Toute la coquille est couverte d'un épiderme brun doré un peu olivâtre. Autour de l'apex, sur le sommet de l'avant-dernier tour se forme une tache étoilée noire. Le dernier tour porte trois séries de taches spirales: une sur le tiers supérieur, composée de mouchetures régulières; une seconde, plus large, sur la périphérie et, autour de l'ombilic, une série de taches plus allongées. L'ornementation se compose de lignes d'accroissement peu marquées sauf vers la suture. Si l'on examine la surface à un grossissement de vingt fois envir. on voit alors apparaître un réseau épidermique formé de points en relief, très petits, au croisement des systèmes radial et spiral. On peut compter environ 20 de ces points par mm. dans chaque sens. Chez le n<sup>o</sup> 2 la disposition des taches périphériques est différente, au lieu d'être subarrondies, elles se composent de courts chevrons emboîtés les uns dans les autres, disposition qui se rapproche des formes voisines ou synonymes portant des bandes

radiales complètes plus ou moins sinueuses ou en zigzag. L'ouverture est blanche, largement arrondie à la base. Péristome blanc, mince, porcelané; aire columellaire large, renflée, lisse, un peu jaunâtre; bord externe à relief peu marqué. Bord interne droit, sauf le tiers central faiblement ensellé; sur toute la hauteur on compte à peu près 25 petites dents, qui manquent totalement sur

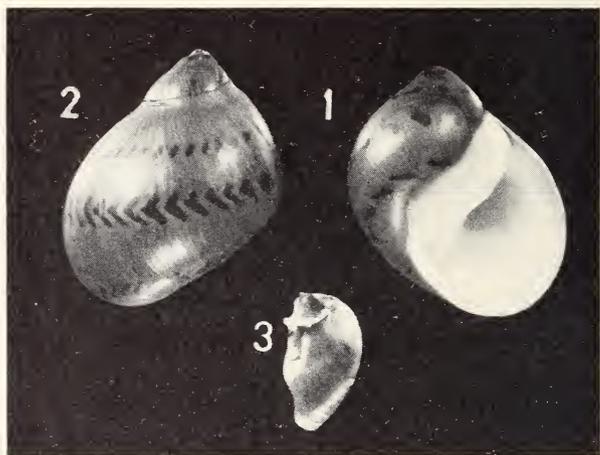


FIG. 166

deux de nos ex. parfaitement typiques par leurs autres caractères. La base des 10 premières dents est généralement bordée par un bourrelet. La synonymie de l'espèce a donné lieu à des avis différents. La localité indiquée par Lk. est sûrement inexacte. Il semble hors de doute que la provenance est indo-malaise. MARTENS, in *Mart. et Chemn.*, pp. 105 et 280 joint comme synonymes les esp. suivantes: *N. turrita* Chemn., *N. strigilata* Lk., *N. semi-conica* Lk., *N. cumingiana* Récl. Il les classe d'après leur spire et surtout leur mode de coloration, en trois groupes distincts: A, le groupe *strigilata* avec des bandes radiales continues, larges; B, le groupe *semi-conica* à bandes interrompues en 3 groupes spiraux; C, le groupe *cumingiana* avec des bandes radiales nombreuses serrées et une spire plus élevée, pointue.

L'opercule de notre n° 1, photographié sur la face interne (fig. 166, 3) montre une apophyse axiale simple, courte et large, dressée à environ 45° sur la surface et une apophyse spirale bien

développée qui effectue environ un demi-tour. Sa couleur est rouge foncé en dessous.

TRYON, vol. 10, p. 38, admet *N. semi-conica* Lk. en tant qu'espèce, ce qui me semble assez raisonnable vu le genre de coloration très spécial. Madagascar, comme localité, est mis en doute par MARTENS. D'après les deux auteurs ci-dessus notre espèce sens. stric. proviendrait des Indes et peut-être des Moluques.

*Neritina strigilata* Lk., vol. 6, 2<sup>e</sup> part., p. 187, n<sup>o</sup> 16; rivières des Antilles; mon cabinet; grand diam. 8 l. (= 18 mm.); mss. 5 ex. — Coll. Lk. Genève, 2 ex.

avec une étiquette de R. Lk. puis une autre de RÉCLUZ «*Neritina nobilis*», ces deux ex. ne correspondent pas aux dimensions de Lk. ce sont donc des types douteux, mais, comme ils ont été revus par RÉCLUZ j'ai jugé utile de les figurer, d'autant que le plus petit est probablement

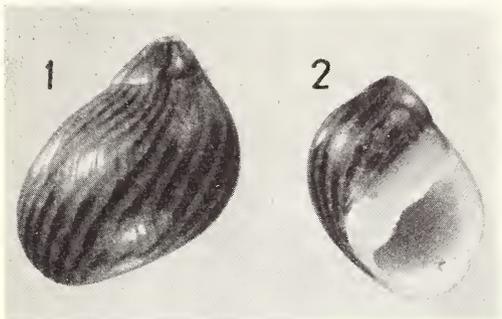


FIG. 167

celui figuré par CHENU, *Man.*, n<sup>o</sup> 2452, sous le nom de *nobilis*. Le plus grand (**fig. 167, 1**) mesure: alt. 31; diam. 25; alt. apert. 23; diam. apert. proprement dite 12 mm.; 3 tours environ; le plus petit (**fig. 167, 2**) a: alt. 26½; diam. 20½; apert. alt. 21; diam. apert. proprement dite 10 mm.; 3 tours plus un apex corrodé. Les fascies noires descendant obliquement de droite à gauche sont dépourvues de zigzags, les intervalles de même largeur que les fascies sont de couleur vert olivâtre. Selon que les spires sont plus élevées et les fascies plus serrées, les auteurs ont appliqué des noms différents. Le fin réseau épidermique a exactement la même apparence que chez *N. semi-conica* Lk. Ainsi que nous l'avons vu pour cette dernière espèce, les données de répartition sont peu concordantes, celle de Lk. est très probablement inexacte; il s'agit aussi d'une espèce indo-malaise.

*Neritina meleagris* Lk., vol. 6, part. 2, p. 187, n<sup>o</sup> 17; Saint-Domingue; mon cabinet; diam. transv. 7 l. envir. (= 15¾ mm.);

mss. 13 ex. — Coll. Lk. Genève, 5 ex. avec une étiquette Lk. « *Nerite pintade*, *Neritina meleagris* ». Ces ex. varient entre 10 et 16 mm. pour le diam. et la hauteur (**fig. 168**). Ils montrent, avec des dispositions variables la présence d'élégantes taches spirales en



FIG. 168

forme d'écailles. MARTENS, p. 123 et TRYON, vol. 10, p. 40, considèrent l'espèce de Lk. comme un simple synonyme de *N. virginea* L., forme très variable et commune, vivant aux Antilles et au Brésil.

***Neritina boetica*** Lk., vol. 6, part. 2, p. 188, n° 21; eaux douces d'Andalousie (DAUDEBARD): mon cabinet; diam. transv. 2. 1 (= 4½ mm.); mss. 3 ex. — Coll. Lk. Genève, 2 ex. retrouvés dans la coll. Deless. où ils avaient été introduits par erreur; ils sont accompagnés d'une étiquette de Lk. « *Nerite d'Andalousie d'Audebard* » puis, au verso, *Neritina boetica* de la main de R. Lk. Ces deux ex. qui ont servi à la figuration de DELESS., pl. 32, fig. 8 *a-c*, ne correspondent pas aux figures données par MARTENS, in *Mart. et Chemn.*, pl. 23, figs. 1 et 2, copiées par TRYON, vol. 10, pl. 16, fig. 47; ces figures sont faites d'après des ex. rapportés par ROSSMÄSSLER d'Espagne; elles montrent une coquille striée spiralement, ce qui n'est pas le cas des ex. de Lk. MARTENS avait demandé des renseignements à BROU mais les coquilles décrites ci-dessous n'avaient pas été retrouvées à Genève (MART., *loc. cit.*, p. 234). La présence de l'opercule avait également échappé à DELESS.; tandis que RÉCLUZ qui avait eu l'occasion de voir les Types de Lk. à Paris en parle (*J. de Conch.*, vol. 3, 1852, p. 297). Ces ex. de Lk. mesurent (**fig. 169, 1, 2**): N° 1, alt. 4 mm.; diam. 5;

apert. alt. 4; diam. apert. proprement dite  $2\frac{1}{2}$  mm.; n° 2, alt.  $3\frac{1}{2}$ ; diam. 5; apert. alt.  $3\frac{1}{2}$ ; apert. diam.  $3\frac{1}{2}$ ; diam. apert. proprement dite  $2\frac{1}{2}$  mm. Les deux ex. ont l'apex fortement corrodé, le nombre des tours est de 3 environ. L'ornementation, vue à un grossissement de vingt fois, ne montre que des lignes d'accroissement serrées mais pas de lignes spirales. La coquille est noire sur toute la surface, cependant le n° 1 montre en arrière du péristome,

non loin de la commissure, l'ébauche d'une fascie spirale blanche, très courte et un peu plus bas une seconde ébauche plus large et longue. L'ouverture est très grande, semi-circulaire, elle n'est dépassée par la spire que d'un demi-mm. dans son état actuel. Labre mince, tranchant. Aire columellaire très large, gris bleu, bord columellaire interne presque rectiligne, dépourvu de dentition malgré l'apparence de

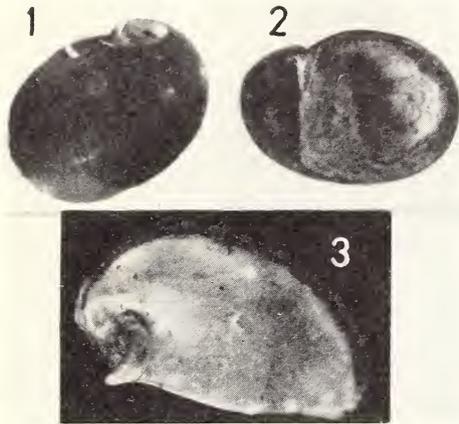


FIG. 169

notre photographie. L'opercule (**fig. 169, 3**) est de couleur fauve clair en dessus, le nucleus est près de la marge intérieure en bas, le bord intérieur est faiblement sinueux et l'externe bordé d'une marge membraneuse très mince. Sur la face interne il n'y a pas d'apophyse axiale, par contre l'apophyse semi-spirale, en forme de rampe pointue à son extrémité, fait environ un  $\frac{1}{2}$  tour. Cet opercule est très voisin de celui dessiné par MARTENS, *loc. cit.*, pl. A, fig. 18, pour *N. fluviatilis* L. ainsi que de la description et de la figuration données par CHEMIN, *Moll. d'eau douce*, Paris, 1926, p. 79.

La radule que nous avons retrouvée en bon état, collée sous l'opercule, traitée à la potasse, porte environ 40-45 rangées de dents. L'examen de celles-ci dans chaque rangée confirme d'une façon très nette ce que l'opercule montrait déjà, c'est qu'il s'agit d'un *Theodoxus* selon les indications de MARTENS, MOQUIN TANDON et d'autres auteurs. La radule de *N. boetica* correspond presque exactement à la figure de *N. (Theodoxus) fluviatilis* L. donnée par

LOVEN in VON MARTENS, *loc. cit.*, pl. A, fig. 1. Le nombre des dents marginales est considérable. Il nous semble toutefois que dans notre préparation la dent rachiale est plus large, sa base non incurvée et la cuspidé cannelée longitudinalement. Cette différence me semble peu importante car

chacun sait que l'angle sous lequel on examine les dents radulaires peut faire apparaître des différences très sensibles.

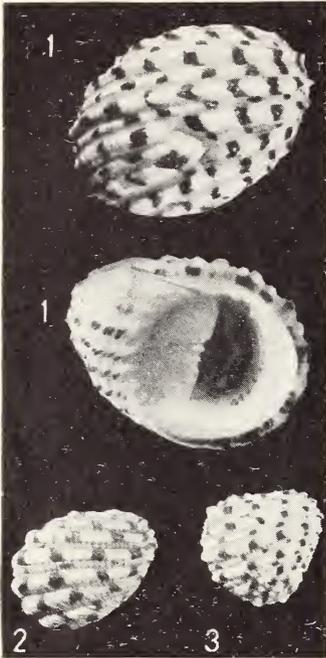


FIG. 170

**Nerita exuvia** Lk. (non L.), vol. 6, part. 2, p. 190, n° 1; Océan des grandes Indes; mon cabinet; diam. transv. 171. (= 38 $\frac{1}{4}$  mm.); mss. 3 ex. — Coll. Lk. Genève, 3 ex., avec une étiquette de R. Lk. et une inscr. de BROT, *N. exuvia* Lk. non L. = *N. plexa* Chemn. Ces 3 ex. étaient collés sur deux cartons avec la même mention. Le n° 1 (fig. 170, 1) mesure: alt. 33; diam. 38; alt. apert. tot. 31; alt. bord colum. interne 21; diam. apert. avec l'aire columell. 30; diam. apert. propr. dite 17 mm.; envir. 3 tours. Bien que les dimensions de cet. ex. soient un peu supérieures, il est probable que la fig. 1, pl. 454 de l'*Encyclopédie* à laquelle

renvoie Lk. en soit la copie. En tout cas le caractère distinctif énoncé par Lk. est ici très frappant, les cordons spiraux sont aigus, on peut en compter 14 sur le milieu du dernier tour et 20 envir. sur le bord péristomien, par intercalation de cordons généralement moins proéminents. Ces cordons sont munis de pointes mousses sur leur arête, au croisement des lignes d'accroissement; la coquille est d'un blanc laiteux, ornée de bandes noires radiales, fortes sur l'arête de chaque cordon et faibles ou même interrompues dans les intervalles spiraux. Ouverture semi-circulaire. Labre sinueux, maculé de taches noires sur le bord externe et formant un biseau épais, garni sur le bord interne de 18 dents régulières se prolongeant sur 3 mm. environ. La première, située vers la commissure est la plus grosse séparée

par un intervalle plus grand et ne se prolongeant pas; les 3 dernières (à la base) bien que plus faibles montrent les mêmes particularités. A l'intérieur, dans le fond, se voient par transparence les bandes noires sinueuses externes mais non interrompues. Bord columellaire interne formé d'un trajet rectiligne inerme puis d'une sinuosité portant deux dents, plus bas se répète le trajet rectiligne inerme. Aire columellaire très grande, limitée extérieurement par un talus. Surface grossièrement verruqueuse blanche et jaune vers l'extérieur. En dehors de l'aire proprement dite courent une dizaine de cordons sinueux. Les deux autres ex. (**fig. 170, 2 et 3**) diffèrent du premier par la taille moindre; alt. resp. 20 et 23 mm. et 26 et 23 mm. pour le diam. Ces deux ex. ne montrent plus de cordons spiraux anguleux mais arrondis, profondément sillonnés par les lignes d'accroissement. Les autres caractères sont à peu près semblables à ceux du n° 1.

Nos ex. ne sont malheureusement pas accompagnés de leurs opercules, mais dans la coll. RÉCLUZ existe un éch. de 50 mm. de diam. muni d'un opercule absolument semblable à la fig. 6, pl. A, de MARTENS in *Martini et Chemn.* pour *Nerita plexa* Chemn. Il est à peu près certain que le n° 1 de Lk. décrit plus haut est un synonyme de *N. plexa* Ch. mais non pas de *exuvia* de L. (non Lk.) qui serait semblable au *N. malaccensis* de Lk. Les deux ex. plus petits de la coll. Lk. sont plutôt des *N. textilis* Gmel., grâce à leurs cordons arrondis, sillonnés, très voisins de l'ex. déterminé sous ce nom dans la coll. Lk.

L'habitat comprend en général l'océan Indien et peut-être les Philippines.

**Nerita undata** L. ap. Lk., *An. s. Vert.*, vol. 6, part. 2, p. 190, n° 3; Antilles; mon cabinet; diam. transv. 16 l. (= 36 mm.); mss. 4 ex. — Coll. Lk. Genève, 4 ex. (**fig. 171**) avec une étiquette de R. Lk. LAMARCK considère son espèce comme synonyme de celle de LINNÉ; cette opinion est partagée par VON MARTENS in *Mart. et Chemn.*, p. 34, par TRYON, vol. 10, p. 28, et par RÉCLUZ, *J. de Conch.* I, p. 283, mais combattue par DESH, *An. s. Vert.*, édit. 2, vol. 8, pp. 601 et 616. C'est la raison pour laquelle je donne quelques détails sur les ex. de Lk.; il n'est pas aisé de se faire une idée nette lorsqu'on ne possède pas les figures des Types certains ou présumés. Les 4 ex. de Genève se composent de 3 adultes

dont 2 avec des caractères gérontiques et un plus jeune. En voici les dimensions :

	Alt.	Diam. tot.	Apert. alt.	Apert. diam.	Tours
N <sup>o</sup> 1 (fig. 171)	37	33½	29	15	3½-4
N <sup>o</sup> 2 . . . . .	38	34	30	16	4 env.
N <sup>o</sup> 3 . . . . .	38	34	31	16	4 »
N <sup>o</sup> 4 . . . . .	29	26	26½	12	4 »

LAMARCK renvoie à la pl. 454, fig. 6, de l'*Encyclop.* Si un de nos ex. a servi de modèle pour cette mauvaise figure, ce ne peut être que notre n<sup>o</sup> 2 qui possède les 3 premiers tours complètement décolorés; quant aux détails du dessin, ils me semblent fantaisistes ou très mal rendus.

L'apparence générale est très exactement rendue par *Mart. et Chemn.*, 1<sup>re</sup> édit., pl. 190, figs. 1950-1951. C'est une coquille à spire bien développée, conique, à suture simple, régulière sur les 3 premiers tours mais tombante et crénelée à la partie terminale des n<sup>os</sup> 1, 2, 3. Les derniers tours sont nettement concaves sous la suture. L'ouverture est semi-lunaire, le labre, à bord anguleux, forme un biseau très large et épais, portant sur son bord interne une succession de 18 dents allongées, très régulièrement échelonnées. En outre les deux premières dents supérieures, séparées et non allongées, sont beaucoup plus massives. Bord columellaire rectiligne dans son quart inférieur, muni en dessus de 3 dents très fortes et larges à leur extrémité. De chacune de ces dents partent, en se prolongeant sur l'aire columellaire, deux cordons sinueux qui atteignent le bord externe de l'aire. Celle-ci se trouve ainsi couverte de ces sillons continus, parfois interrompus dans la partie inférieure. L'ouverture est complètement blanche. Extérieurement, l'ornementation se compose de lignes d'accroissement obsolètes et de filets spiraux très peu marqués mais nombreux; environ une quarantaine sur le dernier tour, les inférieurs se perdant sous l'enduit pariétal mince précédant l'aire columellaire. Le fond de la coquille est jaune olivâtre avec trois fascies spirales noires, larges, surtout la supérieure. En outre, partent à intervalles inégaux des bandes axiales presque blanches, irrégulières, flammées, onduleuses ou

disjointes en taches allongées. Les premiers tours sont toujours plus clairs ou complètement blancs.

Opereule du n° 1 subréniforme, sa surface externe, gris-bleu, est couverte de ponctuations allongées, arrangées régulièrement dans le sens des lignes d'accroissement. Surface intérieure brune et plombée sur le bord convexe. L'apophyse axiale est large, peu proéminente, son extrémité est couverte de petites dents parallèles, à la façon d'une charnière de *Trigonia*. L'apophyse spirale, peu arquée, ressemble à une incisive de rongeur. Ayant pu dégager la radule de l'ex. n° 1 de Lk., il était facile, en la traitant à la potasse, de la comparer à la



FIG. 171

figure qu'en donne TROSCHEL, *Gebiss d. Schnecke*, pl. 17, fig. 8, sous le nom de *N. marmorata* Reeve, espèce que MARTENS considère comme synonyme. Bien que ce dessin soit schématique, la ressemblance est presque complète. La dent latérale n° 2, à bord étalé et recourbé à angle droit, revêt la forme d'un racloir; les marginales, serrées les unes contre les autres, sont en nombre considérable. Si, comme il est probable, notre espèce est synonyme de celle de LINNÉ, la provenance donnée par Lk est inexacte, c'est une espèce indo-pacifique.

***Nerita chlorostoma*** Lk., vol. 6, part. 2, p. 191, n° 5; habite ?; mon cabinet; diam. transv. 16 l. (= 36 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex (**fig. 172**), avec étiquette de R. Lk.; alt. 36; diam. max. 33½; diam. min. (dorso-ventral) 27½; alt. apert. 31; diam. apert. tot. 23½; diam. apert. proprement dite 17½; alt. bord colum. interne 18 mm.; 3½ tours. Suture peu profonde, régulière, crénelée à l'extrémité par la marque de trois arrêts de croissance. Tours bombés en dôme, le dernier un peu concave sous la suture. L'ornementation consiste en cordons spiraux nombreux, régulièrement espacés (32 sur le dernier tour), les espaces étant toujours plus faibles que les cordons eux-mêmes; leur profil est arrondi et les côtes sont faiblement striées axialement par les lignes d'accrois-

sement dirigées assez fortement d'avant en arrière. Individuellement les cordons portent un très grand nombre de bandes axiales, alternativement noires, grises, blanches et parfois fauves. Dans son ensemble la coquille est gris très foncé. L'avant-dernier tour porte



FIG. 172

des taches plus espacées, arrangées en bandes axiales obsolètes. L'apex est blanc. L'ouverture, semi-lunaire, est irrégulièrement jaune orangée. Labre mince, bordé d'un faible liseré gris et noir, prolongé intérieurement en un biseau épais porteur de l'armature. Celle-ci se compose en haut d'une forte dent, suivie d'une rangée de plus petites prolongées en profondeur (21) et de 7 autres inférieures non prolongées. Bord columellaire armé en son centre de dents dont les deux centrales sont les plus fortes. Aire columellaire large, plutôt concave, porcelanée, jaune, à surface couverte de cordons sinueux irréguliers, peu prononcés et, inférieurement, de simples verrucosités. A sa base la columelle porte extérieurement un calus étroit, en forme de

cordons bosselés de 9 dents régulières. Notre ex. est probablement celui figuré par l'*Encyclop.*, pl. 454, fig. 4, *a*, *b*; cette dernière (4 *b*) montre des cordons beaucoup trop espacés. Dans cette position la figure ne peut en montrer que 13 au lieu de 32. Cette fausse apparence rapprocherait plutôt cette figure de *Nerita malaccensis* Lk. mais la figure 4 *a*, beaucoup plus exacte, montre des cordons plus serrés et une aire columellaire très différente de cette dernière espèce. Trompés par la figure 4 *b*, les auteurs tels que TRYON (vol. 10, p. 19) ont mis en synonymie *N. malaccensis* Lk., *exuvia* L. et *chlorostoma* Lk. D'autre part RÉCLUZ, *Journ. Conch.*, vol. 1, p. 284, met en synonymie *N. ascensionis* Gmel. avec *chlorostoma* Lk. d'après le dessin de *Mart. et Chemn.*, pl. 191, figs. 1956 et 57, ce qui est certainement une erreur, ces deux coquilles étant très différentes par leur ornementation et surtout par leur dentition. Quant

à VON MARTENS in *Mart. et Chemn.*, p. 117, il se contente de citer les différences et les ressemblances entre diverses espèces pour finalement maintenir comme valable *N. chlorostoma* Lk. Je suis de son avis sur ce dernier point. La répartition reste incertaine, peut être la Guyane et le Brésil ?

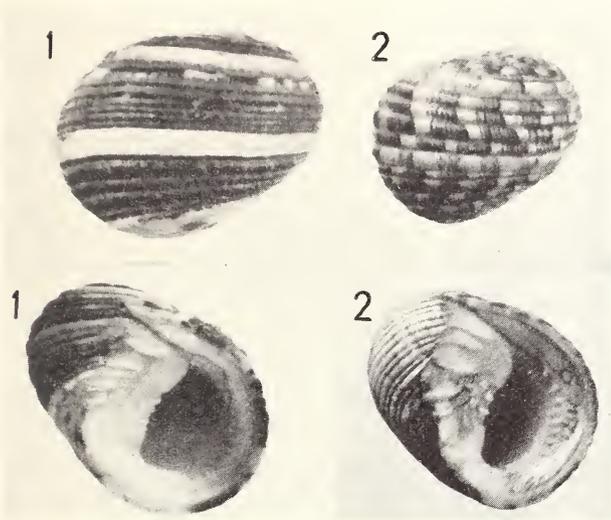


FIG. 173

***Nerita chamaeleon* L. = *bizonalis* Lk.**, vol. 6, part. 2, p. 192, n° 9; océan Indien et Moluques; mon cabinet; diam. transv. 11 l. (=  $24\frac{3}{4}$  mm.); mss. 9 ex. — Coll. Lk. Genève, 9 ex. avec une étiquette R. Lk. LAMARCK renvoie pour son *bizonalis* à l'*Encyclop.*, pl. 454, fig. 3 a, b; cet ex. se trouve mélangé avec les autres, bien que la diagnose de Lk. ne s'applique pas spécialement à lui, c'est le seul auquel correspond l'appellation de *bizonalis*. En voici les dimensions (fig. 173, 1); alt. 20; diam. max. 21; diam. min. 17; apert. alt. 19; diam. apert. proprement dite 11 mm.;  $2\frac{1}{2}$  tours, dont le dernier porte 19 cordons spiraux arrondis, polis et faiblement crénelés sur leur sommet par les lignes d'accroissement. L'apex est blanc et le dernier tour porte 3 bandes spirales d'un blanc très pur, une au tiers supérieur, une à la périphérie et une plus large périombilicale. La spire est à peine sensible; entre les bandes

blanches la coquille est noire avec, par-ci par-là, quelques mouchettures blanches en séries disjointes. Labre bordé intérieurement d'un liseré étroit noir et blanc et d'un fort biseau garni de 14 dents, dont les 2 supérieures sont plus espacées. Bord columellaire interne concave, portant vers le centre 4 dents peu marquées. Surface de l'aire columellaire munie de cordons sinueux interrompus en deux séries longitudinales, passant sur la paroi pariétale mais sans continuité avec les filets spiraux. Toute l'ouverture est d'un blanc pur. Les 8 autres ex. se distinguent par leur coloration formée de taches blanches, grises ou fauves, disposées sur les cordons ou en lignes radiales ondulées (**fig. 173, 2**), l'armature aperturale est par contre très constante. La hauteur de la spire varie faiblement. C'est avec raison que Lk.; RÉCLUZ, *J. Conch.*, vol. I, p. 386; TRYON, vol. 10, p. 20 et MARTENS, pp. 19 et 108, ont admis que *N. bizonalis* était un synonyme ou tout au plus une var. ex colore de *N. chamaeleon* L.; il en est de même pour *N. annulata* Reeve, n° 79. Dans la coll. RÉCLUZ, provenant des Iles Sandwich (SOULEYET) un ex. montre un opercule extérieurement plan avec de nombreux tubercules. La surface interne est grise, calreuse, porcelanée; l'apophyse principale est en gouge recourbée et la base de l'apophyse inférieure montre une surface concentriquement vermiculée. Le bord supérieur de l'opercule est nettement échancré et dépourvu de calus dans cette région.

La répartition s'étend sur l'océan Indien oriental et la Polynésie.

**Nerita ascensionis** Gmel. ap. Lk., vol. 6, part. 2, p. 193, n° 11; Ile de l'Ascension; mon cabinet; diam. transv. 1 p. (= 27 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex. (**fig. 174**), avec étiquette R. Lk., alt. 24; diam. max. 27; diam. min. 18; apert. alt. 23; diam. apert. proprement dite 13; long. bord colum. int. 12½ mm.; 3½ tours dont l'apex forme une pointe prononcée lisse, jaune et brillante sur un tour environ. Sitôt après on voit naître 3 cordons spiraux, on en compte 6 sur l'avant-dernier et 23 sur le bord du péristome. Ces cordons sont brillants et faiblement granuleux grâce aux lignes axiales; leurs intervalles sont larges et mats lorsqu'ils ne sont pas occupés par le début d'un cordon intercalaire. La coloration se compose de bandes axiales visibles surtout sur les côtes alternativement blanches, grises ou presque noires. Dernier tour concave sous la suture. Ouverture semi-lunaire à péristome blanc, en large

biseau, portant sur son bord interne, près de la commissure, deux dents séparées par une sorte de canal, puis, plus bas une série de dents qu'il est plus facile de sentir que de voir, tant elles sont peu prononcées; on en perçoit 3 en haut et 4 vers le bas. Le bord columellaire est faiblement concave, muni au centre de deux petites dents irrégulières. L'aire columellaire est large, aplatie; perpendiculairement à son bord elle est munie d'environ 14 plis irréguliers, sinueux, parfois anastomosés à gauche en haut et portant vers le bas des verrucosités allongées. Au milieu de cette aire passe de haut en bas, une zone jaunâtre orangée, claire. Le reste de l'ouverture est blanc et le fond laisse voir par transparence les macules externes. L'opercule fait défaut. Les auteurs (TRYON, vol. 10, p. 28, MARTENS, pp. 16 et 108) s'accordent généralement pour mettre l'espèce de LK. (GMEL.) en synonymie de *Nerita grossa* L. qui proviendrait plutôt de l'océan Indien.

RÉCLUZ dans son catalogue (*Journ. d. Conch.*, I, p. 283) met en synonymie *N. ascensionis* Lk. (non Gmel.) avec *N. grossa* L. (ap. fig. CHEMN., 1<sup>re</sup> édit., pl. 191, fig. 1968), alors que l'esp. *N. ascensionis* Gmel. de l'Ascension (ap. Chemn., 1<sup>re</sup> édit., pl. 191, figs. 1956-57) serait synonyme de *N. chlorostoma* Lk. ce qui n'est guère possible. Sans avoir des ex. de provenances absolument sûres, il est très difficile de trancher cette synonymie. Avec des individus parfaitement caractéristiques, si l'on applique les critères donnés par MARTENS (*loc. cit.*), il ne semble pas y avoir d'hésitation possible; malheureusement il existe des individus intermédiaires, il est alors très difficile de décider. En tout cas il ne me semble pas douteux que l'ex. décrit et figuré ci-dessus soit bien celui de LK.



FIG. 174

***Nerita malaccensis*** Gmel. ap. LK. *An. s. Vert.*, vol. 6, part. 2, p. 193, n° 12; détroit de Malacca et Saint Domingue, d'où je l'ai

reçue; mon cabinet; diam. transv. 1 p. envir. (= 27 mm.); mss. 3 ex. — Coll. Lk. Genève, 3 ex. (**fig. 175, 1**); parmi ces ex. deux sont certainement de même espèce, vraisemblablement de Malacca et un, le n° 3 (**fig. 175, 3**), est différent par son armature et par l'ornementation de son aire columellaire; il est possible que ce soit l'ex. de Saint-Domingue, sans pouvoir l'affirmer; les 3 ex. étant collés sur le même carton avec une étiquette de Lk. « de Saint Domingue » puis une autre de R. Lk. « *N. malaccensis* ».

Voici les dimensions des 3 ex. :

	Alt.	Diam. max.	Diam. min.	Alt. apert.	Diam. apert. seulem.	Aire
N° 1 . . .	22	27	17	22	12	verruqueuse
N° 2 . . .	21	24	17	21	12	verruqueuse
N° 3 . . .	24	23	16	21½	12	lisse

Dans les ex. 1 et 2, la spire de 3 tours ne dépasse pas sensiblement le dernier tour; dans le n° 3, pour le même nombre de tours, la spire émerge en un cône surbaissé de 2 à 3 mm.; l'apex, lisse, n'est pas très petit, le second tour est immédiatement orné de 4 filets spiraux non pas lisses mais crénelés par des nodosités en chapelet régulier, alternativement noir et blanc. Dans les nos 1 et 2 l'apex est plus petit, lisse, décoloré; dès le second tour on voit 4 filets spiraux presque inermes dont le premier est sensiblement plus développé; la coloration est aussi alternativement noire et blanche. Sur le dernier tour, en arrière du labre, on compte chez les 3 ex. de 14 à 16 filets spiraux très développés, avec leur flancs légèrement surplombants, ce qui donne une impression de cannelures très prononcées, d'autant que les intervalles sont larges et tapissés d'un épiderme fibreux, orienté selon les lignes d'accroissement, couleur grise ou rouille. Entre les premiers cordons, variant selon les ex., on voit s'intercaler un filet supplémentaire beaucoup plus petit, parfois presque imperceptible. La coloration de tous ces cordons principaux ou intercalaires est très uniforme, noire et blanche, le n° 1 est particulièrement foncé. Chez les nos 1 et 2, l'ouverture semi-lunaire est très grande, le labre est cannelé sur son bord externe, muni intérieurement d'un fort biseau épais bordé de deux premières grandes dents arrondies, séparées par

une sorte de canal; puis, de 13 petites dents prolongées, parallèles, excepté pour les 3 dernières inférieures. Aire columellaire très large, blanche, concave, à surface couverte en son centre de très nombreuses verrues, sans ordre apparent. Vers le bord externe une rangée de 9 grosses verrues disposées en un arc parallèle au bord columellaire; plus à l'extérieur une seconde rangée parallèle à la première, moins haute et portant environ 12 dents. Bord columellaire interne formé de 2 tronçons infer. et supér. rectilignes et séparés par un sinus garni de 2-3 petites dents pointues. L'ouverture est blanche, munie d'un bourrelet supplémentaire à l'endroit où s'applique l'opercule, (manquant). Chez le n° 3, dont nous possédons l'opercule, l'armature buccale est très différente, le biseau labial est allongé et complètement inerme, l'aire columellaire est plane, brillante et lisse. Le bord columellaire interne porte deux dents centrales dans le sinus. Extérieurement les cordons spiraux sont plus rugueux.

L'opercule (**fig. 175, 3**), brun, noirâtre extérieurement est plan, recouvert de ponctuations nombreuses, régulières; il est fortement échancré à la partie supérieure gauche; en dessous toute la portion centrale externe est calleuse, brillante, rougeâtre; la partie adjacente à l'échancrure est mate. L'apophyse axiale est large, aplatie, pectinée à son extrémité terminale et sur le côté se développe une sorte de spirale irrégulière, tronquée de sa partie gauche. L'apophyse spirale est en gouge, striée transversalement, sa base est noyée dans le calus. Des ex. de la coll. Récluz provenant de Malacca, tout à fait semblables aux n<sup>os</sup> 1 et 2 de Lk. montrent un opercule sensiblement différent par le caractère des apophyses. La spirale est grande, très aplatie, peu courbée, couleur chair, sa portion distale est serriforme avec des denticulations qui rejoignent l'apophyse axiale; la forme en gouge est très peu marquée. Quant à l'axiale, son côté est recouvert non pas d'une

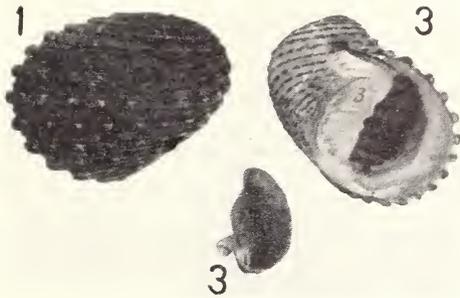


FIG. 175

spirale tronquée comme l'ex. décrit ci-dessus mais de petites vermiculations sans arrangement concentrique.

La radule de notre n° 3 était parfaitement conservée sous l'opercule. La dent rachiale, très petite, revêt une forme évidée en demi-cratère. La première latérale (L. 1) est grande, subquadrangulaire, allongée, oblique; elle est en contact, par l'intermédiaire de deux petites pièces séparées (L. 2 et L. 3) avec une très grande dent (L. 4) formant un large racloir replié en forme de  $\frac{1}{2}$  champignon, puis une série très nombreuse de marginales (M) serrées les unes contre les autres avec un tranchant bifide, puis simplement filiforme. Il est à peu près impossible de les dénombrer dans la préparation.

Je n'ai pu déterminer avec certitude le n° 3, probablement de Saint-Domingue, l'espèce qui s'en rapproche le plus me semble être *N. lineata* Lk., par contre, les nos 1 et 2 sont sûrement des *N. malaccensis* (= *exuvia* L. non Lk.). Les plus gros ex. de cette espèce dans la coll. Récluz, tout à fait semblables à ceux de Lk., atteignent 34 mm. de haut, 36 de diam., la profondeur de la cannelure entre les cordons est de 2 mm.

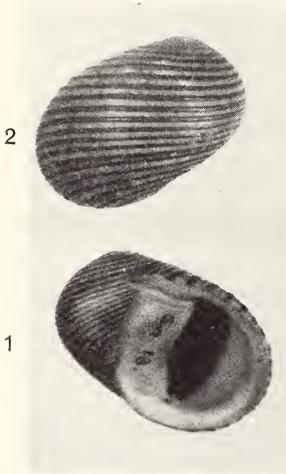


FIG. 176

***Nerita lineata*** Ch.; ap. Lk. *An. s. Vert.*, vol. 6, part. 2, p. 194, n° 13; Malacca; mon cabinet; diam. transv. 1 p. (= 27 mm.), mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 2 ex. (**fig. 176, 1**) avec étiquette de Lk., n° 1, alt. 23; diam. max. 27 (en réalité le diam. perpend. à l'axe est de 24); diam. apert. seules. 13; alt. apert. 23; n° 2, (**fig. 176, 2**) alt. 21; diam. 23; alt. apert. 21; diam. apert. seules. 11. Les figures auxquelles renvoie Lk. CHEMN., 1<sup>re</sup> édit., pl. 191, figs. 1958-59, ainsi que la description de VON MARTENS, in *Martini*, p. 15, conviennent exactement

à ces deux ex. Il n'en est pas de même pour les fig. de TRYON, vol. 10, pl. 8, figs. 32-33; et pl. 7, fig. 29, qui représentent des formes dont l'armature aperturale est très prononcée. Dans nos ex. la coq. est globuleuse, sans saillie de la spire. La couleur de fond est d'un gris violet clair avec des cordons spiraux de relief peu

prononcé, moins larges que les intervalles, de couleur noire. Sur le bord labial on en compte 24 principaux et environ 14 intercalaires. Ouverture semi-lunaire. Péristome presque tranchant, formant un biseau court, fortement concave, bordé intérieurement d'une rangée de dents parallèles (18 chez le n° 2) bien visibles mais presque imperceptibles chez l'autre. Le bord columellaire interne est faiblement concave chez le n° 1 et dépourvu de dents; chez le n° 2 le centre porte 3 petites dents. L'aire columellaire est large, plane, lisse, sur le bord externe on remarque quelques plis transversaux peu accentués. L'ouverture est blanche et sur le milieu de l'aire columellaire du n° 1 se voit une tache diffuse orangée. Les deux apex sont grands, décolorés et lisses (corrosion ?).

**Nerita scabricosta** Del. ? (non Lk.), vol. 6, p. 194, n° 14; habite ?; mon cabinet; diam. transv. 9 l. (= 20 mm.); mss. 1 ex. — Coll Lk. Genève, 2 ex. (déterminés *costata* Gmel. = *grossa* Born. = *scabricosta* Lk.); n° 1 (**fig. 177**), alt. 26; diam. max. 27½; spire alt. 3½; alt. apert. 24; diam. apert. seulement 11 mm.: 2½ tours; 15 cordons spiraux noirs dont les côtés sont verticaux ou même légèrement en surplomb, plus larges que les intervalles blancs; on ne remarque aucun cordon intercalaire dans ces intervalles. Les cordons sont striés axialement par les lignes d'accroissement. Apex lisse, blanc; sur le tour postapical se voient 5 filets spiraux dont le premier (sutural) est le plus fort. Labre extérieurement crénelé par les côtes, en biseau intérieur épais, garni de 9 fortes dents. La première, supérieure, est faible, presque noyée par le calus labial et séparée de la seconde, très grosse, pointue, non prolongée, par une dépression marquée. Bord columellaire interne convexe, montrant un trajet droit infer. terminé par un crochet dentiforme, puis, suivent deux dents robustes dont la seconde est la plus forte, en haut une troisième dent se prolonge vers la commissure. Aire columellaire renflée, blanche, porcelanée, sillonnée en haut d'environ 6 bourrelets sinueux obsolètes; dans la moitié inférieure, à la hauteur de la première dent un court bourrelet vertical dessine un  $\leftarrow$  dont le jambage serait formé par la dent elle-même; à côté quelques verrucosités un peu allongées rejoignent à peu près les cordons spiraux.

Le second ex. a la dimension donnée par Lk., mais fait-il partie de cette coll. ? Le premier par contre est celui figuré par

DELESSERT, pl. 32, fig. 6, sous le nom de *N. scabricosta* Lk. RÉCLUZ, *J. d. Conch.*, vol. 1, p. 287, donne la description de l'espèce d'après un ex. du Museum de Paris, qu'il considère comme le seul vrai type. Cette coquille, figurée par PETIT, *J. d. Conch.*, vol. 1, pl. 11, fig. 2, est différente des 2 ex. contenus dans la Coll. Lk. Le nombre des côtes spirales est de 24-25 (nos ex. n'en portent que 15). Le

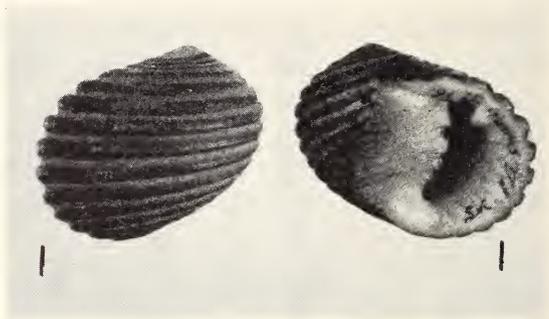


FIG. 177

bord labial interne a 14-15 dents (ceux de Lk en ont 9). L'aire columellaire de l'ex. décrit ci-dessus a sa partie supérieure presque lisse. Ces différences expliquent que DESH., RÉCLUZ, PETIT, MARTENS, p. 62, et TRYON, vol. 10, p. 27, aient admis que par suite d'erreur ou de mélange DELESSERT ait fait figurer sous le nom de *scabricosta* Lk. une espèce différente, la *N. costata* Chemn. Le type lamarekien de *scabricosta* ne se trouverait donc pas à Genève dans la coll. Lk. Par contre, de nombreux ex. bien caractéristiques se trouvent dans les coll. Delessert et Récluz, accompagnés de la *var. deshayesi* Récl. Ils proviennent de la Côte occidentale de l'Amérique centrale (dans Récluz spécialement de Reallejos et d'Acapulco). Les *Nerita costata* Chemn. = *N. scabricosta* Deless. (non Lk. ?) proviennent de la région indo-malaise, Nicobar (in coll. Récluz), Singapour, Ceylan, Java, Buru, d'après les données de MARTENS in *Martini et Chemn.*

Dans le matériel à ma disposition les opercules des deux espèces sont presque semblables, ils sont concaves extérieurement, granu-

leux brun foncé, avec un sinus supérieur gauche étroit, en encoche. La face inférieure, couleur chair, brillante, caieuse, porte une apophyse en gouge recourbée, aplatie. La base de l'apophyse axiale, renflée sur le bord externe, montre une surface irrégulièrement vermiculée avec arrangement spiral ou concentrique obsolète.

**Nerita signata** Macleay in Lk., *An. s. vert.*, vol. 6, part. 2, p. 195, n° 17; Nouvelle-Hollande, communiquée par M. MACLEAY;

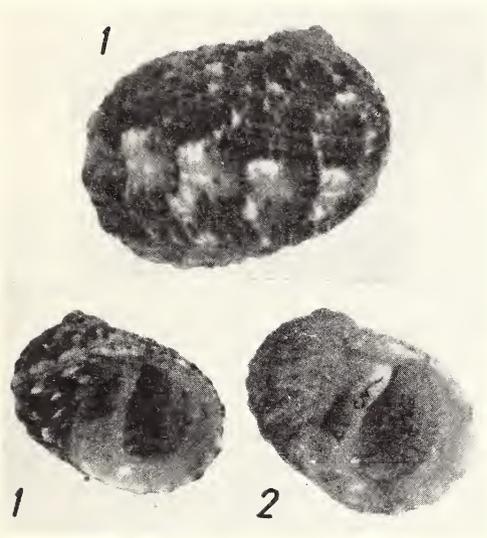


FIG. 178

mon cabinet; diam transv. 6 l.  $\frac{1}{2}$  (= 14  $\frac{1}{2}$  mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève, 2 ex. avec une étiquette manusc. de MACLEAY « New. Holland » et de la main de Lk. « *Nerita signata* Macleay »; n° 1 (fig. 178, 1) alt. 13; diam. max. 13; diam. min. 10; apert. alt. 12; diam. apert. seulement 6  $\frac{1}{2}$  mm.: 2  $\frac{1}{2}$  tours de spire. C'est l'ex. figuré, mais agrandi, par DELESSERT, pl. 32, fig. 7; cette figure n'est pas très exacte, elle montre une spire trop élevée et un dessin incompréhensible sur l'aire columellaire, les couleurs sont trop pâles sur le dernier tour. L'ex. était muni de son opercule sous lequel la radule desséchée était en bon état.

Le n° 2 (**fig. 178, 2**) mesure: alt.  $14\frac{1}{2}$ ; diam. max. 14; apert. alt. 13; diam. apert.  $12\frac{1}{2}$ ;  $2\frac{1}{2}$  tours de spire env.; apex lisse, jaunâtre, faiblement proéminent. Dernier tour orné d'environ 30 cordons spiraux, dont une dizaine sont sensiblement plus développés; ces cordons sont légèrement noduleux par entre-croisement avec les lignes d'accroissement. Dans le fond des intervalles cet entre-croisement produit une succession de petites fossettes en trous d'épingle. Cet ex. est pâle, tandis que le n° 1, qui montre

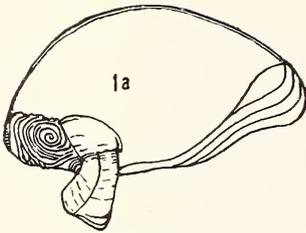


FIG. 178

les mêmes caractères d'ornementation est beaucoup plus coloré. Ses côtes principales sont alternativement brun vif et noires, tandis que les cordons intercalaires montrent une série de ponctuations très serrées de petites taches brunes et blanches ou noires et blanches. En dessous de la périphérie court une large bande spirale blanche interrompue par des flammes jaunes

et noires. Les cordons périombilicaux sont presque décolorés. Le labre est mince, taillé intérieurement en un biseau concave, son armature labiale interne, peu visible, porte environ 16 petits plis. L'aire columellaire est plane avec une limite externe bien marquée. Sa surface est lisse ou très faiblement ondulée, en outre les deux ex. portent une tache brun-rouge au centre et quelques plis imperceptibles (exagérément indiqués par DELESSERT). Le bord columellaire interne est muni, dans le n° 1, de deux petites dents obsolètes au centre et de trois chez le n° 2. L'ouverture est intérieurement blanche.

L'opercule (**fig. 178, 1 a**) extérieurement plan, jaune rosé, est régulièrement granuleux, son sinus supérieur est peu marqué. Sur la face interne la surface caleuse s'interrompt sur le bord supérieur droit et sur la base de l'apophyse axiale; celle-ci est ornée d'un filet en spirale régulier dans ses premiers tours puis discontinu avec des tours intercalaires. L'apophyse spirale, courbée en quart de cercle, s'implante sous le callus, elle est en gouge aplatie, cannelée à sa surface et striée transversalement.

La radule répond à la formule  $R+1 L+2 L+1 L$  (en forme de racloir) + env. 67 margin. (dont une vingtaine sont recourbées en crocs, et une vingtaine à extrémités un peu élargies portent

quatre petites dents subégales, les autres sont de nouveau simples et plus ou moins courbées à leur extrémité, puis filiformes). La rachiale en forme de demi-cupule est sensiblement plus évasée que ne le montre TROSCHEL, *Geb. d. Schnecke*, II, pl. 18, fig. 1. Il est très difficile de se rendre exactement compte des rapports de la surface tranchante de la dent en racloir avec sa plaque basale, les dessins de TROSCHEL, pour d'autres espèces voisines, sont très schématisés et simplifiés.

La synonymie de *N. signata* Lk. avec *N. reticulata* Karst. est généralement admise par les auteurs y compris RÉCLUZ, dont la coll. renferme 23 ex. provenant des Salomon, d'Australie, d'Amboine et du Détroit de Torrès. Aucun de ces ex. n'est aussi vivement coloré que notre n° 1 de Lk. Ils portent pour la plupart une tache rouge brune sur les dents et sur l'aire columellaire. La synonymie de l'espèce avec *N. peloronta* L., indiquée par RÉCLUZ sur ses étiquettes, n'est acceptée, avec raison je pense, ni par MARTENS, ni par TRYON, vol. 10, p. 22, qui en fait une *Nerita reticulata* Karst.

**Natica glaucina** Lk. (non L.), *An s. Vert.*, vol. 6, part. 2, p. 196, n° 1, Campêche (LISTER) ou Océan Indien; mon cabinet; diam. transv. 3 p. env. (= 81 mm.); mss. 4 ex. plus 1 ex. *var. b.* — Coll. Lk. Genève, 1 ex. diam. 61; alt. 51; diam. max. apert. 51; diam. min. 29; spire alt. 12 mm.; 5½ tours. Spire très déprimée, angle du sommet envir. 130 degrés et angle du plan d'ouverture avec l'axe, environ 53 degrés. Dernier tour très ample. Suture régulière crénelée en arrière du labre. Sous la suture les tours sont légèrement concaves sur une largeur de 5-8 mm. Ouverture très grande, semi-lunaire. Labre solide mais presque tranchant. Columelle se renforçant en un funicule spiral qui plonge dans le vaste entonnoir ombilical. La partie distale du funicule forme un calus surplombant légèrement l'ombilic, il est presque semi-lunaire, d'un brun-rouge très vif, muni en son milieu d'une rigole transversale très acusée. Après une sinuosité supérieure, cette surface funiculaire se continue par un calus pariétal très épais à la commissure, limité extérieurement par une ligne concave. Toute la cavité interne est colorée en brun orangé sauf sur la portion inférieure et la paroi pariétale. Coquille extérieurement d'un fauve très pâle ou mastic, plus foncé vers la suture. Les premiers tours sont violâtres ainsi que l'apex. L'ornementation consiste en lignes

d'accroissement peu accentuées, sauf vers la commissure et dans l'entonnoir ombilical où se marque une forte ornementation spirale. Cette coquille est accompagnée d'une étiquette de R. Lk. « *Natica glaucina* ». D'après les dimensions données ci-dessus il ne peut s'agir de l'ex. mesuré par Lk. Un examen des ex. de la coll. Deless. pour tenter de retrouver les 4 ex.

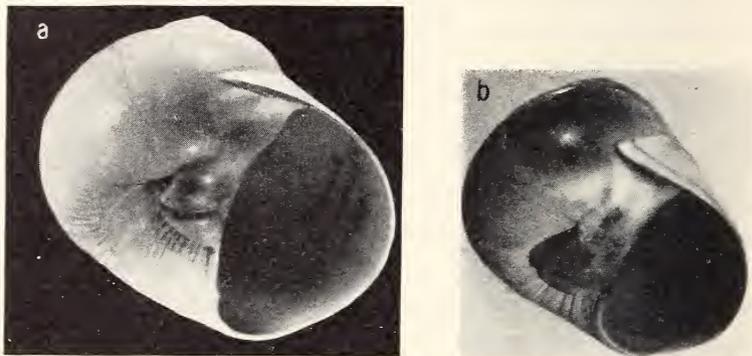


FIG. 179

que possédait Lk. nous a montré un ex. (fig. 179 a) sensiblement plus grand et plus adulte, qui possède tous les caractères de la coquille précédente. Elle mesure 68 de haut; 75 de diam. transv. maximal; 16 de hauteur de spire et 35 mm. de diam. apert. Le bord de son labre a été légèrement égalisé à la meule. Cet ex. était déterminé *Natica lamarchiana* Récl., il est figuré dans CHENU, Ill., pl. 2, fig. 1 et 1 a. L'aire funiculaire est traversée par un sillon simple, transverse et non pas, comme le montre la fig. de CHENU, par un second sillon anguleux inférieur, produit par un jeu de lumière mal rendu.

Ces deux coquilles ont été débarrassées de leur épiderme, celui-ci a persisté, sous forme de pellicule brune, plus ou moins exfoliée dans la cavité ombilicale. Lk. cite également une var. b dont il possédait un ex. à coquille plus pesante et à spire plus élevée et de coloration plus foncée. Cette coquille est facilement reconnaissable par ses caractères dans la coll. Lk (fig. 179 b); elle est du reste accompagnée d'une étiquette R. Lk. « *Natica glaucina* var. b. », elle mesure: alt. 53; diam. 53½; hauteur de la spire

au-dessus de la commissure  $20\frac{1}{2}$ ; diam. longit. apert. 49; diam. apert. transv. 23 mm.;  $5\frac{1}{2}$  tours. Apex violet, très petit; tours non déprimés sous la suture, peu bombés en dessus de la périphérie et fortement en dessous. C'est un ex. probablement géronitique, sa suture terminale est fortement crénelée et son poids atteint 58 gr. alors que l'espèce type, beaucoup plus grande, ne pèse que 51 gr. Le funicule, très massif, remplit presque complètement la cavité ombilicale, sa surface arrondie, brune, ne montre pas trace de sillon transverse. L'extérieur est coloré irrégulièrement en brun rouille très vif, les lignes d'accroissement sont plus accentuées et le labre intérieurement est brun-violet. Le calus pariétal, très épais vers la commissure, est blanchâtre.

Cet ex. a été déterminé postérieurement *Natica chemnitzii* Récluz. par erreur à mon avis, car les coquilles de ce nom provenant de la coll. Récluz ne montrent pas une spire aussi haute et un calus aussi pondéreux. Par contre l'ex. décrit ci-dessus est certainement synonyme de *Natica reclusiana* tel qu'il a été décrit et figuré par DESHAYES (*Rev. et mag. zool.*, 1841, pl. 37). Il est aussi très semblable à la même espèce figurée dans CHENU, *Ill.*, pl. 3, fig. 6.

Pour la synonymie de l'espèce type *N. glaucina* Lk., RÉCLUZ, DESHAYES et de nombreux auteurs ont depuis longtemps séparé l'espèce de Lk. de celle de LINNÉ; d'autres nombreuses erreurs de synonymie ont été relevées. D'accord avec PHILIPPI, in *Mart. et Chemn.*, p. 6, je pense qu'il n'y a pas de doute que *N. glaucina* Lk. (non L.) est synonyme de *Nat. didyma* Bolten, nom qu'il doit conserver. La *Natica lamarckiana* Récl. représente également la même espèce. Quant à *Nat. glaucina* Lk. var. *b.* elle est synonyme de *Nat. reclusiana* Desh.

Grâce à la multiplicité des données synonymiques parfois inexactes, la répartition précise reste douteuse, comme elle l'était déjà du temps de LAMARCK. Pour *Nat. (Naticina) glaucina* Lk. la plupart des auteurs citent la région des Philippines, l'Inde (Coromandel, Tranquebar), mais parfois aussi l'Amérique (Callao, dans la coll. Récluz).

Pour *Natica glaucina* var. *b.* = *Natica (Neverita) reclusiana* Desh., elle habiterait la Californie.

**Natica mamillaris** Lk. (non L. ?), vol. 6, part. 2, p. 197, n° 3; océan des Antilles; mon cabinet; diam. transv. 2 p. 1 l. (= 56 mm.);

mss. 3 ex. — Coll. Lk. Genève, 2 ex. accompagnés chacun d'une étiquette de R. Lk. Le grand ex. (**fig. 180 a**) mesure: alt. 61; diam. (mesure prise perpendicul. à l'axe) 51; diam. (pris perpendicul. au bord columellaire) 54 à 56 mm.; hauteur de la spire au-dessus

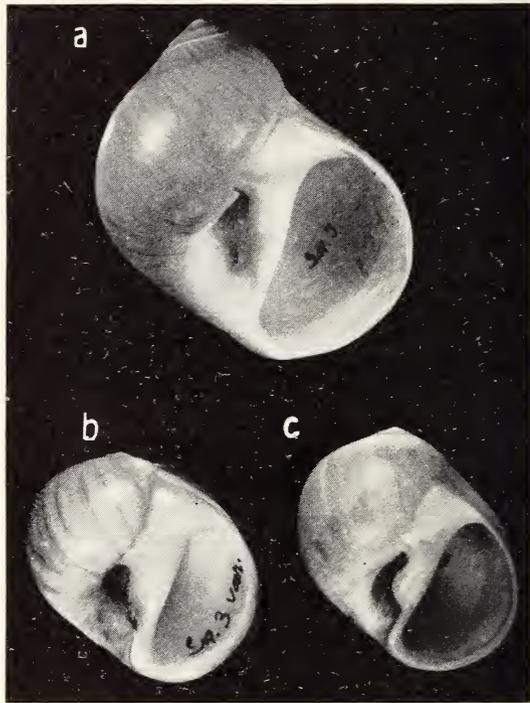


FIG. 180

de la commissure 20; diam. apert. (de la base à la commissure suturale) 45; diam. apert. transv. 22 mm.;  $4\frac{1}{2}$  tours. Coquille conique ovale à suture d'abord régulière, puis crénelée et festonnée vers sa portion terminale (caractère gérontique ?); le dessus des tours est aplati sous la suture ce qui lui donne une apparence légèrement étranglée. C'est sur cette portion des tours que se voit distinctement l'ornementation spirale. Ouverture très grande, semi-lunaire, péristome mince, solide. A partir de la base qui est marquée par une dent obsolète, la columelle prend une épaisseur considérable, elle est blanche rosée, son bord externe prend, jusque

sur le milieu de la paroi pariétale, la forme d'une accolade dont le centre est formé par le funicule. Celui-ci est peu développé et ne masque presque pas l'entonnoir ombilical large et profond, délimité par un bourrelet périombilical arrondi. Le calus pariétal, jusqu'à la commissure, est très développé et épais. L'ornementation externe se compose de lignes d'accroissement serrées, très nettes et régulières, plus accentuées vers la suture et le bourrelet périombilical. Le tour embryonnaire est rosé, les suivants plutôt fauves clairs et les derniers sont couleur fauve clair rosé avec des zones plus claires longitudinales qui marquent les zones d'arrêts de croissance.

Un second ex. (fig. 180 b) beaucoup plus petit, presque sphérique, mesure 23 mm. de haut; 24 de diam.: environ 3 mm. de hauteur de spire; 22 mm. de hauteur d'ouverture et  $9\frac{1}{2}$  mm. de diam. apert.;  $4\frac{1}{2}$  tours. La forme de l'ouverture, celle de l'ombilic, de la columelle et de son calus pariétal, faiblement sillonné transversalement sont les mêmes que pour la coquille précédente, la couleur est blanche à l'intérieur et à l'extérieur elle montre quelques lignes brun rouille interrompues, sans ordre apparent. L'apex à tours serrés, réguliers, est petit, blanc. Cette coquille, considérée comme *mamillaris* par Lk. a été déterminée postérieurement comme *Nat. candidissima* le Guillou (*Rev. et mag. zool.*, 1842, p. 105). Lk dit ne pas avoir trouvé de figures satisfaisantes pour son espèce; il renvoie à LISTER, pl. 566, fig. 14. La ressemblance est frappante pour le galbe mais les ombilics me semblent différer sensiblement et se rapprocher plutôt de la figure 13 du même auteur, pl. 565. Quant à la figuration de CHEMN., édit. I, pl. 189, figs. 1932 et 33, recopiées par PHIL. in *Mart. et Chemn.*, 2<sup>e</sup> édit., pl. 4, figs. 11 et 12, la ressemblance est très bonne, comme le remarque PHIL., *loc. cit.*, p. 34, tout au plus le galbe est-il plus allongé et la coloration plus accentuée. On remarquera que la dimension de notre ex. n'est pas exactement celle donnée par Lk. sauf si le diamètre est pris perpendicul. au bord columellaire plutôt qu'à l'axe.

L'apparence de notre second ex. est très voisine de la figure de TRYON, vol. 8, pl. 16, fig. 49, pour *N. candidissima* le Guillou, quoique plus globuleuse. On remarquera que l'auteur (p. 46) met en synonymie l'espèce de le Guillou avec la *candidissima* Récluz (= *N. jukesi* Reeve); synonymie déjà supposée par PETIT (*J. de Conch.*, 1856, p. 36). Nous possédons dans la coll. Récluz des

ex. types ? de sa *Natica candidissima* (fig. 180, c) de Bahia, tandis que le Guillou donne Vavao (Iles des Amis) comme répartition de son espèce. Or,

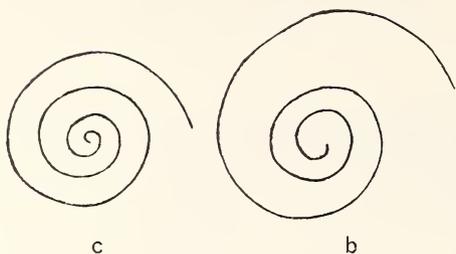


FIG. 180.

en comparant les spires de notre ex. de Lk., que nous supposons être le *candidissima* de le Guillou, avec 3 des échant. de RÉCLUZ nous remarquons une différence très frappante entre ces deux spires (voir les figures 180 b et c). L'esp. de LE GUILLOU (fig. b) montre un tour embryonnaire relativement gros, la spire se resserre plus loin, tandis que dans l'esp. de RÉCLUZ, (fig. c), dessinée à la chambre claire à la même échelle que la précédente, le tour embryonnaire est beaucoup plus petit et la spire se continue régulièrement avec des tours plus serrés et plus nombreux<sup>1</sup>. En outre les ex. de RÉCLUZ montrent une ornementation spirale nette qui est absente dans l'ex. de Lk. Donc, si ce dernier ex. est bien un *N. candidissima* le Guillou, il n'est pas de la même espèce que celle de RÉCLUZ, ce que confirme déjà les localités très différentes.

***Natica melanostoma***  
(Gmel.) ap. Lk., *An s. Vert.*, vol. 6, part. 2, p. 198, n° 5; mon cabinet; océan Indien; diam. transv. 19 l. (=  $42\frac{3}{4}$  mm.); plus une var. *b*, plus petite; mss. 3 ex. pour l'esp. typique et

1 ex. pour la var. *b*. — Coll. Lk. Genève, 3 ex. pour le type et 1 ex. pour la var. DESH., in *Lk. An. s. Vert.*, édit. 2, vol. 8, p. 631, nomme 5 espèces voisines de *melanostoma*, confondues entre elles



FIG. 181

<sup>1</sup> Cependant, 2 ex. plus globuleux, de même provenance, ressemblent à l'ex. de Lk.

par les auteurs d'alors, Lk. entre autres. Mais cet auteur avait déjà donné *N. mamillaris* Born. comme synonyme de *melanostoma*.

Dans la coll. Lk. le plus grand des ex. typiques (**fig. 181, 1**) mesure: alt 50; diam. transv. 42; apert. alt. 45; apert. diam. 23; alt. spire 7 mm.; 6 tours. Apex embryonnaire très petit, spire très serrée au début; coquille ovoïdoconique, suture d'abord simple puis formant un petit talus redressé sur les deux derniers tours.

Tour ultime déprimé et régulièrement arrondi, péristome tranchant, blanc rosé, ainsi que toute la cavité.

Columelle arrondie, épaisse sur son bord interne, droite. Au tiers inférieur de sa hauteur elle se renverse à l'extérieur en un bourrelet caleux irrégulier, surplombant l'ombilic sans le masquer; toute cette région du calus est couleur chocolat et se continue sur la paroi pariétale en un épais calus blanc qui empâte complètement la région commissurale.

L'ombilic est coloré également en brun avec une limite externe parfaitement tranchée. L'ornementation se compose de lignes d'accroissement marquées surtout vers la suture et à l'ombilic. Ces lignes se croisent avec des lignes spirales peu serrées, onduleuses. La couleur de fond est blanche avec trois larges fascies spirales assez indistinctes, une un peu en dessous de la suture, une plus large sur la périphérie du tour et une troisième presque périombilicale. Les tours embryonnaires sont blanc pur. Deux autres ex. de la coll. Lk. ont les dimensions suivantes: n° 2, alt. 37; diam. 31½; alt. apert. 33½; diam. apert. 18; alt. spire 5 mm.; 4 tours env.; n° 3 (**fig. 181, 3**), alt. 38; diam. 30; alt. apert. 34; diam. apert. 18; alt. spire 5 mm. Ces 2 ex., très voisins par leur galbe et leur taille, diffèrent de l'ex. précédemment décrit par la couleur; le n° 3 montre deux larges fascies spirales brun clair, la supérieure de 15 mm. env. de large,

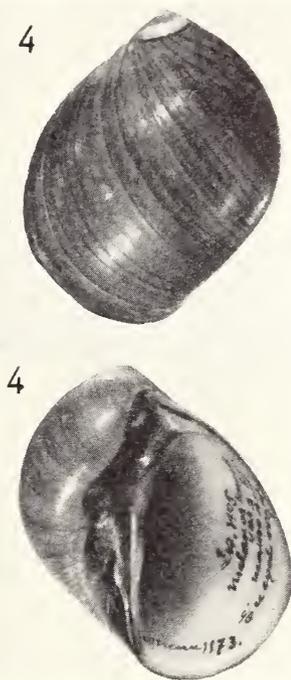


FIG. 181

à 4 mm. sous la suture, puis une bande fauve très claire de 11 mm. env. occupant la périphérie; au-dessous une seconde bande brune, à limite supérieure très tranchée mais nébuleuse inférieurement. La zone brun foncé qui remplit la cavité ombilicale n'a pas, comme sur l'ex. n° 1, de limite nette. Cette coquille possède une ornementation spirale et des lignes d'accroissement ondulées. Il n'en est pas de même pour l'ex. n° 2 dont la surface polie artificiellement ne montre plus d'ornementation mais une coloration presque exactement semblable à celle de l'ex. précédent.

PHILIPPI, in *Mart. et Chemn.*, p. 31, dénombre 6 var. diverses de l'espèce; celle qui semble correspondre le mieux à nos ex. 2 et 3 est la var. *balteata* bien que les figures qu'il en donne soient beaucoup trop colorées (pl. 4, figs. 15 et 16).

Pour la var. *b* (**fig. 181, 4**) dont LK possède un ex., il fut figuré dans l'*Encyclopédie*, pl. 463, fig. 4 *a, b*, sous le nom de *Nat. maura* Brug. (que TRYON, vol. 8, p. 51, pl. 22, fig. 24 considère comme espèce). Il n'y a guère de doute que ce soit l'ex. que nous possédons, bien que la figuration laisse fort à désirer. C'est une coquille de 39 mm. d'alt.; 31 de diam.; alt. apert. 36; diam. apert. 18; alt. spire 6 mm.; 5 tours à apex très petit, blanc. A partir du troisième tour la coquille est presque uniformément chamois clair, avec 8 à 10 bandes axiales plus foncées qui suivent les zones d'arrêt de croissance. L'ouverture et le galbe sont presque identiques aux nos 1, 2 et 3, avec une columelle, un calus entièrement couleur chocolat et une cavité brun très clair. La répartition citée par LK. est probablement exacte, mais s'étend sur l'Océan Pacifique occidental. Les ex. provenant de la coll. Deless. et Récluz ont des caractères très stables, ils proviennent partiellement de Timor.

***Natica aurantia*** Lk., vol. 6, part. 2, p. 198; n° 6; Chine et Nouvelle-Hollande (MACLEAY); mon cabinet; diam. transv. 16 l. (= 36 mm.). mss. 3 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex. (**fig. 182**) sans étiquette et de taille différente de celle donnée par LK. ce qui rend incertaine sa qualité de type. Ses dimensions sont: alt. 47; diam. 39½; spire 5; apert. alt. 42; apert. diam. 16 mm; 6 tours de spire. Embryon très petit, régulier, blanc. Suture superficielle ne formant aucun relief. L'ex. montre des caractères gérontiques par son poids (42½ gr.) dû à l'énorme développement du calus et par la chute de l'extrémité de la suture. La couleur externe, d'un jaune

orangé, rappelle celle de *Cypraea aurora*. En arrière du péristome la couleur est plus soutenue sur un certain nombre de zones d'arrêts de croissance. L'ouverture relativement petite est semi-lunaire. Le labre est mince, tranchant extérieurement et à la base, en haut il est noyé dans un calus qui atteint presque 15 mm. d'épaisseur à la commissure. Le bord columellaire, arrondi à ses extrémités est subrectiligne, brillant, blanc porcelané ainsi que tout le calus. Celui-ci noie la cavité ombilicale par sa masse légèrement convexe et déprimée vers la base. La limite de couleur entre l'extérieur et la cavité périombilicale est nettement tranchée, cette dernière est blanche. L'ornementation spirale, bien que peu prononcée, est cependant nettement visible; son entrecroisement avec les lignes axiales produit un chagrinage superficiel presque microscopique. Le bombement spécial des tours, qui s'aperçoit fort



FIG. 182

bien sur notre figure, et l'impossibilité de percevoir au toucher la suture, me paraissent bien caractéristiques de l'espèce. Chez les ex. de la coll. Deless. et Récluz, ces derniers provenant de Nicobar, Ceylan et Batavia, les caractères sont identiques à l'ex. présumé de Lk. Dans la coll. Récluz une forme très voisine, nommée *N. citrina* Ch. montre une couleur jaune claire et un ombilic incomplètement obstrué par le calus, chez l'un d'eux tout au moins. TRYON, vol. 8. p. 42, place l'espèce dans la section des *Mamma* Klein, avec une var. *mittrei* H. et Jacq. (= *citrina* Phil.) et une var. *straminea* Récl. de couleur très pâle (18 ex. in coll. Récl.; Timor, Amboine et Antilles ?).

**Natica conica** Lk., vol. 6, part. 2, p. 198, n° 7; habite ?; mon cabinet; diam. transv. 14 l. (= 31½ mm.); alt. 18 l. (= 40½); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 2 ex. dont le plus grand (fig. 183) est probablement le Type, bien que ses dimensions soient légèrement différentes; alt. 42; diam. transv. 29; alt. spire 17; diam. transv. (du périst. ext. à l'axe) 16 mm.; spire de 6½ tours, oblongue, conique, élevée. Tours nettement convexes, séparés par une suture

non subulée, faiblement ondulée, irrégulière. Ornementation axiale un peu sinueuse sous la suture, obsolète. Quant à l'ornementation spirale elle existe mais elle est presque invisible, ondulée. Sous la suture court une bande spirale brune violette de 4 mm. environ qui prend naissance dès le deuxième tour de spire. Labre



FIG. 183

mince. Columelle d'abord en bourrelet, à la base puis s'épaississant en formant un funicule peu prononcé plongeant dans l'ombilic. Ce calus funiculaire est suivi d'un étranglement marqué auquel succède le calus pariétal, épais, irrégulièrement taché de brun rouille et limité extérieurement par une ligne fortement convexe. Ombilic petit mais

profond; l'angle du plan d'ouverture avec l'axe est d'environ 20°. Le second ex., plus petit, en mauvais état, mesure: alt. 35; diam. 24; alt. spire 14; alt. apert. (sans le calus de la commissure) 20; diam. apert. proprement dite 12 mm.; 5 tours. Ouverture montrant des caractères gérontiques par la chute de sa suture terminale. La coquille corrodée superficiellement ne montre plus d'ornementation mais une bande violette claire sur une grande partie de la périphérie du dernier tour (environ 17 mm. de haut). Chez cet ex. le calus, beaucoup plus massif, ne laisse subsister qu'une perforation ombilicale. Le premier ex. est celui qui fut figuré par DELESSERT, pl. 32, fig. 9, et par CHENU, *Manuel*, fig. 1170. Dans PHILIPPI, in *Mart. et Chemn.*, pl. 15, fig. 3, la coquille est représentée avec un bombement des tours très insuffisant. TRYON, vol. 8, p. 44, pl. 18, figs. 76-77, indique le sud de l'Australie comme habitat. Dans la coll. Récluz et Deless. se trouvent des ex. plus ventrus et à spire moins élevée qui proviennent des Sandwich, de Timor et des Malouines.

**Natica plumbea** Lk., vol. 6, part. 2, p. 198, n° 8; habite ?; mon cabinet; diam. transv. env. 20 l. (= 45 mm.); mss. 1 ex. — Coll.

Lk. Genève, 1 ex. (**fig. 184 a**), alt.  $49\frac{1}{2}$ ; diam. transv. (parall. au bord colum.) 45; alt. apert. 36; diam. apert. 20; alt. spire 16 mm.; 6 tours de spire, apex très petit, brun foncé. Coquille ovoïdo-conique, à tours convexes, les deux derniers renflés, légèrement aplatis sous la suture, celle-ci est simple, régulière, légèrement crénelée à son extrémité (gérontisme?). Premiers tours post-embryon. irrégulièrement costulés inférieurement. Les tours suivants sont ornés de stries plus fortes vers la suture où elles sont nettement rétro-courantes. Sur les tours, au début, elles sont peu marquées et se croisent avec le système spiral

à lignes espacées, ondulées, produisant une malléation à grosses mailles obsolètes. Sur le pourtour et dans le prolongement de la suture courent quelques lignes spirales plus fortes. La couleur externe est d'un fauve mastic d'apparence prulineuse et non pas olivâtre comme la représente DELESSERT, pl. 32, fig. 10. L'ouverture est plus piriforme que semi-lunaire. Labre mince extérieurement, s'épaississant avant le début de la columelle. Celle-ci est munie d'un funicule faiblement hélicoïdal qui obstrue l'ombilic en grande partie. Sitôt après, le calus pariétal, très épais, s'étale largement sur l'avant-dernier tour, sa limite externe revêt exactement la forme d'une accolade bordée d'un liseré brun orangé foncé, tandis que le reste du calus est presque blanc. Toute la cavité est teintée de fauve violacé et non pas de violet comme le représente DELESSERT, *loc. cit.*

Notre ex. est certainement celui figuré par DELESSERT, sa forme, à défaut de sa coloration, est très exactement rendue. Les auteurs qui ont donné des figures de l'espèce ont assez rarement pris des ex. réellement très voisins de celui de Lk. Ils montrent presque tous des coquilles trop coniques ou trop petites, c'est me semble-t-il le cas de PHILIPPI, in *Mart. et Chemn.*, pl. 8, fig. 3, REEVE n° 34 et des figures données par TRYON, vol. 8, p. 44. pl. 19, fig. 88.

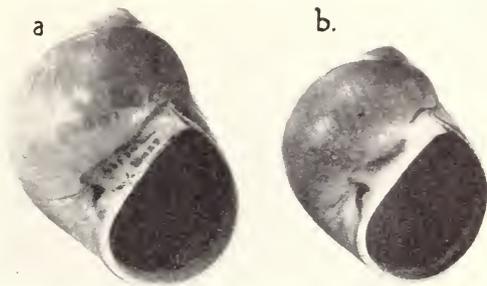


FIG. 184

Ainsi que le dit PHILIPPI la figure de QUOY et GAIMARD, *Astrolabe*, pl. 66, figs. 13-15 ne me semble rien avoir de commun avec l'espèce de Lk. Il ne serait pas surprenant par contre que les mêmes auteurs aient créé l'espèce *N. microstoma* Q. et Gaim. pour une forme fruste de *N. plumbea* Lk. comme l'admet TRYON, vol. 8, p. 45. Dans la coll. Récluz nous possédons une coquille déterminée *N. lamarekii* Récluz in « la Propagande »<sup>1</sup> provenant de Callao (Eydoux et Souleyet) qui est, à n'en pas douter, un ex. parfaitement conforme à notre *Nat. plumbea* Lk. Je ne sais s'il s'agit d'une erreur de détermination ou d'étiquetage, mais, si la provenance est exacte il serait surprenant de trouver cette espèce à Callao, et en Australie, pays indiqué par la plupart des auteurs. Je figure (fig. 184 b) cette coquille de RÉCLUZ à côté du Type présumé de LK.

*Natica ampullaria* Lk., vol. 6, part. 2, p. 199, n° 9; habite ?; mon cabinet; diam. transv. 20 l. (= 45 mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève, 2 ex. avec une étiquette de Lk. puis, sur une seconde, « *N. ampullaria* Lk. = *N. monilifera* Lk. var. » Le n° 1 (fig. 185 a) mesure: alt. 48; diam. 44½; alt. spire 18; alt. apert. 32½<sup>2</sup>; diam. apert. 20 mm.; le plan de l'ouverture fait un angle d'environ 25° avec l'axe; 6 tours de spire fortement renflés, presque étagés, suture simple. Coquille turbinée, renflée. Tours montrant sous la suture un aplatissement de 5 mm. de large limité par une flexion des lignes d'accroissement. Celles-ci sont très denses mais leur relief est peu marqué. Les lignes spirales forment un réseau élégant, à la loupe elles sont au nombre de 10 par millimètre. A partir du 3<sup>me</sup> et sur les deux tours suivants, la spire est ornée d'une série régulière de taches brunes en forme d'accent grave, elles disparaissent complètement sur le reste des tours. La couleur de fond est fauve très clair avec des zones longitudinales légèrement plus foncées. L'ornementation donne à la surface un aspect soyeux plutôt que brillant. L'ouverture est grande, son labre légèrement meulé devait être mince. La columelle arrondie, épaisse, est

<sup>1</sup> M. RANSON a bien voulu chercher à la Bibliothèque nationale, ce qu'était le journal la « Propagande » cité par RÉCLUZ. Il s'agit d'un périodique qui vécut dix-huit mois (1840).

<sup>2</sup> Mesurant au pied à coulisse la hauteur de la spire et celle de l'ouverture, la somme de ces valeurs correspond rarement à la hauteur de la coquille prise dans l'axe. Les deux premières mesures doivent être prises à titre indicatif seulement.

dépourvue de funicule. Le calus se replie faiblement sur l'ombilic, laissant voir l'entonnoir ombilical profond de 5 mm. de diam. à son ouverture. Le calus pariétal est mince, porcelané, très finement chagriné, maculé de taches allongées couleur rouille. La cavité est fauve avec une bande plus claire parallèle au bord labial. Le second ex. (fig. 185 b)<sup>1</sup>, semblable en tous points au premier est de

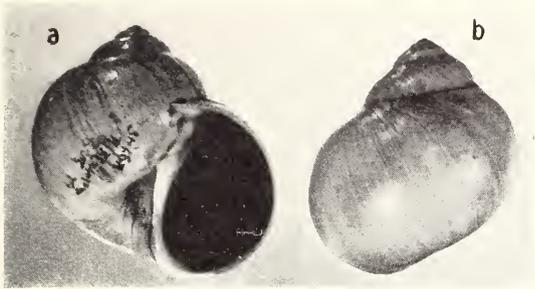


FIG. 185

taille moindre, alt. 44; diam. 39; spire alt. 16; alt. apert. 31; diam. apert. 17 mm. Notre premier ex. est celui figuré, très exactement pour la forme, par DELESSERT, pl. 32, fig. 11, par contre le dessinateur a complètement omis de représenter les taches radiales brunes du début de la spire qui indiquent une parenté étroite avec *N. monilifera* Lk. = *catena* Cost. Cette opinion est celle de RÉCLUZ et de DESHAYES, par contre PHILIPPI, in *Mart. Chemn.*, p. 50 et TRYON, vol. 8, p. 41, estiment que *N. ampullaria* Lk. est synonyme de *N. heros* Say. Si la diagnose de Lk. avait été plus explicite et le dessin de DELESSERT plus complet, je pense que ces deux auteurs se seraient rangés à l'avis de DESHAYES et RÉCLUZ. *N. ampullaria* est voisine ou représente une variété de *N. monilifera* Lk., elle serait donc originaire des mers d'Europe plutôt que nord américaine (*heros* Say).

**Natica canrena** L., ap. LK., *An. s. vert.*, vol. 6, part. 2, p. 199, n° 10; Océan indien ?; mon cabinet; diam. transv. 20 l. (= 45 mm.); mss. 4 ex. — Coll. Lk. Genève, 4 ex. dont un est celui figuré, très

<sup>1</sup> Les taches couleur rouille du sommet de la spire s'aperçoivent sur la fig. 185 b, elles ne sont malheureusement pas apparentes sur la fig. 185 a.

exactement, bien que légèrement agrandi, par l'*Encyclop.*, pl. 453, fig. 1. La question de savoir exactement ce que LINNÉ a voulu nommer *N. canrena* a été traitée par DESH. *An. s. vert.*, 2<sup>e</sup> édit., vol. 8, p. 633, de même que par HANLEY in *Ipsa linnaei conch.*, p. 392; je ne suis pas en mesure d'en faire la critique et me borne simplement à signaler que nous possédons l'ex. de ce que Lk. considérait à tort ou à raison comme le *canrena* de Lin. Les dimensions de la coquille en question sont: alt. 45; diam. 42; alt. spire 11; alt. apert. 37 mm.; 4½ tours. Coquille fauve avec des maculations spirales et axiales variées, plus foncées. Funicule obturant toute la portion inférieure de l'ombilic. Opercule calcaire épais, marqué de 9 sillons spiraux très prononcés partant d'un nucléus placé très bas à gauche. Face inférieure plane, rappelant une grosse coquille de *vitrina*, vue par dessus.

***Natica cruentata*** Gmel., ap. LK., *An. s. vert.*, vol. 6, part. 2, p. 199, n° 11; l'océan Indien ?; mon cabinet; diam. transv. 20 l. (= 45 mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex. (**fig. 186**) avec une étiquette de R. LK., puis une autre, plus récente: *N. hebraea* Martyn (édit. CHENU, pl. 37, fig. 3 a). Cet ex. unique mesure: alt. 48; diam. 45; alt. spire 10; alt. apert. 39; diam. apert. 21 mm.: 5 tours. Coquille presque globuleuse, à tours ultimes très renflés et à spire très déprimée. Suture simple, régulière. Tours aplatis à leur surface supérieure. La coquille ne laisse voir distinctement ni les lignes axiales, ni les spirales mais un fin granulé produit par la rencontre des deux systèmes. Les lignes axiales sont par contre fortement marquées autour de l'entonnoir ombilical. Ouverture très grande, semi-lunaire, labre mince, bordé intérieurement d'une large bande blanche; le reste de la cavité est brun-violet avec deux zones spirales claires vers la base. Début de la columelle fortement épaissi et formant un bourrelet droit sur lequel se soude au milieu de l'ombilic un cordon funiculaire assez grêle à spirale peu accentuée. L'ombilic, bien ouvert, persiste sous forme d'un demi-anneau. Le calus pariétal est court, épais, à limite externe concave. La cavité ombilicale est uniformément fauve clair tandis que la couleur de fond de la coquille est blanc-beige; elle est revêtue de très nombreuses taches brunes inégales, ordinairement petites sauf sur trois zones spirales, supérieure, moyenne et inférieure, où les macules deviennent coalescentes en flammes irrégulièrement axiales.

Les premiers tours sont bordés sur la suture d'un liseré violâtre. La synonymie de cette espèce est presque aussi confuse que celle de la précédente. Certes, la coquille est assez semblable par l'arrangement de ses macules à *N. hebraea* Martyn, mais nous ne savons rien de l'ombilic de cette espèce. PHILIPPI, *Mart. et Chemn.*, p. 23, reste dans l'incertitude grâce aux diagnoses insuffisantes de

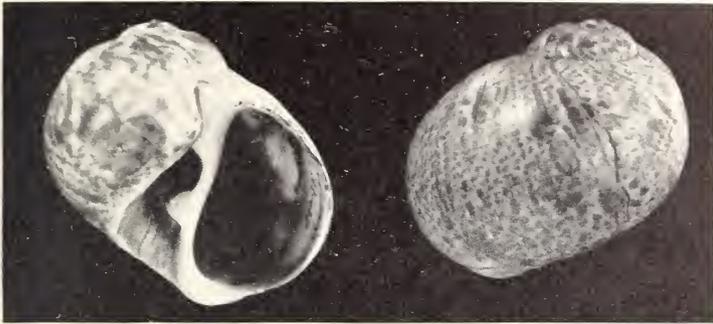


FIG. 186

CHEMNITZ, les figures de ce travail (figs. 1900-1901) n'ont presque rien de commun avec notre ex. Les auteurs, TRYON (vol. 8, p. 15) entre autre, mettent *N. cruentata* en synonymie de *fulminea* Gmel. La figure donnée par REEVE, n° 61 *a*, ne me semble pas appartenir à cette espèce car l'ombilic est privé de funicule. Nous ignorons l'habitat exact de l'espèce de LK. Quant aux répartitions données par les auteurs, vu leurs synonymies certainement partiellement inexactes, elles restent très douteuses.

***Natica millepunctata*** Lk., vol. 6, part. 2, p. 199, n° 12; océan Indien et Madagascar; mon cabinet; diam. transv. 18 l. (= 40½ mm.); mss. 3 ex. — Coll. Lk. Genève, 3 ex. avec étiquette de R. Lk., n° 1, alt. 47; diam. 43½; alt. spire 12; alt. apert. 38; diam. apert. 20 mm.; 5 tours de spire bombés, aplatis et fortement striés sous la suture. Tous les caractères énumérés dans l'espèce précédente (*N. cruentata* Lk.) s'appliquent exactement à *N. millepunctata*. La seule différence réside dans le mode de coloration, beaucoup plus régulier, consistant en de très nombreuses macules, petites, arrondies, couleur rouille, arrangées en quinconces plus ou

moins régulièrement. L'ombilic est identique à celui de *N. cruentata*, le funicule est un peu plus grêle. Le n° 2 (**fig. 187 a**) mesure: alt. 42; diam. 42; alt. spire 10; alt. apert. 35; diam. apert. 18 mm.;  $4\frac{1}{2}$  tours. Cet ex. est probablement celui qui a servi, dans l'*Encyclop.*, pl. 453, fig. 6 *a-b*, pour représenter le *N. stercus-muscarum*, nom auquel renvoie Lk. Le n° 3 (**fig. 187 b**) mesure:

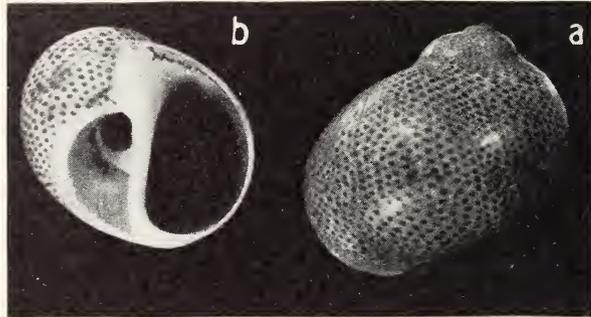


FIG. 187

alt. 39; diam. 38; à part ses macules nombreuses, arrondies, il montre d'une façon très obsolète la présence de deux fascies spirales plus claires. Les synonymes de *millepunctata* Lk. admis par TRYON, vol. 8, p. 15, et par PHILIPPI, in *Mart. et Chemn.*, p. 9, sont probablement exacts, le nom de *stercus muscarum* Gmel., accepté par PHIL., qui devrait avoir la priorité est considéré par TRYON comme un nom qui concerne seulement un individu jeune, aussi revient-il à l'appellation de Lk. *N. millepunctata*. L'habitat indiqué par Lk. est par contre inexact, c'est une espèce avant tout méditerranéenne.

***Natica helvacea*** Lk., vol. 6, part. 2, p. 200, n° 14; mon cabinet; habite ?; diam. transv. 14 l. (= 31 mm.), jeunes individus; mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève, 2 ex., avec une étiquette de Lk. « *Natica helvacea* nob.; Chemn. pl. 188, fig. 1896 a b et 1897 ». N° 1, (**fig. 188, 1**), alt. 31; diam.  $28\frac{1}{2}$ ; alt. spire 5; alt. apert.  $27\frac{1}{2}$ ; diam. apert. 13 mm.;  $4\frac{1}{2}$  tours; n° 2 (**fig. 188, 2**), alt. 33; diam. 31; alt. spire  $5\frac{1}{2}$ ; alt. apert. 29; diam. apert. 15; 5 tours. Ce dernier ex. d'après sa dimension, est le type de Lk. Ces deux échantillons

sont polis ou roulés. Leur forme est presque globuleuse, la spire ne formant qu'un cône très surbaissé, mais à tours nettement convexes. Sous la suture les lignes d'accroissement, assez fortes, se croisent avec un réseau spiral très serré, finement onduleux, très visible sur un des ex. La base de l'ouverture montre au début de la columelle un épaississement brusque, le labre, légèrement meulé, devait être mince. L'ombilic est largement ouvert, il est circonscrit par une sorte de bourrelet périombilical fortement strié longitudinalement. Sur un des ex. on aperçoit un funicule élargi n'obstruant pas l'ombilic, le calus pariétal émet une languette inférieure entourant partiellement l'ombilic, sa couleur est blanche avec deux bandes spirales fauves sous la commissure. La cavité est blanche, sauf au fond, où se marque par transparence une des bandes spirales fauves externe. Extérieurement la coloration est peu marquée; sous la suture se trouve une première zone spirale blanche suivie d'une bande fauve, sur un des ex. La

périphérie de la coquille est occupée par une large bande fauve clair: plus bas, une nouvelle bande blanche, bien délimitée est suivie d'une autre bande fauve. Le reste du tour, jusqu'à l'ombilic, est blanc pur. L'apex est brun-violet. Dans la collection Récluz les plus gros ex. atteignent 39 mm. de diam. Ils proviennent de Poulou-Penang et de Timor (Souleyet). Leurs opercules sont épais, calcaires, lisses, sauf 2-3 sillons spiraux qui suivent le bord externe. Le bord interne (gauche) est serriforme. La surface interne est recouverte d'une pellicule cornée, brillante, marquée de stries d'accroissement et de lignes spirales.

PHILIPPI et d'autres auteurs admettent le nom de *globosa* Chem. TRYON ne le retient pas, comme non conforme à la nomenclature,

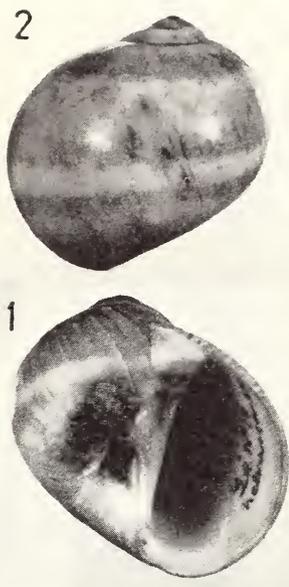


FIG. 188<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Dans la fig. 188 les numéros 1 et 2 ont été intervertis.

le nom de *globosa* n'étant qu'une partie de la diagnose originale de CHEMN. L'auteur américain pense que *N. helvacea* n'est peut-être qu'une variété de *N. rufo* de BORN *Test. caesar*, p. 398, pl. 17, figs. 3, 4 ?); en tout cas nos ex. sont plus semblables à la fig. donnée par TRYON, vol. 8, pl. 9, fig. 62, (*rufo*, ap. REEVE), que de la fig. 64 (*helvacea*, ap. REEVE).



FIG. 189

***Natica collaria* Lk.**, vol. 6, part. 2, p. 200, n° 15; habite ?; mon cabinet; diam. transv. 1 p. (= 27 mm.); mss. 4 ex. — Coll. Lk., Genève, 1 ex. (**fig. 189**) alt. 22; diam. 21; alt. spire 8; alt. apert. 17; diam. apert. 10 mm.;  $4\frac{1}{2}$  tours, les premiers sont convexes et légèrement aplatis sous la suture. Les suivants sont nettement enfoncés en forme de large rigole suturale dans laquelle les stries axiales se marquent fortement. Sur la périphérie du tour elles sont obsolètes, soulignées seulement par de nombreuses linéoles axiales fauves. La rigole est blanche, sur son épaulement sont disposées en une rangée des taches rougeâtres, rétrocurvées, en forme de virgules ou de petits chevrons irréguliers, plus denses vers le labre. Ouverture grande, à labre mince jusqu'au début de la columelle. Celle-ci laisse l'ombilic bien ouvert mais elle montre vers sa base un funicule grêle.

Le calus pariétal embrasse par sa base l'ombilic. La cavité interne est violacée; la columelle blanche. Autour de l'ombilic se place une large tache fauve. Dans les coll. Delessert et Récluz de nombreux ex., tout à fait semblables à celui de LK. atteignent 31 mm. de haut sur 29 de diam., plusieurs sont revêtus d'un enduit couleur rouille qui disparaît dans une solution d'acide oxalique; l'habitat indiqué est le Sénégal, aucun n'est muni de son opercule. Cette espèce est diversement interprétée par les auteurs, le renvoi de LK. à LISTER,

pl. 568, fig. 19 *a*, est inexact d'après PHILIPPI, in *Mart. et Chem.*, p. 20; en tout cas cette figure ne donne qu'une idée fautive de l'ombilic et de son funicule basal; par contre la fig. de PHIL., *loc. cit.*, pl. 2, fig. 22, est satisfaisante, elle représente un adulte. TRYON, vol. 8, p. 28, donne comme synonyme *N. labrella* Lk., *gambiae* Récluz et *obstructa* Menke. Je crois que c'est exact pour *N. labrella* Lk. C'est certainement une espèce voisine de la suivante *N. monilifera* Lk.; peut-être une variété.

***Natica monilifera* Lk.**, vol. 6, part. 2, p. 200, n° 16; habite ?; mon cabinet; diam. transv. 1 p. (= 27 mm.); mss. 4 ex. —



FIG. 190

Coll. Lk. Genève, 3 ex. non incrustés avec une étiquette de R. Lk. + 4 ex. dont 3 complètement recouverts d'une croûte brune à surface presque épineuse (hydroïdes), accompagnés d'une étiquette de Lk. « la bille d'agate Fav. Lister, pl. 568, fig. 19; Favanne, t. 11, fig. A, c'est la même coquille que la Salope mais non incrustée ». N° 1 (fig. 190, 1), alt. 30; diam. 28½; spire alt. 10; apert. alt. 21½; apert. diam. 12 mm.; 5½ tours de spire peu déprimés sous la suture ou la striation axiale, presque seule perceptible, est peu marquée. Couleur de fond fauve claire et blanche autour de l'ombilic. A une faible distance de la suture court une rangée spirale de petites taches en forme d'accents, rétrocurrentes, denses sur les tours postembryonnaires et espacées sur le pénultième, elles disparaissent sur le dernier tour où ne subsiste plus qu'une traînée rou-

gèâtre obsolète. L'ouverture est semblable aux coquilles précédentes, elle est blanche intérieurement. La columelle possède un funicule élargi placé très haut, dont la surface externe est coalescente avec le calus pariétal. Ce dernier est épais autour de l'ombilic, mince sur la paroi et porte un épaissement dentiforme sous la commissure. Ombilic ouvert, profond, sans bourrelet périombilical. Le n° 2 (**fig. 190, 2**) possède exactement les mêmes caractéristiques, alt. 28; diam. 27, il en est de même pour le n° 3, bleuâtre intérieurement. Les autres ex. mentionnés au début par Lk., complètement encroûtés, déjà de leur vivant, ont subi probablement sous l'influence des hydroïdes des modifications, les ouvertures sont déformées, presque triangulaires. Cette sorte de parasitisme doit être commun et c'est l'apparence brun sale qui a probablement donné lieu à l'ancienne appellation de FAVANNE: la Salope. Cette espèce est nord européenne mais également méditerranéenne et africaine occidentale.

**Natica labrella** Lk., vol. 6, part. 2, p. 201, n° 17; habite ?; mon cabinet; diam. transv. 13 l. (= 29 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex. (**fig. 191**) avec étiq. R. Lk., alt. 29; diam. 28½; alt. spire 8½; alt. apert. 22½; diam. apert. 13½ mm. C'est l'ex. figuré par DELESSERT, pl. 32, fig. 12 (légèrement agrandi). Nombre de tours 5, le premier est très petit et pointu, le dessus des tours est déprimé, horizontal, portant des stries axiales obliques très nettes; la striation est également forte en arrière du labre et sur le bourrelet périombilical. L'ornementation spirale est imperceptible, cependant l'ex., vu sous un fort grossissement, se montre revêtu d'un fin chagriné. La coquille est entièrement blanche, lactescente. Sur l'épaule du dernier tour se marque une série de chevrons roux dont 9 sont distincts. Ouverture grande, largement arrondie extérieurement et à la base. Labre mince (légèrement détérioré en haut). La columelle commence par un épaissement qui, en se bifurquant, donne d'une part le bourrelet périombilical bien délimité et d'autre part un funicule épais, placé très bas et obstruant toute la moitié inférieure de l'ombilic. Après un léger trajet rectiligne la columelle émet une lamelle étroite, embrassante, qui forme la base du calus pariétal. Celui-ci a sa limite extérieure concave. L'ouverture est violâtre à l'intérieur. DELESSERT donne à son ex. une coloration brunâtre périombilicale, elle

est produite par une incrustation caduque. Excepté DELESSERT (*loc. cit.*), il ne semble pas que la coquille de Lk. ait été examinée, DESHAYES, in Lk., 2<sup>e</sup> édit., vol. 8, p. 639, ne fait aucun commentaire sur l'espèce. PHILIPPI in *Mart. et Chemn.*, p. 68, admet l'espèce et la décrit d'après DELESSERT et un ex. de la coll. Gruner, différent du nôtre par une coloration plus marquée. Dans sa pl. 19, fig. 1 nous trouvons, comme synonyme de *labrella* Lk., reproduite de REEVE, n° 105, la figure de *N. gambiae* Récluz (espèce absente de la coll. de son auteur). Pour TRYON, vol. 8, p. 28, *N. collaria* Lk., *gambiae* Récl. et *labrella* Lk. sont des synonymes.

Dans les coll. Delessert et Récluz plusieurs ex. déterminés *labrella* Lk., provenant du Sénégal ou de l'Afrique occid. sont très voisins de notre type, mais plus colorés sur le dernier tour, soit par des lignes anastomosées soit par une teinte brun rouille, très forte mais superficielle (oxyde de fer ?). Il est certain que *N. labrella* Lk. représente une espèce voisine de *monilifera* Lk. et de *collaria* Lk.



FIG. 191

***Natica rufa*** (Born), ap. Lk., *An s. vert.*, vol. 6, part 2, p. 201, n° 18; Ile de France et Moluques; mon cabinet; diam. transv. 13 l. (= 29 $\frac{1}{4}$  mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève, 2 ex. avec une étiquette de Lk. « *Natica rufa nob.* Chemn. 5, t. 187, fig. 1874, 1875 ». Ex. n° 1 (**fig. 192, 1**) sans fascie périphérique blanche et une fascie infrasuturale; alt. 29; diam. 29; spire alt. 5; alt. apert. 24 mm.; 5 tours; ex. n° 2 (**fig. 192, 2**) avec une fascie blanche infrasuturale, une autre périphérique et une large région périombilicale blanche, alt. 32; diam. 30; spire 5; alt. apert. 28 mm.; 5 tours. A part le nombre des fascies, ces 2 ex. sont presque semblables, ils montrent lorsqu'on regarde la columelle de profil, dans le plan apertural une concavité marquée à leur

base. Dans le n° 1 l'ombilic est ouvert, sans funicule, tandis que le n° 2 en possède un très net, presque exactement semblable à l'ex. figuré par BORN, *Mus. Caesar.*, pl. 17, fig. 4.

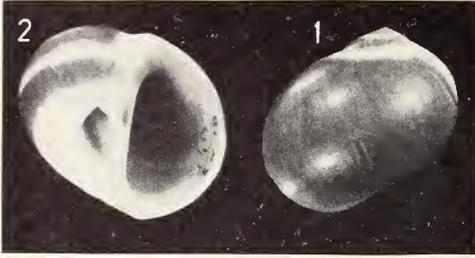


FIG. 192

Dans les coll. Delessert et Récluz se trouvent des ex. beaucoup plus gros, ceux provenant de Port-Louis (Ile Maurice) déterminés *N. spadicea* Gm., atteignent alt. 42 et diam. 41 mm.; leur coloration brune est plus diffuse et

même interrompue par des zones, blanches axiales. Un ex. de RÉCLUZ, provenant des Philippines atteint même 54 mm. de diam., montrant des caractères gérontiques accusés en arrière du péristome et à la commissure.

***Natica unifasciata*** Lk., vol. 6, part. 2, p. 201, n° 19; habite ?; mon cabinet; diam. transv. 13 l. environ (= 29 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex. (fig. 193) avec étiquette R. LK. C'est l'ex. figuré par DELESSERT, pl. 32, fig. 13, alt. 31; diam. 28; alt. spire 7; alt. apert. 24; diam. apert. 14 mm.; 4½ tours de spire. Coquille conique, à tours bombés, séparés par une suture régulière. Dessus des tours non déprimés. Ornementation axiale marquée sous la suture; les lignes spirales sont presque invisibles. Dès le second tour la spire porte une fascie spirale étroite blanc jaunâtre au quart supérieur; la suture est blanche, pruinée, la portion périombilicale est blanc jaunâtre également, tandis que le reste des tours porte une teinte de

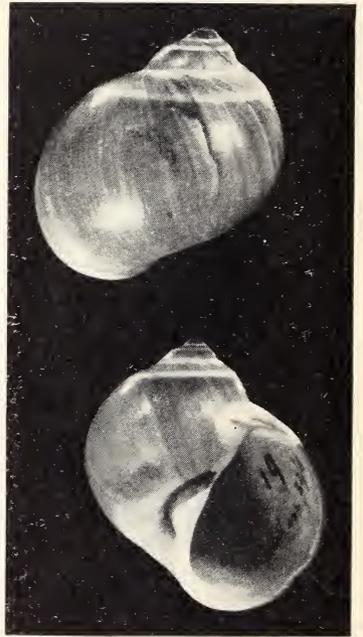


FIG. 193

fond brune violâtre, disposée irrégulièrement en fuseaux sur le dernier tour. Columelle portant un fort funicule qui obstrue en grande partie la cavité ombilicale. Le calus pariétal entoure par sa base l'ombilic; il a une limite externe concave très prononcée. Il est mince au centre et épaissi vers la commissure. Dans les coll. Delessert et Récluz de nombreux ex. proviennent des Sandwich, de Real Lejos et de Mazatlan. Un de ces individus mesure 45 mm. d'alt. et 37½ mm. de diam. Les opercules sont calcaires épais, ornés extérieurement d'un seul cordon suivant le bord péristomien. REEVE, n° 49, considère l'espèce comme valable; PHILIPPI, p. 24, met l'espèce en synonymie de *N. maroccana* (Chem.), les figures qu'il en donne ne ressemblent pas du tout à notre *unifasciata*. TRYON (vol. 8, p. 23, pl. 5, fig. 93) introduit notre espèce comme variété de *marochiensis* Gmel., non Lk., la figure est du reste la reproduction de l'individu très adulte de REEVE (*loc. cit.*).

***Natica lineata*** Lk., vol. 6, part. 2, p. 201, n° 20; habite ?; mon cabinet; diam. transv. 14 l. (= 31½ mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève, 2 ex. avec une étiquette de Lk. « *N. lineata nob.* Born, Mus. t. 17, fig. 1, 2; Lister t. 559, fig. 1 ». N° 1 (**fig. 194, 1**) alt. 31; diam. 29½, spire 7; alt. apert. 26; diam. apert. 14 mm.; 5 tours (le premier embryonnaire manque). N° 2 (**fig. 194, 2**) alt. 26; diam. 25; spire alt. 5; alt. apert. 22; apert. diam. 14 mm.; 4½ tours. Coquille légère un peu translucide, apex très petit, violacé; dernier tour très grand à ouverture large, semi-lunaire, la couleur de fond est d'un blanc un peu jaunâtre et bleuâtre vers le sommet. Sauf sous la suture, l'ornementation est presque nulle. Un des ex. a été poli, l'autre montré une surface mate sur laquelle on aperçoit seulement des lignes d'accroissement obsolètes. La surface est couverte de bandes axiales jaunes orangées, nombreuses (33-50 sur le dernier tour), droites ou flammées, parfois anastomosées ou dédoublées. Ces bandes s'interrompent brusquement autour de l'ombilic. Celui-ci est entouré par un entonnoir dont le bord est marqué par un angle très accentué. La cavité ombilicale est complètement obstruée dans sa moitié inférieure par un gros funicule hélicoïdal, blanc crème. La columelle, entre le funicule et le calus pariétal est mince, tranchante, non repliée. Le calus pariétal a sa limite externe concave, il est épais vers la commissure. L'ouverture est blanche, laissant transparaître les flammes externes.

Le plus grand ex. de la coll. Deless. atteint 48 de diam. et 47 mm. de hauteur, avec un dernier tour, très dilaté; il ressemble beaucoup à la figure donnée par BORX, pl. 17, fig. 1. Nous ne pos-

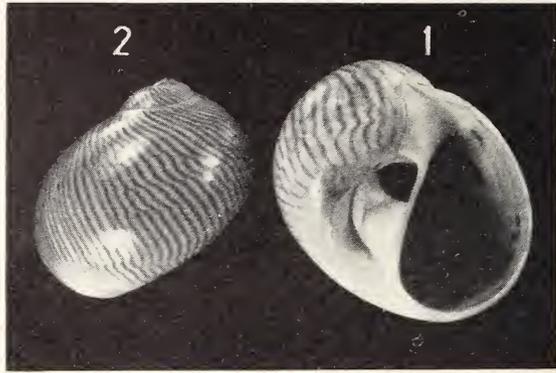


FIG. 194

sédons pas d'ex. munis de leurs opercules. Dans la coll. Récluz, la seule localité citée est Madras (BLANFORD). Les auteurs citent les Philippines et Amboine, mais ces localités sont douteuses pour PHILIPPI, in *Mart. Chem.*, p. 11.

**Natica maculosa** Lk., vol. 6, part. 2, p. 202, n° 22; mers de l'Inde; mon cabinet; diam. transv. 10 l. (= 22½ mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève, 3 ex. avec une étiquette R. Lk. et une autre de Lk. «Natrice des Indes orientales». N° 1 (fig. 195, 1) alt. 26; diam. 21½; spire 8½; alt. apert. 18½; diam. apert. 10 mm.; 6 tours de spire. Coquille conique, turbinée, à tours régulièrement convexes, fortement striés sous la suture, presque lisses sur le reste des tours; ornementation spirale presque invisible. Apex très petit, brun violâtre; la couleur de fond est blanc crème, les tours sont maculés de taches brun-rouge, arrangées en lignes axiales, parfois coalescentes ou en chevrons, surtout en arrière du péristome. Ces taches n'atteignent pas la région ombilicale. Ouverture piriforme; péristome mince. La columelle, peu épaisse à sa base, blanche, porte un funicule obstruant l'ombilic et ne laissant subsister qu'une fente arquée, à gauche. Calus pariétal peu développé, épaissi à la commissure. Le test est solide, opaque, il est

blanc dans sa cavité. Cet ex. est figuré par DELESSERT, pl. 32, fig. 14. Les deux autres ex. sont de taille plus faible, ils présentent les mêmes caractères que le premier, un des échantillons n'appar-

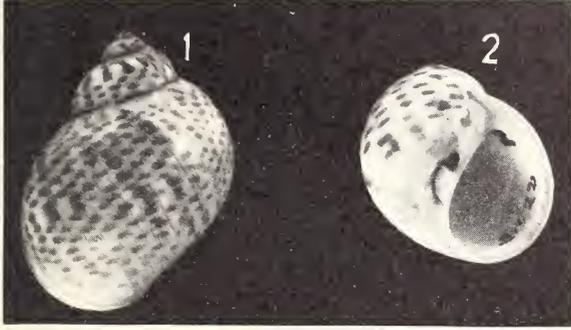


FIG. 195

tient probablement pas à la coll. Lk. Le n° 2 (fig. 195, 2) mesure: alt. 21; diam. 17; alt. apert. 15; le n° 3, alt. 19; diam. 16; alt. apert. 14½ mm.

PHILIPPI, *Mart. Chemn.*, p. 20, se rapportant à l'opinion de DESH. (in *Lk. an. s. vert.*, édit. 2, vol. 9, p. 641) renvoie pour notre esp. à *N. pellis tigrina* Chemn. Il fait remarquer que la figure de cette espèce in *Chemn.*, 1<sup>re</sup> édit., pl. 187, figs. 1892-93 est assez différente de celle de DELESSERT, pl. 32, fig. 14, surtout pour la hauteur de la spire. En examinant le type et ces figures, cette différence ne me semble pas importante et je crois qu'elle tient surtout à la position des ex. figurés par Chemn. Par contre, si la figure de Chemn. est exacte, la bouche est trop dilatée en haut et trop anguleuse en bas ce qui n'est pas le cas pour les ex. de Genève, qui ne portent également pas trace de coloration bleue. Dans la coll. Récluz un gros ex. de 31 mm. de haut porte Cayenne comme provenance, tandis que d'autres viennent de Pondichéry, Ceylan et Batavia. TRYON, vol. 8, p. 16, cite séparément *N. maculosa* Lk. et *N. pellis tigrina* Ch.

*Natica castanea* Lk., vol. 6, part. 2, p. 202, n° 24; la Manche; mon cabinet; diam. transv. 8½ l. (= 19 mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex. avec une étiquette de Lk. « de la Manche ». Alt. 22; diam. 19½; spire alt. 8; alt. apert. 17; diam apert.

9½ mm.; 6 tours. C'est l'ex. figuré par DELESSERT, pl. 32, fig. 15, mais avec un apex trop mucroné. DESH. in LK., 2<sup>e</sup> édit., vol. 8, p. 642, ajoute la fig. de BLAINVILLE, pl. 36 bis, fig. 4. Puis, p. 625, il indique, d'après RÉCLUZ, qu'il s'agit d'une esp. synonyme de *N. monilifera* Lk. En examinant notre ex. il m'est en effet impossible de trouver des caractères différentiels entre les deux espèces. La spire est un peu plus pointue que la plupart des *monilifera*, mais cette coquille, revêtue sur son côté dorsal seulement par un enduit ferrugineux, montre sous ce revêtement les taches infra-suturales caractéristiques qui bordent les tours de *N. monilifera*.

**Natica marochiensis** Gmel. ap. LK, *An. s. vert.*, vol. 6, part. 2, p. 203, n° 25; Côtes du Maroc, Antilles et Guyane; mon cabinet; diam. transv. envir. 9 l. (= 20 mm.); mss. 9 ex. — Coll. Lk. Genève, 9 ex. avec étiquette R. LK. Il n'est pas possible de distinguer quels sont les ex. provenant de la Mer des Caraïbes et ceux du Maroc, mais dans la coll. Récluz se trouvent, entre autres, 3 ex. déterminés *Nat. cayenensis* Récluz (*J. de Conch.*, vol. 1, pl. 14, fig. 6). Or, en examinant les ex. de la coll. Lk. il me semble pouvoir les séparer en deux groupes distincts d'après leurs tours embryonnaires. Dans le premier groupe les apex sont gros, paucispirés, dans le second ils sont au contraire très petits et à tours serrés multispirés d'apparence submucronée. Les ex. de *cayenensis* de Récluz sont nettement du groupe n° 1; je suppose que ces ex. proviennent donc de la région caraïbe. Voici un tableau de dimensions des ex. de Lk. pour les deux groupes:

	Alt.	Diam.	Alt. spire	Alt. apert.	Diam. apert.	Tours	Remarque	
Paucispirés à gros apex	1	23	19,5	10	18	10	4	(fig. 196, 1) (fig. 196, 2)
	2	21,5	18,5	9	16,5	9,5	4½	
	3	22,5	18	8,5	16,5	9,5	4½	(fig. 196, 4) (fig. 196, 5)
Multispirés submucronés	4	27	23,5	8	21	13	5½	
	5	24	20	7	18	12	5	
	6	22	19	6	17	10	5	—
	7	24	21	9	18	11	5	—
	8	21	19	7	16	10	5	—
	9	19	16	5	14	8,5	5	—

Dans les deux groupes les caractères d'ornementation et de coloration sont presque identiques, les individus 1 et 2 sont plus

corrodés et fauve clair, tandis que les autres, mieux conservés, portent des macules plus étendues ou flammées brunes-violettes, avec une couleur de fond grise-violette. Les ex. de Lk. sont dépourvus d'opercule, plusieurs ex. de RÉCLUZ en sont munis. Pour une coquille sénégalaise par exemple il se présente extérieurement comme une lame calcaire porcelanée, semi-lunaire, faiblement concave, avec le bord labial doublé d'un unique sillon spiral. Le nucléus est masqué par une concrétion calcaire, à bords incertains. Au dessous, l'opercule est tapissé d'une membrane jaune montrant avec netteté une spire de 5 tours à nucléus très serré.

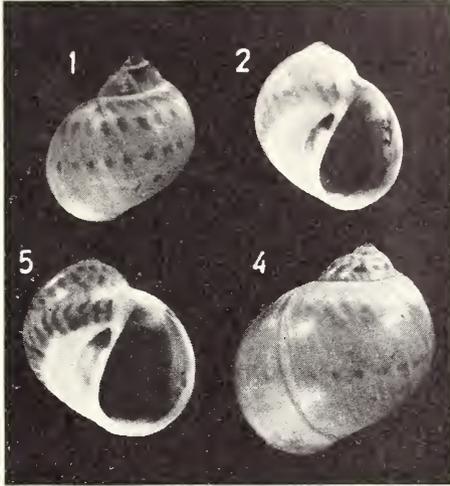


FIG. 196

La synonymie de cette espèce est très difficile à établir avec quelque certitude. Pour PHILIPPI, p. 100, il n'y a pas de doute que *N. marochiensis* Lk. est synonyme de *Natica glaucina* (L.) des côtes de l'Europe (et de l'Afrique ?). Je me suis borné à signaler la différence que je trouve frappante entre les deux groupes et à en publier quatre photographies.

**Natica arachnoidea** Gmel., ap. Lk., *An. s. vert.*, vol. 6. part. 2, p. 203, n° 26; habite ?; mon cabinet; diam. transv. 10 l. (= 22½ mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève, 3 ex., avec une étiquette de R. Lk.

	Alt.	Diam.	Alt. spire	Alt. apert.	Diam. apert.	Tours
N° 1 . . .	25	23	4	21½	11	5
N° 2 . . .	24	22½	3	22	10	5
N° 3 . . .	24	22½	4	21	10	5

Lk., *loc. cit.*, renvoie à CHEMN., t. 5, pl. 188, figs. 1915-1916, figures qui ne ressemblent que fort peu aux ex. de Genève; dans la 2<sup>e</sup> édit. de LK., DESH., vol. 8, p. 643 donne, en plus, comme référence *Nerita punctata* Chemn., pl. 197, figs. 1903-1904, qui sont alors extrêmement voisines de nos ex. Cette synonymie avait été en outre acceptée par PFEIFFER, 1840, in *Kritisch. Register zu Martini und Chemn. Konchylien Kabinet*, p. 107. (*punctata* Sw.)

**Natica zebra** Lk., vol. 6, part. 2, p. 203, n<sup>o</sup> 27; Océan des Moluques; mon cabinet; diam. 10 l. envir. (= 22½ mm.); mss. 3 ex. — Coll. Lk. Genève, 3 ex., avec une étiquette R. Lk.

	All.	Diam.	Spire	All. apert.	Apert. diam.	Tours	
N <sup>o</sup> 1 . . . . .	26	26	5	21	13	5	(fig. 197, 1)
N <sup>o</sup> 2 . . . . .	21	22	4	17	10	5	(fig. 197, 2)
N <sup>o</sup> 3 . . . . .	16	17	3	13	8	4	

Les 3 coquilles, ayant été polies, sont brillantes, la suture est finement canaliculée et crénelée au dernier tour. Celui-ci est déprimé et fortement strié radialement à son sommet, plus faible-

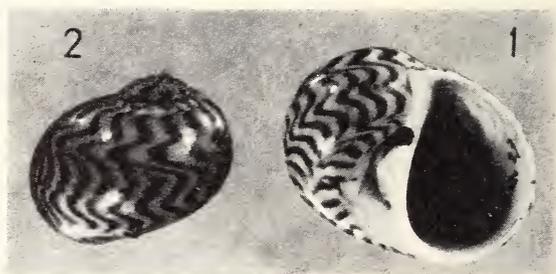


FIG. 197

ment autour de l'ombilic. La couleur de fond est blanche, bleuâtre sur les premiers tours. De nombreuses flammes brunes radiales en zigzags ornent la surface, ces taches montrent généralement 5 trajets rétrocurrents. Le plus prononcé se trouve sur la périphérie, les plus petits à la suture et vers l'ombilic. La bouche est

semi-lunaire et non pas comme la représente la figure à laquelle renvoie Lk. (CHEMN., 1<sup>re</sup> édit., pl. 187, fig. 1886, qui ne montre pas d'ombilic). La columelle est blanc pur, épaissie à sa courbure basale, elle porte un gros funicule semi-circulaire qui ne laisse subsister de l'ombilic qu'un demi-anneau. Calus pariétal épais, à limite externe concave. La cavité aperturale est blanc jaune, laissant transparaître les macules externes. La meilleure figure à laquelle renvoie Lk. est certainement celle de LISTER, pl. 561, fig. 7. D'après les dimensions de nos ex. ce serait notre n° 2 (fig. 197, 2) qui serait le Type mesuré par Lk.

**Natica zonaria** Lk., vol. 6, part. 2, p. 203, n° 28; habite ?; mon cabinet; diam. transv. 8 l. (= 18 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, aucun ex. de cette espèce n'existe dans la coll. Lk. et parmi ceux de la coll. Delessert aucun ne peut se rapporter exactement à la figure 2 *a-b* de la pl. 453, de l'*Encyclopédie* à laquelle renvoie Lk. Dans la coll. Récluz se trouve un ex. de 17 mm. de haut et de diam. qui ressemble à l'ex. indiqué ci-dessus. C'est, ainsi que l'ont fait remarquer DESHAYES, PHILIPPI et TRYON, une espèce très voisine de *N. alapapilionis* Chemn. et *N. taeniata* Menke. Elle proviendrait alors de l'Océan indien ou du Pacifique.

**Natica chinensis** Lk., vol. 6, part. 2, p. 204, n° 29; Chine, Moluques; mon cabinet; diam. transv. 10 l. (= 22½ mm.); mss. 5 ex. — Coll. Lk. Genève. 3 ex., avec une étiquette R. Lk.

	Alt.	Diam.	Spire	Alt. apert.	Apert. diam.	Tours	
N° 1 . . .	22½	21	4	19	9½	4½	(fig. 198, 1)
N° 2 . . .	18	18	4	16	9	4	ex. blanc, fruste
N° 3 . . .	18	16½	4	16	8	4	(fig. 198, 2)

L'ex. n° 1 est probablement celui figuré dans l'*Encyclopédie*, pl. 453, fig. 3. Les tours ne sont pas déprimés sous la suture où ils portent des stries bien marquées, obliques; il en est de même autour de l'ombilic où se forme un bourrelet obsolète. La coquille est blanche, avec des maculations que montre notre cliché.

La columelle avec son gros funicule est blanche tandis que le fond de l'ouverture est lavé de violet clair sous la commissure. Celle-ci est très empâtée par le calus pariétal. Ainsi que le montre notre **fig. 198, 1** l'apex est déprimé, à tours serrés. D'après TRYON, vol. 8, p. 20, l'espèce habite Singapour, la Chine, les Philippines

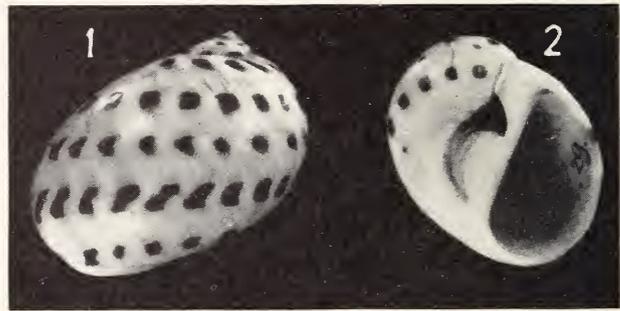


FIG. 198

et les Iles Viti. DAUTZENB. *J. de Conch.*, 1923, p. 51, cite l'espèce de diverses localités malgaches. La coll. Récluz renferme 17 ex. sous le nom de *canrena* L. var. Le plus grand provient d'Amboine, il est pourvu de son opercule plan, gravé extér. de 8 côtes spirales vers le péristome; leurs extrémités se marquent en dents de scie sur le bord columellaire. Nucléus couvert par un calus bosselé. A la face intérieure on remarque une spire de 4 tours environ. Cet opercule ressemble beaucoup à celui figuré par RÉCLUZ (*J. de Conch.*, vol. 1, pl. 14, fig. 10, pour *N. zonalis* Récluz.

***Natica javanica*** Lk., vol. 6, part. 2, p. 204, n° 30; Java (MR. LESCHENAULT); mon cabinet; 8 l. de diam. transv. (= 18 mm.) et 9½ l. diam. longit. (= 22 mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 1 ex., avec une étiquette R. Lk. et une autre de Lk. « de Java, Laichenau »; alt. 18; diam. 14½; spire alt. 6; alt. apert. 13½; apert. diam. 9 mm.; tours 4½. Notre unique ex. qui est probablement un jeune, correspond mal, par ses dimensions avec les données de Lk. Cette espèce, figurée dans DELESSERT, pl. 32, fig. 16, est également plus grande et diffère par le galbe de notre ex. En le comparant avec des *N. pellis tigrina* Ch. et des *N. maculosa* Lk. il me semble certain qu'il s'agit

de l'une de ces espèces, probablement une variété de *maculosa*. C'est du reste ce que pensent TRYON, PHILIPPI et RÉCLUZ. Les ex. de la coll. de ce dernier proviennent de Pondichéry et de Java.

**Natica cancellata** Gmel., ap. Lk., *An. s. vert.*, vol. 6, part. 2, p. 204, n° 31; Antilles; mon cabinet; diam. 9 l. (= 20 mm.); mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève, 2 ex., avec étiquette R. Lk. (fig. 199), de 19 mm. de diam. et 20 mm. de haut; spire alt. 5½ mm.; 4 tours. Il est surprenant de voir que les figures de cette espèce, exception faite pour REEVE, n° 95, ne donnent qu'une idée très imparfaite de l'ornementation externe; c'est la raison pour laquelle j'ai essayé de donner une meilleure figuration de l'ombilic et surtout de la surface cancellée.

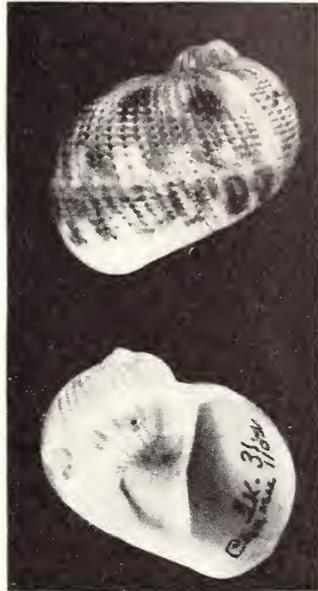


FIG. 199

**Janthina exigua** Lk., vol. 6, part. 2, p. 206, n° 2; habite ?; mon cabinet; diam. transv. 3¼ l. (= 7¾ mm.); mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève, 3 ex., dont deux en mauvais état, accompagnés d'une étiquette R. Lk. Les deux individus suffisamment complets pour pouvoir être mesurés ont:

	Alt.	Diam.	Spire alt.	Apert.	Diam. apert.	Tours	
N° 1 . . . . .	11	9	4	8	8	6	(fig. 200, 1)
N° 2 . . . . .	10	8	4	—	—	6	(fig. 200, 2)

Ce qui caractérise l'espèce, c'est surtout la hauteur de la spire, la grandeur de l'ouverture très dilatée à sa base, la hauteur de la columelle rectiligne et subverticale dans toute sa partie libre; enfin l'ornementation axiale formée de fortes côtes qui, à leur départ, donnent une crénelation accentuée à la suture.

Chacune de ces côtes dessine sur le dernier tour un seul chevron très marqué rétrocurrent dont le sommet occupe exactement la périphérie du tour dans le prolongement de la suture. Ce chevron se marque sur le labre par une forte sinuosité que l'état de nos ex.



FIG. 200

ne montre pas (voir TRYON, I, vol. 9, pl. 10, figs. 17-22). La coquille, très fragile, est violette avec une bande spirale blanche accompagnant la suture. La base du labre forme avec la columelle un angle prononcé droit ou même subaigu. La perforation ombilicale est presque imperceptible. Sur deux des ex. les tours embryonnaires manquent. Persistants sur le n° 1, ils se montrent sous forme d'une minuscule petite coquille vitreuse, presque styliforme, complètement lisse, dont l'axe est nettement dévié par rapport au reste de la coquille. Il est impossible de dire si nous possédons l'ex. figuré dans l'*Encyclopédie*, pl. 456, fig. *a-b*, parce que trop imparfaitement rendu. Il est curieux de voir que dans sa diagnose spécifique Lk. ne fait pas mention du sinus péristomien. D'après TRYON (*loc. cit.*) l'espèce habite l'Australie, la côte occid. de l'Amérique, Cuba, Madère et les Iles Bourbon, etc.

(A suivre.)

# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD

Conservateur de zoologie et malacologie

et

ÉMILE DOTRENS

Conservateur de zoologie des vertébrés  
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.



GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1953

# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 60. En cours de publication.

	Pages
N° 1. Emile GUYÉNOT et Mathilde DANON. Chromosomes et Ovocytes de Batraciens. Etude cytologique et au microscope électronique. Avec les planches 1 à 6, et 67 figures dans le texte .	1
N° 2. G. MERMOD. Les Types de la Collection Lamarek au Muséum de Genève. Mollusques vivants, IV. Avec 47 figures dans le texte . . . . .	131
N° 3. Jacques DE BEAUMONT. Le genre <i>Olgia</i> Radoszk. ( <i>Hym. Sphecid.</i> ). Avec 14 figures dans le texte . . . . .	205
N° 4. Robert MATHEY. Les Chromosomes des Muridae. Révision critique et matériaux nouveaux pour servir à l'histoire de l'évolution chromosomique chez ces rongeurs. Avec les planches 1 à 4 groupant 84 microphotographies, 98 figures et 5 schémas dans le texte . . . . .	225
N° 5. M. THIÉBAUD. Les espèces du groupe du <i>Cyclops strenuus</i> constatées en Suisse. Avec 20 figures dans le texte . . . . .	285
N° 6. Vassili KIORTSIS. Potentialités du territoire patte chez le Triton (adultes, larves, embryons). Avec 38 figures dans le texte . . . . .	301

---

## Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 60.—

Union postale Fr. 65.—

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

## ERRATUM

Par suite d'une erreur commise à l'imprimerie durant le brochage du fascicule 1 du tome 60, la dernière feuille (pages 203 et 204) du travail n° 2 de M. G. Mermod: « Les types de la collection Lamarck au Muséum de Genève, Mollusques vivants, IV. », a été omise.

Elle est adjointe, ci-incluse, dans le fascicule 2, munie d'un onglet collant qui permettra de la mettre en place à la fin du fascicule 1.



## Liste des espèces mentionnées dans la quatrième partie.

Afin de pouvoir se rendre compte du contenu de chacune des parties de ce travail, nous avons établi une liste courante renvoyant aux figures et à la pagination du présent fascicule.

Nom donné par Lamarck An. S. Vert., vol. 6, part. 2	Pages tome 60 1953	N° de la figure *
<i>Navicella elliptica</i> Lk. (Encyclop.) . . . . .	131	154
<i>Navicella lineata</i> Lk. . . . .	133	155
<i>Navicella tessellata</i> Lk. . . . .	134	156
<i>Neritina zigzag</i> Lk. . . . .	135	157
<i>Neritina gagates</i> Lk. . . . .	137	158
<i>Neritina lugubris</i> Lk. . . . .	139	159
<i>Neritina brevispina</i> Lk. . . . .	140	160
<i>Neritina crepidularia</i> Lk. . . . .	142	161
<i>Neritina auriculata</i> Lk. . . . .	144	162
<i>Neritina dominguensis</i> Lk. . . . .	145	163
<i>Neritina fasciata</i> Lk. . . . .	147	164
<i>Neritina lineolata</i> Lk. . . . .	149	165
<i>Neritina semiconica</i> Lk. . . . .	151	166
<i>Neritina strigilata</i> Lk. . . . .	153	167
<i>Neritina meleagris</i> Lk. . . . .	153	168
<i>Neritina boetica</i> Lk. . . . .	154	169
<i>Nerita exuvia</i> Lk. (non L.) . . . . .	156	170
<i>Nerita undata</i> L. (ap. Lk.) . . . . .	157	171
<i>Nerita chlorostoma</i> Lk. . . . .	159	172
<i>Nerita chamaeleon</i> L. = <i>bizonalis</i> Lk.) . . . . .	161	173
<i>Nerita ascensionis</i> L. (ap. Lk.) . . . . .	162	174
<i>Nerita malaccensis</i> Gm. (ap. Lk.) . . . . .	163	175
<i>Nerita lineata</i> Chemn. (ap. Lk.) . . . . .	166	176
<i>Nerita scabricosta</i> Del. non Lk. . . . .	167	177
<i>Nerita signata</i> Macleay in Lk. . . . .	169	178
<i>Natica glaucina</i> Lk. (non L.) . . . . .	171	179
<i>Natica mamillaris</i> Lk. (non L ?) . . . . .	173	180
<i>Natica melanostoma</i> Gm. et var. <i>maura</i> (ap. Lk.) . . . . .	176	181
<i>Natica aurantia</i> Lk. . . . .	178	182
<i>Natica conica</i> Lk. . . . .	179	183
<i>Natica plumbea</i> Lk. . . . .	180	184
<i>Natica ampullaria</i> Lk. . . . .	182	185
<i>Natica canrena</i> L. (ap. Lk.) . . . . .	183	—
<i>Natica cruentata</i> Gmel. (ap. Lk.) . . . . .	184	186
<i>Natica millepunctata</i> Lk. . . . .	185	187
<i>Natica helvacea</i> Lk. . . . .	186	188
<i>Natica collaria</i> Lk. . . . .	188	189
<i>Natica monilifera</i> Lk. . . . .	189	190

Nom donné par Lamarck An. S. Vert., vol. 6, part. 2	Pages tome 60 1953	N° de la figure *
<i>Natica labrella</i> Lk. . . . .	190	191
<i>Natica rufo</i> Born. (ap. Lk.) . . . . .	191	192
<i>Natica unifasciata</i> Lk. . . . .	192	193
<i>Natica lineata</i> Lk. . . . .	193	194
<i>Natica maculosa</i> Lk. . . . .	194	195
<i>Natica castanea</i> Lk. . . . .	195	—
<i>Natica marochiensis</i> Gmel. (ap. Lk.) . . . . .	196	196
<i>Natica arachnoidea</i> Gmel. (ap. Lk.) . . . . .	197	—
<i>Natica zebra</i> Lk. . . . .	198	197
<i>Natica zonaria</i> Lk. . . . .	199	Manque
<i>Natica chinensis</i> Lk. . . . .	199	198
<i>Natica javanica</i> Lk. . . . .	200	—
<i>Natica cancellata</i> (Gmel.) (ap. Lk.) . . . . .	201	199
<i>Jcnthina erigua</i> Lk. . . . .	201	200

\* La numérotation des figures fait suite à la Partie III (*Rev. suisse Zool.*, tome 59, 1952, p. 23-97).

## Le genre *Olgia* Radoszk. (*Hym. Sphecid.*)

par

**Jacques de BEAUMONT**

Avec 14 figures dans le texte.

En 1877, RADOSZKOWSKY a décrit deux genres et deux espèces nouvelles de Sphécides du Turkestan: *Olgia modesta* et *Kaufmannia maracandica*; en 1891, il a figuré les armatures génitales des mâles. Les descriptions de RADOSZKOWSKY sont tout à fait insuffisantes pour caractériser ces genres de façon précise.

HANDLIRSCH, en 1888, ayant examiné un mâle des Cyclades, qu'il rattache à *maracandica*, et dont il donne la description, ramène *Kaufmannia* au rang de groupe d'espèces du genre *Gorytes* Latr.; n'ayant pas vu *Olgia modesta*, il traduit simplement la description originale du genre et de l'espèce. En 1895, il complète la description de *maracandica* d'après une femelle d'Anatolie. Un mâle typique de *modesta* lui permet de décrire l'espèce et de ramener également *Olgia* au rang de groupe d'espèces du genre *Gorytes*.

En 1950, j'ai décrit du Maroc un *Gorytes bensoni*, indiquant que je ne savais à quel groupe le rattacher, mais notant qu'il devait être proche de *Olgia* et *Kaufmannia*. En 1952, après avoir examiné un exemplaire de *modesta*, j'ai admis que *Olgia* méritait d'être considéré comme genre distinct, indiquant ses principales caractéristiques; j'ai signalé également que ce genre, outre *modesta*, devait comprendre également *bensoni* et, très probablement, *K. maracandica*.

Depuis lors, grâce à l'amabilité du D<sup>r</sup> H. BISCHOFF, j'ai reçu du Musée de Berlin des spécimens, provenant de la collection

RADOSZKOWSKY, de *modesta* et de *maracandica*; le Dr M. BEIER, du Musée de Vienne, m'a transmis un couple d'une espèce nouvelle de la Méditerranée orientale et le Dr F. KÜHLHORN, du Musée de Munich, a bien voulu mettre à ma disposition un couple d'une autre espèce nouvelle appartenant au même groupe. Je suis donc en mesure de caractériser maintenant le genre *Olgia* de façon plus complète et de décrire, sur un matériel malheureusement très restreint, les espèces qui s'y rattachent.

### **Olgia** Radoszk.

*Olgia* Radoszkowsky 1877, p. 33 et 34. Type: *modesta* Radoszk.  
*Kaufmannia* Radoszkowsky 1877, p. 34 et 43. Type: *maracandica* Radoszk.  
*Gorytes* Latr. *pro parte* Handlirsch 1888 et 1895.

#### DESCRIPTION.

Labre court; mandibules simples, sans dent au bord interne; bord antérieur du clypéus avec une faible échancrure au milieu chez la ♀, avec deux petites dents plus ou moins nettes chez le ♂ (fig. 9); tête, vue de face (fig. 1), pas beaucoup plus large que longue (1,05: 1 à 1,2: 1); bords internes des yeux divergents en haut et en bas, de sorte que la hauteur minimale de la face se trouve un peu en dessus des insertions antennaires; celles-ci sont séparées entre elles et du bord des yeux par une distance à peu près égale à leur propre diamètre, éloignées du bord supérieur du clypéus par une distance plus faible; antennes (fig. 6) grêles et très peu claviformes; chez la ♀, les articles 2 et 3 du funicule sont à peu près deux fois plus longs que larges, les suivants plus courts; chez le ♂, les articles basaux sont plus courts, le dernier à peine courbé; chez la ♀, les facettes des yeux, au voisinage du bord interne, sont nettement plus grandes que les autres; sillon médian de la face absent ou peu marqué; ocelles en angle obtus, les postérieurs à peu près deux fois plus éloignés entre eux que du bord interne des yeux: tempes largement arrondies.

Collare situé à peu près au niveau du mésonotum (fig. 4), beaucoup plus épais que chez les autres *Gorytini*, caractère fortement marqué chez certaines espèces (fig. 2); les lames mésonotales (parties latérales et postérieures du mésonotum, plus ou moins

soulevées) sont dépourvues de carène transversale et sont pointues en arrière (fig. 2); scutellum à suture antérieure simple, non crénelée, peu enfoncée, et avec de grands sclérites antérieurs triangulaires (fig. 3); carènes épiconémiales (omaulus) n'atteignant pas, dans le haut, les tubercules huméraux, ni, dans le bas, la carène antérieure du mésosternum, et ne se prolongeant pas en arrière; la suture épisternale descend en ligne droite, obliquement en avant; chez la ♀, elle atteint presque toujours la carène épiconémiale, tandis que, chez le ♂, elle est souvent plus ou moins obsolète dans le bas (fig. 4) ou sur toute sa longueur; l'épisterne est limité dans le haut en ligne droite par une carène et sa surface ne présente ni fossette ni reliefs; il n'y a jamais de suture épimérale nette; on en voit parfois des traces et parfois l'épimère, en triangle allongé, est reconnaissable à une sculpture particulière; mésosternum avec une carène longitudinale médiane et une courte carène transversale antérieure; souvent avec une longue épine à l'union de ces carènes (fig. 4); postscutellum relativement très développé, se prolongeant sur les côtés, jusqu'à la naissance de l'aile postérieure, par une bande d'égale largeur; métapleures divisées par une suture oblique (fig. 4).

Propodéum court, sans sillon stigmatique sur ses faces latérales, avec une aire dorsale entièrement lisse et brillante, ne montrant de sillon médian que dans sa partie tout à fait postérieure; le premier segment abdominal est court et large; 6<sup>e</sup> tergite de la ♀ avec une aire pygidiale, pas très grande, mais nettement limitée, en triangle allongé; 7<sup>e</sup> tergite du ♂ visible, en forme de petite lame aplatie; 6 sternites visibles chez les deux sexes, le 2<sup>e</sup> à peine bombé à la base; chez le ♂, les 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> sternites portent au milieu du bord postérieur une frange de soies très serrées, très apparentes.

Aux ailes antérieures, le nervulus est interstitiel; la 2<sup>e</sup> cellule cubitale, très large en bas et très rétrécie en haut, reçoit les deux nervures récurrentes; la cellule radiale est allongée, lancéolée; aux ailes postérieures, le cubitus se détache loin derrière l'extrémité de la cellule anale (fig. 5).

Pattes relativement robustes, les tibias 2 et 3 avec de nombreuses épines sur leur face externe; tarses antérieurs avec les articles 2-4 courts, le 5<sup>e</sup> très long (fig. 14); peigne de la ♀ formé d'épines relativement courtes sur le métatarse, devenant progressivement plus

longues sur les articles suivants; tibias 2 avec deux éperons bien développés; face supérieure des hanches 3 limitée en arrière par une carène, qui peut être nettement dentée à la base.

Le thorax, le propodéum et l'abdomen sont toujours nettement ponctués. Comme caractères de coloration, on peut citer la présence constante de larges stries claires au bord interne des yeux et la forme souvent très découpée des bandes des tergites.

*O. modesta* se distingue principalement de *maracandica* par son collare très gibbeux et la forme particulière des segments abdominaux; un collare tout aussi développé que celui de *modesta* se voit chez *bensoni*, qui a l'abdomen normalement conformé. Tous les autres caractères principaux étant par ailleurs semblables, il me semble évident que la forme particulière de l'abdomen de *modesta* est une particularité simplement spécifique; *Kaufmannia* n'a donc pas de valeur générique, ou même subgénérique, et je le considère comme simple synonyme d'*Olgia*.

#### AFFINITÉS.

*Olgia*, par ses caractères généraux, appartient aux *Gorytini* (*Gorytes* au sens de HANDLIRSCH), mais il occupe, tout au moins parmi les représentants paléarctiques de ce groupe, une position assez isolée.

Les espèces du genre *Olgia* se distinguent en effet de celles des autres groupes par la forme de la face, la position des ocelles, les lames mésonotales pointues en arrière, le collare très développé, la structure des mésopleures et du propodéum, la nervulation de l'aile antérieure (nervulus et cellule radiale), la structure des tarsi antérieurs et bien d'autres caractères encore. Elles ont en commun avec les *Gorytes* (groupe de *mystaceus*) et, dans une certaine mesure, avec les *Ammatomus* Costa (groupe de *coarctatus*) l'absence de carène aux lames mésonotales, caractère sans doute important puisque la carène existe chez tous les autres *Gorytini*, les *Nyssonini*, *Bembecini* et *Stizini*. *Olgia* a aussi en commun avec *Gorytes* la nervulation de l'aile postérieure, mais, par beaucoup d'autres caractères, ces deux groupes sont bien différents. Chez *Olgia*, comme chez *Ammatomus*, la suture antérieure du scutellum est simple, mais, là aussi, les deux groupes sont par ailleurs très distincts.

On voit donc que si l'on ne tient compte que de la faune paléarctique, le statut générique d'*Olgia* ne laisse pas de doutes. Il existe par contre des formes américaines et australiennes qui ont avec *Olgia* de plus proches affinités; ce sont celles que HANDLIRSCH plaçait, parmi les *Gorytes*, dans les groupes de *bipunctatus*, *chilensis* et *thoracicus* et qui sont classées maintenant dans les genres *Clitemnestra* Spin. (= *Miscothyris* Sm.) et *Ochloptera* Holmbg. (= *Paramellinus* Rohw.).

Je n'ai pu examiner jusqu'à maintenant que des ♀♀ de deux espèces rattachées au genre *Ochloptera*: *bipunctata* Say, des Etats-Unis et *parvula* Handl., de République Argentine. La comparaison de ces espèces avec les *Olgia* révèle des ressemblances dans plusieurs caractères importants. Ainsi, la structure du thorax est assez semblable: chez *Ochloptera*, les lames mésonotales sont également dépourvues de carène, mais sont cependant arrondies, et non pas pointues à l'extrémité; la suture antérieure du scutellum est simple, mais plus enfoncée; le parcours des carènes épincémiales est semblable; la suture épisternale est également rectiligne et oblique, mais située un peu plus en avant, limitant un épisterne plus petit; la suture épimérale est également peu distincte. Comme autres éléments de ressemblance entre les deux groupes, on peut encore noter le faible développement du labre, les grandes ommatidies au bord interne des yeux, la position des ocelles, le nervulus interstitiel, la nervulation de l'aile postérieure.

Les deux espèces d'*Ochloptera* examinées se distinguent par contre des *Olgia* par les mandibules dentées au bord interne, les yeux plus rapprochés en bas, la présence d'un profond sillon longitudinal sur la face, le collare beaucoup moins développé et situé plus bas, les sclérites antérieurs du scutellum très peu distincts, le postscutellum plus petit, le propodéum plus long, avec une aire dorsale sculptée, le premier segment abdominal beaucoup plus étroit, l'aire pygidiale plus grande, la cellule radiale moins longue, la deuxième cellule cubitale plus large en haut, la première nervure récurrente aboutissant dans la première cubitale, l'absence de peigne au tarse antérieur.

Il faudrait évidemment pouvoir examiner encore d'autres espèces du genre *Ochloptera*, ainsi que des représentants du genre *Clitemnestra* pour avoir une opinion plus solidement basée sur les rapports entre ces genres et *Olgia*. Pour le moment, je puis simplement

indiquer que c'est avec ces groupes américains et australiens que les *Olgia*, paléarctiques, ont le plus de rapports, tout en constituant probablement un groupe génériquement distinct.

#### DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE.

Cinq espèces sont actuellement connues; *modesta* et *maracandica* se trouvent en Asie centrale; *spinulosa* habite le Caucase et les Balkans, *helena* le pourtour de la mer Egée; quant à *bensoni*, il se rencontre dans le sud algérien et au Maroc, les localités où il a été trouvé se situant dans la partie steppique de ces pays.

Je connais d'autres groupes ou des espèces isolées de certains genres qui ont, dans les grandes lignes, une répartition semblable: localisés sur le rivage septentrional de la Méditerranée à sa partie orientale, ils se rencontrent en Afrique du Nord jusqu'à l'Atlantique; mais, généralement, l'aire de répartition est plus ou moins continue entre l'Asie mineure et le Maroc. Il est vraisemblable que ces groupes, originaires d'Asie centrale, se sont répandus vers l'ouest. Dans le cas des *Olgia*, on pourrait supposer que l'extension de la région saharienne dans le nord-est de l'Afrique a par la suite isolé les formes ayant atteint l'Afrique du Nord-Ouest; si cette hypothèse est exacte, on devrait s'attendre à retrouver des représentants du genre en Syrie ou en Palestine. Le genre *Olgia* aurait donc, de façon générale, une répartition irano-touranienne, avec les annexes nord-africaines que BODENHEIMER (1938) admet pour cette région, mais il aurait, dans la Méditerranée orientale tout au moins, envahi une partie de la région méditerranéenne.

#### TABLE DES ESPÈCES.

- |   |   |                         |
|---|---|-------------------------|
| 1 | Tergites abdominaux, surtout le 2 <sup>e</sup> et le 3 <sup>e</sup> , rétrécis à la base et fortement renflés à l'extrémité (fig. 4, 11). Asie centrale                     | <i>modesta</i> Radoszk. |
| — | Tergites abdominaux de forme normale (fig. 10, 12, 13) . . . 2  |                         |
| 2 | Bord postérieur des tergites 2 à 4 avec une rangée de fortes soies dressées (fig. 8); bandes claires des tergites 2-4 trois fois interrompues (fig. 10). Caucase et Balkans | <i>spinulosa</i> n. sp. |

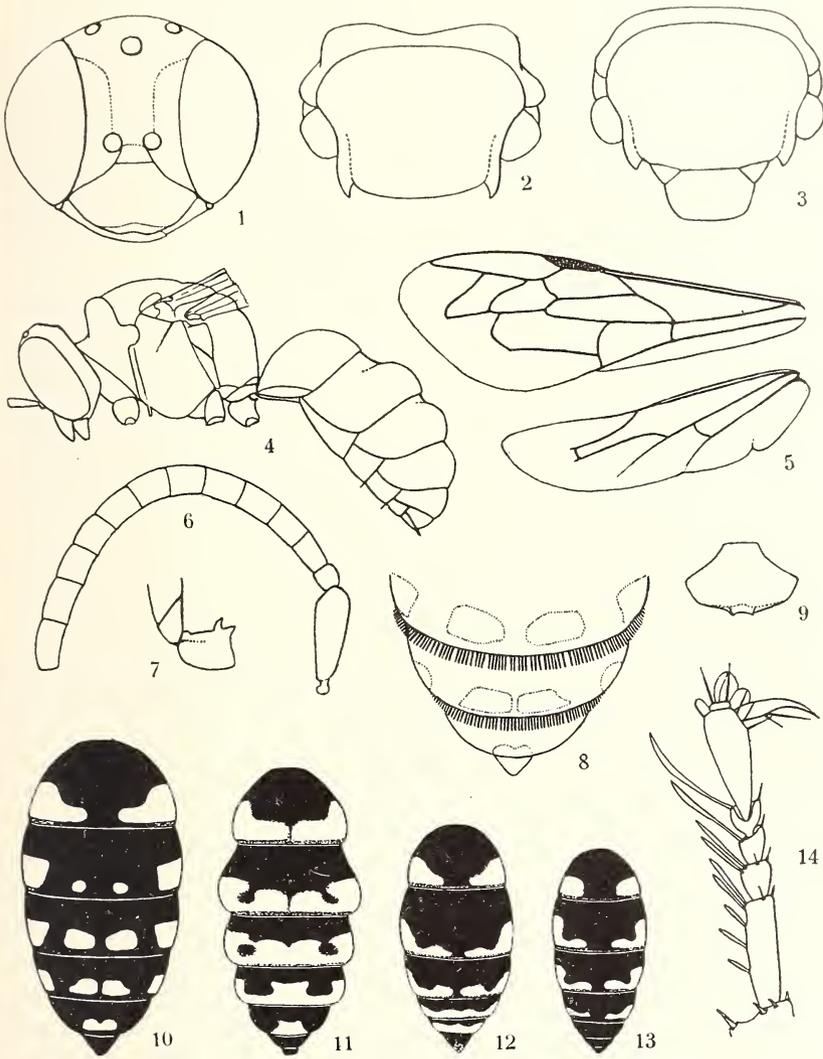
FIG. 1 à 14. — *Olgia*.

Fig. 1: *modesta* ♀, tête de face. — Fig. 2: *modesta* ♂, face dorsale du thorax. — Fig. 3: *spinulosa* ♂, id. — Fig. 4: *modesta* ♂, corps de profil. — Fig. 5: *spinulosa* ♀, nervulation. — Fig. 6: *modesta* ♂, antenne. — Fig. 7: *modesta* ♀, hanche postérieure. — Fig. 8: *spinulosa* ♀, derniers tergites vus en perspective. — Fig. 9: *modesta* ♂, clypéus. — Fig. 10: *spinulosa* ♀, dessins de l'abdomen. — Fig. 11: *modesta* ♂, id. — Fig. 12: *bensoni* ♀, id. — Fig. 13: *maracandica* ♂, id. — Fig. 14: *spinulosa* ♀, tarse antérieur.

- Bord postérieur des tergites sans rangées de soies; bandes claires des tergites interrompues une seule fois (fig. 12, 13) . . . 3
- 3 Collare fortement gibbeux (voir fig. 2); fémurs ferrugineux avec des taches jaunes. Maroc et Algérie *bensoni* Beaum.
- Collare beaucoup moins gibbeux (voir fig. 3); fémurs noirs avec de petites taches jaunes . . . . . 4
- 4 Funicule ferrugineux; scutellum et postscutellum noirs; mésonotum brillant avec des points, moyennement espacés, de deux dimensions peu différentes. Asie centrale  
*maracandica* Radoszk.
- Face supérieure du funicule en grande partie obscurcie; postscutellum et, chez le ♂, les angles antérieurs du scutellum jaunes; mésonotum avec une microponctuation assez dense, le rendant demi-mat et des points plus gros, nets, espacés. Grèce et Asie mineure *helena* n. sp.

### ***Olgia modesta* Radoszk.**

*Olgia modesta* Radoszkowsky 1877, p. 33, pl. V, fig. 11, ♀♂.

*Gorytes modestus* Handlirsch 1888, p. 530 (copie de la description originale).

*Olgia modesta* Radoszkowsky 1891, p. 584, pl. XXI, fig. 39 (armature).

*Gorytes modestus* Handlirsch 1895, p. 864, ♀.

#### COLORATION.

♀. Tête et thorax noirs avec les parties suivantes d'un jaune blanchâtre: la moitié basale des mandibules, le labre, le clypéus (son bord antérieur ferrugineux), l'écusson frontal, de larges stries oculaires remontant jusqu'au niveau de l'ocelle antérieur (fig. 1), la face inférieure du scape et des deux premiers articles du funicule, le collare, les tubercules huméraux, une tache sur les épisternes du mésothorax, une tache aux tegulae, la partie postérieure du scutellum et ses sclérites antérieurs, le postscutellum. Abdomen ferrugineux sur les premiers segments, devenant noirâtre sur les derniers (l'aire pygidiale ferrugineuse à l'extrémité) avec des bandes blanchâtres sur les tergites 1-5, celles des tergites 2-4 fortement découpées (voir fig. 11). Funicules ferrugineux. Hanches et trochanters plus ou moins variés de ferrugineux, les hanches 2 avec une tache

claire; fémurs d'un ferrugineux clair, ceux des deux premières paires avec une tache apicale blanchâtre; tibias (ferrugineux en arrière) et tarses d'un jaune blanchâtre.

♂. Comme la ♀ avec les différences suivantes: la couleur fondamentale de l'abdomen est noire, avec de petites zones ferrugineuses à la limite des dessins clairs (fig. 11); funicule un peu obscurci en dessus; fémurs 2 et 3 en partie noirâtres.

#### MORPHOLOGIE.

♀. 8.5 mm. Tête à peine plus large que haute (1,1 : 1); échancrure du bord antérieur du clypéus assez nette (fig. 1); face mate, à microponctuation très fine et très dense et avec des points assez gros, assez espacés, nets; vertex brillant, avec des points semblables à ceux de la face, irrégulièrement espacés. Collare fortement épaissi (fig. 2, 4); vu de face ou par derrière, il paraît légèrement échancré au milieu; mésonotum brillant, avec de gros points irrégulièrement espacés, ayant tendance à s'arranger en stries longitudinales, les espaces en moyenne plus grands que les points; dans sa partie antérieure, il y a des traces de microponctuation entre les gros points; scutellum à ponctuation plus dense, les points étirés longitudinalement; postscutellum avec quelques points au milieu; mésopleures brillantes, avec une suture épisternale bien visible sur toute sa longueur, atteignant la carène épiconémiale; sur presque toute leur surface, il y a de gros points, très nettement enfoncés, séparés par des espaces en moyenne plus grands qu'eux-mêmes; dans leur angle postérieur et supérieur, la ponctuation devient brusquement beaucoup plus fine; cette zone, triangulaire, qui n'est pas nettement limitée par un sillon, correspond sans doute à l'épimère; mésosternum avec une fine microsculpture et des points espacés, muni en avant d'une pointe, en forme de lame étroite et allongée (fig. 4); métapleures brillantes, finement pointillées, leur partie supérieure avec quelques petites stries transversales. Propodéum brillant; sur les aires latérales de la face supérieure, il y a de gros points, irrégulièrement répartis, avec d'assez grands espaces; sur la face postérieure, la ponctuation est dense et irrégulière; les faces latérales sont striées-ponctuées. Abdomen de forme très particulière (fig. 4 et 11); le 1<sup>er</sup> tergite est court et large; le 2<sup>e</sup> est très fortement rétréci à la base et renflé à l'extrémité; les tergites suivants

sont également très renflés à l'extrémité; la ponctuation, forte et pas très dense sur le 1<sup>er</sup> tergite, devient progressivement plus fine et plus dense sur les suivants; sur la base rétrécie des tergites 3-5, les téguments ne sont pas brillants comme sur le reste de la surface, mais finement striolés, avec une ponctuation fine et dense; aire pygidiale plane, en triangle régulier, mate, avec quelques petits points irréguliers; sternites peu bombés, brillants, à ponctuation assez forte et assez dense. Tarse antérieur très semblable à celui de *spinulosa* (voir fig. 14); la carène supéro-postérieure des hanches 3 est munie à la base d'une épine triangulaire aplatie (fig. 7). Cellule radiale comme chez *spinulosa* (voir fig. 5).

♂. 8 mm. Comme chez les autres espèces du genre, la tête, vue de face, est un peu moins large que chez la ♀ (1,05: 1); bord antérieur du clypéus avec deux dents nettes (fig. 9). Collare encore un peu plus épaissi, sur les côtés, que chez la ♀; sculpture du corps comme chez celle-ci; la ponctuation des tergites un peu plus forte et plus espacée; la suture épisternale est indistincte dans sa partie inférieure, où elle n'atteint pas la carène épincémiale (fig. 4); pointe du mésosternum un peu plus développée que chez la ♀; bord postérieur du 7<sup>e</sup> tergite en arc surbaissé.

#### RÉPARTITION.

L'espèce a été décrite du Turkestan: désert de Kisil Kum et vallée de Sarafschan; j'ai étudié une ♀ de la collection RADOSZKOWSKY, provenant de « Karak » (Mus. Berlin) et un ♂, étiqueté: « Tschangir, distr. Zeravschan, 25 V 30, L. Zimin », déterminé par V. GUSSAKOVSKIJ (Mus. Paris).

#### ***Olgia bensoni* Beaum.**

*Gorytes* (subgen. ?) *bensoni* de Beaumont 1950, p. 424, fig. 47-53, ♀♂.

#### COLORATION.

♀. Corps noir. Sont d'un jaune blanchâtre: la base des mandibules, le clypéus (son bord antérieur ferrugineux, sa partie tout à fait supérieure plus ou moins noire), de larges stries oculaires, la face inférieure du scape, la partie médiane du collare, les tuber-

cules huméraux, une tache quadrangulaire sur les épisternes mésothoraciques, une tache aux tegulae, la partie postérieure du scutellum, le postscutellum, deux taches sur le 1<sup>er</sup> tergite, des bandes sur les tergites 2-5, les premières plus ou moins interrompues (fig. 12). Labre, funicule et parties latérales du collare ferrugineux. Pattes ferrugineuses, les hanches plus ou moins noires; sont d'un jaune blanchâtre: une tache apicale aux fémurs 1 et 2, la face antérieure des tibiais 1 et 2, une tache à la base des tibiais 3, une partie des tarsi.

♂. Les dessins clairs sont un peu plus étendus que chez la ♀, ceux du thorax et de l'abdomen d'un jaune plus franc. Clypéus, écusson frontal et collare entièrement jaunes; de petites taches jaunes sur les sclérites antérieurs du scutellum; bandes des tergites 1-5 un peu plus larges; 6<sup>e</sup> et 7<sup>e</sup> tergites sans bande jaune, en partie ferrugineux; sur les pattes également, les zones claires sont d'un jaune plus franc et un peu plus étendues que chez la ♀.

#### MORPHOLOGIE.

♀. 6,5-7 mm. La tête, vue de face, est, comme chez les espèces suivantes, un peu plus large que chez *modesta* (1,2: 1); l'échancrure du bord antérieur du clypéus est un peu moins nette; face avec une microponctuation très fine et très dense, sans espaces entre les points, sans points plus gros; vertex brillant, à ponctuation très fine et très espacée. Collare encore plus renflé sur les côtés que chez *modesta*, mais moins concave au milieu lorsqu'on l'examine de face; mésonotum brillant, avec des points très espacés, de dimensions variées; dans la partie tout à fait antérieure et le long des sillons parapsidaux internes, il y a de plus une ponctuation fondamentale microscopique; scutellum brillant, avec quelques points isolés; postscutellum brillant, non ponctué; mésopleures brillantes, avec une suture épisternale très nettement enfoncée, atteignant la carène épincémiale; des traces, peu visibles, d'une suture épimérale, limitant un épimère triangulaire<sup>1</sup>; la ponctuation des mésopleures est moyenne, très nette, espacée, les espaces en moyenne plus grands que les points, beaucoup plus grands que ceux-ci sur les épisternes; mésosternum avec une microponctuation espacée et

<sup>1</sup> Dans la description originale de cette espèce, j'ai interverti, à la suite d'un lapsus, les termes d'épimère et d'épisterne.

quelques points plus gros, montrant en avant une pointe très nette; métapleures brillantes, finement pointillées, sans stries dans leur partie supérieure. Propodéum brillant; sur les aires latérales de la face dorsale, la ponctuation est moyenne et assez dense; la ponctuation devient confluyente sur le milieu de la face postérieure, tandis qu'elle est très espacée sur la partie antérieure des faces latérales. Abdomen régulièrement ovoïde; tergites à ponctuation fine et assez dense, les espaces par endroits plus grands, à d'autres plus petits que les points; aire pygidiale en triangle allongé et régulier, mate, avec une ponctuation assez dense; sternites à ponctuation plus forte et plus espacée que les tergites. Tarse antérieur comme chez *spinulosa* (voir fig. 14); l'arête supéro-postérieure des hanches 3 ne présente à la base qu'une très légère saillie. Cellule radiale un peu moins allongée que chez *spinulosa*.

♂. 5,5-6,5 mm. Les deux petites dents, au bord antérieur du clypéus, sont un peu moins nettes que chez *modesta*; suture épisternale presque aussi nette que chez la ♀; sculpture comme chez celle-ci; 7<sup>e</sup> tergite fortement rétréci en arrière, où il est tronqué, ou même légèrement échancré.

#### REMARQUE.

Depuis que j'ai décrit cette espèce d'après des spécimens du Maroc, j'ai eu l'occasion d'examiner deux ♂♂ du Sud Algérien, qui diffèrent légèrement par certains caractères: leurs dessins sont d'un jaune plus soutenu, presque doré et un peu plus étendus; la ponctuation du thorax est plus espacée.

#### RÉPARTITION.

J'ai décrit cette espèce d'après 3 ♂♂ et 5 ♀♀ du Maroc: Mogador et Marrakech (British Museum et coll. mea); les 2 ♂♂ cités ci-dessus proviennent d'Ain Sefra, mai 1896, D<sup>r</sup> CHABAUT leg. (coll. ROTH.).

#### ***Olgia maracandica* Radoszk.**

*Kaufmannia maracandica* Radoszkowsky 1877, p. 43, pl. V, fig. 10, ♀♂.  
*Kaufmannia maracandica* Radoszkowsky 1891, p. 584, pl. XXI, fig. 38  
 (armature).

## COLORATION.

♂. Corps noir. Sont d'un jaune blanchâtre: la moitié basale des mandibules, le labre, l'écusson frontal, de larges stries oculaires, la face inférieure du scape et des deux premiers articles du funicule, le collare, les tubercules huméraux, une tache aux tegulae, deux taches sur le 1<sup>er</sup> tergite, des bandes, élargies sur les côtés, largement interrompues au milieu, sur les tergites 2-4 (fig. 13), une tache à l'extrémité des fémurs 1 et 2, les tibias (ceux des deux premières paires obscurcis en arrière) et les tarsi; funicule ferrugineux clair.

♀. D'après RADOSZKOWSKY, seuls les tergites 2 et 3 auraient une bande apicale, profondément sinuée et interrompue; la figure de l'insecte de profil montre cependant des taches latérales sur les tergites 1-4, assez semblables à celles du ♂.

## MORPHOLOGIE.

♂. 5 mm. Le bord antérieur du clypéus est plus rectiligne, moins proéminent au milieu, que chez les autres espèces, avec les deux petites dents nettement marquées; microponctuation de la face très fine, mais nette, un peu moins dense que chez *bensoni*, avec des espaces brillants entre les points, sans points plus gros; un sillon longitudinal médian sur la face, plus net que chez les autres espèces; ponctuation du vertex plus espacée que celle de la face. Collare beaucoup moins épaissi que chez les deux espèces précédentes; vu de face ou par derrière, il n'est pas concave au milieu (voir fig. 3); mésonotum brillant, avec des points presque aussi fins que sur la face, mais plus espacés (les espaces, sur le disque, nettement plus grands que les points), entremêlés de quelques points un peu plus gros; scutellum à ponctuation semblable; postscutellum ponctué; mésopleures brillantes, à suture épisternale très peu visible, et dans sa partie supérieure seulement, à ponctuation plus forte que sur le mésonotum avec des espaces en moyenne plus grands que les points; la ponctuation de la région des épimères est semblable à celle du reste de la surface; mésosternum à ponctuation un peu plus dense et plus fine que les mésopleures, montrant en avant une pointe semblable à celle des espèces précédentes; métapleures pointillées, leur partie supérieure

avec quelques petites stries horizontales. Propodéum brillant; les aires latérales de sa face dorsale montrent une ponctuation fine et très espacée; la ponctuation est plus dense (les espaces restant cependant plus grands que les points) sur la face postérieure et les parties latérales des faces latérales. Abdomen régulièrement ovoïde; les tergites ne sont pas complètement brillants, présentant, surtout les premiers, une légère microsculpture; sur les deux premiers, la ponctuation est un peu plus fine que sur les mésopleures, avec des espaces en moyenne nettement plus grands que les points; sur les tergites suivants, la ponctuation est plus fine et moins nette; le 7<sup>e</sup> tergite est fortement arqué en arrière; ponctuation des sternites un peu plus forte que celle des tergites; on ne peut guère dire, comme l'indique RADOSZKOWSKI, que le 2<sup>e</sup> sternite soit « subgibbum » à la base; il est cependant légèrement plus bombé que chez les autres espèces. Pattes comme chez les espèces précédentes; la carène supéro-postérieure des hanches 3 montre, comme chez *bensoni*, une légère saillie à sa base. Cellule radiale proportionnellement un peu plus large et moins élancée que chez *spinulosa*.

#### RÉPARTITION.

L'espèce a été décrite d'après des spécimens du Turkestan: « prope Tschardaran ad flumen Jaxartem »; le ♂ de la collection RADOSZKOWSKY que j'ai étudié (Mus. Berlin) provient du Kisil Kum. Cet exemplaire porte une étiquette, de la main de RADOSZKOWSKY: « *Kaufmannia sirdariensis* Rad. ». Je ne puis donc affirmer qu'il s'agit réellement d'un *maracandica*, bien qu'il corresponde très bien à la description originale.

#### *Olgia helena* n. sp.

*Gorytes maracandicus* Handlirsch (nec Radoszk.) 1888, p. 365, pl. I, fig. 6;  
pl. II, fig. 13, ♂.  
*Gorytes maracandicus* Handlirsch (nec Radoszk.) 1895, p. 866, ♀.

#### COLORATION.

♀. Corps noir. Sont d'un jaune blanchâtre: la base des mandibules, le clypéus (sauf son bord antérieur et une tache à sa partie

supérieure, qui sont noirs), des stries oculaires, une tache à l'extrémité de la face inférieure du scape, deux petites taches au collare, les tubercules huméraux, une tache sur les tegulae, le postscutellum, deux assez petites taches sur le 1<sup>er</sup> tergite, des bandes, interrompues au milieu et de disposition semblable à celles de *maracandica* ♂ (voir fig. 13) sur les tergites 2-4; extrémité de l'aire pygidiale ferrugineuse. Funicule brun foncé, avec la face inférieure, depuis le 4<sup>e</sup> article et la face supérieure des derniers articles, ferrugineuse. Fémurs noirs, ceux de la première paire avec une petite tache apicale claire; tibias ferrugineux, la face antérieure de ceux des deux premières paires et la base des postérieurs d'un blanc jaunâtre; tarses ferrugineux, ceux des deux premières paires en partie blanchâtres.

♂. Les dessins clairs sont un peu plus développés que chez la ♀: clypéus sans tache noire dans sa partie supérieure, écusson frontal jaune, taches du scape et du collare plus étendues, sclérites antérieurs du scutellum tachés, une bande sur le 5<sup>e</sup> tergite, coloration jaune beaucoup plus étendue sur les tibias et les tarses. Le funicule, par contre, est un peu plus foncé que chez la ♀, sa face supérieure à peine éclaircie à l'extrémité.

#### MORPHOLOGIE.

♀. 7 mm. Comme chez les espèces précédentes, la tête, vue de face, est à peu près 1,2 fois plus large que longue; échancrure du bord antérieur du clypéus semblable à celle de *modesta* (voir fig. 1); face sans sillon médian, avec une microponctuation très fine et très dense, sans espaces entre les points et sans points plus gros; vertex à ponctuation irrégulière, les points de dimensions variées et variablement espacés. Collare un peu plus épais que chez *maracandica*, mais beaucoup moins que chez *bensoni*; vu de face ou par derrière, il n'apparaît pas concave au milieu; mésonotum demi-mat, avec une microponctuation nette, mais pas très dense; la macroponctuation est formée de points assez petits, mais très nets, séparés par des espaces beaucoup plus grands qu'eux-mêmes; scutellum à ponctuation semblable, les points ayant cependant une légère tendance à s'allonger en stries; postscutellum finement ponctué; mésopleures brillantes avec une suture épisternale nettement enfoncée sur toute sa longueur et des traces de suture épimérale;

les téguments sont brillants avec une ponctuation moyenne, nette, les espaces par endroits plus grands, à d'autres plus petits que les points; la ponctuation est un peu plus fine et plus espacée sur les épisternes, peu différente sur les épimères; mésosternum à ponctuation plus fine et plus dense que les mésopleures, sans pointe; métapleures finement pointillées, avec de très fines stries horizontales dans leur partie supérieure. Propodéum brillant, finement ponctué; sur la base des aires latérales de la face dorsale, les espaces sont plus grands que les points; plus en arrière et sur les faces latérales, la ponctuation est beaucoup plus dense; elle est de nouveau plus espacée sur les faces latérales, dont la partie médiane est lisse et brillante, sans points. Abdomen régulièrement ovoïde; les tergites, comme chez *maracandica*, présentent une légère sculpture de base, visible seulement à fort grossissement; la ponctuation est aussi fine que chez cette espèce, mais plus dense, les espaces en moyenne à peine plus grands que les points; aire pygidiale en triangle allongé, légèrement rétrécie avant l'extrémité, mate, avec une ponctuation irrégulière; ponctuation des sternites plus forte que celle des tergites. Articles des tarse plus grêles que chez les autres espèces, surtout aux pattes postérieures; la carène supéro-postérieure des hanches 3 à peine saillante à la base. Cellule radiale comme chez les deux espèces précédentes, soit un peu moins allongée que chez *spinulosa*.

♂. 7 mm. Bord antérieur du clypéus comme chez *bensoni*, moins rectiligne que chez *maracandicus*, les deux dents peu accentuées. Sculpture comme chez la ♀, la ponctuation des mésopleures cependant un peu plus dense. Sutures épisternale et épimérale comme chez la ♀; mésosternum avec une pointe nette; 7<sup>e</sup> tergite fortement rétréci à l'extrémité où il est légèrement tronqué.

#### REMARQUES.

Cette nouvelle espèce se rapproche de *maracandica*, mais s'en distingue cependant nettement par sa taille plus grande, sa sculpture, sa coloration claire plus étendue sur le corps, les antennes plus foncées, l'absence de sillon facial, les sutures des mésopleures plus nettes, le collare un peu plus épais. Elle est voisine aussi de *bensoni*, dont elle se distingue par la coloration claire moins étendue,

divers caractères de sculpture, le collare beaucoup moins épaissi sur les côtés, l'absence de pointe au mésosternum de la ♀.

D'après les descriptions, il semble évident que les individus que HANDLIRSCH considérait comme *maracandica* appartiennent en réalité à cette nouvelle espèce.

#### RÉPARTITION.

Je décris cette espèce d'après un ♂ (type) et une ♀ (allotype), étiquetés: « Athen, Schmiedeknecht » et déterminés *maracandicus* Rad. par KOHL (Mus. Vienne). Les individus de HANDLIRSCH provenaient des Cyclades et d'Asie-Mineure: Patara.

#### *Olgia spinulosa* n. sp.

#### COLORATION.

♀. Corps noir. Sont d'un jaune blanchâtre: la base des mandibules, le labre, le clypéus (son bord antérieur ferrugineux, sa partie tout à fait supérieure noire), de larges stries oculaires, la face inférieure du scape, le collare, les tubercules huméraux, une tache sur les tegulae, les sclérites antérieurs du scutellum, le postscutellum, deux taches sur le 1<sup>er</sup> tergite, quatre taches sur les tergites 2-4, une tache médiane sur le tergite 5 (fig. 10). Funicule ferrugineux, obscurci en dessus. Pattes d'un ferrugineux clair, avec les hanches en partie noires et les parties suivantes jaunes: une tache sur les hanches 2, une tache apicale aux fémurs 1, la face antérieure des tibias 1 et 2, une tache à l'extrémité des tibias 3 et une partie des tarsi.

♂. Diffère de la ♀ par le clypéus sans tache noire dans le haut, l'écusson frontal jaune, la présence d'une tache jaune sur les épisternes mésothoraciques, la couleur jaune plus développée sur les pattes.

#### MORPHOLOGIE.

♀. 8,5 mm. Tête, vue de face, environ 1,2 fois plus large que longue; l'échancre du bord antérieur du clypéus ressemble à celle

de *modesta* (voir fig. 1); face sans sillon médian, mate, avec une microponctuation très fine et très dense et quelques gros points, assez espacés, relativement peu visibles; sur le vertex, la microponctuation est moins dense, laissant les téguments brillants et les gros points, de ce fait, plus visibles. Comme chez *maracandica*, le collare est bien développé, mais beaucoup moins épaissi, surtout sur ses côtés, que chez *modesta* et *bensoni* (fig. 3); vu de face ou par derrière, son bord supérieur ne paraît pas échancré; tout le thorax montre une nette microponctuation, extrêmement fine et dense sur le mésonotum et le scutellum, qui apparaissent demi-mats, moins fine et plus espacée sur les mésopleures, qui sont plus brillantes; sur le mésonotum, la macroponctuation n'est pas très forte, avec des espaces par endroits plus grands, à d'autres plus petits que les points; sur le scutellum, la macroponctuation est irrégulière et dense; elle est plus fine sur le postscutellum; sur les mésopleures, elle est un peu plus forte que sur le mésonotum, avec des espaces plus petits que les points ou un peu plus grands; sur la zone correspondant aux épimères, et qui n'est pas limitée par une suture, il n'y a pas de gros points; suture épisternale nette sur presque tout son parcours, se perdant cependant juste avant d'atteindre la carène épincémiale; mésosternum à sculpture semblable à celle des mésopleures, mais en grande partie cachée par un très fin duvet argenté, plus développé que chez les autres espèces; il n'y a pas d'épine dressée; métapleures finement pointillées, montrant quelques stries horizontales dans leur partie supérieure. Propodéum brillant; à part l'aire dorsale lisse et brillante, il est entièrement et assez finement réticulé. Abdomen régulièrement ovoïde; les tergites, brillants, à ponctuation dense (les espaces plus petits ou à peine plus grands que les points), devenant de plus en plus fine du 1<sup>er</sup> au 5<sup>e</sup>; aire pygidiale en triangle allongé, légèrement rétrécie avant l'apex, mate, avec une ponctuation assez dense; sternites brillants, à ponctuation dense. Une particularité très remarquable de cette espèce est la présence, au bord postérieur des tergites 2, 3 et 4, d'une rangée de fortes soies, dressées obliquement (fig. 8); ces soies sont brunes, de la longueur du 4<sup>e</sup> article des tarses 3, très apparentes. Tarse antérieur: fig. 14; sur le métatarse de droite, il y a une épine de plus; carène supéro-postérieure des hanches 3 avec une saillie basale moins développée que chez *modesta*. Nervulation: fig. 5.

♂. 7,5 mm. Sculpture comme chez la ♀, la microponctuation cependant partout un peu moins dense, la macroponctuation un peu moins serrée sur le mésonotum et le scutellum. Suture épisternale tout à fait obsolète. Des rangées de soies existent, comme chez la ♀, à l'extrémité des tergites 2-4; il y a de plus des soies, un peu moins développées, à l'extrémité du 5<sup>e</sup> tergite et, sur les côtés, à l'extrémité du 1<sup>er</sup>, avant le bord terminal. Le 7<sup>e</sup> tergite est rétréci à l'extrémité, qui est légèrement échancrée. Les denses franges de poils, à l'extrémité des sternites 3 et 4, sont particulièrement visibles chez cette espèce.

#### RÉPARTITION.

Je décris cette espèce d'après un ♂ (type, coll. mea) du Caucase: Erivan, 1898, leg. KORB et une ♀ (allotype, coll. mea) étiquetée: Kaluckova, 7.VI.1917; cette localité se trouve dans la vallée du Vardar. Il est amusant de noter que la ♀ était déterminée « Crabro » par FRIESE et le ♂ « Prosopisartige Grabwespe » !

#### TRAVAUX CITÉS

1950. DE BEAUMONT, J. *Sphecidae (Hymenoptera) récoltés en Algérie et au Maroc par M. Kenneth M. Guichard*. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Entom., 1, p. 391-427.
1952. — *Les Hoplisoides et les Psammaecius de la région paléarctique*. Mitt. schweiz. ent. Ges., 25, p. 211-238.
1938. BODENHEIMER, F. S. *On the presence of an irano-turanian relic fauna in north Africa*. Mém. Soc. Biogéogr., 6, p. 67-79.
1888. HANDLIRSCH, A. *Monographie der mit Nysson und Bembea verwandten Grabwespen, III*. Sitzber. k. Ak. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl., 97, Abt. I, p. 316-565.
1895. — *Nachträge und Schlusswort zur Monographie der mit Nysson und Bembea verwandten Grabwespen*. Ibid., 104, Abt. I, p. 801-1079.
1877. RADOSZKOWSKY, O. *Voyage de Fedtschenko au Turkestan. Sphegidae*, p. 1-80.
1891. — *Essai sur une classification des Sphégides in sensu Linneo d'après la structure des armures copulatrices*. Bull. Soc. imp. Natural. Moscou, p. 570-596.



## Les Chromosomes des Muridæ

Révision critique et matériaux nouveaux pour servir  
à l'histoire de l'évolution chromosomique  
chez ces rongeurs

par

**ROBERT MATTHEY**

Avec les planches 7 à 10 groupant 84 microphotographies, 98 figures  
et 5 schémas dans le texte.

Publication subventionnée par la Société Académique Vaudoise.

### SOMMAIRE

	Pages
Introduction et historique . . . . .	226
Matériel et technique . . . . .	228
Revision des données relatives à 14 espèces de <i>Muridae</i> . Etude de 15 espèces et d'une sous-espèce nouvelle pour la Cytologie	231
Discussion générale . . . . .	260
A. Les chromosomes sexuels . . . . .	260
I. La conception de Koller-Darlington . . . . .	260
II. Morphologie comparée des hétérochromosomes . . . . .	263
B. Formules chromosomiques, Evolution et Taxonomie . . . . .	269
I. Le nombre de chromosomes et son évolution . . . . .	269
II. Le nombre de bras et son évolution . . . . .	276
III. Chromosomes et Taxonomie . . . . .	278
Conclusions . . . . .	279
Bibliographie . . . . .	279
REV. SUISSE DE ZOOL., T. 60, 1953.	15

## INTRODUCTION ET HISTORIQUE

Le mécanisme et la signification de l'évolution chromosomique sont actuellement très imparfaitement connus; il apparaît que ce sont là des problèmes très importants pour la compréhension du phénomène évolutif et, tant qu'ils ne sont pas résolus, il est douteux qu'une explication générale soit possible.

Des recherches, généralement expérimentales, nous ont révélé plusieurs des modalités selon lesquelles il est possible d'envisager les modifications de la formule chromosomique: il est certain que, par le jeu des inversions et des translocations, nous pouvons expliquer, dans un certain nombre de cas, comment s'est modifiée la constellation des chromosomes, lorsque nous passons d'une espèce à une autre.

L'observation, d'autre part, nous révèle également des faits importants: dans un groupe systématique donné, de la valeur du genre ou de la famille, il est fréquent que toutes les espèces aient la même formule chromosomique; l'évolution ne s'est donc pas accompagnée de modifications microscopiquement visibles dans l'équipement chromosomique et doit donc s'être fondée sur des mutations géniques essentiellement: toutes les *Rana* ont vingt-six chromosomes; tous les *Bufo* vingt-deux. Mais il existe aussi de nombreux cas où, dans un même genre, dans une même famille, il règne une très grande diversité: la famille des *Muridae* est un magnifique exemple de ce polymorphisme, et, au sein de cette famille, le genre *Microtus* un exemple non moins remarquable. Devons-nous dès lors admettre que les coupures familiales ou génériques pratiquées par les systématiciens ne sont pas comparables chez les Anoures et chez les Rongeurs? En d'autres termes, les deux types d'organisations chromosomiques que nous venons de signaler sont-ils objectivement établis? Il est certain que la question se pose, car chacun sait que tel caractère, utilisé dans un groupe pour distinguer les genres, ne permet même pas, dans tel groupe voisin, de séparer les espèces. Cependant, comme nous l'avons montré (1949), on peut dire que, d'une manière générale, une uniformité des conditions chromosomiques caractérise plutôt les groupes très anciens, à caractère résiduel, alors qu'une grande diversité est

presque de règle dans les classes plus récentes, et florissantes encore, des Vertébrés. Dès lors, on ne peut se soustraire à l'impression que, dans un groupe systématique donné, il existe des équipements chromosomiques plus favorables que d'autres et que, finalement, une longue sélection laisse seuls subsister. Mais où porte la sélection ? Est-ce sur les facteurs mécaniques de la mitose, par exemple ? Nous ne savons rien à ce sujet et notre ignorance est également totale sur d'autres points : est-il avantageux d'avoir peu ou beaucoup de chromosomes ? Si, dans un genre, nous pouvons admettre que le matériel génique fondamental est à peu près le même pour toutes les espèces, quelles sont les conséquences d'une répartition de ce matériel entre trente ou soixante chromosomes ? A première vue, on peut penser que le « linkage » étant moins prononcé dans le second cas, les individus dotés d'un grand nombre de chromosomes fourniront un nombre plus élevé de combinaisons génotypiques, ce qui, *a priori*, pourrait permettre une adaptation plus aisée. Cependant, si dans le premier cas, il se produit de très nombreux « crossing over », il est fort possible qu'il n'y ait pas de différences entre espèces à nombres bas et à nombres élevés. Les effets de position viennent encore obscurcir les données du problème.

Nous avons là un champ d'études qui exige une extension considérable des recherches portant sur la cytologie chromosomique comparée. La stupéfiante diversité des équipements chromosomiques chez les *Muridae* nous a conduit à choisir cette riche famille. Nos investigations ont porté sur quinze espèces et une sous-espèce qui n'avaient, jusqu'ici, fait l'objet d'aucune recherche d'ordre cytologique ; d'autre part, nous avons tenu à réexaminer quatorze espèces déjà étudiées par divers auteurs, par nos élèves ou par nous-même et à élucider un certain nombre de points demeurés douteux.

En effet, si notre propos principal demeure d'ordre phylétique, nous n'ignorons pas qu'il nous faudra accumuler encore beaucoup de documents avant de pouvoir faire œuvre de synthèse. Mais, au cours de notre travail, nous rencontrons heureusement des problèmes plus limités, d'ordre strictement cytologique. Nous nous sommes spécialement attaché à résoudre les questions relatives au mode de ségrégation des hétérochromosomes et à la nature même de ceux-ci. De plus, nous avons rencontré un cas nouveau de chromosomes sexuels multiples dont l'analyse s'est révélée facile.

Si nous faisons abstraction des innombrables travaux sur le Rat et la Souris, la situation bibliographique est simple: la cytologie comparée des *Muridae* a fait l'objet de recherches modernes étendues conduites par MAKINO, au Japon, et par moi-même en Suisse. Les contributions des autres auteurs (CROSS, KOLLER, MULDAL, RENAUD, TATEISHI) sont peu nombreuses, portent sur un petit nombre d'espèces et sont de valeurs très inégales.

Les documents utilisés dans ce travail ont fait l'objet de trois notes préliminaires citées dans mon index bibliographique.

### MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Les *Muridae* étudiés dans ce mémoire appartiennent aux sous-familles des *Murinae*, *Cricetinae*, *Gerbillinae* et *Microtinae*.

J'ai piégé moi-même les espèces indigènes, en particulier l'intéressant *Pitymys fatioi* qui n'est connu que des environs de Zermatt. M. V. Schwentker, de Tumblebrook-Farm (E.U.) m'a fait gracieusement cadeau de plusieurs exemplaires de *Clethrionomys gapperi* et de *Peromyscus leucopus*. Quelques ♂♂ de *Microtus orcadensis* m'ont été envoyés, à l'instigation du Dr Harrison-Matthews, directeur de la Zoological Society, par MM. Cansdale, superintendant, et par le Dr L. Sachs (John Innes Horticultural Institution). Tous les autres sujets m'ont été fournis par M. F. Petter, assistant au Muséum d'Histoire naturelle de Paris, et par le Dr M. Baltazard, directeur de l'Institut Pasteur d'Iran. La collaboration de ces deux excellents systématiciens m'a été des plus utiles et j'exprime à mes pourvoyeurs désintéressés ma grande reconnaissance. Celle-ci va également à mon collègue, le professeur Charles Blanc, qui a bien voulu examiner les problèmes de statistique évoqués dans ce travail.

**T e c h n i q u e :** L'incomparable méthode de fixation due à MINOUCHI (1928) a été jusqu'ici la seule que j'ai utilisée. Pour des recherches de cytologie comparée, cette technique présente cependant de gros inconvénients: c'est une méthode lente, puisqu'elle exige l'emploi du microtome, et c'est une méthode capricieuse qui ne réussit pas toujours. Lorsqu'on doit étudier un matériel rare et dont on ne possède que peu de spécimens, un échec est toujours à craindre. En fait, il est difficile pour un chercheur d'étudier plus d'une demi-douzaine d'espèces annuellement; or, la morphologie

comparée exige un matériel considérable et des résultats acquis aussi lentement me laissaient peu d'espoir de constituer, dans un temps pas trop étendu, une collection cytologique suffisante. Très heureusement ces conditions défavorables ont été bouleversées par une nouvelle méthode due à MAKINO et NISHIMURA (1952). Le principe de cette méthode est des plus simples: il consiste en un prétraitement de fragments testiculaires par l'eau, avant la fixation. Il est probable que l'effet de ce prétraitement est de gonfler considérablement les cellules et, par là, d'espacer beaucoup les chromosomes qui, dès lors, ne manifestent plus la tendance à fusionner si manifeste avec la plupart des fixateurs. MAKINO et NISHIMURA, après avoir laissé les fragments dans l'eau pendant cinq à dix minutes, fixent cinq minutes dans une solution d'acide acétique 10-15%, rincent à l'eau distillée à deux ou trois reprises, puis colorent en masse par la fuchsine basique en solution éthylique ou lactique. Les fragments, soigneusement lavés à l'eau, sont alors écrasés entre lame et lamelle, éventuellement montés à l'euparal. Les résultats sont beaucoup meilleurs, d'après mon expérience, en adoptant, pour les Mammifères, la procédure suivante.

1. Découper à l'aide de ciseaux bien tranchants de petits fragments testiculaires et placer ceux-ci dans l'eau distillée pour sept minutes environ; la température de l'eau semble indifférente et je n'ai pas constaté de différences entre 5 et 20°.

2. Fixer à l'acide acétique à 50% pendant vingt minutes.

3. Prendre un fragment, le déposer sur une lame revêtue d'une pellicule d'albumine sèche, le couvrir d'une lamelle grasse 25 × 35 et écraser très fortement. Pour éviter la rupture des préparations, je pose la lame sur un matelas de papier, recouvre la lamelle d'un coussinet épais de papier filtre et pose sur celui-ci une plaque de verre épaisse sur laquelle j'exerce la plus forte pression possible.

4. Plonger ces préparations dans une cuvette pleine d'alcool à 70°. Après une heure environ les lamelles tombent d'elles-mêmes. Sinon, il suffit de secouer sèchement la préparation pour se débarrasser du couvre-objet.

5. Laver à l'eau distillée.

6. Hydrolyser par HCl/N pendant 12 minutes à 56°.

7. Laver à l'eau distillée.

8. Colorer par la fuchsine sulfureuse pendant 1 à 6 heures.

9. Laver à l'eau courante, déshydrater rapidement et monter au Baume ou à l'Euparal.

Si l'animal dont on a tiré le matériel présentait une spermatogénèse active, sept à huit préparations sont suffisantes pour obtenir tous les stades désirés.

Le résultat, comparé à celui que l'on obtient par la méthode des coupes après fixation selon MINOUCHI, est pleinement satisfaisant. L'espacement des chromosomes permet des numérations très faciles dans les divisions diploïdes, les stades prémétaphasiques étant particulièrement favorables. Cependant, la détermination du mode d'attachement demeure en général très difficile; si, dans certains cas (voir par exemple fig. 18 et pl. 17), le centromère est bien visible et figure une brève constriction achromatique, préciser sa position est le plus souvent malaisé: dans les métaphases, seuls les grands métacentriques situés à la périphérie sont immédiatement reconnaissables, les petits éléments centraux étant trop contractés pour être accessibles à l'analyse; d'autre part, dans les prémétaphases, les chromosomes présentent souvent des courbures ou des angles assez abrupts, dus, soit à l'existence d'une spirale relique, soit à la contrainte qu'exerce sur eux le milieu nucléaire. De plus, dans ces prémétaphases, certains éléments, en raison de l'écrasement, sont placés « sur le flanc » et se montrent formés de deux chromatides nettement espacées; la position du kinétochore est alors assez facile à repérer; mais d'autres éléments apparaissent comme homogènes, les deux chromatides étant superposées, et il n'est pas possible de repérer leur centromère.

A la métaphase I, la détermination du type des petits bivalents est également très peu sûre. Et pourtant les divisions réductionnelles sont très bien fixées et la structure des tétrades souvent plus claire que dans le matériel qui a été débité en coupes. Si, dans les régions les plus écrasées, les situations réciproques des chromosomes ont été altérées par la pression exercée sur la lamelle, on trouvera toujours des zones où l'arrangement métaphasique est respecté, comme l'atteste le sentiment de beauté géométrique que suscitent de telles figures. Enfin, contrairement à ce qui se passe lorsqu'on examine des « squashes » n'ayant pas subi de prétraitement aqueux, les chromosomes eux-mêmes ne sont pas gonflés. On peut estimer

que dans les coupes les cellules sont contractées, alors que dans les préparations par écrasement, elles sont gonflées. Il est intéressant de comparer par exemple les figures 78 (squash) et 79 (coupe) qui représentent des métaphases I du même animal dessinées au même grossissement: la supériorité de la nouvelle méthode apparaît clairement. Cependant, le comportement des hétérochromosomes à la métaphase I et II est souvent plus compréhensible dans les coupes et, si l'étude des phases préméiotiques est toujours difficile et entachée d'incertitudes, le matériel élaboré selon MINOUCHI est très supérieur à celui que donne la méthode par écrasement. En résumé, les deux techniques se complètent admirablement, mais, pour établir rapidement la formule chromosomique d'un Mammifère, les «squashes» sont amplement suffisants.

Un autre avantage doit encore être signalé: les préparations par écrasement peuvent être photographiées très facilement, alors que le résultat est toujours médiocre lorsqu'on photographie des cinèses contenues dans des coupes, relativement épaisses et dont les divers plans ne peuvent être simultanément au point. Les photographies permettent de supprimer complètement l'usage fastidieux de la chambre claire et peuvent être utilisées directement comme «esquisse». J'ai procédé de la façon suivante: par l'usage d'un appareil «Miflex» avec la combinaison optique Imm.  $\frac{1}{16}$  X Oc. comp. 8, le grossissement est de 600 diamètres. Les positifs sont agrandis trois fois et ramenés à 1620 par la reproduction. Quant aux dessins, ils résultent de l'agrandissement au double de l'«esquisse» photographique, agrandissement compensé par la reproduction, ce qui donne un grossissement final de 1800 diamètres.

REVISION DES DONNÉES RELATIVES  
A QUATORZE ESPÈCES DE MURIDÆ  
ÉTUDE DE QUINZE ESPÈCES ET D'UNE SOUS-ESPÈCE  
NOUVELLE POUR LA CYTOLOGIE

**Sous-famille des Murinae**

1. *Apodemus sylvaticus* L. (pl. 7, ph. 1 et 2; fig. 1).
2. *Rattus norvegicus* BERKENH. (pl. 7, ph. 3; fig. 2).
3. *Mus musculus bactrianus* BLYTH (fig. 3).

Ces trois espèces ont fait l'objet d'études cytologiques nombreuses et je me suis contenté de donner ici quelques figures. Chez *Apodemus sylvaticus*, j'ai pu examiner plus de cinquante métaphases I parfaitement fixées sans rencontrer une seule image de pré-réduction. *Mus musculus bactrianus* est identique à *M. musculus* L.

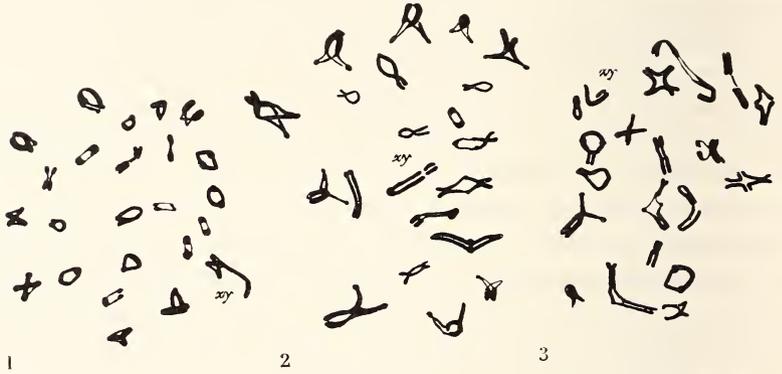


FIG. 1-3.

Fig. 1: *Apodemus sylvaticus*. Métaphase I.  $\times 1.800$ . — Fig. 2: *Rattus norvegicus*. Métaphase I.  $\times 1.800$ . — Fig. 3: *Mus musculus*. Métaphase I.  $\times 1.800$ .

4. *Nesokia indica* GRAY et HARDWICKE (pl. 7, ph. 4-11; fig. 4-11).

Divisions spermatogoniales (ph. 4, 5, 11; fig. 4, 5, 11).

A la prophase, les chromosomes sexuels X et Y apparaissent nettement en raison de leur forte hétérochromatie positive; ce sont des métacentriques, de grande taille, bien que leurs dimensions soient encore inférieures à ce qu'elles seront plus tard; à la métaphase, il est aisé de compter quarante-deux éléments; l'X est immédiatement reconnaissable comme le chromosome le plus long, métacentrique à bras légèrement inégaux et qui mesure  $10 \mu$ . Viennent ensuite cinq chromosomes, de taille à peu près égale ( $6 \mu$ ), parmi lesquels doit se trouver l'Y. A ce stade les hétérochromosomes ne manifestent aucune hétérochromatie. Quant aux autosomes, lesquels forment une série régulièrement décroissante, leur type d'attachement est très difficile à définir. La plupart d'entre eux sont probablement des acrocentriques.



FIG. 4-11.

*Nesokia indica*.

Fig. 4-5: métaphases spermatogoniales. — Fig. 6-9: métaphases I. — Fig. 10: l'X et l'Y dans une métaphase I. — Fig. 11: prophase spermatogoniale.  $\times 1.800$ .

Divisions méiotiques (ph. 6-10; fig. 6-10).

Chez *Nesokia indica*, nous trouvons la clef d'un problème qui nous avait souvent préoccupé: lorsqu'on dispose de coupes seulement, il est fréquent d'observer que le nombre d'éléments à la première cinèse varie entre **N** et **N** + 1. Or, dans le cas particulier, la majorité des métaphases I montre une absence d'union entre l'**X** et l'**Y**. La première idée que suscite cette constatation, c'est que la technique d'écrasement a écarté les deux constituants du complexe sexuel. Mais cette hypothèse est inadmissible: dans les figures que je donne, l'arrangement normal de la constellation équatoriale est visiblement respecté et cependant l'**X** et l'**Y** peuvent être très éloignés l'un de l'autre (fig. 7 et 9); deux métaphases, immédiatement contiguës (fig. 8), montrent, l'une, une liaison de l'**X** et de l'**Y**, l'autre une absence de liaison. Et dans ce cas, comme dans celui de la figure 7, l'**X** a la forme d'un anneau, distinctement fissuré, et, comme l'**Y**, hétérochromatiquement négatif, ce qui apparaît nettement sur les photographies 6 et 7; les photographies 9 et 10 montrent que l'**X** peut également se présenter sous la forme d'un **V** (fig. 9 et 10).

Comment expliquer la forme en anneau? Dans une interprétation chiasmatique, nous pourrions supposer que les deux extrémités des deux bras sont homologues, que l'**X** soit un isochromosome, ou bien qu'il y ait eu duplication et translocation inter-brachiale d'un segment. Plus simplement, je serais tenté d'admettre que, dans le cas habituel d'une union de l'**X** et de l'**Y**, celle-ci se fait par simple adhésion aux dépens de la substance visqueuse (hétérochromatine) au sein de laquelle se fait l'évolution préméiotique; les noyaux pachytènes montrent effectivement une seule masse hétérochromatique et la séparation de l'**X** et de l'**Y** est donc un phénomène tardif; lorsque l'**X** est séparé de l'**Y**, il est possible que ce soit dû au fait que l'agglutination se fait entre les deux extrémités de l'**X** (cas de l'**X** en anneau), ou ne se fait pas du tout (cas de l'**X** isolé en **V**).

Ce sont dans les métaphases où l'**X** et l'**Y** sont unis que ces éléments révèlent leurs plus grandes dimensions: dans les figures 6 (ph. 8) et 8 (ph. 7), l'**X** dépasse 12  $\mu$  et l'**Y** 9  $\mu$  et semblent donc plus déspiralisés encore que dans les mitoses diploïdes. Un coup d'œil sur les figures 6-10 montre cependant que ces dimensions varient beaucoup, sans qu'il soit possible de discriminer avec certi-

tude la part que jouent les artifices de fixation dans cette variation. Comme je l'ai dit en 1952, les figures où l'extension est maximum semblent aussi les mieux fixées.

Comme nous le verrons ultérieurement, *Nesokia indica* pose un intéressant problème d'ordre systématique et phylétique.

### Sous-famille des Cricetinae

5. *Peromyscus leucopus* RAFINESQUE (pl. 7, ph. 12-14; fig. 12-14).

J'ai montré (1952) que le *Cricetinae* américain, *Sigmodon hispidus*, différait beaucoup cytologiquement, en particulier par la morphologie de ses chromosomes sexuels, des formes européennes. Il était intéressant de voir si cette remarque pouvait être généralisée.

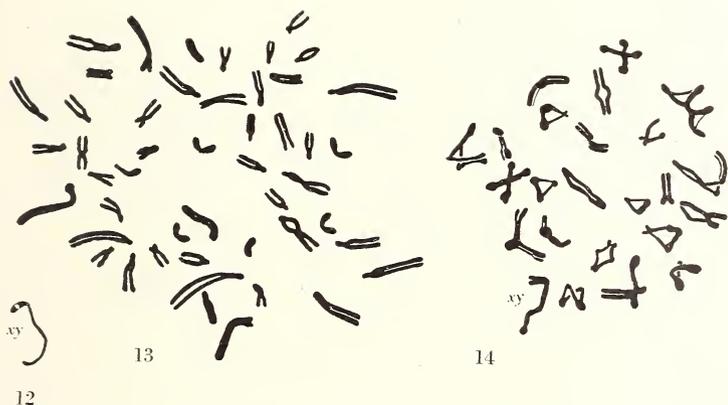


FIG. 12-14.

*Peromyscus leucopus*.

Fig. 12: le complexe X-Y à la métaphase I. — Fig. 13: métaphase spermatogoniale. — Fig. 14: métaphase I. —  $\times 1.800$ .

Divisions spermatogoniales (ph. 13; fig. 13).

Comme CROSS (1931) l'avait montré, l'espèce est dotée de quarante-huit chromosomes, la plupart acrocentriques, deux couples de grands éléments étant sub-métacentriques.

Divisions méiotiques (ph. 12, 14; fig. 12, 14).

Le complexe X-Y est immédiatement reconnaissable parmi les vingt-quatre bivalents; il a la forme d'un L couché et ce complexe, comme le montre la figure 12, est formé d'un très petit Y (moins de  $1 \mu$ ) et d'un X acrocentrique, long d'un peu plus de  $5 \mu$ , ce qui

permet de l'identifier comme l'un des plus grands éléments des cinèses diploïdes. Le centromère semble placé si près de l'extrémité proximale que le bras court est pratiquement inexistant. Les conditions sont donc voisies de celles de *Sigmodon hispidus*.

6. *Neotoma floridana* ORD. (pl. 7, ph. 15, 16; fig. 15-17).

Divisions spermatogoniales (ph. 16, fig. 15).

CROSS (1931) a déterminé exactement le nombre de chromosomes:  $2N = 52$ . La figure 15 permet de constater l'existence de deux grands métacentriques et de deux grands sub-métacentriques; parmi les éléments moyens, il existe encore un couple sub-métacentrique; la plupart des autres chromosomes semblent être acrocentriques.

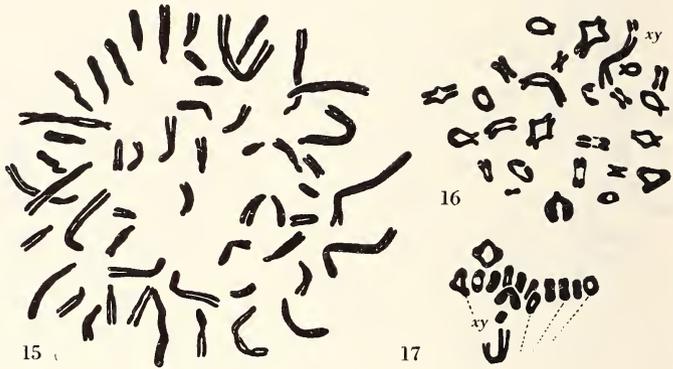


FIG. 15-17.

*Neotoma floridana*.

Fig. 15: métaphase spermatogonale. — Fig. 16: métaphase I. — Fig. 17: métaphase I, en profil. —  $\times 1.800$  (15 et 16) ou  $3.600$  (17), cette dernière d'après une coupe.

Divisions méiotiques (ph. 14, 15; fig. 16, 17).

Nous comptons vingt-six bivalents le plus souvent, parfois vingt-sept éléments au total, ce qui nous indique que la liaison entre l'**X** et l'**Y** peut manquer. L'identification du complexe sexuel est d'ailleurs très difficile, car tous les bivalents sont très contractés; les figures 16 (frottis) et 17 (coupe) montrent un **X** en forme de **V** à bras subégaux et un **Y** en court bâtonnet placé dans le prolongement du bras long. Comme nous le verrons, à propos de *Clethrionomys glareolus*, il est possible que cette position soit secondaire et qu'au début

de la métaphase l'Y soit dans le prolongement du bras court. Ainsi, et bien que j'aie disposé de 7 ♂♂, mes observations ne peuvent être considérées comme définitives.

7. *Cricetulus migratorius* PALLAS (pl. 7, ph. 17; fig. 18, 19, 95-98).

Les conditions chromosomiques sont identiques à celles que j'ai décrites (1952) chez *C. griseus*; je puis donc être très bref.

Divisions spermatogoniales (ph. 17; fig. 18).

Il y a vingt-deux chromosomes, dont au moins dix-huit métacentriques, les éléments grands et moyens entrant tous dans cette catégorie. L'X et l'Y sont les plus grands de tous, celui-là métacentrique, celui-ci submétacentrique.

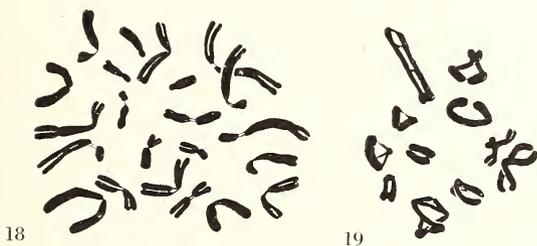


FIG. 18-19.

*Cricetulus migratorius*.

Fig. 18: métaphase spermatogonale. — Fig. 19: métaphase I. —  $\times 1.800$ .

Divisions méiotiques (fig. 19).

Nous trouvons onze bivalents et le comportement de l'X-Y est identique à celui de *Cricetulus griseus*. (Pour l'étude de la diplotène et de la diacinèse, se reporter à la page 275 et aux figures 95-98).

8. *Mesocricetus auratus* WATERHOUSE (pl. 7, ph. 18, 19; fig. 20, 21).

Je ne puis que confirmer ici mes observations de 1952 en soulignant deux points particuliers que l'étude de mon nouveau matériel m'a permis de préciser. 1° Dans cette espèce où KOLLER (1938) trouvait 18,4% de post-réduction, j'ai pu examiner une centaine de métaphases I où je n'ai vu que de la pré-réduction; 2° Il est fréquent que l'X et l'Y soient séparés l'un de l'autre à la métaphase I (fig. 18); cette figure ne semble pas avoir été perturbée par le mode de préparation. D'ailleurs, même si la séparation de l'X

et de l'Y était due à un artifice, celui-ci serait « significatif » en ce que seul le bivalent sexuel aurait été disloqué alors que toutes les tétrades autosomiques sont intactes. Nous aurions là, et bien que

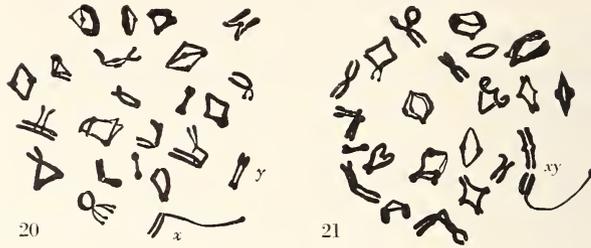


FIG. 20-21.

*Mesocricetus auratus*.  
Métaphases I.  $\times 1.800$ .

la liaison X-Y soit effectuée par un chiasma, l'indice de la fragilité de cette liaison, ce qui suggère qu'elle n'est pas, en dépit des apparences, de même nature que celle qui intervient entre autosomes homologues.

9. *Mesocricetus brandti* NEHRING (pl. 7, ph. 20; fig. 22).

Cette forme, souvent considérée comme une sous-espèce de *M. auratus* en diffère chromosomiquement et doit être considérée



FIG. 22.

*Mesocricetus brandti*.  
Métaphase spermatogonale.  $\times 1.800$ .

vraisemblablement comme une « bonne » espèce, différant du Hamster doré comme du *M. raddei* NEHRING.

Divisions spermatogoniales (pl. 20; fig. 22).

Il y a 42 chromosomes (44 chez *M. auratus*), la plupart des éléments étant métacentriques. En raison de la difficulté qu'il y a à préciser exactement la position du centromère chez les *Mesocricetus*, il ne m'est pas possible de décider si la différence entre les deux espèces est imputable à une fusion centrique. Mon matériel, représenté par deux jeunes ♂♂, ne renfermait pas encore de divisions réductionnelles.

### Sous-famille des Gerbillinae

10. *Tatera indica* HARDWICKE (pl. 7 et 8, ph. 21-23; fig. 23-31).

Les conditions cytologiques sont difficiles à définir, en raison du nombre élevé des chromosomes.

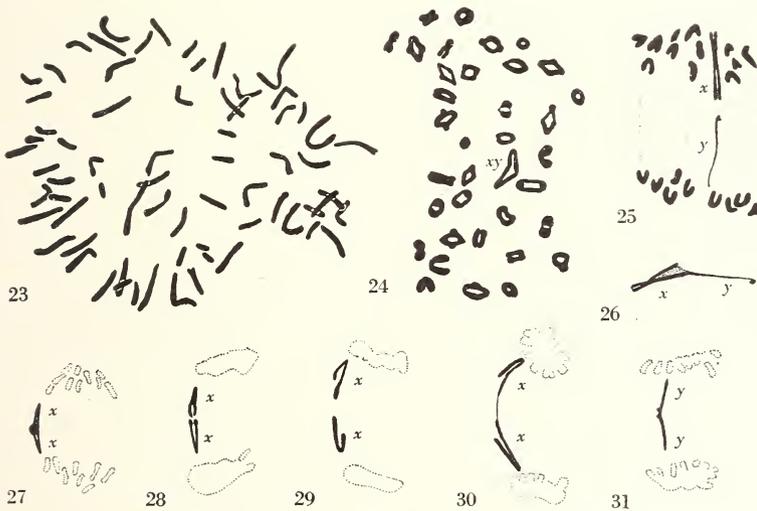


FIG. 23-31.

*Tatera indica*.

Fig. 23: métaphase spermatogonale. — Fig. 24: métaphase I. — Fig. 25: anaphase I. — Fig. 26: le complexe X-Y à la métaphase I. — Fig. 27-31: anaphase II. —  $\times 1.800$  (23-26) ou  $3.600$  (27-31), ces dernières d'après des coupes.

Divisions spermatogoniales (ph. 23; fig. 23).

Le nombre diploïde,  $2N = 72$ , n'a pu être établi avec certitude par l'observation directe et, dans l'original de la figure 23, un certain nombre de points demeurent un peu douteux. La forme des chromosomes est également difficile à préciser: il semble cependant qu'il n'y ait que peu de métacentriques, de quatre à six paires environ<sup>1</sup>.

Divisions méiotiques (ph. 21, 22; fig. 24).

Une série de figures sont tout à fait claires, révélant l'existence de trente-six bivalents: l'un d'entre eux présente les mêmes caractères que nous retrouverons dans le complexe sexuel des autres *Gerbillinae*; comme nous le verrons encore, dans cette sous-famille, comme chez les *Cricetinae* paléarctiques, l'**X** est un grand chromosome métacentrique et l'**Y** un chromosome également grand et sub-métacentrique. Or, le bivalent désigné comme **X-Y** dans la figure 24 correspond bien à ce signalement. D'autre part, les trop rares figures anaphasiques que j'ai analysées, et dans les coupes seulement (fig. 25, 26) montrent effectivement un **X** métacentrique, alors que le bras court du chromosome **Y** semble peu développé, en tout cas beaucoup moins que chez les autres *Gerbillinae*. La figure 26 permet en outre de noter les restes de la substance visqueuse caryosomique dans laquelle le complexe sexuel a accompli son évolution préméiotique.

La pré-réduction étant de règle, nous devons nous attendre à trouver, avec des fréquences approximativement égales, des anaphases II avec les **X** métacentriques et d'autres avec les **Y** acrocentriques. En fait, la première catégorie est richement représentée dans mes coupes (fig. 27-30), alors que seule la figure 31 correspond peut-être à la seconde; la chose n'est même pas certaine, car, dans la région médiane, on distingue un petit croisillon, ce qui laisse supposer que c'est à une dyade métacentrique dont les bras sont parallèles que nous avons affaire. Il paraît donc vraisemblable que, dans les figures 25 et 26, le bras court de l'**Y** est particulièrement contracté. Les figures 27 et 28, où les chromosomes sexuels sont parfaitement métacentriques correspondraient à des anaphases II

<sup>1</sup> Ce travail était sous presse lorsque j'ai eu connaissance des décomptes établis par SACHS (1952) chez *Tatera indica ceylonica*:  $2N = 72$ . D'autre part, TOBIAS (1952) fixe à 34 le nombre diploïde de *Tatera brantsii draco*, espèce sud-africaine.

dotées de l'**X**, alors que les figures 29 et 31 pourraient représenter des anaphases II véhiculant l'**Y**. La figure 24 nous montre en effet un bivalent sexuel dont les constituants semblent tous deux métacentriques.

11. *Gerbillus pyramidum* GEOFFROY (pl. 8, ph. 24-41; fig. 32-42).

Cette espèce présente un intérêt tout particulier en raison du fait qu'elle est dotée de chromosomes sexuels multiples. C'est seule-

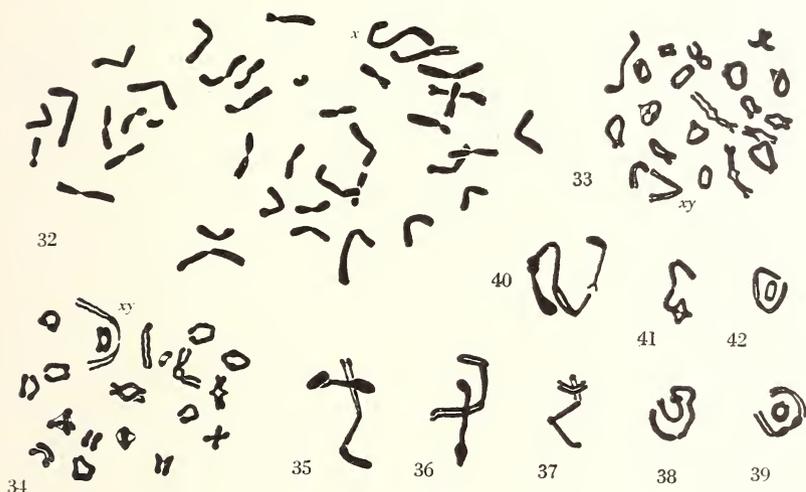


FIG. 32-42.

*Gerbillus pyramidum*.

Fig. 32: métaphase spermatogonale. — Fig. 33-34: métaphases I. — Fig. 35-42: configurations diverses des chromosomes sexuels multiples à la métaphase I. —  $\times 1.800$ .

ment le deuxième cas connu chez un Euthérien, le premier ayant été découvert chez *Sorex araneus*, un Insectivore, par mon élève R. BOVEY (1949). Chez les Marsupiaux, deux cas sont également connus, celui de *Macropus ualabatus* (AGAR, 1923) et celui de *Potourus tridactylus* (SHARMAN, MC INTOSH et BARBER, 1950).

J'ai étudié 2 ♂♂ de *Gerbillus campestris*, reçus de M. F. Petter, et provenant de Béni-Abbès. Chez ces deux individus, les conditions étaient identiques.

Divisions spermatogoniales (ph. 24-26; fig. 32).

Il y a 40 chromosomes qui sont probablement tous méta- ou sub-métacentriques. L'identification du chromosome **X**, le plus grand de tous, est facile; celui du chromosome **Y** ne peut être faite avec certitude.

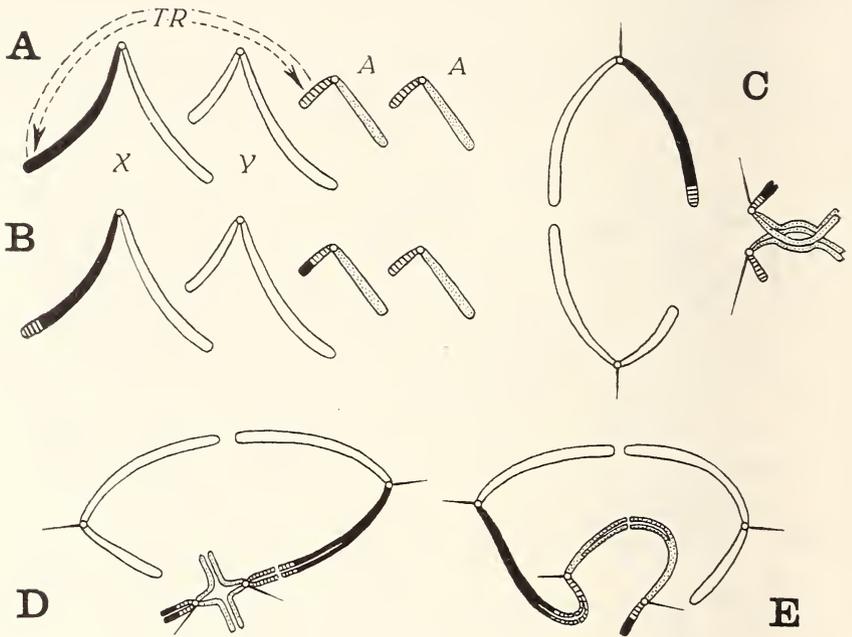


SCHÉMA I.

Genèse des chromosomes sexuels multiples chez *Gerbillus pyramidum*.

A: Statut primitif supposé: l'**X**, l'**Y** et une paire d'autosomes; une translocation (*tr.*) se produit entre un des bras de l'**X** et le bras court d'un autosome. — B: Conditions réalisées après translocation. — C: Le bivalent **X-Y** et la tétrade autosomale demeurent indépendants; il ne s'est pas produit de chiasma entre le bras court de l'autosome intact et le court segment autosomique transloqué sur l'**X**. — D et E: Deux configurations métaphasiques où l'union de l'**X-Y** avec l'autosome intact s'effectue par un chiasma.

Divisions méiotiques (ph. 27-40; fig. 33-42).

Nous sommes en présence de deux types de métaphases I que j'ai rencontrés avec des fréquences sensiblement égales: dans le premier type (fig. 33), il y a 20 bivalents: l'**X** est un grand **V** ( $5\ \mu$ ) à bras subégaux; à l'extrémité de l'un de ces bras, il est en contact avec l'**Y** par le bras court de celui-ci; l'**Y** est plus petit que l'**X**

(environ 3  $\mu$ ), et métacentrique également. Le second type, bien particulier, montre l'**X-Y** uni à une tétrade autosomale (fig. 35-38, 40-41) ou tout près de celle-ci (fig. 34, 39, 42). Les configurations que j'ai dessinées peuvent toutes s'expliquer très aisément, en admettant une courte translocation entre l'extrémité du bras impair de l'**X** et le bras court d'un autosome, selon le schéma 1. Lorsque nous avons affaire au «type normal» (fig. 33), c'est qu'il n'y aura pas eu d'union zygotène entre les brefs segments transloqués, qui doivent être très courts puisque, à ce niveau, nous n'avons jamais, lorsque l'union s'est effectuée, formation d'un chiasma cruciforme (Sch. 1).

Le type «associé» nous montre par contre que l'association zygotène entre segments transloqués s'est produite; quant au type où il y a simplement approximation étroite du complexe **X-Y** et de la tétrade autosomique, nous estimons qu'il résulte d'une liquida-tion du chiasma entre segments transloqués. Qu'il en soit bien ainsi résulte de l'analyse des métaphases II (ph. 41) dont j'ai pu étudier une trentaine de plaques, lesquelles, sans exception, montrent 20 dyades. Le cas de *Gerbillus pyramidum*, tout en étant passible du même type d'explication que celui des trois autres cas connus chez les Mammifères, en diffère cependant en ce qu'il n'y a pas eu perte d'un centromère et que l'association du complexe sexuel et d'une paire d'autosomes est facultative et non obligée, ce que j'ai rattaché causalement à la brièveté des segments transloqués. Il est remarquable que, dans les quatre cas, nous ayons affaire à des espèces qui, chacune dans son groupe systématique respectif, se distinguent par un très petit nombre de chromosomes et par le caractère métacentrique de ceux-ci.

<i>Potourus tridactylus</i>	2 N = 13 (SHARMAN, Mc INTOSH, BARBER, 1950)
<i>P. breviceps</i>	2 N = 22
<i>Macropus ualabatus</i>	2 N = 11 (AGAR, 1923)
<i>M. giganteus</i>	2 N = 22
<i>M. parryi</i>	2 N = 16
<i>Gerbillus pyramidum</i>	2 N = 40
<i>G. campestris</i>	2 N = 56
<i>Sorex araneus</i>	2 N = 23 (BOVEY, 1949)
Autres Musaraignes	2 N = 42, 52.

Il est incontestable que la possession de chromosomes sexuels multiples est un phénomène secondaire, postérieur à la différenciation des espèces, tout au moins dans les genres *Potourus*, *Macropus* et *Gerbillus* (nous ne connaissons pas les conditions chez d'autres *Sorex*). Nous avons donc ici une indication sur le sens de l'évolution chromosomique: l'apparition de chromosomes sexuels

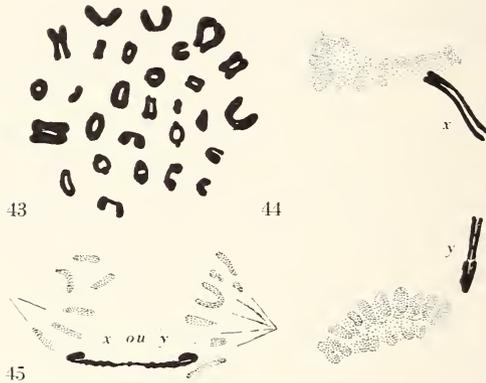


FIG. 43-45.

*Gerbillus campestris*.

Fig. 43: métaphase I. — Fig. 44: anaphase I. — Fig. 45: anaphase II. —  
 × 3.600 (d'après des coupes).

multiples chez des espèces où tous les chromosomes sont métacentriques nous démontre que la métacentrie intégrale est secondaire et que, par conséquent, dans plusieurs groupes tout au moins, un nombre peu élevé de chromosomes ne correspond pas à des conditions primitives. D'autre part, nous trouvons dans ces divers cas de chromosomes sexuels multiples l'illustration d'un principe formulé par WHITE (1945) et selon lequel tous les chromosomes d'un organisme ont tendance à subir le même type de transformation (principe du changement homologue). N'est-il pas frappant de constater que, lorsque toutes les fusions centriques possibles sont intervenues, le processus de translocation tend à continuer et se manifeste alors par des échanges entre autosomes et hétérochromosomes ? Nous pouvons voir là que l'évolution chromosomique peut, dans certains cas tout au moins, affecter une allure orthogénétique.

12. *Gerbillus campestris* LEVAILLANT (fig. 43-45).

Les testicules des deux ♂♂ dont j'ai disposé ont été étudiés par la méthode des coupes. Les documents recueillis sont insuffisants pour l'étude des cinèses diploïdes, lesquelles, étant donné le nombre **N**, doivent renfermer 56 chromosomes.

## D I V I S I O N S m é i o t i q u e s .

28 bivalents forment la constellation métaphasique (fig. 43). A l'anaphase, la disjonction du couple **X-Y** est facile à observer: les deux hétérochromosomes sont métacentriques, l'un (**X**) à bras sub-égaux, l'autre (**Y**) à bras inégaux. Comme chez tous les *Gerbilinae*, et, d'une manière générale, chez tous les Rongeurs ayant deux grands hétérochromosomes métacentriques, ceux-ci sont bien reconnaissables à l'anaphase II (fig. 43).

13. *Meriones lybicus lybicus* LICHT (pl. 8, ph. 48; fig. 49).14. *M. lybicus erythroura* GRAY (pl. 8, ph. 49; fig. 46).15. *M. shawi* DUVERNOY (pl. 8, ph. 46, 47; fig. 47, 48).16. *M. persicus* BLANFORD (pl. 8, ph. 42, 43; fig. 50).

Le genre *Meriones* est systématiquement très difficile. Au point de vue cytologique, les trois espèces ci-dessus ne diffèrent pas entre elles: je les traiterai donc simultanément puisqu'elles forment le groupe des *Meriones* à 44 chromosomes.

D I V I S I O N S s p e r m a t o g o n i a l e s (ph. 42, 46, 49; fig. 46, 47).

Il y a 44 chromosomes qui, dans leur grande majorité, sont de caractère métacentrique; 3 ou 4 paires sont probablement acrocentriques.

D I V I S I O N S m é i o t i q u e s (ph. 47, 48; fig. 49, 50, 51).

En plaque équatoriale, le complexe **X-Y** est facile à reconnaître parmi les 22 bivalents. Si, dans la figure 49, l'**Y** est nettement plus petit que l'**X**, de même que dans la figure 50 (préparation par écrasement), la différence de dimensions est beaucoup moins marquée dans les figures 48 et 51-53, exécutées d'après des coupes. L'**X** et l'**Y** sont en rapport par leurs bras longs, de longueurs à peu près égales, tandis que les bras courts (cet adjectif s'appliquant surtout à l'**Y**) sont en général libres: la figure 53 montre cependant

une union des deux bras. Comme chez les autres *Gerbillinae*, je n'ai jamais observé de figures chiasmatiques entre l'**X** et l'**Y** et la dis-

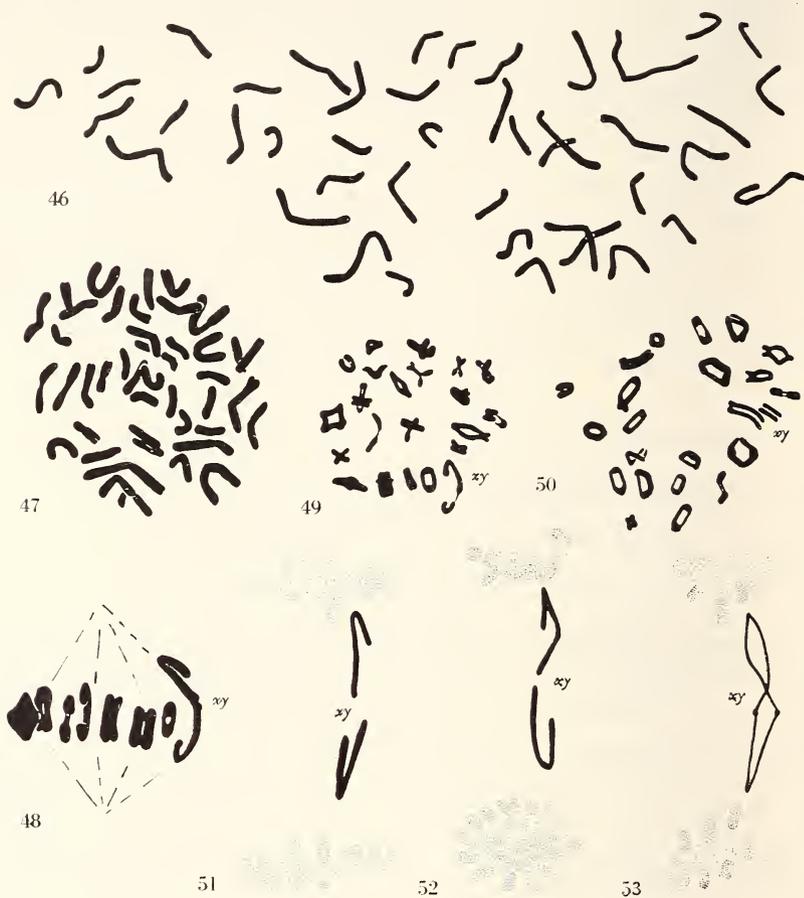


FIG. 46-53.

*Meriones* à 44 chromosomes.

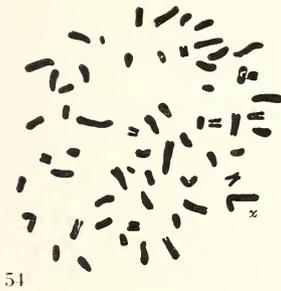
Fig. 46: *M. lybicus erythroua*, métaphase spermatogoniale. — Fig. 47: *M. shawi*, métaphase spermatogoniale. — Fig. 48: *M. shawi*, métaphase I. — Fig. 49: *M. lybicus*, métaphase I. — Fig. 50: *M. persicus*, métaphase I. — Fig. 51-53: *M. shawi*, anaphase I. —  $\times$  1.800 (46, 47, 49, 50) et 3.600 (48, 51-53) (d'après des coupes).

jonction est toujours de type pré-réductionnel. Chez les trois espèces, les métaphases II (ph. 43) montrent 22 dyades, l'**X** ou l'**Y** étant souvent reconnaissable à leur grande taille.

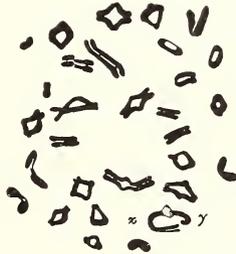
17. *Meriones crassus* SUNDEVALL (pl. 8, ph. 44, 45; fig. 54-56).

Divisions spermatogoniales (ph. 44; fig. 54).

L'espèce est bien caractérisée par la possession de 60 chromosomes; l'**X** et l'**Y** conservent un attachement médian ou sub-médian tandis que la plupart des autosomes sont acrocentriques. A l'intérieur du genre *Meriones*, nous retrouvons donc nettement une rela-



54



55



56

FIG. 54-56.

*Meriones crassus*.

Fig. 54: métaphase spermatogonale. — Fig. 55: métaphase I. — Fig. 56: anaphase I. —  $\times 1.800$ .

tion du type robertsonien, point sur lequel nous reviendront plus bas.

Divisions méiotiques (p. 45, fig. 55, 56).

D'entre les 30 bivalents, le complexe **X-Y** ressort nettement avec les mêmes caractères que chez les autres *Gerbillinae*: l'**X** est un métacentrique à bras légèrement inégaux, cette inégalité étant plus marquée chez l'**Y**. L'anaphase de la figure 56 montre le comportement pré-réductionnel qui est de règle et la portion très étirée qui freine la disjonction anaphasique. Comme dans les cas précédents, il s'agit vraisemblablement d'une substance hétérocaryosomique que sa forte teneur en DNA rend fortement visqueuse.

18. *Rhombomys opimus* LICHT. (pl. 9, ph. 50-54; fig. 57-59).

Ce genre, très voisin des *Meriones*, s'en distingue cytologiquement par le petit nombre de chromosomes.

Divisions spermatogoniales (p. 50, 52; fig. 57).

L'**X** et l'**Y** se distinguent nettement à leur grande taille, parmi les 40 chromosomes qui tous sont métacentriques. C'est dire que dans la série *Meriones-Rhombomys*, se maintient la proportionalité inverse entre nombre de chromosomes et métacentriques.

Divisions méiotiques (ph. 50, 52; fig. 58, 59).

Le complexe **X-Y**, toujours sous la même forme, est immédiatement reconnaissable et ne se distingue en rien de celui des



FIG. 57-59.

*Rhombomys opimus*.

Fig. 57: métaphase spermatogoniale. — Fig. 58: 59: métaphase I. —  $\times 1.800$ .

*Meriones*. Tous les *Gerbillinae* étudiés ici ont donc une morphologie hétérochromosomique identique, l'**Y** des *Tatera* présentant, à titre d'exception, une caractère presque acrocentrique; cette distinction n'est pas très certaine, car elle n'apparaît nettement qu'à l'anaphase I; à la métaphase, les deux chromosomes sexuels semblent typiquement métacentriques.

#### Sous-famille des *Microtinae*

19. *Clethrionomys glareolus* SCHR. (pl. 9, ph. 59-61; fig. 60-63).

Cette espèce a été étudiée par P. RENAUD (1938) qui a compté 56 chromosomes acrocentriques et identifié l'**X** comme un élément acrocentrique et l'**Y** comme un chromosome punctiforme. RENAUD n'a observé que la pré-réduction des hétérochromosomes. Je puis

confirmer ces résultats et signaler en outre quelques détails complémentaires.

Divisions spermatogoniales (ph. 60; fig. 60).

Les 56 chromosomes sont effectivement acrocentriques, l'X et l'Y n'étant pas reconnaissables dans les cinèses diploïdes.

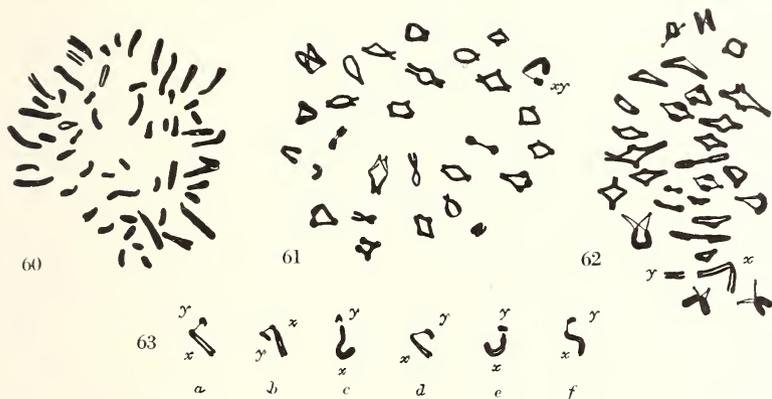


FIG. 60-63.

*Clethrionomys glareolus*.

Fig. 60: métaphase spermatogonale. — Fig. 61, 62: métaphases I. — Fig. 63 (a, b, c, d, e, f): le complexe X-Y à la métaphase I. —  $\times 1.800$ .

Divisions méiotiques (ph. 59, 61; fig. 61, 62, 63).

La figure 62 est particulièrement intéressante: il s'agit d'une métaphase I en profil où l'X-Y est facile à repérer. Il semble que l'X soit un élément métacentrique dont le bras long serait en relation avec l'Y. Or, cette interprétation est fautive, et je rappelle ici que c'est pourtant celle que j'ai avancée à propos de la figure 17 relative à *Neotoma floridana*. En effet, les six complexes sexuels de métaphase I que donne la figure 63 et celui de la figure 61 nous montrent que l'X est un acrocentrique extrême, relié par un filament mince (substance visqueuse ou bras court de l'X ?) au chromosome Y. La courbure médiane de l'X en imposerait pour un centromère, si nous ne constatons le caractère occasionnel de cette courbure en comparant les figures 61, 63 c, e et f, ou elle se retrouve, aux figures 63 a, b et d où elle manque complètement. L'attachement est donc purement apical. Chez *Neotoma floridana*, la flexion médiane s'accompagnait d'un étranglement bien marqué, critère

qui nous a conduit à admettre que c'était bien là qu'il fallait placer le centromère. Mais le nombre de figures observées était insuffisant et, si le lecteur veut bien se rappeler que, chez les autres *Cricetinae* américains, l'*X* est typiquement acrocentrique, il comprendra pourquoi j'ai présenté avec réserve mes observations sur *Neotoma*.

20. *Clethrionomys gapperi* VIGORS (pl. 9, ph. 55-58; fig. 64-66).

Il est intéressant de comparer des espèces paléarctiques et néarctiques réputées « jumelles » par les systématiciens. Dans un

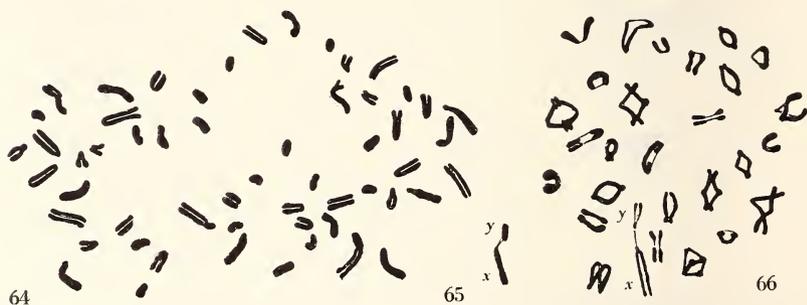


FIG. 64-66.

*Clethrionomys gapperi*.

Fig. 64: métaphase spermatogoniale. — Fig. 65: le complexe X-Y à la métaphase I. — Fig. 66: métaphase I. —  $\times 1.800$ .

travail récent (1952), j'ai montré que *Microtus agrestis* (Europe) et *M. pennsylvanicus* (Etats-Unis) différaient beaucoup cytologiquement et qu'il était très improbable que les deux espèces fussent réellement très voisines. Ici, au contraire, la morphologie chromosomique de *C. gapperi* est en tout point semblable à celle de *C. glareolus*. J'ajouterai que j'ai conservé pendant cinq mois un ♂ de *C. gapperi* avec deux ♀♀ de *C. glareolus*, mais que je n'ai pas obtenu de résultats. Ceci ne prouve d'ailleurs pas l'infécondité interspécifique car *C. glareolus* ne se reproduit pas facilement en captivité.

Divisions spermatogoniales (ph. 55; fig. 64).

Le nombre diploïde est égal à 56 et tous les chromosomes sont acrocentriques.

Divisions méiotiques (ph. 56-58; fig. 65, 66).

Le complexe X-Y, du même type que chez *C. glareolus*, se disjoint pré-réductionnellement; la figure 66 montre qu'il est accompagné de 27 bivalents autosomiques. La métaphase II (ph. 58) est dotée de 28 dyades.

21. *Microtus arvalis* PALLAS (pl. 9, ph. 62-64; fig. 67-68).

22. *M. incertus* SÉLYS (pl. 9, ph. 67-69; fig. 69-70).

23. *M. orcadensis* MILLAIS (pl. 9, ph. 65-66; fig. 71-72).

Ces trois Campagnols sont cytologiquement semblables. *M. arvalis* a été étudié par RENAUD (1938) qui a compté 46 chromosomes et identifié l'X-Y de la manière suivante: l'X serait un élément acrocentrique moyen et l'Y un petit chromosome punctiforme. D'autre part, influencé, comme je l'étais alors moi-même, par la conception de KOLLER-DARLINGTON, RENAUD admit que l'aspect vésiculeux que présente dans certain cas l'X-Y correspondait à une post-réduction; les quatre anaphases I qu'il a figurées montrent une pré-réduction typique.

*M. orcadensis* a fait l'objet d'un bref mémoire de MATTHEY (1951) qui a surtout insisté sur les difficultés d'ordre méthodologique qui se rencontrent dans l'analyse des coupes. MATTHEY hésite entre les formules diploïdes suivantes:  $2N = 44$  ou 46, et démontre que les décomptes de MULDAL (1947) concluant à l'existence de 42 chromosomes sont erronés.

Quant à *M. incertus*, c'est une espèce intéressante des hautes Alpes de la Suisse et du Tyrol. MILLER (1912) considère que « *Microtus incertus* is readily distinguishable from *M. arvalis* by its flattened brain-case, small auditory bullae and protruding upper incisors ». En juillet 1952, j'ai piégé une douzaine d'exemplaires de *M. incertus* (la détermination a été contrôlée par le Dr P. REVILLIOD que je remercie ici) au voisinage du col de la Furka. Cytologiquement, *M. incertus* s'est avéré semblable à *M. arvalis* et j'ai réalisé avec succès le croisement:

$$M. incertus \text{ } \text{♀} \times M. arvalis \text{ } \text{♂}$$

dont j'ai obtenu deux petits qui se sont développés tout à fait normalement. Il semble donc assez vraisemblable que *M. incertus*

représente une race géographique, un génotype adapté aux hautes altitudes, donc tout au plus une sous-espèce de *M. arvalis*.

21. *Microtus arvalis* — Divisions spermatogoniales (ph. 63; fig. 67).

Le décompte brut de RENAUD (1938) est exact, mais son identification de l'**X** est erronée. En effet, l'espèce ne compte pas 12 grands chromosomes en V, mais 11 seulement et l'**X**, par consé-

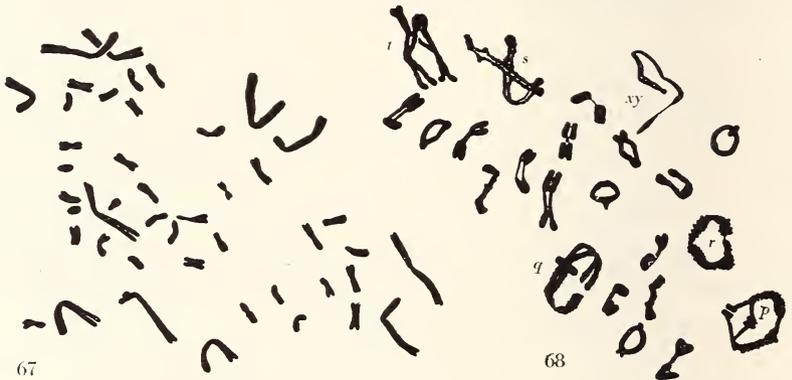


FIG. 67-68.

*Microtus arvalis*.

Fig. 67: métaphase spermatogonale. — Fig. 68: métaphase I. —  $\times 1.800$ .

quent appartient à cette catégorie, sans qu'il soit possible, dans l'analyse des cinèses diploïdes, de le désigner avec certitude.

Divisions méiotiques (ph. 62, 64; fig. 68).

Comme nous pouvions le prévoir, il y a 5 grandes tétrades autosomiques (*p*, *q*, *r*, *s*, *t*) seulement. L'**X** est un grand chromosome métacentrique dont l'un des bras se prolonge en un filament mince le rattachant à l'**Y**, lui-même court bâtonnet.

22. *M. incertus* — Divisions spermatogoniales (ph. 67, 69; fig. 69).

D'entre les 46 chromosomes, 11 grands éléments méta- ou sub-métacentriques ressortent immédiatement.

Divisions méiotiques (ph. 68; fig. 70).

Comme dans le cas précédent, l'existence de 5 grandes tétrades est certaine (*p, q, r, s, t*) et l'*X-Y* est également du type décrit chez *M. arvalis*.

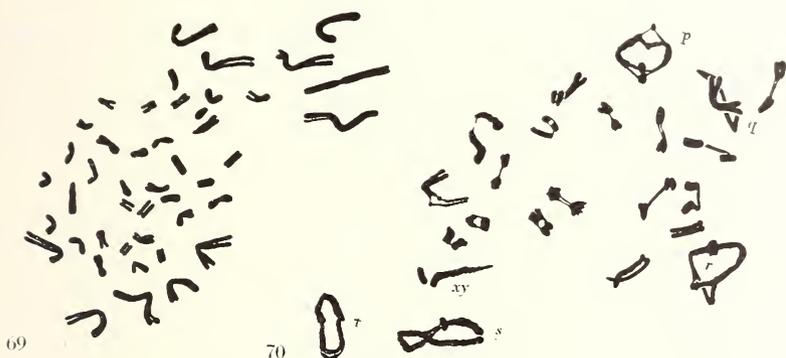


FIG. 69-70.

*Microtus incertus*.

Fig. 69: métaphase spermatogoniale. — Fig. 70: métaphase I. —  $\times 1.800$ .

23. *M. orcadensis* — Divisions spermatogoniales (ph. 65; fig. 71).

Dans son travail de 1951, MATTHEY, influencé par les anciennes observations de RENAUD, a admis l'existence de 12 autosomes

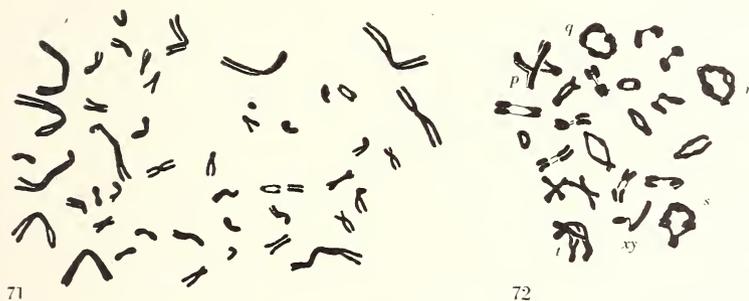


FIG. 71-72.

*Microtus orcadensis*.

Fig. 71: métaphase spermatogoniale. — Fig. 72: métaphase I. —  $\times 1.800$ .

métacentriques; cependant, il a proposé deux interprétations de sa figure 3; « 46 chromosomes dont l'*Y* sont visibles, mais il n'y

a que 11 macrochromosomes ». Cette deuxième interprétation est absolument correcte: le nombre  $2N$  est effectivement de 46 et 11 grands métacentriques sont visibles.

Divisions méiotiques (ph. 66, fig. 72).

Là encore, nous retrouvons 5 grandes tétrades (*p, q, r, s, t*) et le complexe **X-Y**, le nombre total de bivalents étant 23. Les bivalents sont beaucoup plus contractés que dans le matériel *arvalis*, en particulier le chromosome **X**; mais il n'y a pas de doute que la morphologie des hétérochromosomes ne soit semblable dans les deux espèces.

24. *Microtus agrestis* L. (pl. 9, ph. 70; fig. 73).

MATTHEY (1950) a fait connaître les chromosomes sexuels géants de cette espèce. L'étude des «squashes» m'a permis de vérifier toutes mes conclusions de 1950.

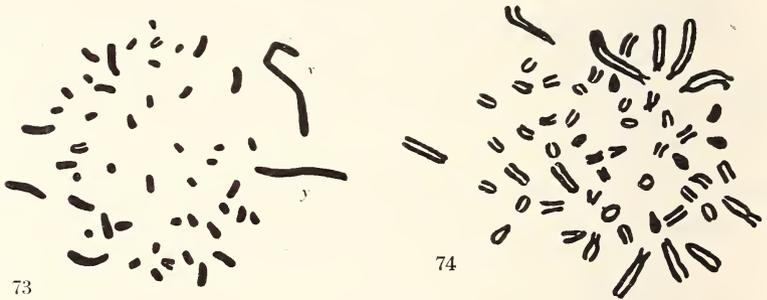


FIG. 73-74.

Fig. 73: *Microtus agrestis*. Métaphase spermatogoniale.  $\times 1.800$ . — Fig. 74: *Microtus guentheri*. Métaphase spermatogoniale.  $\times 1.800$ .

25. *Microtus guentheri* DANFORD et ALSTON (pl. 9, ph. 71-72; fig. 74).

Mes observations de 1952 ont pu être confirmées par l'examen de nouveaux sujets;  $2N = 54$ . Quant à l'**X**, il est du type *arvalis*, comme l'**Y** et, à ce point de vue, l'étude des «squashes» n'apporte rien de nouveau à mon travail précédent. Il est cependant assez curieux de constater que, si les métaphases I montrent un **X** nettement submétacentrique, les cinèses diploïdes ne m'ont pas permis de dépister un élément de ce type.

26. *Microtus socialis* PALLAS (pl. 10, ph. 73-76; fig. 75, 76).

Mon matériel appartient à la sous-espèce *irani* THOMAS et montre le nombre diploïde le plus élevé qui soit connu chez un *Microtus*.

Divisions spermatogoniales (ph. 73, 74; fig. 75).

Ce nombre diploïde est assez difficile à déterminer: les huit meilleures figures que j'ai observées, et dans lesquelles il n'y avait

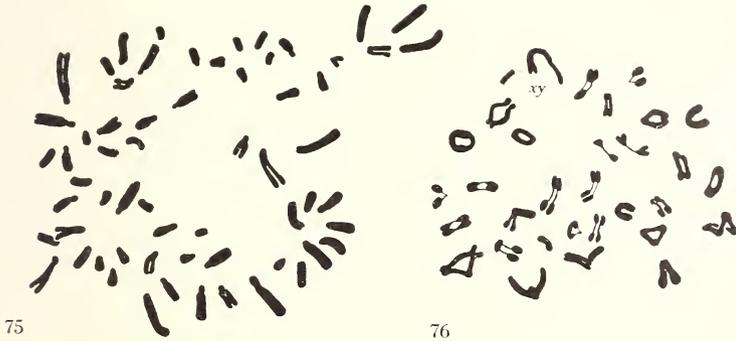


FIG. 75-76.

*Microtus socialis irani*.

Fig. 75: métaphase spermatogonale. — Fig. 76: métaphase I. —  $\times 1.800$ .

pas un seul point douteux, m'ont fourni les décomptes suivants:  $2N = 60, 61, 61, 61, 62, 62, 62, 64$ . D'autre part, huit métaphases auxocytaires, sélectionnées pour leur clarté, m'ont donné:  $N = 30, 31, 31, 31$  ou  $32, 32$  ou  $33, 32$  ou  $33, 34$ . Les divergences dans les numérations diploïdes sont incompréhensibles; dans tous les cas, les chromosomes apparaissent comme plutôt petits et acrocentriques. La proportionnalité inverse entre le nombre de chromosomes et le nombre de  $V$  réapparaît donc nettement.

Divisions méiotiques (ph. 75, 76; fig. 76).

Les fluctuations numériques sont ici aisées à expliquer: 1) L' $X-Y$  est formé de deux constituants (type *arvalis*) qui souvent ne sont pas unis et peuvent même se trouver assez éloignés l'un de l'autre; dans un tel cas, nous aurons naturellement  $N + 1$ ; 2) Dans les figures où le nombre est le plus élevé (34), il y a d'incontestables univalents. Le nombre haploïde 31 est donc très probable. L'existence d'univalents est intéressante: elle nous montre qu'avec le grand nombre de chromosomes que possède *irani*, certains d'entre eux ont des dimensions insuffisantes pour

que la formation de chiasmas soit assurée. Nous aurons donc à supposer que 62 représente la limite supérieure de variation numérique que puisse présenter un *Microtus*.

27. *Microtus nivalis* MARTINS (pl. 10, ph. 77-78; fig. 77-81).

Cette espèce a fait l'objet d'une brève description (MATTHEY, 1947), fondée sur un matériel insuffisant. Si c'est avec raison que j'ai fixé le nombre diploïde à 56, je me suis trompé sur l'identifica-



FIG. 77-81.

*Microtus nivalis*.

Fig. 77: métaphase spermatogoniale. — Fig. 78-80: métaphases I. — Fig. 81: le complexe X-Y à la métaphase I. —  $\times 1.800$  (79, 80, 81, d'après des coupes).

tion des hétérochromosomes: à l'époque (1939) où j'étudiais ce Campagnol, on ne connaissait, chez les Mammifères, le chromosome Y que sous la forme d'un élément punctiforme ou d'un court « bâtonnet ». Constatant alors que certaines métaphases I montraient un complexe sexuel symétrique, je supposai que cet aspect n'était explicable que par la post-réduction: cette interprétation, comme nous allons le voir, était erronée.

Divisions spermatogoniales (ph. 77; fig. 77).

Il y a effectivement 56 chromosomes, d'allure généralement acrocentrique. Cependant, on peut en général identifier un grand élément submetacentrique et parfois un deuxième à bras apparemment égaux. Il est probable que, dans ces cas favorables, nous reconnaissons les deux hétérochromosomes.

Divisions méiotiques (ph. 78; fig. 78-81).

Les métaphases I, en vue polaire, permettent de compter aisément 28 bivalents. Mais ce sont les profils qui renseignent sur les chromosomes sexuels: ceux-ci sont du type que nous avons trouvé chez les *Cricetinae* paléarctique, chez tous les *Gerbillinae*

et que MAKINO (1950) a rencontré chez deux *Microtus*. X et Y sont de grands éléments, l'un (X) métacentrique, l'autre (Y) sub-métacentrique; le bras court de l'Y et l'un des bras de l'X sont libres, alors que les deux autres bras sont dans le prolongement

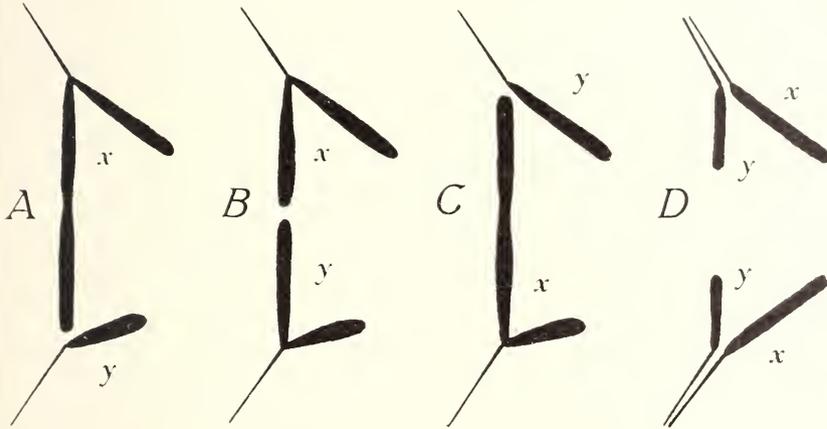


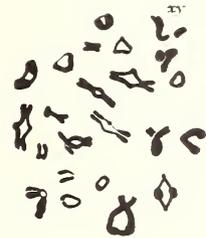
SCHÉMA II.

Dans le cas où l'X et l'Y sont morphologiquement très semblables (B), diverses interprétations erronées (A, C, D) sont possibles.

l'un de l'autre. La disjonction est toujours pré-réductionnelle. Nous verrons plus bas que la même erreur a été commise à propos d'un autre Campagnol, *Arvicola scherman* (MATTHEY et RENAUD, 1935; RENAUD, 1938; MATTHEY, 1938) et peut-être, encore une fois, par MAKINO (1944), dans son étude sur *Nesokia nemorivaga*. Il faut noter qu'il est souvent très difficile de distinguer, à la métaphase I, laquelle des trois constrictions que montre le complexe sexuel correspond à la limite de l'X et de l'Y; le schéma II rend superflue toute explication supplémentaire.

28. *Microtus pennsylvanicus* ORD. (fig. 82).

Ayant étudié récemment cette espèce (1952), je me contente de donner ici le dessin d'une métaphase I démontrant un X-Y qui, dans les «squashes» est tout à fait semblable à ce qu'il est dans les coupes. Il est en



82

FIG. 82.

*Microtus pennsylvanicus*. Métaphase I.  $\times 1.800$ .

somme de type *arvalis*, l'**X** étant cependant plus petit que chez les espèces présentant un complexe sexuel de cette configuration.

29. *Pitymys fatioi* MORTAZ (pl. 10, ph. 79-82; fig. 83-87).

Divisions spermatogoniales (ph. 79-80; fig. 83).

Les mitoses de ce type sont caractérisées par l'existence de 50 chromosomes. La paire la plus grande a un attachement sub-médian très net ( $1/3,5$  environ); il est probable que l'**X**, un peu

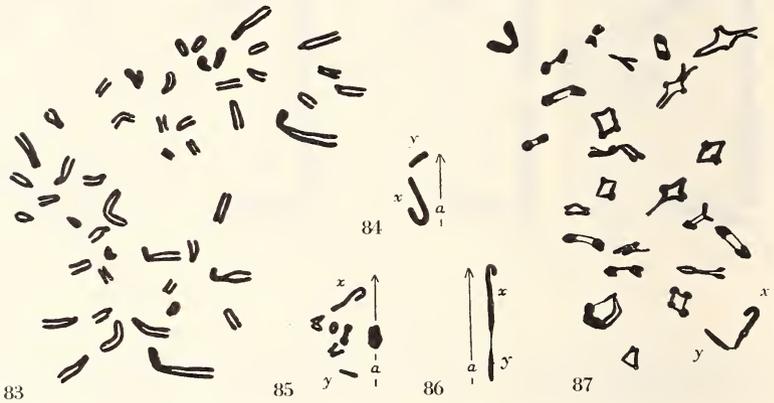


FIG. 83-87.

*Pitymys fatioi*.

Fig. 83: métaphase spermatogoniale. — Fig. 84-86: le complexe **X-Y** à la métaphase et à l'anaphase I (*a* = axe du fuseau). — Fig. 87: métaphase I. —  $\times 1.800$ .

plus petit a la même morphologie, alors que l'**Y** est à chercher parmi les éléments les plus petits. La plupart des autosomes sont des acrocentriques, le type d'attachement étant trop difficile à définir pour qu'une sériation méthodique soit possible.

Divisions méiotiques (ph. 81-82; fig. 84-87).

Parmi les 25 bivalents, le complexe sexuel, de type *arvalis*, se disjoint pré-réductionnellement à la métaphase I. Les deux bras de l'**X** sont nettement inégaux (de  $1/2-1/3$ , après étirement anaphasique, jusqu'à  $1/5$ ) et c'est par son bras long que l'**X** se rattache à l'**Y** par un filament étiré.

30. *Arvicola scherman* SHAW. (pl. 10, ph. 83-84; fig. 88-94).

En 1935, MATTHEY et RENAUD ont établi le nombre  $2N = 36$  de cette espèce: se fondant sur les caryogrammes établis par

RENAUD et présentés par celui-ci dans son travail de thèse (1938), ils admirent qu'il y avait environ 50% de pré- et 50% de post-réduction. En effet, les sériations diploïdes montraient que tous les autosomes, jusqu'à la dixième ou à la treizième paire, étaient des métacentriques, l'attachement des 5 ou 8 derniers couples étant difficile à définir. Restait alors l'**X**, acrocentrique, ou submétacentrique de grande taille, et l'**Y**, court élément. A cette époque on ne connaissait l'**Y** mammalien que sous cette forme, ce

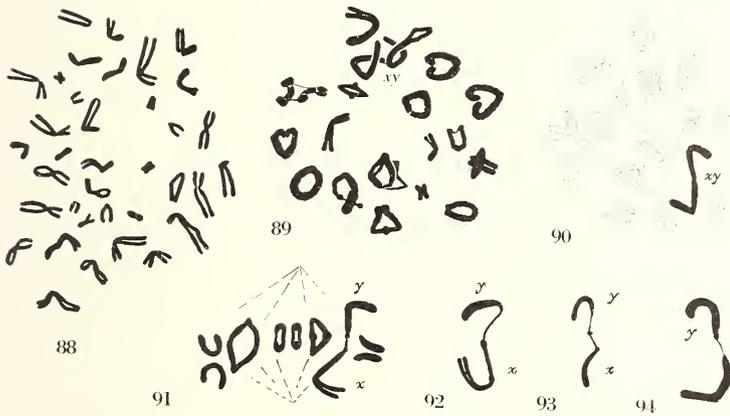


FIG. 88-94.

*Arvicola scherman.*

Fig. 88: métaphase spermatogoniale. — Fig. 89-91: métaphases I. — Fig. 92-94: le complexe **X-Y** à la métaphase I. —  $\times$  1.800 (88, 89) ou 3.600 (90-94, d'après des coupes).

qui rend l'erreur commise assez compréhensible. Seulement, la méconnaissance de la morphologie réelle du complexe sexuel allait entraîner une erreur d'interprétation: les figures 10 et 11 de mon travail de 1938 (pl. IV, fig. 10-18), interprétées faussement (Sch. II, A, C), montraient la pré-réduction d'un complexe asymétrique; les figures 14-18 qui correspondent à la pré-réduction d'un complexe formé de deux métacentriques (Sch. II, B) étaient considérées comme montrant la post-réduction de l'**X-Y** (Sch. II, D). Quant aux figures 12 et 13, elles représentent deux métaphases où le complexe **X-Y** est encore sous forme diacinétique, soit enrobé dans une vacuole résiduelle provenant de l'hétérocaryosome.

L'étude des préparations par écrasement et de nouvelles séries de coupes me permet de rectifier les erreurs commises.

*Divisions spermatogoniales* (ph. 83, fig. 88).

Il y a effectivement 36 chromosomes et tous les grands éléments sont méta- ou submétacentriques; le type d'attachement des petits chromosomes est difficile à définir avec précision, mais ces petits chromosomes sont en nombre pair.

*Divisions méiotiques* (ph. 84; fig. 89-94).

Dans les frottis, comme dans les coupes, le complexe sexuel est donc représenté par deux chromosomes d'aspects très semblables, métacentriques unis par un bras seulement. L'**Y** présumé est, en général, un peu plus court et un peu plus épais que l'**X**, la différence étant cependant peu prononcée. La disjonction est toujours pré-réductionnelle.

Ainsi disparaît de la littérature le dernier cas qui pouvait être invoqué en faveur de l'hypothèse KOLLER-DARLINGTON. Celle-ci ne repose plus que sur les travaux de ces deux auteurs, travaux fondés, comme je l'ai montré à diverses reprises et plus spécialement en 1949, sur un matériel techniquement insuffisant.

## DISCUSSION GÉNÉRALE

### A. LES CHROMOSOMES SEXUELS

#### I. *La conception de Koller-Darlington.*

Depuis 1936, j'ai discuté à plusieurs reprises la conception de KOLLER et DARLINGTON (1934) sur le mode d'union des hétérochromosomes mammaliens. Je rappelle brièvement que, dans cette hypothèse, développée par KOLLER dans une série de travaux, l'**X** et l'**Y** auraient un segment pair au niveau duquel pourraient se former des chiasmats, ceux-ci représentant le mécanisme normal d'association des chromosomes sexuels; selon les positions relatives des centromères et des segments pairs, selon le nombre de chiasmats formés, le couple **X-Y** se disjoindrait réductionnellement ou équationnellement à la métaphase I; pour une espèce donnée, il y aurait au maximum trois possibilités: 100% de pré-réductions, 100% de

post-réductions, ou encore un certain pourcentage de chacune des deux modalités.

MAKINO (1941, 1943) a pris formellement position contre la conception anglo-saxonne: la liaison de l'**X** et de l'**Y** n'est pas de nature chiasmatisque et intervient très tardivement, à la fin de la diploténie; chez le Rat, 316 métaphases I ne montrent que la pré-réduction.

MATTHEY (1949), sans doute influencé par ses propres observations sur *Microtus nivalis* et *Arvicola scherman*, s'exprime avec plus de réserve, comme le montrent les deux citations suivantes: « Cette belle découverte de KOLLER et DARLINGTON, bien que ses bases à proprement parler cytologiques soient fragiles, si nous comparons le matériel utilisé par les auteurs anglo-saxons avec celui des Japonais, je me sens finalement enclin à l'admettre » (*loc. cit.*, p. 132) et: « Existe-t-il un segment pair commun à l'**X** et à l'**Y** ? Cette remarquable hypothèse s'est révélée très féconde... Il est cependant incontestable que, d'un point de vue purement cytologique, les preuves de sa réalité sont nettement insuffisantes » (*loc. cit.*, p. 159).

L'étude de *Microtus agrestis* (1950) n'ayant fait apparaître que de la pré-réduction, mon septicisme s'est encore accru. En 1952, après avoir analysé les conditions chromosomiques de 6 *Microtinae* et *Cricetinae*, j'écrivais: « Si je me suis prononcé, bien qu'avec beaucoup de réserve, en faveur de la théorie de KOLLER et DARLINGTON, je suis de plus en plus enclin, devant l'accumulation des faits qui parlent contre elle, à la considérer comme une simple et ingénieuse vue de l'esprit. » (*Loc. cit.*, p. 132.)

Le présent travail ayant montré que la post-réduction facultative n'existait, ni chez *Microtus nivalis*, ni chez *Arvicola scherman* où j'avais cru la rencontrer, je me range complètement à l'opinion de MAKINO et considère la théorie comme définitivement écartée. Il n'existe que deux modalités: la pré-réduction totale est caractéristique pour l'immense majorité des Mammifères; la post-réduction totale est certaine chez les *Apodemus* à l'exception de *A. geisha* (MAKINO 1954), vraisemblable chez les *Micromys* (MAKINO 1952).

Dès lors, l'observation de figures apparemment chiasmatisques, observation que j'ai faite (1952) sur plusieurs espèces et notamment chez *Cricetulus griseus*, prend un sens précis: nous devons, prenant le contre-pied d'une citation de S. HUGHES-SCHRADER que je donnais

dans mon travail de 1950, admettre qu'il peut y avoir des chiasmas sans qu'il y ait de *crossing-over*. Tout au plus pourrait-on faire remarquer qu'une opinion aussi extrême ne s'impose pas absolument dans le cas précité: nous avons ici affaire à des hétérochromosomes métacentriques de grande taille et l'union se fait toujours par un bras seulement: si ce bras constitue ou possède à son extrémité le segment pair, un *crossing-over* à ce niveau n'empêchera pas que l'anaphase I ne soit toujours pré-réductionnelle. Mais alors, il faudrait cependant que l'association de l'**X** et de l'**Y** soit précoce, zygotène, ce qui est contraire aux observations de MAKINO sur les phases préméiotiques du Rat et de la Souris où cette association n'apparaît qu'à la diploténie; chez *Apodemus*, MAKINO (1951) a toutefois observé que, dès la leptoténie, un amphinucléole formé du complexe sexuel et d'un plasmosome est apparent; dans ce cas, l'union de l'**X** et de l'**Y** est donc précocement réalisée, mais serait fondée sur l'attraction des segments proximaux hétérochromatiques; et non sur un mécanisme zygoténique normal. J'ai montré (1950) qu'il en va de même pour un Campagnol: chez *Microtus agrestis*, dont les hétérochromosomes géants sont faciles à repérer à tous les stades de la préméiose, il est certain que l'**X** et l'**Y** s'associent à la zygoténie, en même temps que les autosomes; mais ils le font sous la forme de deux grosses vésicules fusionnant en un complexe sexuel massif et il semble exclu qu'une telle morphologie soit compatible avec les exigences d'une zygoténie normale, laquelle exige des filaments chromatiques minces et déspiralisés. La multiplicité des interprétations proposées chez les autres Mammifères montre bien que les faits ne se présentent pas avec une évidence suffisante pour qu'il soit possible de conclure; si, chez le Rat et la Souris, OGUMA (1935, 1937) et MAKINO (1941, 1943) observent une conjugaison tardive de l'**X** et de l'**Y**, le cas de *Microtus agrestis* et des *Apodemus* démontre que cette conception, même si elle est exacte, ne doit pas être généralisée. Cependant, la conclusion générale que l'on peut tirer des divers travaux, c'est qu'il est très improbable que l'Union de l'**X** et de l'**Y** se fasse comme celle des autosomes homologues et très invraisemblable que cette association puisse s'accompagner de *crossing-over*.

Si nous récapitulons la liste des espèces où KOLLER (1934-1941) a signalé une postréduction facultative, nous avons le tableau suivant:

Espèce	Pour-cent de pré-réduction	Pour-cent de post-réduction
<i>Apodemus sylvaticus</i> . . .	92	8
<i>Rattus norvegicus</i> . . . .	90	10
<i>Cricetus auratus</i> . . . . .	81,6	18,4
<i>Homo sapiens</i> . . . . .	90	10
<i>Talpa europaea</i> . . . . .	68	32

Le cas des *Apodemus* a été révisé par MAKINO (1951) et par moi-même (1947) ma conclusion: « L'aspect anaphasique de pré-réduction ne serait alors qu'une simple illusion », a été confirmée, cette fois de façon absolument formelle par MAKINO. Le même auteur n'a trouvé que de la pré-réduction chez le Rat, comme moi-même (1952) chez *Cricetus auratus*. Les chiffres donnés pour *Putorius furo* se rapportent en réalité à *Talpa europaea* où BOVEY (1949) n'a vu que de la pré-réduction. Reste donc le cas de l'Homme où les observations de Koller (1937) sont en contradiction avec l'excellent travail de MINOUCHI et OHTA (1934).

Ayant moi-même révisé dans ce travail les données relatives à *Arvicola scherman* et *Microtus nivalis*, il est permis d'affirmer que la post-réduction facultative n'existe pas.

## II. Morphologie comparée des hétérochromosomes.

Dans deux travaux récents, MAKINO (1947, 1952) a tenté de présenter un tableau d'ensemble de la morphologie comparée des hétérochromosomes mammaliens à la métaphase I; le schéma III, établi d'après cette étude, expose les divers types reconnus par MAKINO.

A) **X** et **Y** acrocentriques, ce dernier très petit, parallèles à l'axe du fuseau; les deux hétérochromosomes se sont unis par leur extrémité opposée à celle qui porte le centromère. Ce type a été rencontré chez trois espèces de *Mus*, chez un Chiroptère et un Mustélide.

B) C'est le cas particulier de *Rattus confucianus culturatus* où la configuration précédente n'est atteinte qu'à l'anaphase I; à la métaphase, l'**X** est replié sur soi-même en une sorte d'ellipse.

C) L'**X** est horizontal, l'**Y** vertical, l'extrémité libre de celui-ci étant en contact avec l'extrémité centromérique de l'**X**. Ce type

caractérise *Rattus norvegicus*, *R. rattus*, *R. losea*, *Nesokia*, *Lepus*, le Cheval, l'Ane, le Mouton et la Chèvre.

D) C'est le cas inverse où l'**X** est vertical et l'**Y** horizontal. Comme exemples, MAKINO donne le Bœuf, le Zébu et le Buffle.

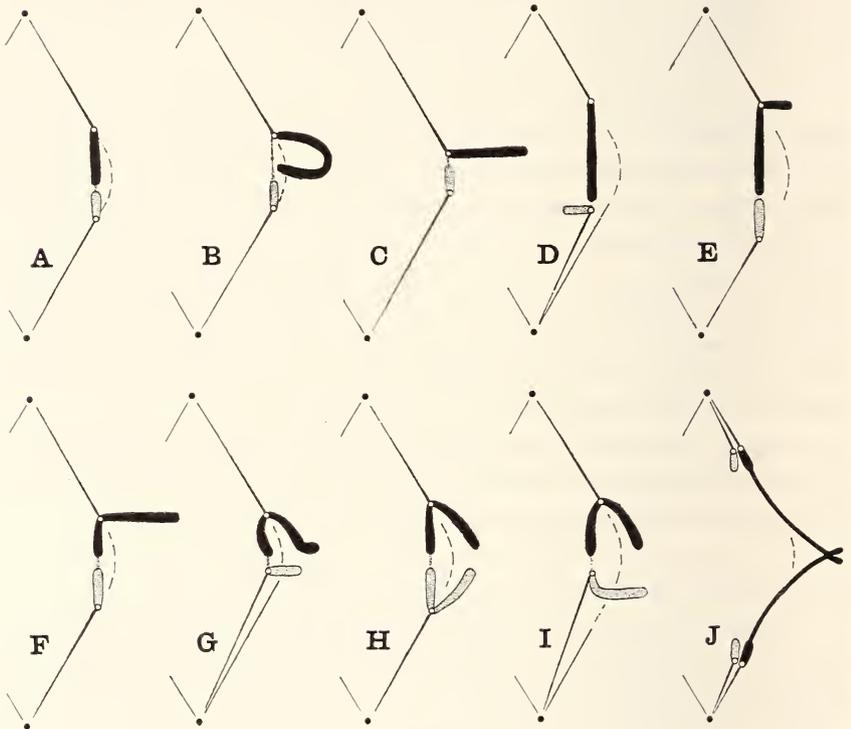


SCHÉMA III.

Les divers types d'hétérochromosomes mammaliens, d'après les données de MAKINO (1952).

E) Le centromère de l'**X** est nettement intercalaire; le bras court de l'**X** est libre, le bras long en relation avec l'extrémité libre de l'**Y**; le bras court de l'**X** est horizontal, son bras long et l'**Y** qui le prolonge, verticaux. A cette catégorie se rattachent le Pangolin, le Macrochiroptère *Pteropus dasymallus*, un Singe (*Presbytis entellus*) et *Myocastor coypus*.

F) L'**Y** étant toujours vertical, c'est le bras court de l'**X** qui est placé dans son prolongement; le bras long de l'**X** est horizontal.

MAKINO a observé ce type chez le Chat, un Cétacé (*Phocoenoides dalli*), le Porc et le Renard; le Lion, le Chien et *Rattus fulvescens* appartiennent à la même catégorie, mais le bras court de l'X est plus développé que dans les espèces précédentes.

G) C'est une variante du type précédent où le bras long de l'X se recourbe, tandis que l'Y assume une position horizontale. MAKINO l'a décrite chez le Cobaye.

H) Les deux hétérochromosomes sont en forme de V et peu différents l'un de l'autre; le bras court de l'X et de l'Y est vertical et c'est par ce bras court que l'association s'opère; les bras longs sont libres et obliques. Ce type a été vu chez *Microtus oeconomus*, et *M. kikuchii*.

I) La configuration de l'X est la même, mais l'Y est acrocentrique. Le Renne est doté d'hétérochromosomes de ce type.

J) C'est le type post-réductionnel. L'X et l'Y sont fortement hétérochromatiques et massifs à leurs extrémités proximales au niveau de laquelle ils sont associés; ils se prolongent par un filament grêle et négativement hétérochromatique, très court pour l'Y, très long pour l'X. La postréduction est signalée par MAKINO chez tous les *Apodemus* qu'il a étudiés, à l'exception de *A. geisha*, et aussi chez *Micromys minutus*.

Cette intéressante tentative de systématisation autorise quelques commentaires. Tout d'abord, je pense que les types secondaires B et G s'expliquent par la disparition tardive de la substance hétérocaryosomique visqueuse au sein ou au voisinage immédiat de laquelle s'est déroulée l'évolution préméiotique du complexe sexuel. J'ai dessiné des configurations voisines chez les *Clethrionomys* (fig. 62 et 63) et chez *Microtus arvalis* (fig. 68). Il est intéressant de relever que des observations isolées feraient conclure à la métacentrie de l'X, alors que la courbure que celui-ci présente n'est en rien indicatrice de la position du centromère.

Une seconde conclusion, c'est que le même type d'hétérochromosomes peut se rencontrer dans des Ordres très éloignés et qu'inversement dans un même genre (*Rattus*) coexistent les types C et F. Il est donc vraisemblable que, au sein de chaque catégorie systématique, l'évolution chromosomique peut réaliser des types morphologiques semblables.

Type	Selon MAKINO	Selon MATTHEY
A	<i>Mus musculus</i> , <i>M. molossinus</i> , <i>M. caroli</i>	<i>M. musculus</i> , <i>M. musculus bac-</i> <i>trianus</i>
B	<i>Rattus confucianus</i>	—
C	<i>Rattus norvegicus</i> , <i>R. rattus</i> , <i>R. losea</i> , <i>Nesokia</i> (= <i>Ban-</i> <i>dicota</i> ) <i>nemorivaga</i>	<i>R. norvegicus</i> , <i>Peromyscus leuco-</i> <i>pus</i> , <i>Sigmodon hispidus</i>
D	—	—
E	—	<i>Neotoma floridana</i> (?)
F	<i>Rattus fulvescens</i>	<i>Microtus guentheri</i> , <i>M. socialis</i> <i>irani</i> , <i>M. arvalis</i> , <i>M. orcadensis</i> , <i>M. incertus</i> , <i>M. pennsylvanicus</i> , <i>Pitymys fatioi</i>
G	—	—
H	<i>Microtus ratticeps</i> , <i>M. kikuchii</i>	<i>M. nivalis</i> , <i>Arvicola scherman</i> , <i>Cricetus cricetus</i> , <i>Mesocricetus</i> <i>auratus</i> , <i>M. brandti</i> , <i>Cricetulus</i> <i>griseus</i> , <i>C. migratorius</i> , <i>Tatera</i> <i>indica</i> , <i>Rhombomys opimus</i> , <i>Ger-</i> <i>billus campestris</i> , <i>G. pyrami-</i> <i>dum</i> , <i>Meriones crassus</i> , <i>M. lybi-</i> <i>cus</i> , <i>M. lybicus erythroura</i> , <i>M.</i> <i>shawi</i> , <i>M. persicus</i>
I	—	—
J	<i>Apodemus agrarius</i> , <i>A. agrar-</i> <i>ius insulaemus</i> , <i>A. semotus</i> , <i>A. speciosus</i> , <i>Micromys mi-</i> <i>nutus takasagoensis</i>	<i>Apodemus sylvaticus</i> , <i>A. agrarius</i> , <i>A. flavicollis</i>

Un point très délicat concerne l'emplacement du centromère: la cytologie moderne est hostile à l'idée qu'il puisse exister des chromosomes strictement télacentriques; or MAKINO admet que le kinétochore est terminal dans beaucoup de cas; ceci pose la question du filament d'union que l'on observe souvent entre l'X et l'Y. Pour KOLLER, par exemple, un tel filament correspond chez le Rat (C) au bras court du chromosome X réuni à l'un des bras de l'Y avec lequel il forme un chiasma. Pour les auteurs japonais, ce filament est plutôt considéré comme un reste étiré de substance hétérochromosomique visqueuse. Dans la première interprétation,

les types *C* et *X* de MAKINO désignent une même chose; dans la seconde nous avons effectivement affaire à deux types d'*X* bien différents. Sans vouloir reprendre une discussion générale du problème, je dirai que, chez le Rat, par exemple, l'existence d'un bras court me semble certaine, chez la Souris, par contre, comme chez *Sigmodon*, *Peromyscus*, *Apodemus*, il n'est pas possible de mettre en évidence le bras court de l'*X*; chez *Microtus agrestis*, c'est l'*X* dont l'aspect est rigoureusement télocentrique. Dans ces divers cas, tout se passe comme si le bras court n'existait pas.

Disons encore que les types *E* et *F* ne diffèrent que par les longueurs respectives des deux bras de l'*X*, lesquelles sont très difficiles à apprécier lorsque le bras relié à l'*Y* est soumis à une tension anaphasique.

Reprenons maintenant la classification de MAKINO en ne retenant comme exemples que les seuls *Muridae* et voyons si les représentants de cette famille que j'ai étudiés se laissent tous répartir dans l'une ou l'autre des catégories du cytologiste japonais. Au préalable, remarquons que toute classification est de caractère discontinu et que, par conséquent, il subsiste toujours des cas intermédiaires dont l'incorporation à une catégorie donnée est quelque peu arbitraire.

De ce tableau, nous pouvons tirer quelques remarques intéressantes. Le type *H*, que MAKINO a fait connaître chez deux *Microtus* a été retrouvé par moi chez deux autres Campagnols. *Microtus nivalis* et *Arvicola scherman*, chez tous les *Cricetinae* paléarctiques et chez tous les *Gerbillinae* que j'ai étudiés. Un cas très curieux est celui de *Nesokia indica* qui se rattache au type *H*, avec des chromosomes sexuels très développés. Comme nous l'avons vu, ce *Murinae* possède 42 chromosomes dont la majorité semble de type acrocentrique. Or, chez un *Muridae* qu'il appelle *Nesokia nemorivaga taiwanus* TOKUDA, MAKINO (1944) compte 46 chromosomes dont 11 paires de métacentriques; le nombre fondamental (**N. F.**) est donc beaucoup plus élevé que chez *N. indica*. L'*X* est décrit par MAKINO comme un grand élément acrocentrique; l'*Y* est un court bâtonnet, ce qui nous permet de rattacher ces hétérochromosomes au type *C*.

Pour ELLERMAN, le Rongeur étudié par MAKINO n'appartient pas au genre *Nesokia*, mais au genre *Bandicota*; mais ces deux genres sont extrêmement voisins: ELLERMAN (1941) fait

débuter sa diagnose du genre *Bandicota* par ces mots: «Like *Nesokia*, but less extremely specialized ». Or, les assortiments chromosomiques sont très différents et les types d'hétérochromosomes très différents aussi; la chose n'a rien d'impossible puisque, dans le genre *Microtus*, nous trouvons également deux types de chromosomes sexuels très différents (*F* et *H*). Cependant l'examen des figures de MAKINO permet une autre supposition: il semble possible que l'auteur ait commis une erreur d'interprétation semblable à celles que j'ai révisées en discutant des cas de *Arvicola scherman* et de *Microtus nivalis*; les figures 3, 4, 6 et 7 de MAKINO ont été interprétées par un auteur selon *A*, dans mon schéma II. Peut-être avait-il affaire à un complexe sexuel de type *B* (dans ce même schéma II) ?

Aux diverses catégories de MAKINO, il faut en ajouter au moins une; en effet, le cas de *Microtus agrestis* échappe à sa systématization. Chez ce Campagnol, les chromosomes sexuels sont géants, l'*X* étant un grand métacentrique à bras inégaux, l'*Y* un grand télocentrique; l'association de l'*X* avec l'*Y* se fait par l'extrémité distale de celui-ci avec l'extrémité du bras long de l'*X*. La configuration observée par MAKINO chez le Renne diffère de celle du *Microtus agrestis* en ce que, chez l'Artiodactyle, c'est l'extrémité proximale de l'*Y* qui se trouve connectée avec l'un des bras de l'*X*, ceux-ci étant à peu près égaux.

Ce qui précède nous montre que la morphologie hétérochromosomique comparée ne fournit que des indications devant être utilisées avec beaucoup de prudence. Mais, après tout, n'en va-t-il pas de même de tous les caractères utilisés en systématique ?

La sous-famille des *Cricetinae* renferme des genres paléarctiques et des genres américains. Les premiers (*Cricetus*, *Mesocricetus*, *Cricetulus*) relèvent tous du type *H* et forment donc un groupe parfaitement homogène, très différent des genres néarctiques étudiés (*Sigmodon*, *Peromyscus*, *Neotoma*): ceux-ci appartiennent aux types *C* (*Peromyscus*) ou *H* (*Sigmodon*); dans ce dernier cas (MATTHEY, 1952), le bras court de l'*X* et de l'*Y* est des plus réduits le bras long de l'*Y* est lui-même très bref, alors que celui de l'*X* est au contraire très allongé. De plus, la portion proximale des deux hétérochromosomes est fortement hétérochromatique, comme chez les *Apodemus*. Quant à *Neotoma*, il est probable, mais non certain, que c'est au type *E* qu'il faut le rattacher.

Le même type *H* caractérise tous les *Gerbillinae* étudiés dans ce travail (*Gerbillus*, *Tatera*, *Meriones*, *Rhombomys*) et se retrouve encore, parmi les *Microtinae*, chez *Arvicola scherman* et *Microtus nivalis*; MAKINO l'ayant décrit chez deux autres *Microtus*, *M. ratticeps* et *M. kikuchii*, nous avons dans ce genre deux séries, l'une relevant du type *H* (*M. nivalis*, *M. oeconomus*, *M. kikuchii*), l'autre du type *F* (*M. arvalis*, *M. orcadensis*, *M. incertus*, *M. pennsylvanicus*, *M. guentheri*, *M. socialis*). Enfin des chromosomes sexuels géants caractérisent *M. agrestis*, tandis que l'existence d'un **X-O** chez *M. montebelli* (OGUMA, 1934) demanderait à être confirmée.

## B. FORMULES CHROMOSOMIQUES, EVOLUTION ET TAXONOMIE.

### 1) *Le nombre de chromosomes et son évolution.*

Nous avons posé, dans l'introduction de ce travail, le problème qui nous préoccupe depuis longtemps: quelle est la signification du nombre de chromosomes? WHITE (1945) et moi-même (1945, 1949) avons exposé les données générales de la question et précisé, en particulier, les notions de « nombre modal » et de « nombre fondamental » (= nombre de bras) que je me contente de rappeler ici.

Le premier point sur lequel je désire revenir est celui-ci: les nombres diploïdes connus (et qui ne représentent qu'une faible fraction de ceux qui nous sont inconnus) sont-ils statistiquement significatifs? J'ai soumis au professeur Ch. Blanc les données suivantes: les nombres diploïdes de 104 espèces d'Euthériens; de 55 espèces de *Muridae*; de 19 espèces de *Murinae*; de 9 espèces de *Cricetinae*; de 8 espèces de *Gerbillinae*<sup>1</sup>; de 19 espèces de *Microtinae*; de 11 espèces de *Microtus*.

En utilisant les « Statistical Tables and Formulas » de A. HALD (1952) il est possible de déterminer les limites fiduciaires ci-dessous.

Si, pour les Euthériens, par exemple, je calcule la fréquence des formules comprises entre 40 et 56 dans l'échantillon, je trouve  $\frac{72}{104} = 0,692$ ; les valeurs trouvées dans la table nous indiquent que la fréquence  $\Theta$  des formules 40-56 dans la population doit être comprise entre 0,591 et 0,777 (limites à 5%) ou entre 0,561 et 0,850 (limites à 1%), c'est-à-dire qu'il est très improbable, qu'il n'y a

<sup>1</sup> *Tatera indica* ne figure pas dans ce matériel.

Population	n	x	Limites à 5 %	Limites à 1 %
Euthériens . . . .	104	72	0,591 — 0,777	0,561 — 0,800
	(x')	80	0,676 — 0,846	0,647 — 0,866
<i>Muridae</i> . . . . .	55	43	0,649 — 0,881	0,611 — 0,904
<i>Murinae</i> . . . . .	19	18	0,740 — 0,999	0,669 — 1,000
<i>Cricetinae</i> . . . . .	9	5	0,212 — 0,863	0,146 — 0,913
<i>Gerbillinae</i> . . . . .	8	6	0,349 — 0,968	0,258 — 0,986
<i>Microtinae</i> . . . . .	19	14	0,488 — 0,909	0,418 — 0,932
<i>Microtus</i> . . . . .	11	7	0,308 — 0,891	0,233 — 0,931

$n$  = effectif de l'échantillon.

$x$  = nombre de formules comprises entre 40 et 56.

$x'$  = nombre de formules comprises entre 38 et 60.

respectivement qu'une probabilité de 5% ou de 1%, pour que la fréquence  $\Theta$  se trouve en dehors de ces limites; en prenant, toujours pour les Euthériens,  $x'$  compris entre 38 et 50, nous obtenons un rapport  $\frac{x'}{n}$  égal à  $\frac{80}{104}$ , soit 0,769. Les limites fiduciaires sont alors de 0,676-0,846 (5%) et 0,647-0,866 (1%).

Si nous considérons alors les trois premiers cas, soit ceux où l'échantillon est suffisamment grand, nous pouvons dire qu'il est très probable que les formules 40-56 représentent sensiblement plus que la moitié des formules chromosomiques dans la population. Quant aux résultats obtenus dans les sous-familles ou dans le genre *Microtus*, ils se fondent sur des échantillons trop peu abondants pour que les limites fiduciaires soient suffisamment resserrées. Cependant, aucune des valeurs trouvées ne contredit la conclusion tirée de l'analyse des chiffres relatifs aux Euthériens, aux *Muridae* et aux *Murinae*. Il faut encore souligner que les calculs énoncés plus haut sont fondés sur une population supposée infinie. Dans le cas réel d'une population finie, la correction serait très faible et n'affecterait que de quelques pour mille les fréquences estimées.

Un point sur lequel la critique pourrait porter, c'est sur le caractère de nos échantillons: peuvent-ils être considérés comme tirés au hasard? Il est certain que l'analyse a porté essentiellement sur des Mammifères domestiques ou très répandus ou de petite taille. Aucune de ces particularités n'étant liée fonctionnellement

ou en corrélation avec la formule chromosomique, il semble que l'on puisse considérer que nos échantillons remplissent les conditions requises par le calcul des probabilités.

Reprenant une ancienne hypothèse de PAINTER (1925), WHITE (1945) et moi-même (1945, 1949) avons admis que le nombre modal des Euthériens était égal à 48. MAKINO (1952), n'ayant trouvé que

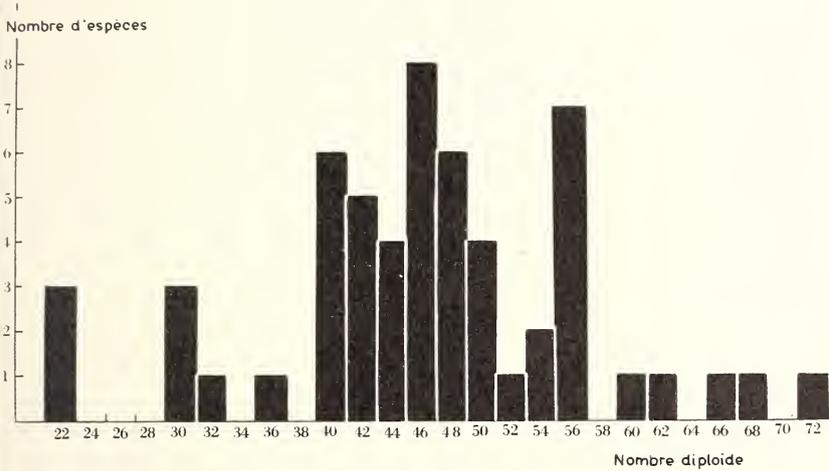
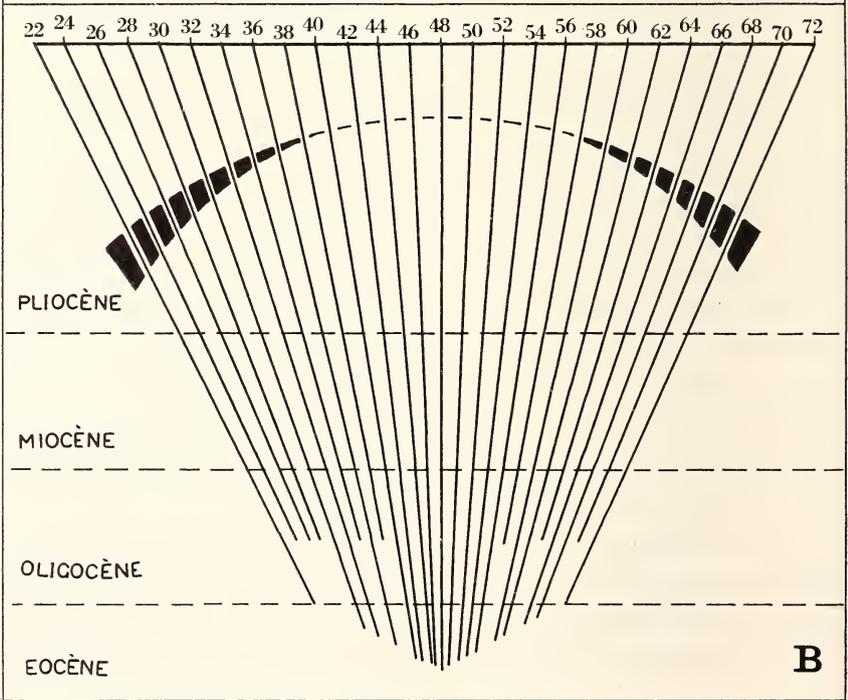
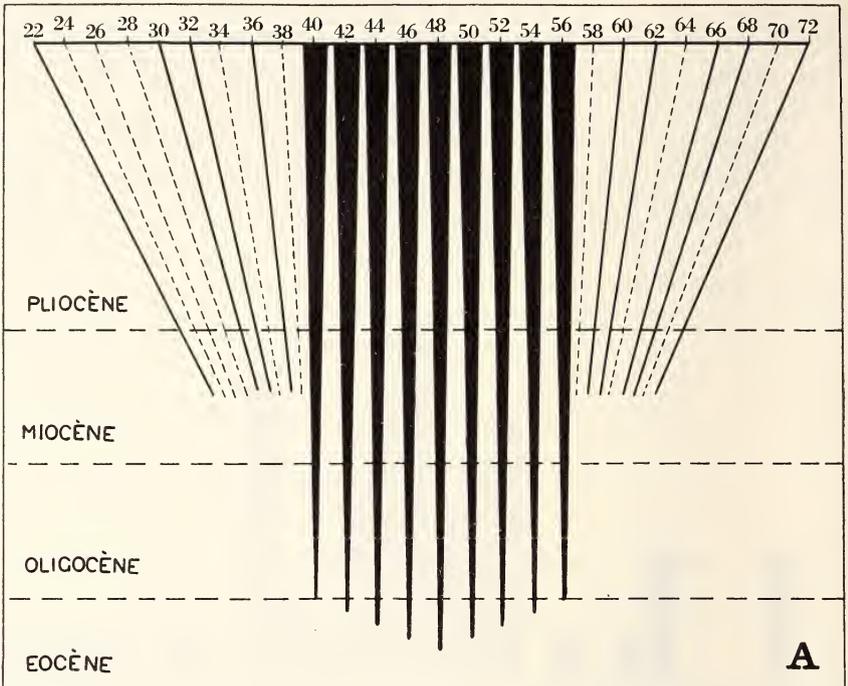


SCHÉMA IV.

Les nombres diploïdes et leur fréquence chez 56 espèces de *Muridae*.

quatre fois le chiffre 48, sur 48 Euthériens qu'il a examinés, estime que cette hypothèse est insoutenable. Or, nous venons de voir que les nombres diploïdes des Euthériens en général, et des *Muridae* en particulier, doivent être en majorité compris entre 40 et 56, valeurs dont 48 représente la moyenne arithmétique. Il est alors tentant de conserver cette notion de nombre modal, mais en renonçant à une précision qui naturellement demeure très conjecturale, en admettant  $48 \pm 8$  comme correspondant aux chiffres qui sont le plus souvent représentés. Allant plus loin, il apparaît assez vraisemblable que nous avons là des valeurs primitives (discussion dans « Les chromosomes des Vertébrés »).

Pour les *Muridae* (sch. IV), l'éventail des nombres diploïdes va actuellement de 22 à 72. Nous pouvons alors nous demander si ces limites seront dépassées lorsque notre « échantillon » sera plus grand. Pour la limite inférieure, la chose me paraît douteuse: *Sorex*



*araneus* ♂ a 23 chromosomes (BOVEY, 1949) et trois *Cricetinae* paléarctiques en ont 22 (MATTHEY, 1951, 52). Dans les quatre cas, tous les chromosomes sont métacentriques et chez *Sorex* il est apparu un complexe sexuel multiple, ce qui indique, comme je l'ai montré plus haut, que toutes les fusions centriques possibles ont été réalisées. La limite supérieure ne correspond pas, par contre, aux nombres diploïdes les plus élevés que nous connaissions chez les Rongeurs: CROSS (1931) a compté 86 chromosomes chez *Dipodomys merriami*, un *Heteromyidae*, et 84 chez le *Geomyidae*, *Geomys breviceps*. Je n'ai pu me procurer le *Geomys* étudié par CROSS; par contre, chez *Dipodomys merriami*, j'ai compté 70 chromosomes et non 86. *Tatera indica* est dotée de 72 chromosomes, mais le fait que chez *Microtus socialis* ( $2N = 64$ ) les métaphases I montrent fréquemment un nombre assez élevé d'univalents semble montrer que, chez les *Microtinae* tout au moins, nous approchons de la limite supérieure possible, les chromosomes les plus petits n'étant plus assez longs pour que l'établissement d'un chiasma au moins soit assuré. La limite inférieure se traduit donc par un assortiment purement métacentrique, la limite supérieure par une longueur critique des plus petits éléments. Cette longueur critique doit varier d'un groupe à l'autre, comme le prouve l'existence des microchromosomes de nombreux Reptiles qui, par ailleurs, semblent souvent en cours d'élimination. Enfin, l'évolution vers les nombres inférieurs implique une perte de centromères, le nombre de ceux-ci devant augmenter dans le cas d'une évolution vers les valeurs numériques supérieures.

## SCHÉMA V.

Les deux possibilités d'évolution chromosomique chez les *Muridae*.

A: A partir d'un nombre primitif inconnu, vraisemblablement compris entre 40 et 56, l'évolution se fait, dans la majorité des cas, entre ces limites; les valeurs supérieures ou inférieures sont rares. — B: Toutes les valeurs comprises entre 22 et 72 ont la même chance de se réaliser. Mais les combinaisons inférieures à 40 ou supérieures à 56 sont moins favorables et sont donc plus fréquemment éliminées par la sélection, d'où leur rareté relative. En A, les traits obliques pointillés correspondent à des nombres diploïdes qui ne sont pas encore connus; les traits obliques pleins répondent aux nombres diploïdes effectivement connus; l'épaisseur des traits verticaux symbolise le nombre élevé d'espèces comprises entre 40 et 56. En B, l'épaisseur du trait arqué représente l'efficacité d'une sélection d'autant plus intense que l'on se dirige vers les valeurs extrêmes; les traits obliques les plus courts correspondent à des formules qui n'ont pas été observées.

Dès lors, il n'y a plus, me semble-t-il, que deux possibilités d'évolution chromosomique (sch. V). Rappelons que le groupe des Rongeurs a dû s'isoler au Paléocène; dès la fin de l'Eocène, des *Muridae* typiques apparaissent et la différenciation de la famille se poursuit à l'Oligocène et au Miocène. Nous pouvons considérer comme très vraisemblable que les *Muridae* primitifs possédaient de 40 à 56 chromosomes. Dans l'hypothèse A (sch. V), nous admettons que le groupe évolue et produit de nombreuses espèces qui restent dans les fréquences modales de 40-56 et s'en écartent relativement rarement. D'où la conclusion précitée que plus de la moitié des *Muridae* possèdent de 40 à 56 chromosomes. L'autre possibilité, B (sch. V), consiste à supposer que n'importe quelle formule, de 22 à 72, est également probable, mais que la sélection tend à éliminer les combinaisons qui s'écartent le plus des fréquences modales, et ce, pour des raisons qui ne nous sont pas actuellement compréhensibles mais pourraient se rattacher à des questions de mécanique cinétique.

Une espèce à chromosomes nombreux doit théoriquement posséder un pouvoir d'adaptation plus grand que celle dont le nombre de chromosomes est peu élevé: en effet, les mutations éventuelles se dégageront plus vite dans les générations successives, si les groupes de « linkage » sont moins grands. Mais ceci n'est vrai que si la fragmentation du génome n'est pas compensée chez les espèces à nombre diploïde peu élevé, par un taux élevé de *crossing-over*. Pour me rendre compte du poids de ce facteur, j'ai étudié le comportement des tétrades, de la diploténie à la diacynèse, chez le Mammifère euthérien où le nombre diploïde est le plus faible que nous connaissions ( $2N = 22$ ), soit chez *Cricetulus migratorius*. Si nous considérons les fig. 95, 96, 97 (diploténie), nous trouvons, pour les 30 bivalents autosomiques, un nombre de chiasmas égal à 60; à la diacynèse, les 10 tétrades autosomiques de la figure 98 montrent encore 19 chiasmas terminalisés ou en cours de liquidation. Il y a donc une moyenne de 2 chiasmas par bivalent diploténie, alors que, chez la Souris, CREW et KOLLER (1932) en comptent 2,4 à la diploténie et 1,47 à la métaphase I; de son côté, BRYDEN (1933), donne, pour le Rat, les chiffres de 2,09 (diploténie) et 1,59 (métaphase I). Nous pouvons conclure que chez *Cricetulus* il y a en moyenne un chiasma par bras et que, par conséquent, les *crossing-over* ne compensent absolument pas la répartition des gènes entre des chromosomes nombreux.

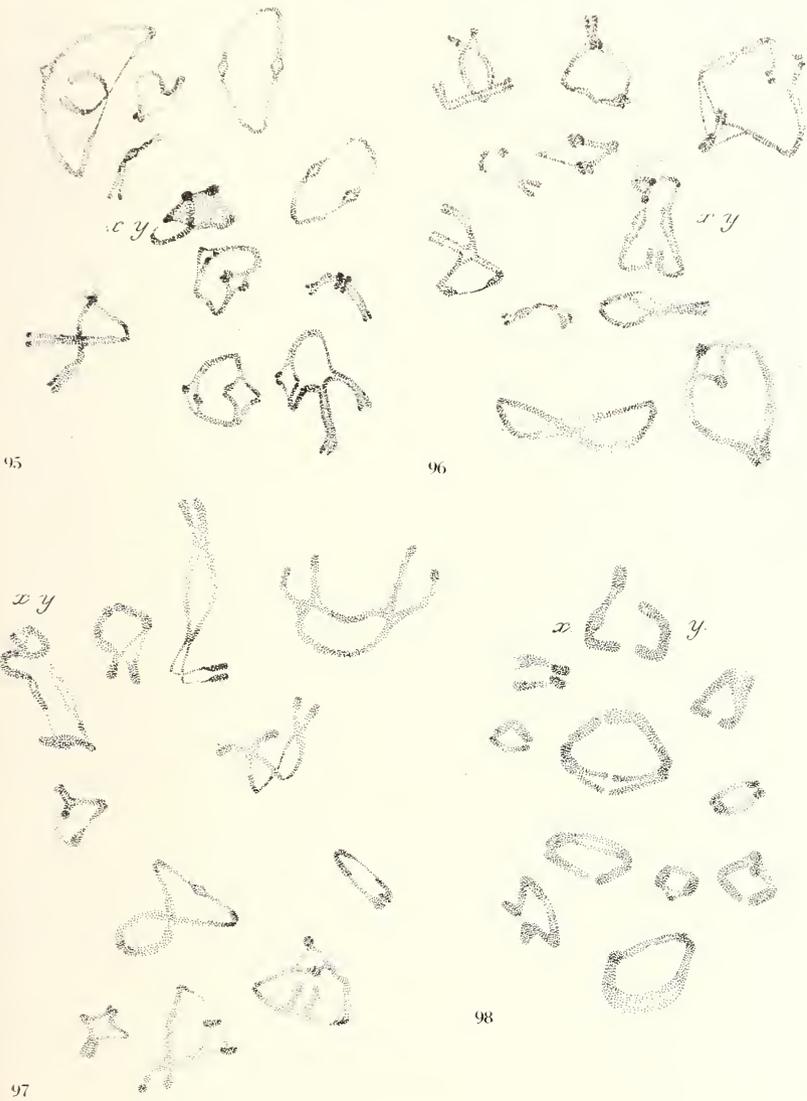


FIG. 95-98.

*Cricetulus migratorius*.

Diploténies et diacinese.  $\times 3.160$ .

## II. Le nombre de bras et son évolution.

Examinons maintenant les processus de l'évolution chromosomique. Et tout d'abord quelle est l'importance des fusions centriques, si grande dans certains groupes, les Reptiles par exemple ? Notre enquête est ici limitée par la difficulté qu'il y a à évaluer la position du centromère, par conséquent, le nombre de bras. Pour les grands chromosomes, cette évaluation est assez aisée, mais pour les petits éléments elle est impossible. Une application stricte de la règle de ROBERTSON n'est ici pas de mise; cependant, l'examen des figures de ce mémoire montre que, d'une façon générale, il y a d'autant plus de métacentriques que le nombre de chromosomes est moins élevé: en ne tenant compte que des grands éléments, nous constatons que *Microtus kikuchii* et *M. ratticeps* ( $2N = 30$ ), *M. arvalis*, *M. incertus*, *M. orcadensis*, *M. pennsylvanicus* ( $2N = 46$ ), *M. Agrestis* ( $2N = 50$ ), *M. guentheri* ( $2N = 54$ ), *M. nivalis* ( $2N = 56$ ) ont des nombres fondamentaux respectivement égaux (chez la ♀) à 58, 58, 58, 58, 58, 52, 52, 56, 60, c'est-à-dire très proches les uns des autres. Les genres voisins nous fournissent des confirmations intéressantes: *Arvicola scherman* ( $2N = 36$ ), *Clethrionomys glareolus*, *Cl. gapperi* ( $2N = 56$ ), *Pitymys fatioi* ( $2N = 50$ ) ont en effet des **N.F.** de 50, 58, 58, 52. Par contre, *Microtus socialis* ( $2N = 62$ ), avec son **N.F.** de 64, se situe un peu en dehors; il n'en reste pas moins que, pour des nombres  $2N$  allant de 30-62, nous avons des **N.F.** compris entre 52 et 64; de 32, l'écart passe à 12.

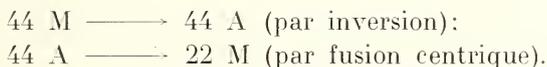
Chez les *Gerbillinae*, nous retrouvons également une relation du même type: ne citons ici que les cas extrêmes: *Gerbillus pyramidum* a 40 chromosomes métacentriques (**N.F.** = 80), *Tatera indica* 70 autosomes acrocentriques et 2 **X** métacentriques, soit 74 bras.

Si, dans les deux sous-familles précitées, le rôle des fusions centriques apparaît prépondérant, il n'en est pas de même chez les *Cricetinae* et les *Murinae*.

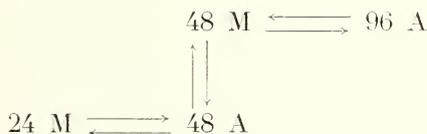
Chez les *Cricetinae* paléarctique (MATTHEY, 1952), nous avons deux espèces de *Mesocricetus* qui, avec leurs 44 et 42 chromosomes sont contenues dans la bande des valeurs modales; *Tscherkia triton* (MAKINO, 1951), *Cricetulus griseus*, *Cr. migratorius* et *Cricetus cricetus* ont respectivement 30, 22, 22, 22 chromosomes. La formule

de *Tscherkia* est aisément réductible, par mécanisme robertsonien, à celles des *Cricetulus* (MATTHEY, 1952) et les éléments de ces derniers sont tous métacentriques. Nous devrions nous attendre que les 44-42 chromosomes des *Mesocricetus* soient acrocentriques: il n'en est rien puisque 16 paires au moins sont typiquement métacentriques.<sup>1</sup>

Or, si nous examinons les *Murinae* dont les nombres diploïdes sont contenus dans la bande des valeurs modales, nous constatons que la plupart des éléments sont ici acrocentriques (*Mus*, *Apodemus*, *Rattus*, *Nesokia*), mais il y a également des exceptions, tel *Bandicota* (MAKINO, 1944) qui possède 46 chromosomes dont 11 paires métacentriques (N.F. = 68): et, d'autre part, le *Micromys minutus* (MAKINO, 1944) a 68 éléments, avec un N.F. de 70 environ. Comme le *Gerbillinae*, *Gerbillus pyramidum*, est doté de 40 chromosomes métacentriques, le rapprochement de ces divers cas nous démontre l'importance des processus d'inversion péricentrique. En effet, si le nombre de bras (= N.F.) est voisin, chez beaucoup de *Muridae* de 70, nous devons admettre que les 40 chromosomes acrocentriques de *Mus* étaient primitivement métacentriques en majorité et que, par conséquent, les formules de type *Mesocricetus*, dans la bande des fréquences modales, ont retenu un caractère plus archaïque que celles de type *Mus*. Il est certain que ces processus évolutifs sont très compliqués: pour passer d'une formule *Mesocricetus* à une formule *Cricetulus* (évidemment secondaire) nous devons recourir au schéma suivant:



Et, si nous généralisons, en prenant 48 comme point de départ, nous obtenons les possibilités suivantes:



<sup>1</sup> Dans un travail paru récemment, SACHS (1952) s'efforce de prouver que *Mesocricetus* est un polyploïde issu du croisement *Cricetus* + *Cricetulus*. J'ai examiné en 1952 l'hypothèse de la polyploïdie et montré qu'elle est insoutenable.

Si, au lieu de 48, nous choisissons 44 comme nombre modal, nous avons alors :

$$\begin{array}{ccc}
 & 44 \text{ M} & \longleftrightarrow & 88 \text{ A} \\
 & \updownarrow & & \\
 22 \text{ M} & \longleftrightarrow & & 44 \text{ A}
 \end{array}$$

où les valeurs extrêmes coïncident mieux avec les chiffres connus de 22 (*Cricetulus*) et de 84 (*Geomys*).

### III. *Chromosomes et Taxonomie.*

Notre enquête sur la cytologie comparée des *Muridae* nous autorise à émettre quelques conclusions provisoires intéressant la taxonomie.

La division en sous-familles n'est pas fondée cytologiquement chez les *Murinae* et les *Microtinae* où il existe plusieurs types d'hétérochromosomes; par contre les *Cricetinae* paléarctiques et les *Gerbillinae* se rattachent tous au type *H*. Les *Cricetinae* paléarctiques forment un groupe homogène et nettement différent des *Cricetinae* néarctiques.

A l'échelle du genre, la distinction entre *Nesokia* et *Bandicota* semble plus profonde que ne le supposent les systématiciens. Dans le grand genre *Microtus*, l'analyse cytologique distingue actuellement trois groupes, d'après la morphologie des chromosomes sexuels.

1° *M. arvalis*, *incertus*, *orcadensis*, *pennsylvanicus*, *guentheri*, *socialis*.

2° *M. kikuchii*, *ratticeps*, *nivalis*.

3° *M. agrestis*.

Ces coupures ne coïncident pas, en général, avec celles de la taxonomie.

Au niveau de l'espèce, il existe deux groupes de *Meriones*, les uns à 44, les autres à 60 chromosomes. *Mesocricetus brandti* est chromosomiquement distinct de *M. auratus* et peut être considéré comme une « bonne » espèce. Chez les *Microtinae*, j'avais déjà montré que *Microtus pennsylvanicus* (néarctique) n'est vraisemblablement pas très voisin de *M. agrestis* (paléarctique), bien que les systématiciens considèrent ces deux espèces comme « jumelles ».

Par contre, *Clethrionomys gapperi* (néarctique) et *Cl. glareolus* (paléarctique) sont cytologiquement identiques, de même que *Cl. rufocanus*, *Cl. rutilus* (MAKINO, 1952).

*Microtus incertus* n'est probablement qu'une race de *M. arvalis* : il y a identité chromosomique et les deux formes ont été croisées sans difficulté. *Microtus orcadensis* appartient incontestablement au groupe d'*arvalis*, ce qui confirme pleinement l'idée que les systématiciens s'étaient faite de l'origine de cette forme insulaire.

### CONCLUSIONS

1. L'auteur a étudié 15 espèces et 1 sous-espèce de *Muridae* nouvelles pour la cytologie. Il a d'autre part revu les données antérieures relatives à 14 espèces.

2. Un cas nouveau de chromosomes sexuels multiples a été rencontré chez *Gerbillus pyramidum*.

3. La post-réduction facultative n'existe chez aucun *Muridae*. La conception de KOLLER-DARLINGTON n'est plus admissible.

4. L'existence d'une bande de valeurs modales est statistiquement établie.

5. Des conclusions provisoires sur l'évolution chromosomique et les relations de la cytologie avec la taxonomie sont formulées.

### BIBLIOGRAPHIE

1923. AGAR, W. E. *The male meiotic phase in two genera of marsupials (Macropus and Petaurides)*. Q. J. M. Sc., 58.
1949. BOVEY, R. *Les chromosomes des Chiroptères et des Insectivores*. R. S. Zool., 56.
1933. BRYDEN, W. *The effect of sex on the frequency of chiasma formation and its relation to crossing-over in the Wistar Rat*. Cytologia, 4.
1931. CROSS, J. C. *A comparative study of the chromosomes of rodents*. Journ. Morph., 52.
1938. — *Chromosomes of the genus Peromyscus*. Cytologia, 8.
- 1940, 1941, 1949. ELLERMAN, J. R. *The families and genera of living rodents*. London.

1950. HUGHES-SCHRADER, S. *The chromosomes of mantids (Orthoptera: Manteidea) in relation to taxonomy*. Chromosoma, 4.
1936. KOLLER, P. C. *Chromosome behaviour in the male ferret and mole during anoestrus*. Proc. R. Soc., London, B 121.
1937. ——— *The genetical and mechanical properties of sex chromosomes*. III. Man. Proc. R. Soc., Edinburgh, 57.
1938. ——— *The genetical and mechanical properties of sex chromosomes*. IV. The golden Hamster, J. G., 36.
1951. ——— *The genetical and mechanical properties of sex chromosomes*. VII. *Apodemus sylvaticus* and *A. hebridensis*. J. G., 41.
1934. KOLLER, P. C. and DARLINGTON, C. D. *The genetical and mechanical properties of the sex chromosomes*. I. *Rattus norvegicus*, ♂. J. G., 29.
1941. MAKINO, S. *Studies on the murine chromosomes. I. Cytological investigation of Mice included in the genus Mus*. Journ. Fac. Sc. Hokkaido Imp. Univ., VI, 7.
1943. ——— *Studies on the murine chromosomes. III. A comparative study of chromosomes in five species of Rattus*. Journ. Fac. Sc. Hokkaido Imp. Univ., VI, 9.
1944. ——— *Studies on the murine chromosomes. IV. The karyotypes of the Mole-rat and the Harvest-mouse*. Cytologia, 13.
1947. ——— *Notes on the mammalian sex chromosomes, with special reference to their type of conjugation and segregation in the first division*. Zool. Mag. (Tokyo), 57.
1950. ——— *Studies on murine chromosomes. VI. Morphology of the sex chromosomes in two species of Microtus*. Annot. Zool. Jap., 23.
1951. ——— *Studies on the murine chromosomes. V. A study of the chromosomes in Apodemus with reference to the sex chromosomes in meiosis*. Journ. Morph., 88.
1951. ——— *Karyotype of Tscherkia triton (Muridae-Cricetinae)*. Kromosomo, 8.
1952. ——— *A contribution to the study of the chromosomes in some asiatic mammals*. Cytologia, 16.
1952. MAKINO, S. and NISHIMURA, I. *Water-pretreatment squash technic. A new and simple practical method for the chromosome study of animals*. Stain techn., 27.
1938. MATTHEY, R. *Contribution nouvelle : l'étude des hétérochromosomes chez les Mammifères et singulièrement chez les Rongeurs*. J. G., 36.
1945. ——— *L'évolution de la formule chromosomiale chez les Vertébrés*. Experientia, I.

1947. — *Encore les hétérochromosomes des Apodemus*. Arch. J. Klaus Stift., 22.
1947. — *Quelques formules chromosomiales*. Sc. Genet., 3.
1949. — *Les chromosomes des vertébrés*. Rouge, Lausanne.
1950. — *Les chromosomes sexuels géants de *Microtus agrestis* L.* Cellule, 53.
1951. — *La formule chromosomique de *Microtus orcadensis* Millais. Remarques méthodologiques et discussion critique*. R. S. Zool., 58.
1951. — *The chromosomes of the vertebrates*. Advances in Genetics, 4.
1951. — *Chromosomes de Muridae*. Experientia, 7.
1952. — *Chromosomes de Muridae (II)*. Ibid., 8.
1952. — *Chromosomes de Muridae (III)*. Ibid., 8.
1952. — *Chromosomes de Muridae (Microtinae et Cricetinae)*. Chromosoma, 5.
1935. MATTHEY, R. et RENAUD, R. *Le type de digamétie mâle et les chromosomes chez deux campagnols*. C. R. S. B., 120.
1912. MILLER, G. *Catalogue of the mammals of Western Europe*. London.
1928. MINOUCHI, O. *On the fixation of chromosomes in mammals and some other animals*. Jap. Journ. Zool., 1.
1934. MINOUCHI, O. and OHTA, T. *On the number of chromosomes and the type of sex chromosomes in man*. Cytologia, 5.
- 1947-1949. MULDAL, S. Voir: 38<sup>e</sup>, 39<sup>e</sup> et 40<sup>e</sup> « Annual report » John Innes Horticultural Institution, Hertford.
1935. OGUMA, K. *On the sex chromosomes of rats and mice*. Proc. Jap. Assoc. Adv. Sc., 10.
1937. — *Absence of the Y-chromosome in the vole, *Microtus montebelli* Edw. with supplementary remarks on the sex chromosomes of *Evotomys* and *Apodemus**. Cytologia, Fujii Jub. Vol.
1925. PAINTER, T. S. *Chromosome numbers in mammals*. Sci., 61.
1938. RENAUD, P. *La formule chromosomiale chez sept espèces de Muscardinidae et de Microtinae*. R. S. Zool., 45.
1952. SACHS, L. *Polyplloid evolution and mammalian chromosomes*. Heredity, 6.
1952. SHARMAN, G. B. and BARBER, H. N. *Multiple sex-chromosomes in the marsupial Potorous*. Heredity, 6.
1950. SHARMAN, G. B., MCINTOSH, A. J. and BARBER, H. N. *Multiple sex chromosomes in the marsupials*. Nature, London, 166.
1935. TATEISHI, S. *On the sex chromosomes of 11 species of the Muridae*. Proc. Jap. Assoc. Adv. Sc., 10.
1952. TOBIAS, P. V. *The chromosome complement of the gerbil *Tatera brantsii draco**. S. Afr. Journ. Sci., 48.
1945. WHITE, M. J. D. *Animal cytology and evolution*. Cambridge.

## EXPLICATION DES PLANCHES

Les microphotographies ont été faites d'après des préparations par écrasement (MAKINO et NISHIMURA) colorées au Feulgen et en usant de la combinaison optique suivante: immersion  $1/_{16}$  X oculaire compensateur 8 (Leitz). Le grossissement est alors de 600 diamètres. Les positifs ont été agrandis trois fois, pour être ramenés à 1.620 par la reproduction.

## Planche 7

- Ph. 1-2 *Apodemus sylvaticus*; métaphase I.  
 Ph. 3 *Rattus norvegicus*; métaphase I.  
 Ph. 4-11 *Nesokia indica*; ph. 4-5, métaphases spermatogoniales; ph. 6-10, métaphases I; ph. 11, prophase spermatogonale.  
 Ph. 12-14 *Peromyscus leucopus*; ph. 12 et 14, métaphases I; ph. 13, métaphase spermatogonale.  
 Ph. 15-16 *Neotoma floridana*; ph. 15, métaphase I; ph. 16, métaphase spermatogonale.  
 Ph. 17 *Cricetulus migratorius*; métaphase spermatogonale.  
 Ph. 18-19 *Mesocricetus auratus*; métaphases I.  
 Ph. 20 *Mesocricetus brandti*; métaphase spermatogonale.  
 Ph. 21-22 *Tatera indica*; métaphases I.

## Planche 8

- Ph. 23 *Tatera indica*; métaphase spermatogonale.  
 Ph. 24-41 *Gerbillus pyramidum*; ph. 24-26, métaphases spermatogoniales; ph. 27-40, métaphases I; ph. 41, métaphase II.  
 Ph. 42-43 *Meriones persicus*; ph. 42, métaphase spermatogonale; ph. 43, métaphase II.  
 Ph. 44-45 *Meriones crassus*; ph. 44, métaphase spermatogonale; ph. 45, métaphase I.  
 Ph. 46-47 *Meriones shawi*; ph. 46, métaphase spermatogonale; ph. 47, métaphase I.  
 Ph. 48 *Meriones lybicus*; métaphase I.  
 Ph. 49 *Meriones lybicus erythroura*; métaphase spermatogonale.

## Planche 9

- Ph. 50 et 52-54 *Rhombomys opimus*; ph. 50 et 52, métaphases spermatogoniales; ph. 53-54, métaphases I.  
 Ph. 51 *Meriones lybicus erythroura*; métaphase spermatogonale.

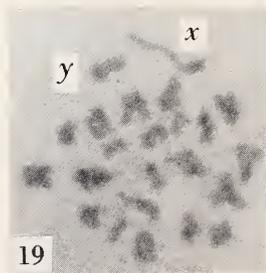
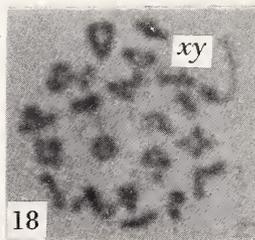
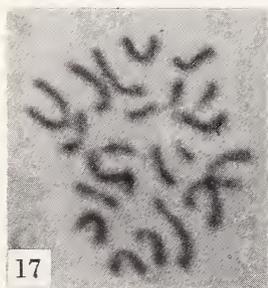
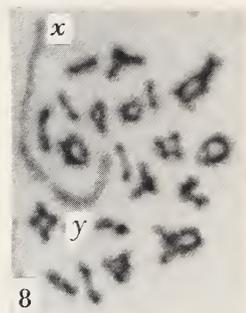
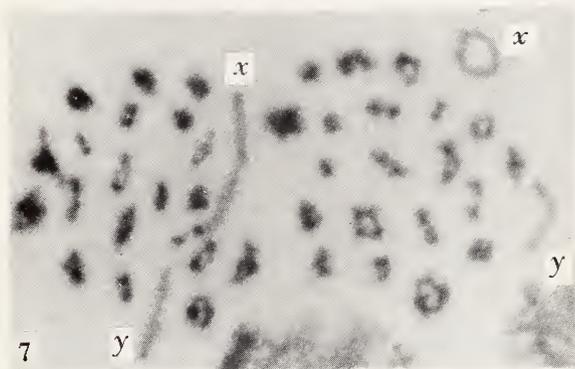
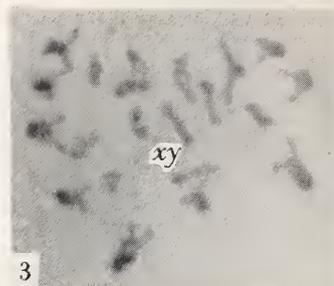
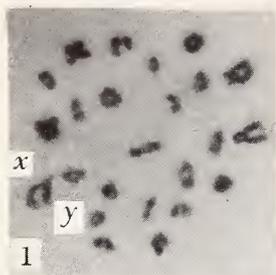
- Ph. 55-58 *Clethrionomys gapperi*; ph. 55, métaphase spermatogonale; ph. 56-57, métaphases I; ph. 58, métaphase II.
- Ph. 59-61 *Clethrionomys glareolus*; ph. 59, métaphase L; ph. 60, métaphase spermatogonale; ph. 61, le complexe X-Y, vu de profil à la métaphase I.
- Ph. 62-64 *Microtus arvalis*; ph. 62, le complexe X-Y, vu de profil à la métaphase I; ph. 63, métaphase spermatogonale; ph. 64, métaphase I.
- Ph. 65-66 *Microtus orcadensis*; ph. 65, métaphase spermatogonale; ph. 66, métaphase I.
- Ph. 67-69 *Microtus incertus*; ph. 67 et 69, métaphases spermatogonales; ph. 68, métaphase I.
- Ph. 70 *Microtus agrestis*; métaphase spermatogonale.
- Ph. 71-72 *Microtus guentheri*; ph. 71, métaphase spermatogonale; ph. 72, métaphase auxocytaire.

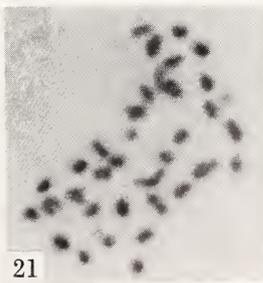
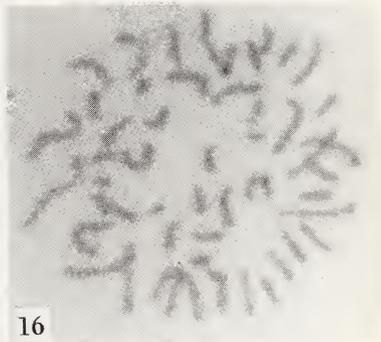
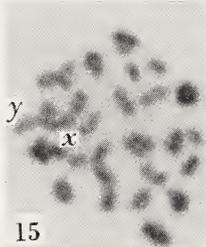
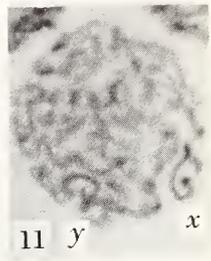
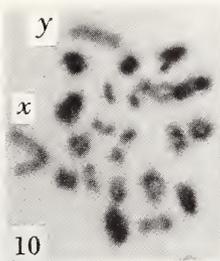
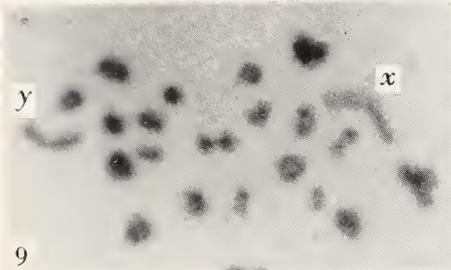
## Planche 10

- Ph. 73-76 *Microtus socialis irani*; ph. 73-74, métaphases spermatogonales; ph. 75-76, métaphases I.
- Ph. 77-78 *Microtus nivalis*; ph. 77, métaphase spermatogonale; ph. 78, métaphase I.
- Ph. 79-82 *Pitymys jatioi*; ph. 79-80, métaphases spermatogonales; ph. 81-82, métaphases I.
- Ph. 83-84 *Arvicola scherman*; ph. 83, métaphase spermatogonale; ph. 84, métaphase I.
-

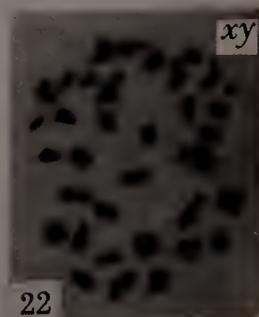
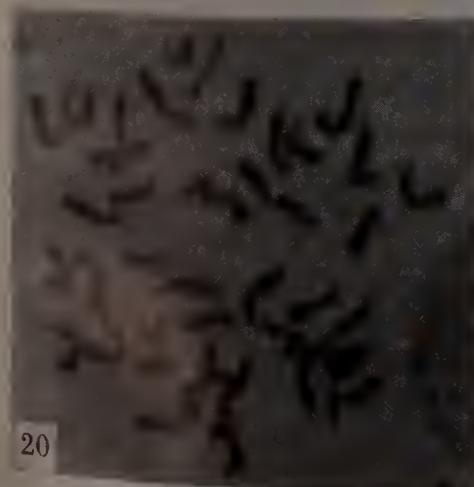
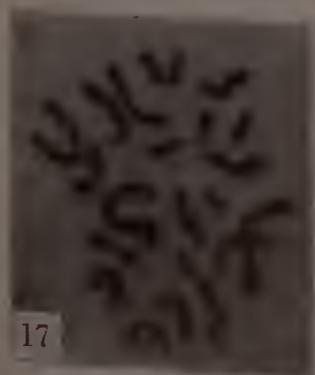
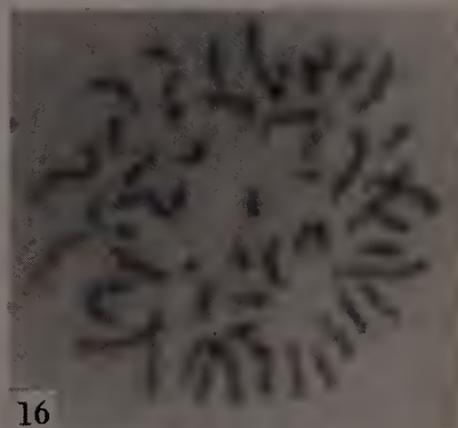
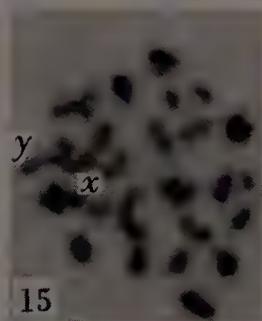
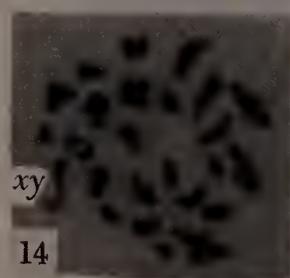
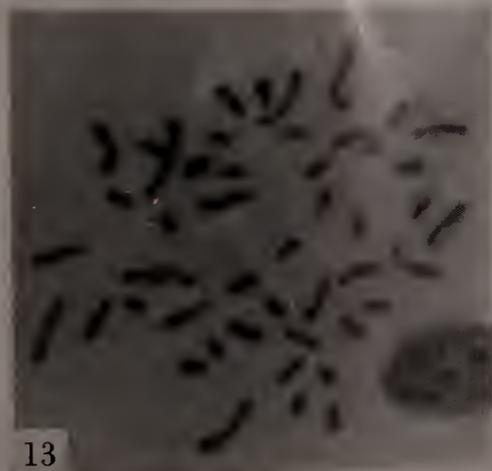
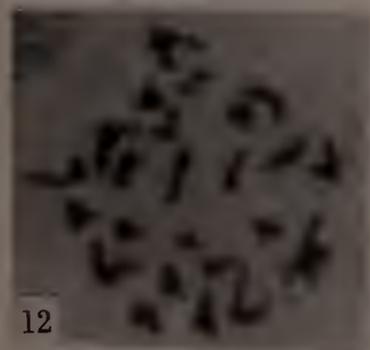
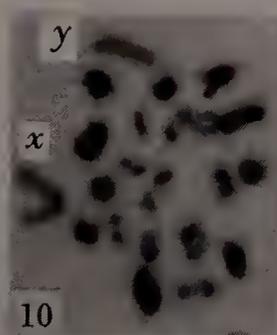
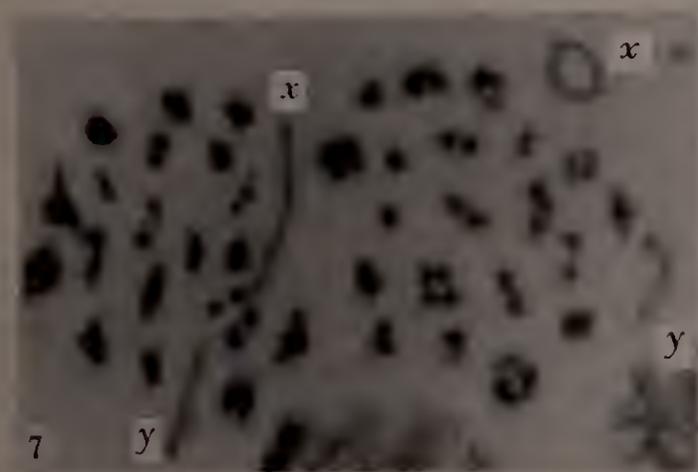
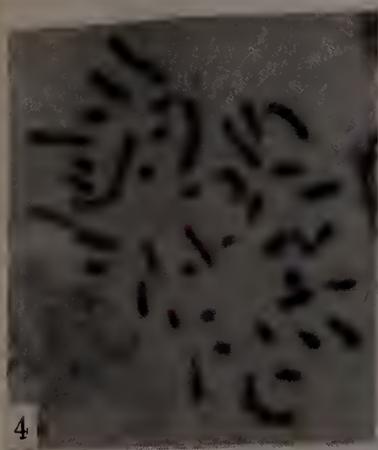
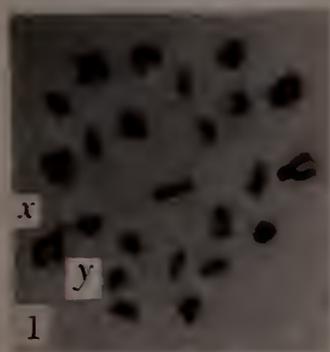






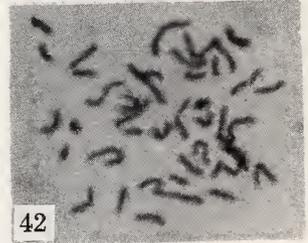
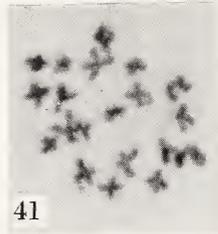
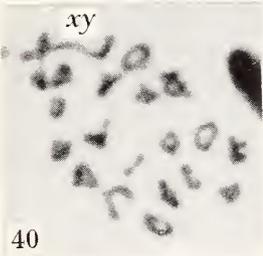
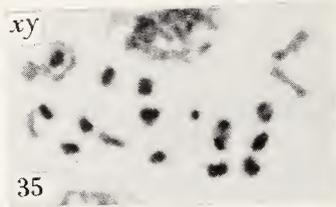
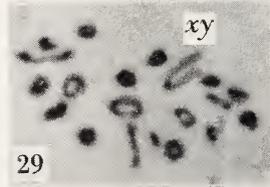
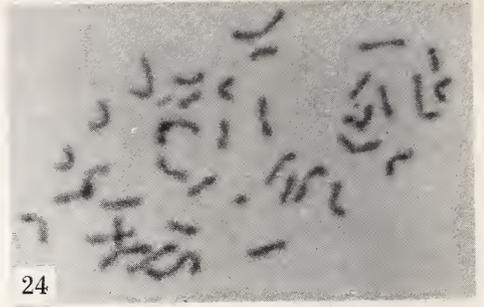


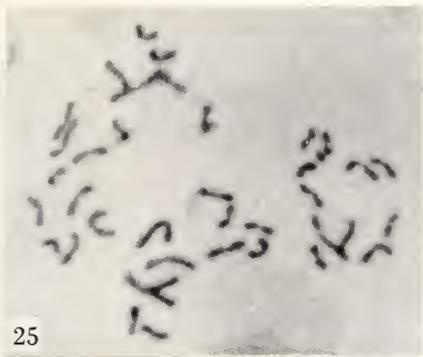












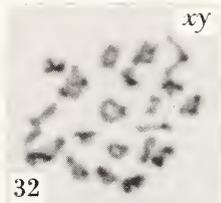
25



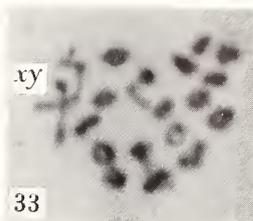
26



31



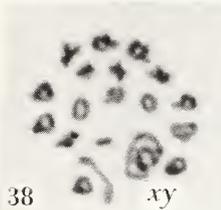
32



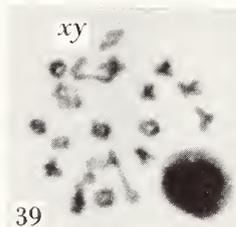
33



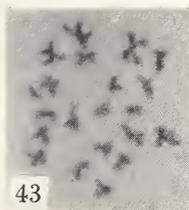
37



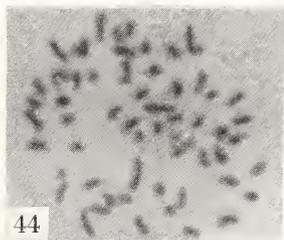
38



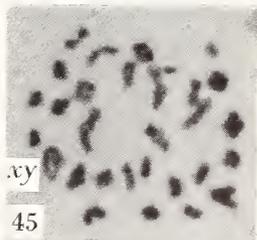
39



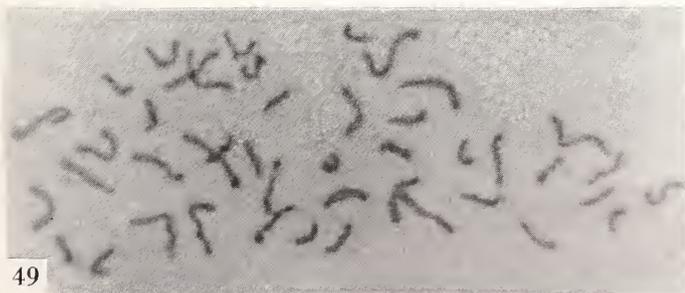
43



44

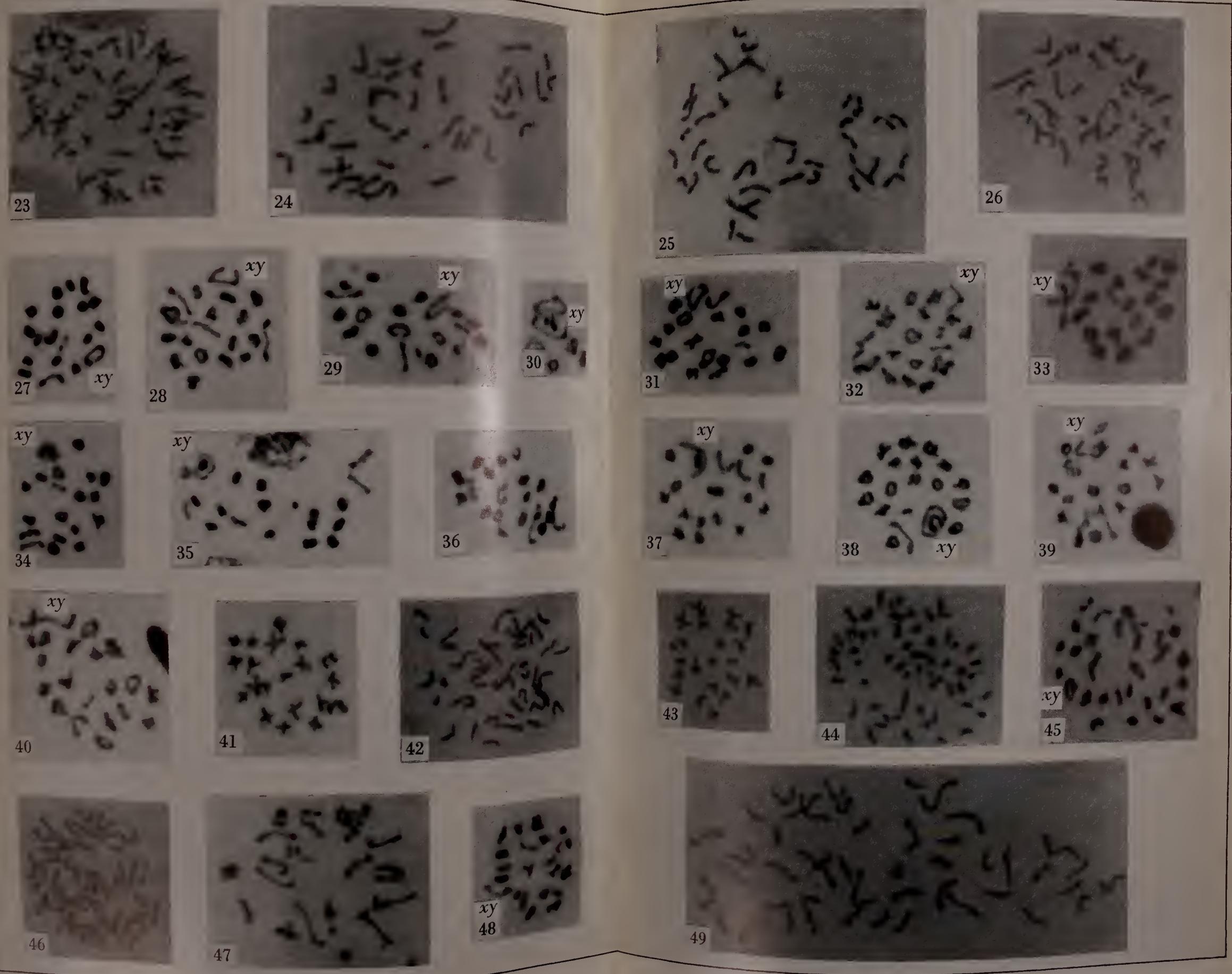


45



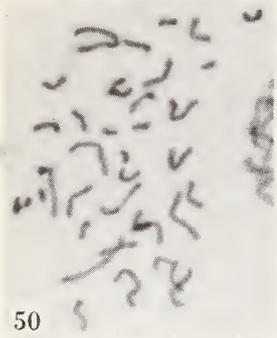
49



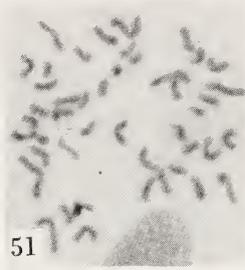








50



51

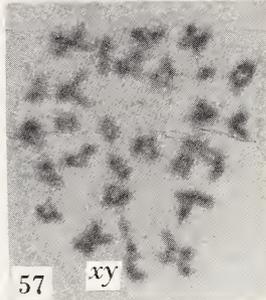


52



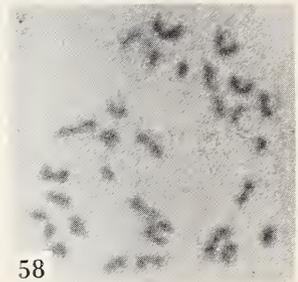
xy

56



57

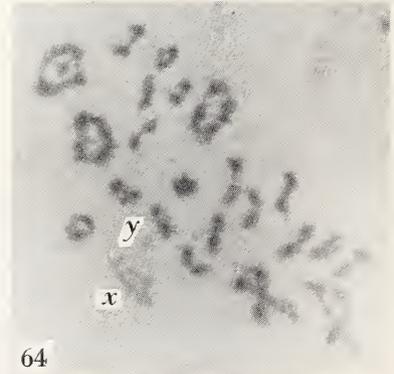
xy



58



63



y

x

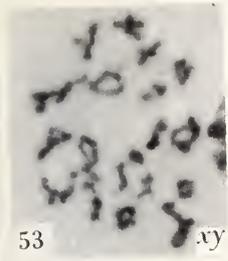
64



68



69



53



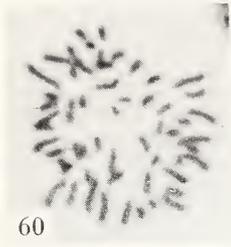
54



55



59



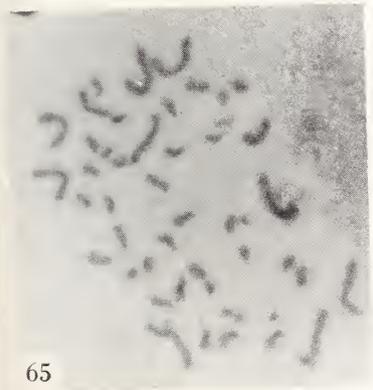
60



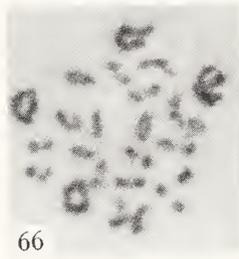
61



62



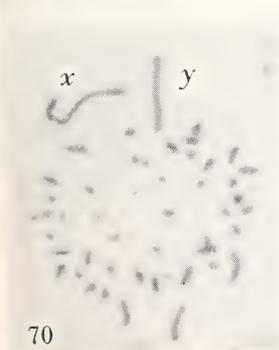
65



66



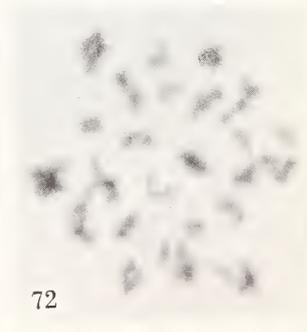
67



70

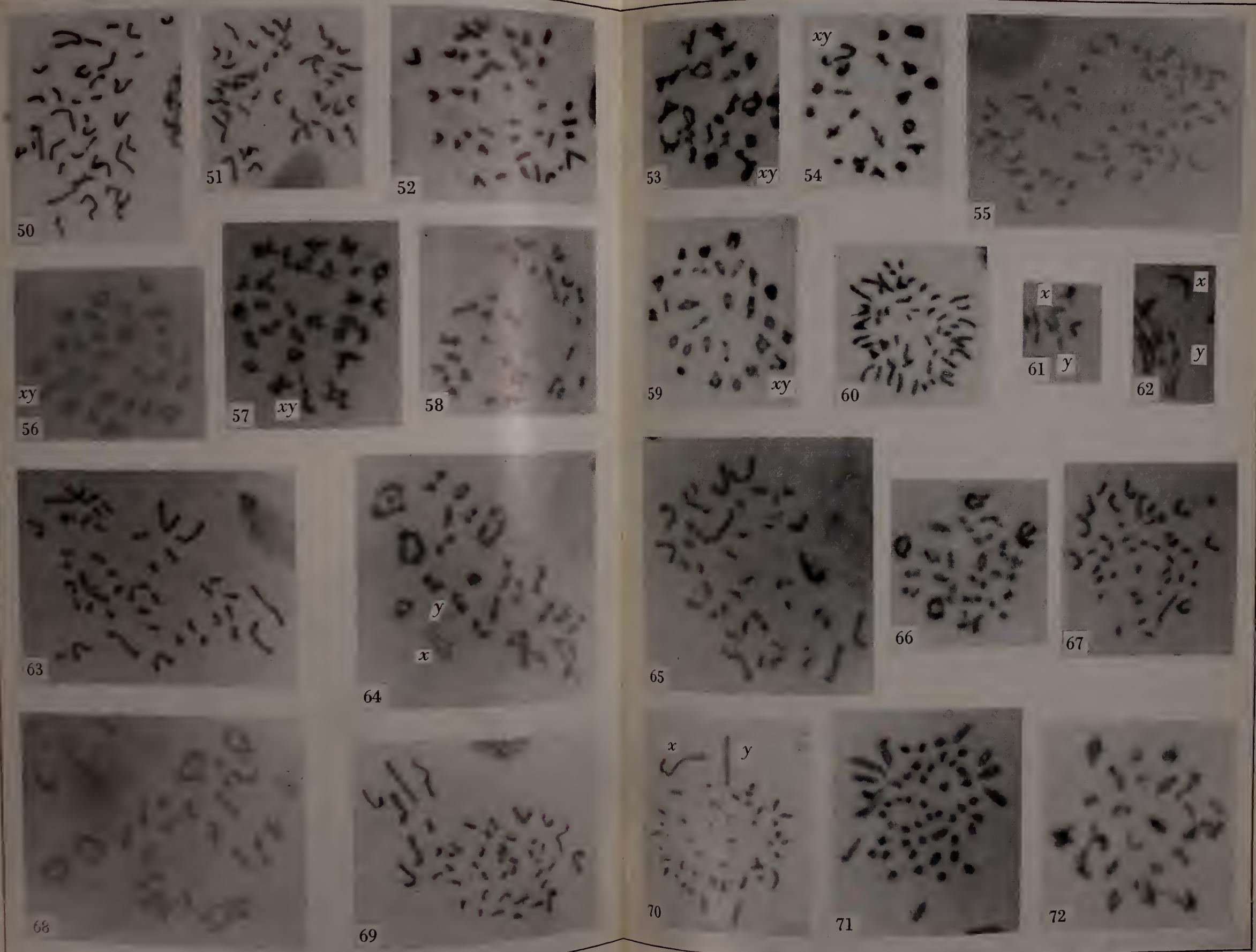


71

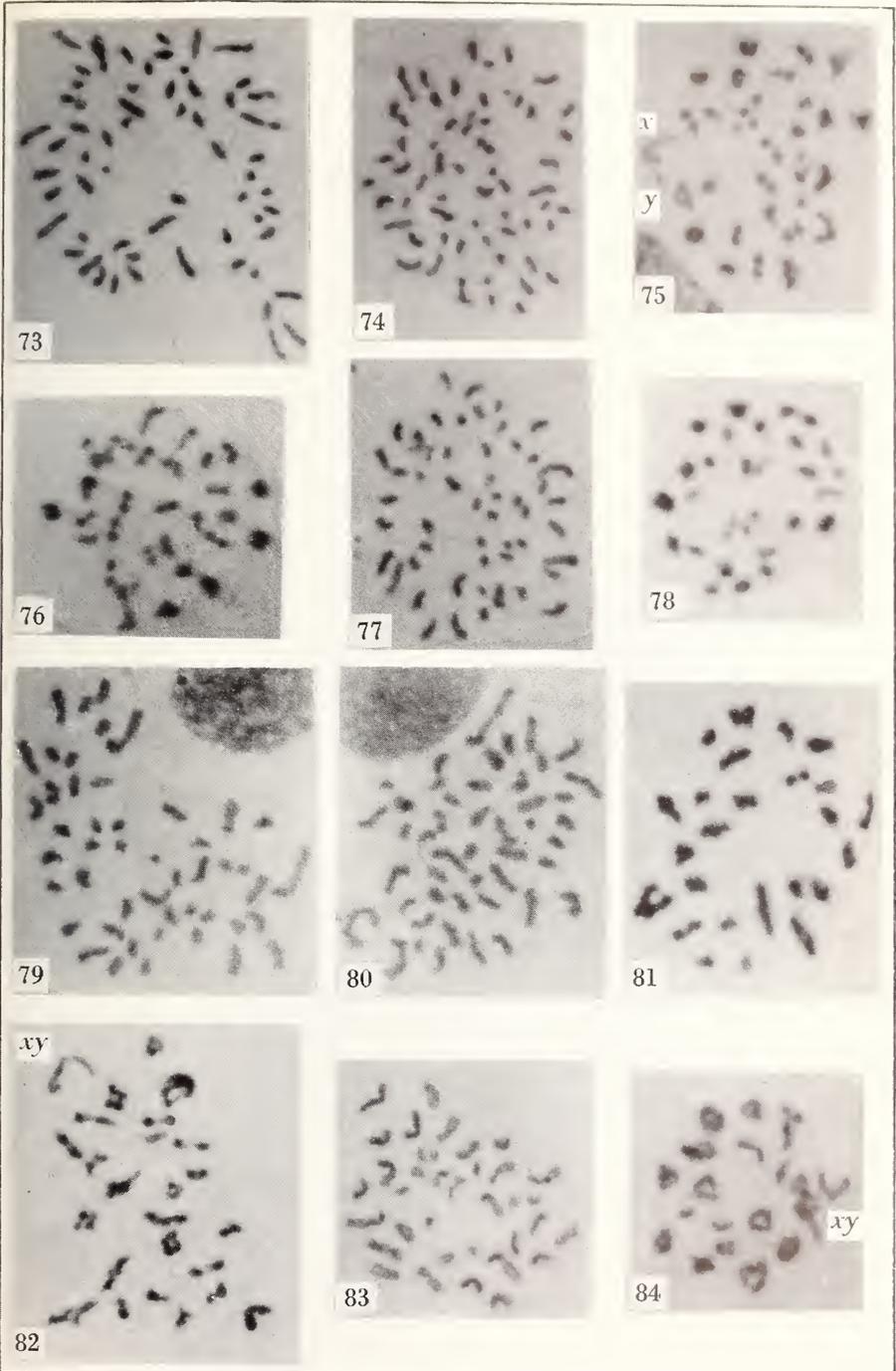


72









R. MATHEY — CHROMOSOMES DES MURIDAE



## Les espèces du groupe du *Cyclops strenuus* constatées en Suisse

par

**M. Thiébaud**

Bienne.

Avec 20 figures dans le texte.

La systématique des Cyclopidés a subi ces dernières années de grands changements et réalisé de notables progrès. Grâce aux travaux de KIEFER le genre *Cyclops*, enrichi de nouvelles espèces trouvées dans des milieux peu explorés auparavant, a été disloqué et réparti en sous-genres nettement caractérisés. Ce sont les groupements naturels établis par A. GRAETER (3) qui ont été utilisés pour cette nouvelle classification. Toutefois, dans la systématique de certaines espèces, tout n'était pas encore au point. C'est le cas pour *Cyclops strenuus* Fischer, une des espèces les plus répandues, mentionnée dans presque tous les travaux de faunistique et qui était considérée comme une espèce cosmopolite des plus communes. Dans son ouvrage classique SCHMEIL (14) groupait dans les limites de son *Cyclops strenuus* toute une série de formes voisines qui avaient été décrites auparavant comme espèces distinctes par plusieurs auteurs. Cette conception trop large des limites de l'espèce interdisait toute conclusion concernant la distribution géographique de ces diverses formes ou leur adaptation à certains milieux. C'est ce qui a engagé un zoologue polonais, KOZMINSKI, de se vouer à l'étude de ce groupe en utilisant les méthodes modernes, morphométriques et statistiques, qui lui ont permis, non seulement de rétablir plusieurs des espèces considérées comme synonymes par SCHMEIL, mais aussi de découvrir plusieurs formes nouvelles,

espèces ou sous-espèces. KOZMINSKI (5 à 9), qui avait utilisé du matériel récolté dans les lacs Wygry et le massif du Tatra, en Pologne, désirait pouvoir étendre ses conclusions à d'autres contrées. C'est la raison pour laquelle je me suis décidé à reprendre, pour la Suisse, l'étude de ce groupe. J'ai pu alors constater que les observations de KOZMINSKI s'appliquaient aussi aux formes que j'ai pu étudier et j'ai eu la satisfaction de pouvoir trouver en Suisse deux des formes nouvelles de KOZMINSKI. Pour faciliter les recherches futures, car toutes les anciennes citations sont à revoir, je donnerai la description détaillée de toutes les formes du groupe que j'ai examinées. D'une manière générale le groupe du *Cyclops strenuus* Fischer peut se caractériser comme suit :

Pattes de la 5<sup>me</sup> paire à 2 articles, le deuxième portant deux addendes, une soie apicale et une épine latérale insérée au milieu du bord interne. Les trois derniers segments de l'antenne de la 1<sup>re</sup> paire portent, chacun, une rangée de fines épines. Bord interne des branches de la furca avec rangées de fines soies. Sur le côté dorsal des branches de la furca, une crête chitineuse longitudinale. Angles externes inférieurs des IV<sup>me</sup> et V<sup>me</sup> segments thoraciques prolongés en appendices de forme et de dimension variables, caractéristiques des espèces et sous-espèces. Longueur relative de l'abdomen par rapport au céphalothorax variant dans d'assez fortes proportions. Les caractères spécifiques se rapportent essentiellement aux organes suivants :

1. Nombre des articles de la 1<sup>re</sup> paire d'antennes.
2. Forme du 2<sup>me</sup> segment du céphalothorax.
3. Caractères des 4<sup>me</sup> et 5<sup>me</sup> segments du céphalothorax.
4. Nombre des épines sur le bord externe du dernier article des exopodites des I<sup>re</sup> et II<sup>me</sup> paires de pattes natatoires, soit 2 (type « bini »), soit 3 (type « terni »).
5. *Indices quantitatifs* donnant les rapports numériques des diverses régions du corps ainsi que les longueurs relatives des divers appendices du corps. Pour établir ces indices, KOZMINSKI (5) a effectué des milliers de mensurations, au micromètre, sur 640 exemplaires des divers types, et a pu établir ainsi des moyennes pour les séries de formes. Si quelques-uns de ces indices n'ont d'intérêt que pour des études spéciales sur la variabilité, d'autres, par contre, ont

une valeur certaine pour la détermination rapide et sûre des diverses formes du groupe et remplacent, par des notions précises, les termes vagues qu'on trouve souvent dans les descriptions ou les tables de détermination. Je me suis donc donné pour tâche de contrôler si les indices qui figurent dans les tables de détermination de KOZMINSKI et qui se rapportent aux espèces de Pologne s'appliquent aussi aux formes suisses. Dans l'ensemble il y a concordance de ces indices. Je ne publierai pas ici tout le matériel statistique qui m'a permis d'arriver à cette conclusion. Je me contenterai de choisir, parmi ces indices, ceux qui ont une valeur spécifique certaine et en donnerai la valeur moyenne ainsi que les valeurs extrêmes (minimum et maximum observés). Comme il y a corrélation entre ces indices et certains caractères morphologiques spécifiques, la détermination des formes devient ainsi plus aisée et plus sûre pour les zoologues qui s'adonnent à des études de faunistique sans être des spécialistes en copépodes. Toutefois l'usage du micromètre est indispensable pour permettre le calcul de ces indices.

Voici le tableau des indices les plus pratiques :

- A. *En ‰ de la longueur du corps (céphalothorax + abdomen) sans la furca.*
- 1° Largeur maximale du céphalothorax.
  - 2° Largeur du IV<sup>me</sup> segment céphalothoracique.
  - 3° Largeur du V<sup>me</sup> segment céphalothoracique.
  - 4° Longueur des branches de la furca.
- B. *En ‰ de la longueur du céphalothorax.*
- 5° Longueur de l'abdomen (sans la furca).
  - 6° Largeur du IV<sup>me</sup> segment du céphalothorax.
- C. *Indices divers.*
- 7° Largeur du V<sup>me</sup> segment du céphalothorax en ‰ de la largeur du IV<sup>me</sup> segment.
  - 8° Largeur de la furca en ‰ de sa longueur.
  - 9° Longueur de la soie furcale interne en ‰ de la longueur de la soie apicale externe.
  - 10° Longueur de la soie latérale du premier article de la patte V en ‰ de la longueur de la soie apicale du deuxième article.

11° Longueur totale du corps avec la furca mais sans les soies furcales.

Voici les espèces du groupe constatées en Suisse:

- 1° *Cyclops insignis* Claus.  
 2° » *strenuus* Fischer ssp. *strenuus* Fischer.  
 3° » » » ssp. *landei* Kozminski.  
 4° » *tatricus* Kozminski  
 5° » » » nov. var. *alpestris* mihi.  
 6° » *abyssorum* Sars.  
 7° » *furcifer* Sars.

### DESCRIPTION DES ESPÈCES

1. *Cyclops strenuus* Fischer ssp. *strenuus* Fischer (fig. 1).

Céphalothorax peu rétréci en sa partie postérieure. Bord distal du II<sup>me</sup> segment légèrement ondulé. IV<sup>me</sup> segment à peine plus large à sa partie postérieure qu'à son bord antérieur, avec angles latéraux distaux un peu étirés en pointe mousse peu marquée. Largeur de ce segment valant 213-264 ‰ de la longueur du corps ou 66% (61-71%) de la largeur maximale du céphalothorax. Le V<sup>me</sup> segment n'est pas étiré en prolongements aliformes mais possède un petit appendice latéral aigu ou arrondi au milieu de la longueur du segment. Ce segment est passablement plus large que le 1<sup>er</sup> segment abdominal et vaut les 158-216 ‰ de la longueur du corps. Abdomen assez long valant les 36% à 43% (moyenne 40,6 %) du céphalothorax. Branches de la furca assez longues valant les 120‰ de la longueur du corps. Soie apicale interne assez courte (89‰ de la longueur du corps) et valant les  $\frac{5}{4}$  de la longueur de la soie externe. Soie apicale médiane interne  $1\frac{1}{4}$  fois plus longue que la soie médiane externe. Pattes natatoires du type « terni »; cependant celles du mâle peuvent être de l'un ou de l'autre type. Spermatophores petits ne dépassant pas le contour du segment génital. Ovisac portant un nombre variable d'œufs, parfois entre 80 et 100. Longueur totale sans les soies furcales: ♀ 1,8-2 mm.; ♂ 1,4 mm.

*Habitat*: Mare dans le vallon de Vauffelin (avril 1943).

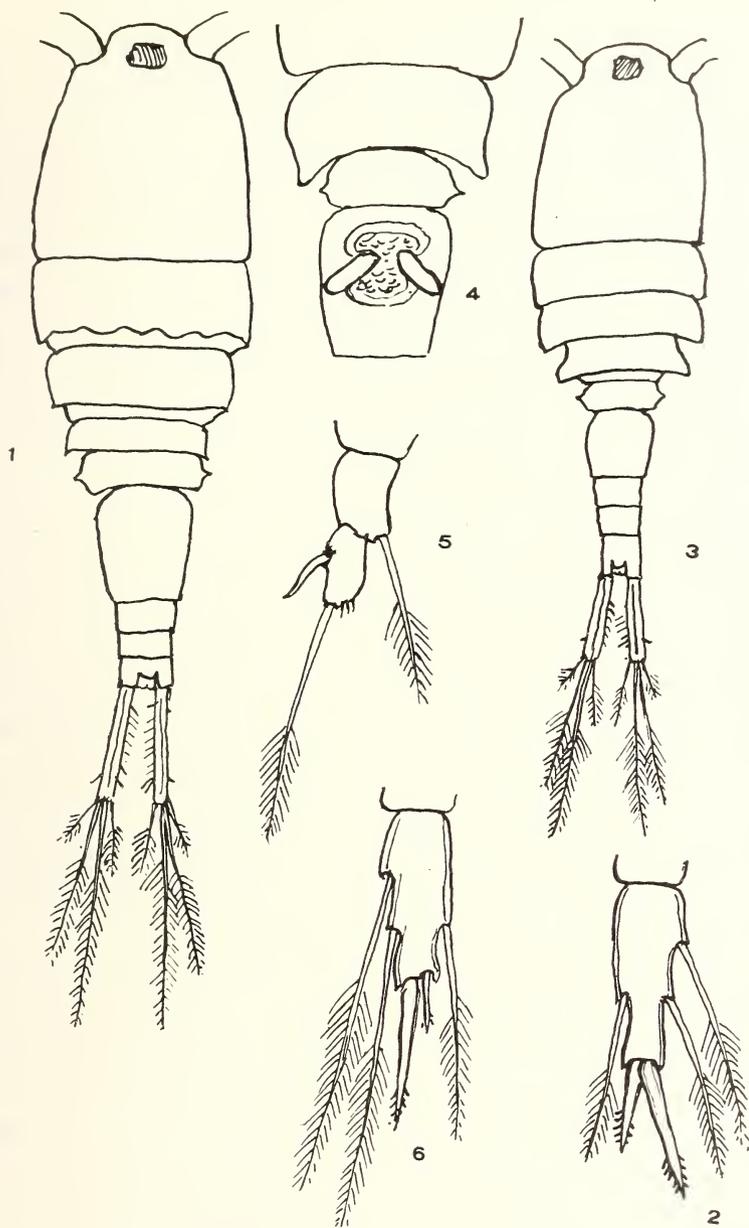


FIG. 1-6.

Fig. 1: *Cyclops strenuus* ssp. *strenuus* Fischer. Vue dorsale de la ♀. — Fig. 2: *Cyclops strenuus* ssp. *strenuus*. Dernier article end. patte IV. — Fig. 3: *Cyclops strenuus* ssp. *landei* Kozminski. Vue dorsale de la ♀. — Fig. 4: *Cyclops strenuus* ssp. *landei* Kozminski. 4<sup>me</sup> et 5<sup>me</sup> segm. thoracique et 1<sup>er</sup> segm. abd. avec récep. sém. et spermatophore. Vue ventrale. — Fig. 5: *Cyclops strenuus* ssp. *landei* Kozminski. Patte V de la ♀. — Fig. 6: *Cyclops strenuus* ssp. *landei* Kozminski. Dernier article end. patte IV.

2. *Cyclops strenuus* Fischer ssp. *landei* Kozminski.

Cette forme, assez voisine de *C. strenuus* ssp. *strenuus*, en diffère par les caractères suivants: Céphalothorax gros et robuste dans sa partie antérieure mais se rétrécissant beaucoup dans sa partie postérieure, si bien que la largeur du 4<sup>me</sup> segment, en sa partie distale, n'égale que la moitié de la largeur maximale du céphalothorax (51%). Le 5<sup>me</sup> segment est à peine plus large que le 1<sup>er</sup> segment abdominal et ne vaut que les 140<sup>0</sup>/<sub>00</sub> de la largeur maximale du céphalothorax (fig. 3 et 4). La longueur de la furca ne vaut que les 132<sup>0</sup>/<sub>00</sub> de la longueur du corps. Ses branches sont assez divergentes. La soie apicale interne est un peu plus longue que la furca et vaut les 150-156% de la longueur de l'externe. Exopodites des pattes natatoires du type terni. Le dernier article de l'endopodite de la patte IV est trois fois plus long que large et l'épine distale externe vaut les 36-40% de l'épine interne (56% chez *C. strenuus strenuus*) (fig. 6).

Patte V (fig. 5). La soie de l'article basal n'égale que la moitié de la soie apicale du 2<sup>me</sup> article et l'épine latérale de cet article ne vaut que le quart de la longueur de la soie apicale. Cette épine présente à sa base une ou deux spinules et quelques spinules se trouvent aussi à l'extrémité du deuxième article du côté externe. Ovisacs portés assez obliquement, renfermant 30 à 45 œufs. Spermatophores petits et formant un angle obtus (fig. 4). Couleur jaune-orange avec diverticules noirs le long du dos. Longueur du corps de la ♀: 1,55 mm.

*Habitat*: Vieille Thièle à Meienried. Mare sur la chaîne de Chasseral près de la ferme de Jobert (1200 m.). Espèce des eaux froides. En janvier et février elle était en pleine période sexuée avec ♀ ovifères et ♂ et, en avril, on n'en trouvait plus à Meienried que quelques rares exemplaires. En été je ne l'ai jamais observée tandis qu'au Jobert elle se trouve en fin octobre (♀ et ♂). La forme de Jobert se distingue de celle de Meienried par la conformation du II<sup>me</sup> segment du céphalothorax qui présente, sur les côtés, des boucliers incurvés vers le côté ventral et chevauchant un peu le III<sup>me</sup> segment (caractère du *C. tatricus*).

Il est intéressant de constater qu'aussi bien par ses caractères morphométriques que par sa biologie, l'espèce de Meienried est

conforme à la forme type créée par KOZMINSKI. En effet elle n'a été trouvée en Pologne, dans la région de Wygry, que dans quelques lacs de forêt, peu profonds et à riche végétation, ce qui donnait à l'eau une couleur brunâtre provenant des plantes en décomposition. En Pologne c'est aussi une forme d'hiver dont la période sexuée tombe en mars avec disparition de l'espèce en avril (forme monocyclique et sténotope). Actuellement cette espèce, bien caractérisée, n'est connue que de ses stations de Pologne et de celles de Suisse à Meienried et vers Jobert où elle habite une petite mare assez profonde à eau brunie et à riche végétation. Il est probable qu'on la constatera dans d'autres stations présentant les mêmes conditions physico-chimiques.

### 3. *Cyclops tatricus* Kozminski (fig. 7).

Syn. *Cyclops strenuus* Fischer. b) *forma tatricus* Kozminski 1927.

Se distingue des autres espèces du groupe par sa forme massive, ramassée, et tout particulièrement par la forme du II<sup>me</sup> segment du céphalothorax qui est plus fortement développé et dont les parties latérales se prolongent sur les côtés et se recourbent ventralement pour former une sorte de bouclier qui recouvre partiellement le III<sup>me</sup> segment (fig. 8). Ce caractère se remarque déjà sur les derniers stades larvaires (fig. 10) où ce segment est plus large que les segments suivants. IV<sup>me</sup> segment avec prolongements angulaires latéraux plus ou moins développés (voir la remarque) et dirigés un peu dorsalement. V<sup>me</sup> segment plus étroit que le 4<sup>me</sup>, ayant sa plus grande largeur au milieu, où se trouvent de faibles extensions latérales en pointe.

L'espèce frappe par le très fort développement du céphalothorax comparé à l'abdomen. En effet, la longueur de l'abdomen ne dépasse jamais 40% de la longueur du céphalothorax, en moyenne, d'après KOZMINSKI, 34,8% et selon mes mesures de 32-39%. Furca valant 146-158<sup>0/100</sup> de la longueur du corps (KOZMINSKI donne en moyenne 150,2). Soie apicale externe valant 54-66% de la longueur de la soie interne. Pattes natatoires, en général du type « terni ».

Patte V. Soie latérale du 1<sup>er</sup> article valant un peu plus de la moitié de la soie apicale du 2<sup>me</sup> article (50%-60%) (fig. 11).

Nombre des œufs: une vingtaine par ovisac.

Longueur totale sans les soies furcales: 1,4-1,75 mm.

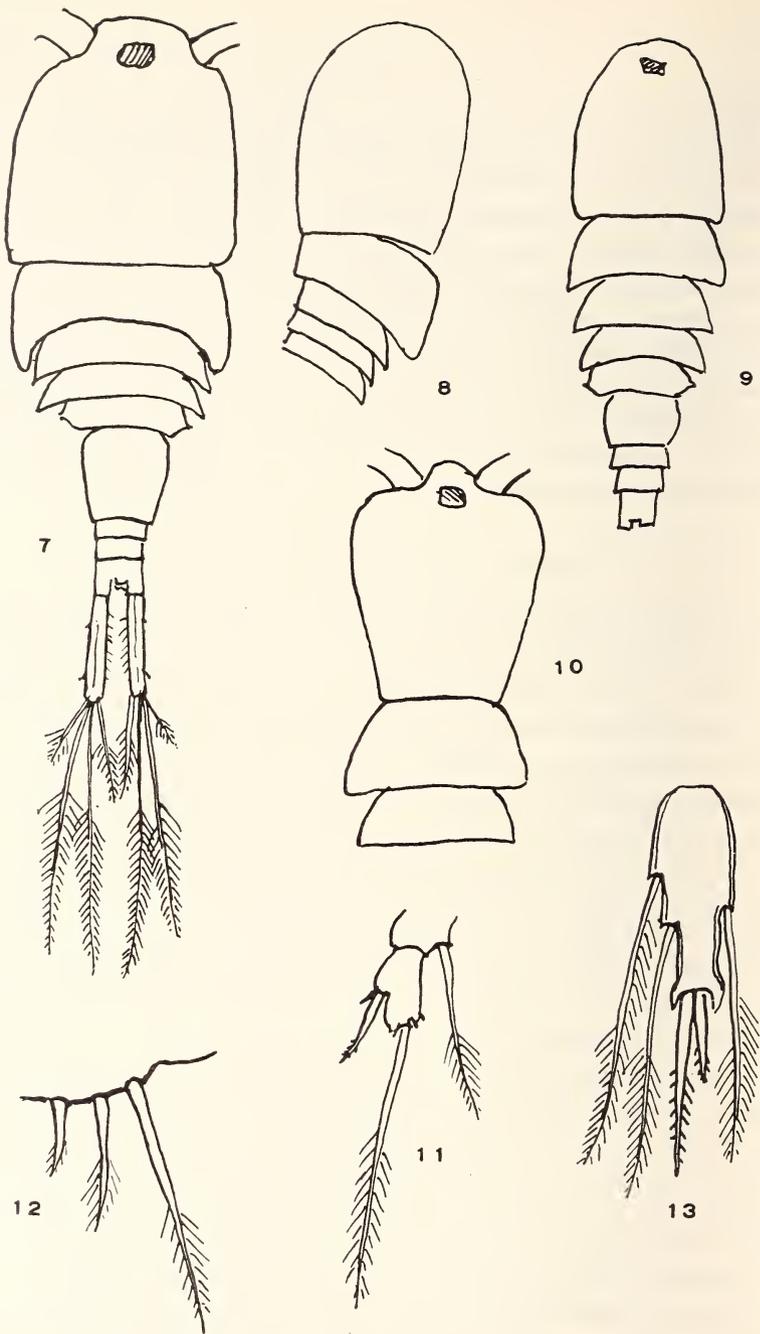


FIG. 7-13.

Fig. 7: *Cyclops tatricus* Kozminski. Vue dorsale de la ♀. — Fig. 8: *Cyclops tatricus* Kozminski. Vue latérale du céphalothorax. — Fig. 9: *Cyclops tatricus* Kozminski. Vue dorsale du ♂. — Fig. 10: *Cyclops tatricus* Kozminski. Vue dorsale d'un copepodite. — Fig. 11: *Cyclops tatricus* Kozminski. Patte V de la ♀. — Fig. 12: *Cyclops tatricus* Kozminski. Dernier article end. patte IV. — Fig. 13: *Cyclops tatricus* Kozminski. Patte VI du ♂.

*Remarque.* — Quant à la structure du IV<sup>me</sup> segment du céphalothorax, elle présente, pour certaines populations alpines, une notable différence avec le type décrit par KOZMINSKI. D'après ce dernier la partie postérieure de ce segment est à peine plus large, voire même aussi large que la partie antérieure. Ses angles latéraux s'affaiblissent en pointes dirigées en arrière, un peu obtuses, et ne forment pas d'ailes (fig. 7). Par contre, les exemplaires provenant du lac du Saint-Bernard présentaient un IV<sup>me</sup> segment ayant sa plus grande largeur à sa base et dont les angles latéraux, très proéminents et pointus, se redressaient parfois dorsalement (type  $\alpha$  de KOZMINSKI) (fig. 14). Par la forme de ce segment, ces exemplaires rappellent beaucoup *Cyclops scutifer* Sars, mais tous les autres caractères et surtout les rapports morphométriques correspondent à *C. tatricus*. Cette forme avait déjà été remarquée par ZSCHOKKE qui ne connaissait que *C. strenuus* au sens large mais distinguait cependant dans les lacs du Grimsel une forme littorale et une forme pélagique qu'il assimile à *C. scutifer* Sars dont le IV<sup>me</sup> segment a des angles très proéminents. Les formes alpines de grande altitude de *C. tatricus* semblent donc, d'une manière générale, présenter ce caractère spécial que KOZMINSKI (6) relève dans une note de la page 111 de son travail. Pour marquer cette différence, j'estime nécessaire la création d'une ssp. nouvelle *C. tatricus* ssp. *alpestris* mihi. Cette forme correspondrait donc au *C. scutifer* Sars selon ZSCHOKKE.

#### 4. *Cyclops tatricus* nov. ssp. *alpestris* mihi.

Se distingue de l'espèce par les caractères suivants: Corps plus allongé par un plus grand développement du céphalothorax, l'abdomen ne valant que les 32% de la longueur du céphalothorax. III<sup>me</sup> segment du céphalothorax avec angles distaux externes assez aigus. IV<sup>me</sup> segment aussi large en sa partie distale ou même plus large que le III<sup>me</sup> segment, les angles distaux externes prolongés en expansions aliformes très pointues (fig. 14) à pointe recourbées parfois dorsalement (fig. 15). Largeur de ce segment valant les 258<sup>0</sup>/<sub>100</sub> de la longueur du corps (237<sup>0</sup>/<sub>100</sub> pour *C. tatricus*) et 70% de la largeur maximale du céphalothorax au lieu de 63% pour *C. tatricus*. V<sup>me</sup> segment comme chez *C. tatricus*. Soie apicale interne un peu plus longue que chez *C. tatricus* et valant plus de deux fois la

longueur de la soie externe (222‰). Patte V. La soie apicale du 2<sup>me</sup> article valant le double de la soie latérale du 1<sup>er</sup> article. Longueur totale de la ♀ (sans les soies furcales): 1,74 mm.

Par la conformation générale du corps et du II<sup>me</sup> segment céphalothoracique, la forme possède les caractères de *C. tatricus* mais par la forme du 4<sup>me</sup> segment du céphalothorax elle rappelle *C. scutifer* Sars.

*Habitat*: Lac Ritom (Tessin). Lac de l'hospice du Grand-Saint-Bernard. (Matériel FUHRMANN, 26.VII.1920.)

*Historique*. — Cette espèce a été créée par KOZMINSKI (8, 9) pour des populations des lacs du Haut-Tatra (1620 m.) dans les Carpathes. Ayant reçu du matériel de ZSCHOKKE, il constatait aussi la présence de cette forme dans les lacs du Grimsel, ce qui l'autorise à affirmer que toutes les citations de *C. strenuus* des stations de montagne doivent se rapporter à la nouvelle espèce. Le matériel alpin que j'ai eu à ma disposition m'a permis de constater le bien-fondé de cette allégation. En 1930, dans le lac de Fully (2120 m., matériel LINDER) (10), puis dans le lac artificiel de Montsalvens (matériel E. ANDRÉ) (1), j'ai constaté la présence de *C. tatricus*. Puis dans les Grisons (lacs de Grialetsch, 2546 m., matériel SCHMASSMANN) et dans des pêches mises à ma disposition par mon cher maître, M. le professeur FUHRMANN, et provenant du lac Ritom et des lacs du Saint-Bernard et de Fenêtre (2445-2630 m.) je l'ai aussi constaté sous la sous-espèce nouvelle *alpestris* mihi. La forme existe donc dans toute la région alpine de la Suisse, des Grisons aux Alpes vaudoises. Je crois donc pouvoir affirmer que toutes les citations de *C. strenuus* dans les eaux du domaine alpin en Suisse doivent être attribuées à *C. tatricus*, comme le supposait KOZMINSKI. L'espèce a du reste été trouvée dans les Alpes bavaroises, au Königsee (KIEFER 1931) et dans le lac de Lunz, en Autriche (ROSKA 1930).

##### 5. *Cyclops abyssorum* Sars (fig. 16).

Céphalothorax bien développé et abdomen plus court que chez *C. strenuus* ssp. *strenuus*. L'abdomen sans la furca ne vaut, en moyenne, que les 33% de la longueur du céphalothorax. Les deux derniers segments de ce dernier sont très courts mais larges, ce qui donne à l'espèce un aspect particulier qui avait frappé BURCKHARDT (2).

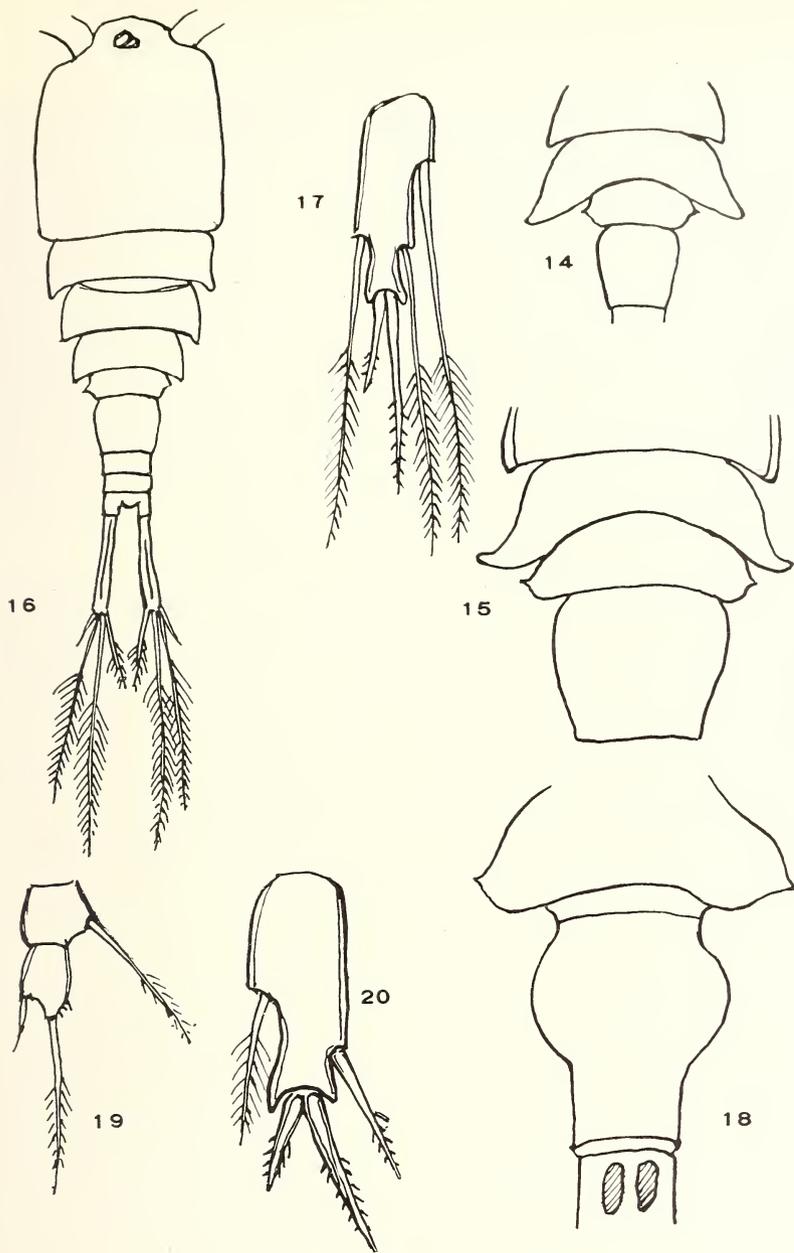


FIG. 14-20.

Fig. 14: *Cyclops tatricus* ssp. *alpestris* mih. Derniers segments du céphalothorax et 1<sup>er</sup> segment de l'abdomen. — Fig. 15: *Cyclops tatricus* ssp. *alpestris* mih. Derniers segments du céphalothorax et premier segment de l'abdomen. — Fig. 16: *Cyclops abyssorum* Sars. Vue dorsale de la ♀. — Fig. 17: *Cyclops abyssorum* Sars. Dernier article end. patte IV. — Fig. 18: *Cyclops jurcifer* Claus. V<sup>me</sup> segment du céphalothorax et 1<sup>er</sup> segment abdominal du ♂. — Fig. 19: *Cyclops jurcifer* Claus. Patte V du ♂. — Fig. 20: *Cyclops jurcifer* Claus. Dernier article end. patte IV du ♂.

Angles externes des bords inférieurs des segments faiblement prolongés en une pointe un peu dirigée en arrière. V<sup>me</sup> segment du céphalothorax semblable à celui de *C. strenuus* ssp. *strenuus*. Abdomen court avec 1<sup>er</sup> segment assez large. Branches de la furca longues, 8 à 9 fois plus longues que larges. Soie latérale externe aux trois quarts de la longueur et au premier quart une petite spinule comme chez *C. bicuspidatus*. Soie apicale interne bien développée, deux fois aussi longue que la soie apicale externe. Soie apicale médiane interne 2½ fois aussi longue que la furca. Pattes natatoires du type « terni ». Patte IV (fig. 17). Les épines terminales du 2<sup>me</sup> segment de l'endopodite sont moins robustes que chez *C. strenuus* ssp. *strenuus* et les soies pennées externes sont plus longues et plus souples. Nombre d'œufs par ovisac: 15 à 20. Longueur de la ♀: 1,6 mm.

*Habitat*: Lacs de Bienne, de Neuchâtel, Léman (THIÉBAUD). Lac de Thoune (v. HOFSTEN). Elle doit se trouver dans tous les grands lacs de la Suisse et correspondre à la variété pélagique distinguée par BURCKHARDT et GRAETER, caractérisée par un allongement du céphalothorax par rapport à l'abdomen (v. HOFSTEN). D'après BURCKHARDT l'abdomen vaut les 36% de la longueur du céphalothorax. L'espèce n'est pas fréquente dans la zone littorale mais peuple surtout la zone pélagique profonde où elle est souvent l'hôte intermédiaire dans le développement du *Dibothriocephalus latus* en portant son procercœide.

#### 6. *Cyclops furcifer* Claus.

Syn.: *C. strenuus* f. *furcifer* Claus (KOZMINSKI 1927).

II<sup>me</sup> à V<sup>me</sup> segments céphalothoraciques ayant la même structure que chez *C. strenuus* ssp. *strenuus*. 1<sup>er</sup> segment abdominal ayant une forme caractéristique, élargi en sa partie proximale puis se raccordant brusquement à sa moitié apicale qui est cylindrique (fig. 18). Furca de la ♀ longue, ses deux branches étant peu écartées. Soie apicale interne très courte. Soies apicales moyennes très longues. Patte V: la soie latérale du 1<sup>er</sup> article est longue et vaut presque les quatre cinquièmes de la soie apicale du dernier article (fig. 19).

*Habitat*. — Je n'ai trouvé qu'un seul exemplaire, un ♂, de cette espèce, nouvelle pour la Suisse, dans un des étangs de Bonfol, dans une pêche faite le 17 avril 1946. Ces étangs, si intéressants par leur

flore (*Marsilea*) semblent avoir aussi une faune microscopique spéciale. ROY (12) a trouvé fréquemment, en France, *C. furcifer*, espèce caractéristique des eaux temporaires, des délaissés et des étangs à carpes qu'on vide chaque année.

*Cyclops insignis* Claus.

Grande espèce aux branches de la furca très allongées et à antenne courte n'ayant que 14 articles. Réceptacle séminal très large en avant, très rétréci en arrière. Pattes natatoires selon le type « bini ». N'est connue en Suisse que d'un étang à Bonfol (A. GRAETER) (3) et du lac de Muzzano (AMBERG 1903).

TABLE DE DÉTERMINATION

- 1. Antenne de la 1<sup>re</sup> paire à 14 articles . . . . . *C. insignis*
- 2. Antenne de la 1<sup>re</sup> paire à 17 segments . . . . . 3
- 3. Abdomen (sans la furca) assez développé et dont la longueur vaut plus de 40% de celle du céphalothorax (41-44%) . . . . . 4
- Abdomen plus court valant 32 à 38% de la longueur du céphalothorax . . . . . 6
- 4. Branches de la furca longues, étroites, près de dix fois plus longues que larges. 1<sup>er</sup> segment de l'abdomen renflé en sa partie proximale et cylindrique en sa moitié distale . . . *C. furcifer*
- Branches de la furca moins longues, six fois plus longues que larges. Partie renflée du 1<sup>er</sup> segment de l'abdomen s'atténuant régulièrement jusqu'au bord distal . . . . . 5
- 5. Céphalothorax se rétrécissant beaucoup à sa partie postérieure. 5<sup>me</sup> segment à peine plus large que le 1<sup>er</sup> segment abdominal . . . . . *C. strenuus* ssp. *landei*
- Céphalothorax moins rétréci à sa partie postérieure. 5<sup>me</sup> segment passablement plus large que le 1<sup>er</sup> segment abdominal . . . . . *C. strenuus* ssp. *strenuus*
- 6. 2<sup>me</sup> segment du céphalothorax très large formant sur les côtés des prolongements en forme de bouclier se recourbant du côté ventral et chevauchant le 3<sup>me</sup> segment . . . . . 7
- 2<sup>me</sup> segment du céphalothorax sans boucliers latéraux. Soie apicale interne de la furca deux fois plus longue que la soie apicale externe . . . . . *C. abyssorum*
- 7. Angle latéral externe du bord inférieur du 4<sup>me</sup> segment du céphalothorax aigu et dirigé en bas . . . . . *C. tatricus*
- Cet angle étiré en prolongement aliforme dirigé de côté et parfois recourbé en haut. Bord interne de ce segment aussi large que le 3<sup>me</sup> segment . . . . . *C. tatricus* ssp. *alpestris*

## Indices (moyennes)

Kz. = d'après KOZMINSKI (13) Th = d'après THIÉBAUD (K) = KIEFER

Indices	<i>C. strenuus</i> ssp <i>strenuus</i>		<i>C. strenuus</i> ssp <i>landei</i>		<i>Cyclops</i> <i>abyssorum</i>		<i>Cyclops</i> <i>tatricus</i>		<i>C. tatricus</i> nov. var. <i>alpestris</i>		<i>Cyclopus</i> <i>furcifer</i>	
	Kz.	Th.	Kz.	Th.	Kz.	Th.	Kz.	Th.	Kz.	Th.	Kz.	Th.
1. Lat. max. cphth. in ‰ long. corp.	362	385	356	362	354	379	373	365 (400 K.)	—	358	♀ 362	♂ 360
2. Lat. IV seg. cphth. in ‰ long. corp.	238	238	199	168	227	246	238	255 (255 K.)	—	258	240	240
3. Lat. V seg. cphth. in ‰ long. corp.	187	186	166	140	196	206	198	204 (190 K.)	—	210	195	155
4. Long. furc. in ‰ long. corp. . . .	138	122	133	132	174	150	150	151 (200 K.)	—	150	168	107
5. Long. abd. in ‰ long. cphth. . . .	42	41	42	42	36	33	35	34 (37 K.)	—	32	43	41
6. Lat. IV seg. cphth. in ‰ lat. max. cphth. . . .	65	68	56	52	64	68	63	67 (64 K.)	—	70	68	68
7. Lat. V seg. cphth. in ‰ lat. cphth. IV seg. . .	78	84	85	88	86	83	84	82 (78 K.)	—	70	82	68
8. Lat. furc. in ‰ long. furcae. . . .	16	16	18	18,1	12,3	14,2	15,3	15 (19 K.)	—	15	12	19
9. Long. set. ap. int. in ‰ long. set. ap. ext. . . .	139	136	151	149	217	200	182	186 (192 K.)	—	222	125	163
10. Long. set. min. ped. V. in ‰ long. set. mai. ped. V . . . . .	57	62	49	52	45	45	54	55 (57 K.)	—	50	62	75
11. Long. tot. in mm. ♂ <sup>s</sup>	1,89	1,95	1,51	1,55	2.—	1,60	1;7	1,71 (1,32 K.)	—	1,74	1.—	?

## OUVRAGES CITÉS

1. 1933. ANDRÉ, E. *Le lac de Montsalvens, son peuplement pélagique*. L'Hydrologie. T. 3/4.
  2. 1900. BURCKHARDT, G. *Faunistische und systematische Studien über das Zooplankton der grösseren Seen der Schweiz und ihrer Grenzgebiete*. Rev. Suisse de Zool. T. 7.
  3. 1903. GRAETER, A. *Die Copepoden der Umgebung von Basel*. Rev. Suisse de Zool. T. 11.
  4. 1928. KIEFER, FR. *Über Morphologie und Systematik der Süßwasser-Cyclopiden*. Zool. Jahrb. f. Syst. Bd. 54.
  5. 1927. KOZMINSKI, Z. *Über die Variabilität der Cyclopiden aus der strenuus-Gruppe auf Grund quantitativen Untersuchungen*. Bull. Int. Acad. Pol. sc. lettr. Cracovie.
  6. 1932. — *Über die systematische Stellung von Cyclops strenuus aus dem Gebirgseen*. Arch. Hydrob. Ryb. 6. Suwalki.
  7. 1933. — *Badana morphometryczne i ekologiczne nad oczlikami (Cyclopidae) y grupy strenuus*. Arch. Hydrob. Ryb. 7. Suwalki.
  8. 1934 a. — *Über die morphologische Gruppierung der Arten der Subgen. Cyclops*. Mem. Acad. Pol. sc. lettr. Cracovie.
  9. 1934 b. — *Morphometrische und ökologische Untersuchungen an Cyclopiden der strenuus-Gruppe*. Int. Rev. d. gesamt. Hydrob. u. Hydrogr. Bd. 33.
  10. 1931. LINDER, CH. *Note sur le plancton (faune pélagique) du lac de Fully*. Bull. Murith. Fasc. 68.
  11. 1918. MONARD, A. *Sur la faune profonde du lac de Neuchâtel*. Rev. suisse de Zool. T. 26.
  12. 1934. PELOSSE, J. *Etude sur la faune des Cladocères et des Copépodes de la région moyenne des Alpes françaises*. Lyon. Bosc frères.
  13. 1932. REY, J. *Copépodes et Cladocères de l'Ouest de la France. Recherches biologiques et faunistiques sur le plancton d'eau douce des vallées du Loir et de la Sarthe*. Gap.
  14. 1892-97. SCHMEIL, O. *Deutschlands freilebende Süßwasser-Copepoden*. Bibl. Zool. Heft 11, 15, 21.
  15. 1915. THIÉBAUD, M. *Copépodes. Catalogue des Invertébrés de la Suisse*. Fasc. 8. Genève.
  16. 1931. — *Sur quelques Copépodes de la région de Bienne*. Bull. Soc. neuch. sc. nat. T. 55.
-



# Potentialités du territoire patte chez le Triton

(adultes, larves, embryons)

par

**Vassili KIORTSIS**

Avec 38 figures dans le texte

Travail exécuté et publié grâce à des subventions de la  
« Donation Georges et Antoine Claraz, instituta et curata Johannis Schinz  
professoris auspiciis ».

## SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION GÉNÉRALE . . . . .	303
CHAPITRE PREMIER: EXPÉRIENCES SUR ADULTES	
1. INTRODUCTION . . . . .	305
2. MATÉRIEL — TECHNIQUE . . . . .	307
3. EXPÉRIENCES . . . . .	308
<i>Première série</i> : Echange des zones A (orth.) et C (hétér.) du territoire de la patte antérieure. . . . .	308
a) <i>Greffon supérieur</i> (zone A): Réaction conforme à l'origine du greffon. . . . .	311
b) <i>Greffon supérieur</i> : Réaction conforme au territoire porte-greffe . . . . .	314
c) <i>Greffon inférieur</i> (zone C): Réaction conforme à l'ori- gine du greffon . . . . .	316
d) <i>Greffon inférieur</i> : Réaction conforme au territoire porte-greffe . . . . .	321
REV. SUISSE DE ZOOL., T. 60, 1953.	20

	Pages
<i>Deuxième série</i> : Transplantation des zones A et C du territoire de la patte antérieure en région « neutre » . . . . .	322
a) <i>Transplantation</i> de la zone orthotopique A sur le flanc . . . . .	324
b) <i>Transplantation</i> de la zone hétérotopique C sur le flanc . . . . .	326
4. DISCUSSION DES RÉSULTATS . . . . .	335
a) <i>Transplantation</i> croisée des zones A et C (1 <sup>e</sup> série). . . . .	335
b) <i>Nature de l'action des tissus profonds</i> . . . . .	337
c) <i>Transplantation</i> des zones A et C sur territoire « neutre » . . . . .	339
d) <i>La région du flanc est-elle morphogénétiquement « neutre »?</i> . . . . .	340
e) <i>Autonomie des zones</i> . . . . .	340
f) <i>Greffes des zones du territoire patte sur la queue</i> . . . . .	342
g) <i>Morphologie des régénérats</i> . . . . .	343
<i>Ceinture scapulaire</i> . . . . .	343
<i>Membre libre</i> . . . . .	344
 CHAPITRE DEUXIÈME: EXPÉRIENCES SUR LARVES	
1. INTRODUCTION . . . . .	345
2. MATÉRIEL — TECHNIQUE . . . . .	346
3. EXPÉRIENCES . . . . .	348
a) <i>Déviations</i> . . . . .	348
b) <i>Transplantations</i> . . . . .	350
1. <i>Régénération de l'hôte</i> . . . . .	350
2. <i>Régénération du greffon</i> . . . . .	352
3. <i>Réaction de la zone orthotopique A</i> . . . . .	352
4. <i>Réaction de la zone hétérotopique C</i> . . . . .	354
c) <i>Discussion des résultats et conclusions</i> . . . . .	355
 CHAPITRE TROISIÈME: EXPÉRIENCES SUR EMBRYONS	
1. INTRODUCTION . . . . .	357
2. MATÉRIEL — TECHNIQUE . . . . .	359
3. EXPÉRIENCES . . . . .	360
a) <i>Transplantations</i> homopleurales dorso-dorsales antéro-antérieures . . . . .	363
1. Sans régénération axiale . . . . .	363
2. Avec régénération axiale . . . . .	369
b) <i>Formations hypotypiques</i> . . . . .	375
c) <i>Bourgeons</i> . . . . .	375
d) <i>Transplantations</i> hétéropleurales dorso-dorsales antéro-postérieures . . . . .	377
4. CONCLUSIONS . . . . .	377

CHAPITRE QUATRIÈME: PROBLÈMES RELATIFS A L'ORGANOGENÈSE DE LA PATTE

Pages

1. <i>L'étendue du territoire « patte » chez l'embryon . . . . .</i>	378
2. <i>Transplantation du territoire embryonnaire . . . . .</i>	379
3. <i>Explantation et culture in vitro . . . . .</i>	380
4. <i>Le matériel formateur des extrémités et sa détermination . . . . .</i>	381
5. <i>L'induction embryonnaire du membre . . . . .</i>	383
6. <i>Le facteur « temps » et la « compétence » des tissus . . . . .</i>	387
7. <i>L'influence du système nerveux . . . . .</i>	388
8. <i>Relations de symétrie . . . . .</i>	389
9. <i>Duplication . . . . .</i>	391

CHAPITRE CINQUIÈME: DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSIONS

1. <i>Induction et réactivité des territoires . . . . .</i>	394
2. <i>Relations de symétrie et duplication . . . . .</i>	396
3. <i>Territoires de GUYÉNOT et champs de WEISS . . . . .</i>	399
4. <i>La perte du pouvoir régénérateur . . . . .</i>	401

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS . . . . . 401

AUTEURS CITÉS . . . . . 403

INTRODUCTION GÉNÉRALE

A la suite de ses expériences sur la perte du pouvoir régénérateur chez les Batraciens anoures, GUYÉNOT introduisit en biologie, dès 1925, l'importante notion des territoires de régénération. « L'organisme, écrit-il, est en un certain sens une mosaïque de territoires ayant des potentialités régénératives propres et les perdant de façon indépendante. »

Cette notion repose sur trois ordres de faits (GUYÉNOT, 1927-1950):

- 1° Réponse spécifique de chaque territoire à l'excitation banale exercée par un tronc nerveux (GUYÉNOT et SCHOTTE, 1926; BOVET, 1930; GUYÉNOT, 1928; GUYÉNOT et MATTHEY, 1928; KIORTSIS, 1951).
- 2° Conservation des potentialités morphogènes spécifiques de ces territoires après transplantation (DE GIORGI et GUYÉNOT,

1923; GUYÉNOT, 1926; GUYÉNOT et PONSE, 1930; VALETTE, 1929, etc.).

- 3° Suppression de la régénération correspondante après ablation totale d'un territoire (GUYÉNOT et VALETTE, 1925; SCHOTTE, 1926; EFIMOV, 1944 et a.).

Ces territoires présentent des limites que l'on ne peut définir, ni d'après l'anatomie, ni d'après la structure histologique (GUYÉNOT, 1927). Seule l'activation morphogène exercée par le nerf permet d'en reconnaître l'existence et l'étendue.

La notion des territoires a été généralisée par GUYÉNOT (1929; 1945, etc.). A la conception classique de l'être comme un ensemble de tissus et d'organes définis, liés par des corrélations neurohumorales, il en substitue une autre, plus nuancée mais en rigoureuse conformité avec les faits: l'organisme est une mosaïque de territoires spécifiques dont les limites sont autres que celles des organes ou des tissus correspondants. Ayant une sensibilité différentielle aux hormones, aux agents pathogènes, au milieu général, ces territoires sont aussi les réalisateurs des propriétés héréditaires. Les gènes, bien que présents dans toutes les cellules du corps, ne peuvent exercer leur activité qu'en certains endroits déterminés, en certains territoires.

C'est au cours de la vie embryonnaire que doit se faire la délimitation de ces régions. Par le jeu des inductions et des «compétences», la différenciation réalisée primitivement sur le plan dynamique se stabilise sur le plan structural et les contours invisibles des territoires se précisent.

Les territoires de régénération ne sont qu'une partie de cet ensemble. Leur localisation et leur étendue approximative, étudiées par l'école de GUYÉNOT sur *T. cristatus*, ont permis de construire une véritable carte des territoires de cet animal (GUYÉNOT, 1945).

En principe, et par définition même, les éléments d'un territoire, soumis à une activation appropriée, sont capables de réaliser l'organe correspondant et lui seul. Néanmoins, la réaction peut varier quantitativement et même qualitativement d'un point à l'autre, au sein du territoire.

L'étude de ces particularités est une entreprise laborieuse. Jusqu'à maintenant, seul le territoire de la patte antérieure, et encore uniquement le long de l'axe dorso-ventral, a été l'objet

d'une exploration systématique (DINICHERT et GUYÉNOT, 1946). L'ensemble de ces investigations est contenu dans une publication récente (GUYÉNOT, DINICHERT-FAVARGER et M. GALLAND, 1948).

Le territoire de la patte antérieure présente des zones ayant des caractères spécifiques. Certaines d'entre elles ont des axes de symétrie prospective inversés par rapport à ceux du membre normal. Une forte tendance au dédoublement caractérise les régénérats d'une de ces zones. Leur étude sur adulte, au moyen des transplantations, me fut proposée par mon maître, M. le professeur E. Guyénot. Par la suite, je fus amené à faire porter mes investigations sur les larves et les embryons de *T. cristatus*.

La présente recherche a été effectuée à la Station de Zoologie Expérimentale de l'Université de Genève, sous la direction personnelle du professeur E. Guyénot. Il n'a pas cessé d'y porter un grand intérêt et de me prodiguer des encouragements et de précieux conseils. Il m'a accordé aussi l'aide matérielle et morale nécessaire à son achèvement. Qu'il trouve ici l'expression de ma vive gratitude et l'assurance de mon profond attachement.

Ma reconnaissance va en second lieu à M<sup>lle</sup> le professeur Kitty Ponse qui m'a beaucoup encouragé et aidé. Je remercie également mes collègues de l'Institut de Zoologie, en particulier M<sup>lle</sup> Pierrette Jeanneret, pour sa précieuse assistance pendant les recherches et la préparation du manuscrit.

Je crois de mon devoir de remercier aussi le Kuratorium de la Donation Georges et Antoine Claraz qui a subventionné ce travail; de même l'Université de Genève, pour la bourse Gourfein-Welt, qui m'a été accordée en 1950.

## CHAPITRE PREMIER

### EXPÉRIENCES SUR ADULTES

#### 1. INTRODUCTION.

Le territoire de la patte antérieure chez le Triton adulte est une unité complexe. Au sein de l'organe lui-même, ses potentialités morphogénétiques vont en décroissant suivant un gradient proximo-distal. En dehors de la patte, ce territoire s'étend dorsalement

jusqu'à proximité de la crête. Ventralement, il occupe une région très limitée autour de la racine du membre. Dans le sens antéro-postérieur, il semble plus étendu en direction caudale; il est beaucoup plus limité chez l'adulte que chez l'embryon. Ses capacités organoformatrices disparaissent à une distance d'environ un centimètre de la racine du membre normal.

Il y a un gradient qualitatif le long de la patte. Chaque segment ne peut régénérer que les parties les plus distales (BISCHLER, 1926). Par contre, les régions du territoire qui entourent le membre peuvent, en principe, former une extrémité complète. S'il y a un gradient, il est purement quantitatif, le pourcentage des régénérations obtenues décroissant à mesure que l'on s'éloigne du point d'insertion du membre.

Indépendamment de ce gradient quantitatif, il y a, à l'intérieur du territoire patte, des zones ayant des potentialités morphogènes différentes. Les régénérats de chacune de ces zones ont des caractères de polarité et d'asymétrie qui leur sont propres.

Dans le territoire de la patte antérieure, il y a trois zones<sup>1</sup> (GUYÉNOT et coll., 1948):

*Zone A (orthotopique)*, comprenant la racine du membre et son voisinage immédiat. Les régénérats sont ici des pattes simples, conforme à la latéralité (harmoniques).

*Zone B (hétérotopique limite)*, située près de la crête. Les pattes formées sont simples aussi et conformes à la latéralité du corps, mais inverties. Le radius, le pli de flexion du coude et le doigt I sont dorsaux, tandis que le cubitus et le doigt IV sont ventraux.

*Zone C (hétérotopique)*, située entre la patte et la zone A. Toutes les pattes complètes sont duplicaturées et le composant primaire de cette duplication est une extrémité d'asymétrie inverse à la latéralité (dysharmonique); le composant secondaire est en miroir par rapport au primaire.

Cette inversion de polarité qui se retrouve dans la majorité des pattes hétérotopiques induites, tant chez l'embryon (BALINSKY, 1927) que chez l'adulte (LOCATELLI, 1925; BOVET, 1930), d'où

<sup>1</sup> GUYÉNOT et coll. (1948) décrivent aussi une quatrième zone D, située ventralement par rapport au membre et ayant des capacités régénératrices très réduites.

vient-elle ? La duplication qui l'accompagne souvent est-elle une conséquence directe de cette inversion ou est-elle due à d'autres facteurs ? Les différentes zones du territoire sont-elles indépendantes les unes des autres ? Comment se comportent-elles après modification de leurs relations spatiales primitives ? Les zones les plus externes du territoire, celles qui normalement ne participent pas à la régénération de la patte *in situ*, conservent-elles leurs potentialités morphogénétiques spécifiques après transplantation sur le greffon ?

Telles sont les questions qui se posent. Pour répondre, j'ai utilisé la méthode de transplantation des tissus, combinée à la déviation d'un tronc nerveux.

Pour des raisons pratiques, seules les zones A (orthotopique) et C (hétérotopique) ont été utilisées, parce qu'elles présentent des différences marquées et une capacité régénératrice suffisante.

Pour indiquer l'orientation des greffons, je me suis servi de la nomenclature de HARRISON (1918), à l'exception des termes « orthotopique » et « hétérotopique ». Je crois que ces deux termes ne peuvent pas être employés dans mes expériences avec leur sens habituel. GUYÉNOT les a utilisés pour désigner les différentes zones du territoire; leur emploi dans un autre but risquerait de créer des confusions.

Pour l'anatomie des Tritons adultes, je me suis référé, chaque fois que cela était nécessaire, à la monographie de FRANCIS « The Anatomy of the Salamander » (1934).

## 2. MATÉRIEL — TECHNIQUE.

Les animaux qui ont servi pour ces expériences sont des *Triton cristatus* (*Triturus cristatus*) Laur. adultes, provenant du nord de l'Italie ou des environs de Genève. Au laboratoire, ils sont gardés en cristallisoirs, à la température de la chambre, et l'eau est renouvelée tous les deux jours.

La technique opératoire que j'ai utilisée est celle mise au point par Guyénot et ses élèves. L'animal est endormi par un séjour de cinq à dix minutes dans une solution d'éther sulfurique à 4%. Il est lavé au savon et à l'eau courante, puis couché sur une table opératoire en liège, recouverte de gaze stérile humectée. On pose sur le tout un champ stérile et seule la région opératoire est laissée

à découvert. On opère sous une loupe binoculaire Leitz, grossissant dix fois, avec des instruments fins (ciseaux à iridectomie, pinces d'horloger, petits scalpels, etc.). Après l'opération, les animaux sont placés dans des sacs stériles dont le fond est humecté à l'eau bouillie, tous les jours. Ils y séjournent de quinze à vingt jours. Pendant ce temps, il n'est pas nécessaire de les nourrir. Les points de suture sont enlevés en deux temps, dans les dix jours qui suivent l'opération. Quand la cicatrisation est complète, les opérés sont remis dans les cristallisoirs. Chaque animal est préalablement marqué par l'amputation de certains doigts.

Des observations fréquentes, des croquis et des dessins à la chambre claire permettent de suivre de près les progrès de la régénération. Pour empêcher la peau cicatricielle d'étrangler le jeune bourgeon j'ai souvent pratiqué, à plusieurs reprises, des dénudations circulaires ou semi-lunaires, en évitant bien entendu tout changement des rapports anatomiques du greffon avec son substratum. Les régénérats sont photographiés et dessinés à la chambre claire avant d'être finalement fixés au formol à 4% et colorés *in toto* par la méthode de Spalteholz pour l'étude du squelette (JUGE, 1940).

### 3. EXPÉRIENCES.

#### *Première série. Echange des zones A (orthotopique) et C (hétérotopique) du territoire de la patte antérieure.*

Cette première série avait pour but le remplacement d'une zone par une autre, au sein même du territoire.

L'opération se fait comme suit: l'animal est couché sur le flanc et sa patte antérieure en extension est fixée au moyen d'une épingle. Avec un petit scalpel, je fends la peau, dorsalement, de l'épaule jusqu'au carpe. Dans la région du dos, immédiatement supérieure à cette fente, je découpe un rectangle de peau et de muscles (8 à 10 mm. environ). Ce rectangle, qui servira de greffon, contient les éléments de la zone hétérotopique C. En attendant, il est gardé entre deux gazes stériles, humectées de solution physiologique pour Batraciens.

La seconde étape consiste à préparer les deux nerfs qui serviront à l'activation de chaque greffon. Pour cela, je sectionne le triceps (*M. anconaeus humeralis lateralis*); le nerf brachial supérieur (*N. extensorius cranialis*) est mis en évidence jusqu'à l'articulation du

coude. Je le libère de ses attaches conjonctives en passant dessous de très fines aiguilles et je le coupe au niveau du coude. Le soulevant délicatement, je le place en position d'attente sous la peau de l'épaule, en bordure de la plaie, côté tête. Je désarticule et enlève l'humérus et les os du zeugopode. Le nerf brachial inférieur (*N. brachialis*) est ainsi mis à nu. Je le prépare de la même manière

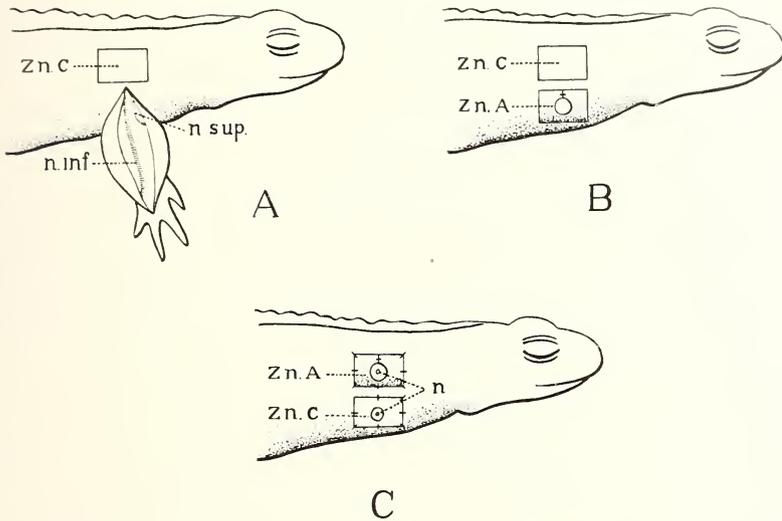


FIG. 1.

Schéma montrant l'opération de la série I.

- A. Préparation de la zone C et des nerfs; *Zn. C* = zone C (hétérotopique); *n. sup* = nerf brachial supérieur, déjà mis « en position d'attente »; *n. inf.* = nerf brachial long inférieur; *Zn. A* = zone A (orthotopique).
- B. Les deux greffes sont prêtes à être échangées.
- C. Résultat final. La zone A se trouve à la place de la zone C et vice versa; *n.* = nerfs déviés.

que le précédent et je le place aussi en position d'attente, sous la peau de l'épaule, côté queue. Privé ainsi de ses muscles, de ses nerfs et de son squelette, le membre n'est plus qu'un manchon cutané ouvert. J'en rapproche les deux bords par un point de suture au ras de l'épaule. J'ampute la patte juste au-dessous et je découpe autour de son point d'insertion un rectangle de peau et de muscles ayant les dimensions du premier greffon.

Il suffit alors de placer chaque transplant là où on a enlevé l'autre. Un trou au milieu de chaque greffon permet de faire passer

à travers un des nerfs préparés<sup>1</sup>. Des points de suture à la soie grège maintiennent en place les greffons. Finalement, je coupe la partie du nerf qui dépasse et je coiffe son extrémité sectionnée d'un caillot de sang (fig. 1).

Toutes les transplantations de cette série sont autoplastiques et, dans la règle, l'orientation des deux greffons est homopleurale, dorso-dorsale, antéropostérieure (HARRISON, 1924). Pour abrégé, je désignerai comme greffon ou régénérateur supérieur le transplant provenant de la zone orthotopique A et comme greffon ou régénérateur inférieur celui de la zone hétérotopique C.

Pour la compréhension des résultats, il est nécessaire d'indiquer dès maintenant que le bourgeon de régénération qui se forme en un point peut provenir soit du greffon, soit du territoire qui a reçu ce dernier.

Sur 38 opérés, 9 sont morts des suites de l'opération et 2 prématurément. Il est resté 27 survivants qui ont donné les résultats rassemblés dans le tableau I.

TABLEAU I

	Total	Absence de régénération	Régénération conforme à l'origine du greffon	Régénération conforme au territoire porte-greffe	Cas non déterminés
Grefte supérieure (zone orth. A)	27	12 (44,4%)	6 (40%)	3 (20%)	6 (40%)
Grefte inférieure (zone hétérot. C)	26 <sup>1</sup>	16 (61,5%)	2 (20%)	4 (40%)	4 (40%)

<sup>1</sup> La différence entre le total des greffes supérieures et celui des greffes inférieures tient au fait que dans un cas il n'a été fait qu'une greffe supérieure.

On voit tout de suite une différence marquée dans le comportement de chacun des greffons. D'abord l'absence de régénération

<sup>1</sup> D'habitude c'est le nerf brachial supérieur qui a servi à la greffe supérieure et le nerf brachial inférieur à la greffe inférieure. Mais je n'ai constaté aucune différence dans les résultats en modifiant l'innervation dans le sens contraire.

est plus fréquente dans le cas du transplant inférieur (61,5%) que dans celui du transplant supérieur (44,4%). Et ceci, malgré la position orthotopique du greffon inférieur et tous les avantages qui en découlent. De plus le transplant inférieur a bénéficié le plus souvent de l'innervation du nerf brachial long inférieur, qui est de beaucoup le plus important, parce qu'il contient davantage de fibres. A première vue, la zone hétérotopique C se montre donc moins apte à la régénération que la zone orthotopique A. Je reviendrai d'ailleurs sur cette question à propos des greffes sur la queue (voir discussion).

Je n'ai pas tenu compte de la réaction régénératrice individuelle de chaque animal. Il y a des animaux qui ne régénèrent pas, malgré des dénudations répétées. D'autres régénèrent en un seul endroit (supérieur ou inférieur). D'autres enfin présentent deux régénérats. L'examen des cas de ces deux derniers groupes montre que non seulement la régénération mais aussi le degré de différenciation morphologique sont variables d'un régénérat à l'autre et indépendants de ceux du voisin. Il peut y avoir des formations hypotypiques à la greffe supérieure avec morphogenèse complète du régénérat inférieur ou vice versa. Entre deux bourgeons qui restent indifférenciés et deux pattes entièrement formées, il y a tous les intermédiaires possibles.

Dans l'ensemble, sur 15 régénérats supérieurs, il y a eu 8 formations hypotypiques pour 7 pattes complètes, et sur 10 régénérats inférieurs, 3 formations hypotypiques pour 7 complètes.

Si l'on se réfère au tableau I, on voit que la réaction morphologique des transplants, tant supérieurs qu'inférieurs, est variable. A côté d'un assez grand pourcentage (40%) de formations dont la polarité n'a pas pu être déterminée avec certitude, il y a des réactions conformes soit à l'origine du greffon, soit à la région portegreffe. Je décrirai quelques cas pour illustrer ce fait.

a) *Greffon supérieur (zone A). Réaction conforme à l'origine du greffon.*

*Triton n° 32.* — Opéré le 17 VI 1949 du côté droit. Pendant plus de deux mois, pas de régénération. Trois dénudations successives. Le 6 IX petit bourgeon à la greffe inférieure; le 12 IX à la greffe supérieure. Les régénérats se développent et donnent chacun une patte droite simple, normalement orientée (fig. 2).

Ici, la greffe supérieure a réagi à l'activation nerveuse conformément à son origine. Il s'est formé une patte droite normale, du côté droit. Cette extrémité est plus petite que le régénérat axial. Elle ne semble pas fonctionnelle.



FIG. 2.

Photographie du n° 32.

Dorsalement, le régénérat de la greffe supérieure (patte droite normale).  
 Ventralement, le régénérat axial qui est aussi une patte droite normale.  
 (2,5 ×).

*Triton n° 60.* — Opéré le 18 VIII 1949 du côté droit. Dix jours après, apparition sur la greffe supérieure d'un petit bourgeon qui pointe en direction postéro-dorsale. Il évolue lentement et, le 7 XII 1949, forme une palette où l'on aperçoit l'indication de trois doigts. Cette palette se différencie en une patte droite simple, normalement orientée et fonctionnelle. Le transplant inférieur ne

forme qu'une éminence conique, à base large et qui reste sans différenciation.

Souvent il y a absence d'un doigt ou présence d'un doigt supplémentaire (hyperrégénération). Ceci n'empêche pas d'identifier ces formations à des extrémités simples et harmoniques, donc conformes à la polarité prospective du transplant. L'orientation primitive du jeune bourgeon, la marche générale de la morphogénèse, la position définitive de la patte, la disposition et la conformation des pièces squelettiques, sont des critères plus importants que le nombre de doigts pour la détermination de l'asymétrie du membre. En voici quelques exemples :

*Triton n° 15.* — Opéré le 12 V 1949 du côté droit. La zone orthotopique A est transplantée après avoir subi une r o t a t i o n de 180°. On fait une dénudation et, le 4 VIII, le greffon supérieur présente une petite palette à deux doigts, dirigée en avant. Pendant les mois qui suivent, cette palette se différencie en une extrémité à trois doigts, dirigée en avant. C'est une patte gauche invertie, conséquence logique et attendue du renversement des axes *dv.* et *ap.* L'examen du squelette montre qu'il s'agit d'un membre normal, exception faite de l'absence de 4<sup>me</sup> doigt.

*Triton n° 4.* — Opéré le 20 IV 1949 du côté gauche. Le 3 VIII, après deux dénudations successives, apparition à l'emplacement du transplant supérieur d'une palette qui donne une patte gauche normale, à cinq doigts. L'examen du squelette montre que le doigt supplémentaire (IV) est situé sur le même plan que les autres.

*Triton n° 19.* — Opéré le 23 V 1949 du côté droit. Les deux greffes restent sans évolution. Dénudation semi-lunaire le 2 VII. Le 30 VII, apparition d'un petit cône sur le transplant supérieur; 15 jours après, on voit une palette dirigée en arrière, avec l'indication de quatre doigts. L'ébauche du premier doigt est plus volumineuse que celle des autres. La palette évolue en une patte droite, normalement orientée, mais avec un doigt supplémentaire à sa face dorsale (fig. 3 A). L'examen du squelette montre que toutes les pièces squelettiques sont normales, à l'exception du carpien III, qui présente un début de dédoublement, en face du doigt supplémentaire S (Fig. 3 B).

Je considère ces trois cas comme des membres harmoniques, simples, représentant la réaction typique de la zone orthotopique A transplantée.

Néanmoins, on doit rapprocher les deux derniers cas de celui rapporté par GUYÉNOT et coll. (1948, p. 56, cas n° 254). Là, le bourgeon formé après déviation du nerf dans la zone C a subi un déplacement secondaire en direction ventrale et s'est trouvé très près de l'insertion de la patte normale. Le résultat fut une patte harmonique avec un doigt supplémentaire, inséré ventralement.

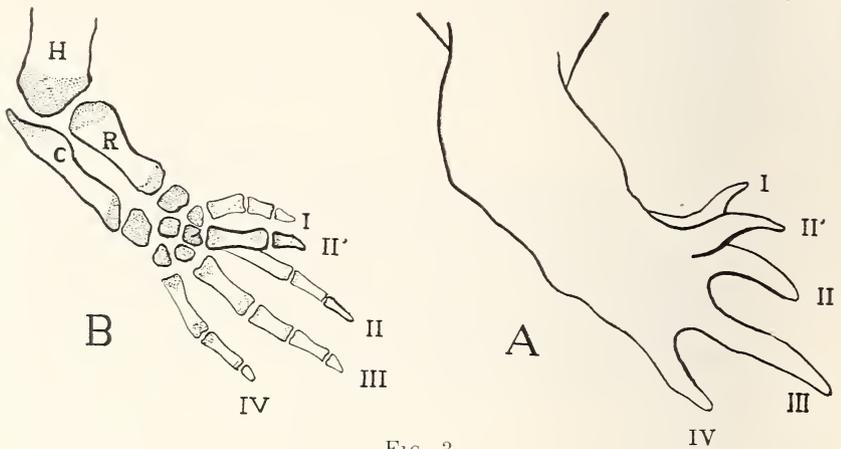


FIG. 3.

Dessins à la chambre claire du régénérat du n° 19.

A = aspect externe; B = squelette. H = humérus; R = radius; C = cubitus. II' = doigt supplémentaire. Les parties cartilagineuses sont en pointillé, les parties ossifiées laissées en blanc.

GUYÉNOT pense que c'est la situation finale du régénérat qui détermine son asymétrie définitive, mais qu'il doit à son emplacement primitif d'avoir un début de duplication.

Il est probable que dans mes cas nos 4 et 19, les tissus sous-jacents (zone C du territoire) ont exercé une influence analogue sur la morphologie du régénérat. Cette action des éléments profonds ne se limite pas à l'induction d'un début de duplication. Une véritable substitution peut avoir lieu; le régénérat tout entier n'est plus conforme à l'origine du transplant (*herkunftsgemäss*), mais à la zone portant la greffe (*ortsgemäss*).

b) *Greffon supérieur (zone A)*. Réaction conforme au territoire porte-greffe.

En ce qui concerne les régénérats supérieurs, il y a trois cas (voir tableau I) qui montrent nettement l'influence des tissus

profonds. L'un d'eux est même remarquable, car cette influence s'est exercée sur les deux régénérats à la fois.



FIG. 4.

Photographie du n° 27.

Dorsalement la patte triplicaturée: Régénérat conforme aux potentialités du territoire portant la greffe. Ventralement, patte droite normale constituant le régénérat axial ( $2,5 \times$ ).

*Triton n° 27.* — Opéré le 4 VI 1949, du côté droit <sup>1</sup>. Après une seule dénudation, on voit apparaître, au cours du mois de juillet, des bourgeons sur les deux greffes. Deux mois après l'opération,

<sup>1</sup> Il est noté dans le protocole que l'ouverture de la greffe supérieure par où passe le nerf est très large.

il y a une palette supérieure à trois doigts et une palette inférieure. Plus tard, le régénérat supérieur se dédouble à sa base; le duplicatum subit un second dédoublement. On a ainsi une triplicature (5+4+4 doigts) dont le composant primaire est une patte hyperdactyle dirigée latéralement, le pli du coude en avant. C'est une patte gauche du côté droit qui, à la suite de son dédoublement, a subi une rotation d'environ 90°, avec supination consécutive. La face palmaire est dirigée vers le ciel au lieu de l'être vers le corps. Dorsalement, il y a le composant secondaire, en miroir sur le premier et formant avec celui-ci une duplication palmaire. C'est une patte droite réverse. Sur sa face dorsale, il y a le composant tertiaire, qui est constitué par un bouquet de quatre doigts. Son asymétrie n'a pas pu être reconnue avec certitude. Le régénérat inférieur s'est différencié en une patte droite, simple, normale (fig. 4).

En définitive, le régénérat supérieur représente la réaction typique de la zone hétérotopique C et le régénérat inférieur, celle de la zone orthotopique A.

*Triton n° 17.* — Opéré le 13 V 1949, du côté droit. Le greffon supérieur est placé un peu plus dorsalement que d'habitude. Son bord supérieur se trouve à 2 mm. de la crête. Ce n'est que cinq mois plus tard, après deux dénudations, qu'il y a un commencement de régénération à la greffe supérieure. Il apparaît un cône qui se transforme en une palette et qui donne, après quatre mois de morphogénèse lente (janvier 1950), une patte simple, bien constituée, à 3 doigts, avec pli de coude en haut. Il s'agit donc d'une patte droite, invertie; et on y reconnaît la réaction typique de la zone hétérotopique limite B.

c) *Greffon inférieur (zone C). Réaction conforme à l'origine du greffon.*

*Triton n° 31.* — Opéré le 14 VI 1949, du côté droit. Le transplant inférieur contient, en plus de la peau et des muscles, une partie de la lame cartilagineuse du scapulum. Deux mois après l'opération, il y a apparition de petits bourgeons sur les deux greffons. Le bourgeon supérieur forme une palette à 2 doigts qui n'évolue plus. L'autre forme une patte duplicaturée fonctionnelle, dirigée en arrière (fig. 5), ayant 5 doigts sur un plan et 2 sur un autre. L'animal meurt le 18 XI 1949 et les régénérats sont fixés.

Le régénérat supérieur est une formation hypotypique avec deux cartilages qui représentent sans doute les restes d'une organogénèse amorcée, puis arrêtée. L'asymétrie de la patte duplicaturée inférieure n'a pu être expliquée que par une étude attentive du squelette



FIG. 5.

Photographie du n° 31.

*sup.* = régénérat hypotypique formé par la greffe supérieure. Plus en arrière le régénérat duplicaturé inférieur. (2,5 ×).

(fig. 6). L'humérus est anormal, tordu. Trois os du zeugopode lui font suite: les deux de la patte primaire sont facilement identifiables comme cubitus et radius, tandis que celui de la patte secondaire n'a pas pu être homologué avec certitude. Il y a en tout neuf pièces squelettiques du carpe. Le membre primaire a 5 doigts:

I, II, III, IV et IV' (le II<sup>me</sup> est réduit au seul métacarpien, à la suite d'une infection locale). La patte secondaire en a deux, comme c'est souvent le cas dans les duplicatures de la zone hétérotopique C

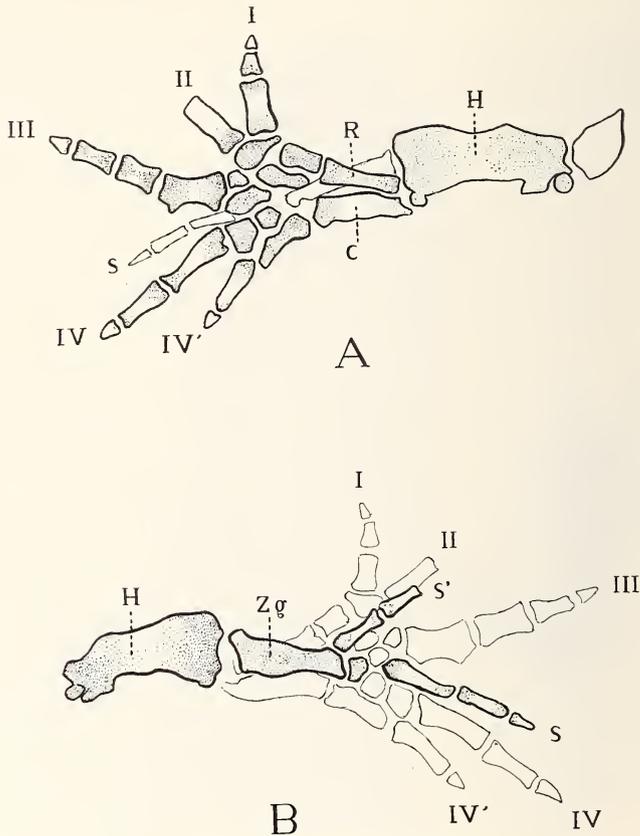


FIG. 6.

Dessins à la chambre claire du squelette du n° 31.

A = vue ventrale. B = vue dorsale. H = humérus. R = radius. C = cubitus. Zg = os zeugopodique, non homologué. I, II, III, IV, IV' = doigts de la patte primaire. s, s' = doigts de la patte secondaire. (14,5 ×).

(GUYÉNOT et coll., 1948, p. 67). L'extrémité primaire semble être une patte droite invertie. Mais si on lui fait faire une rotation de 180°, elle devient ce qu'elle était primitivement, c'est-à-dire une patte gauche normale du côté droit. Cette torsion secondaire est due à la position de la patte et à sa fonction. J'ai mentionné plus

haut que cette patte, bien qu'anormale, était fonctionnelle. Les mouvements natatoires ramènent toujours le membre vers l'arrière. Une patte dirigée en avant ne sert à rien. On peut donc admettre



FIG. 7.

Photographie du n° 57.

Sup., régénérat atypique de la greffe supérieure. Ventralement la patte duplicaturée formée par la greffe inférieure. (2,5 ×.)

ce changement fonctionnel de position; la conformation de l'humérus s'accorde avec ce point de vue.

*Triton n° 57.* — Opéré le 17 VII 1949, du côté droit. Un mois environ après l'opération, apparition de bourgeons sur les deux greffons. Le bourgeon supérieur présente une orientation postéro-

dorsale (ébauche de la patte droite normale) tandis que l'autre est rond (duplication ?). Le bourgeon supérieur évolue en une palette à 2 doigts, dirigée en arrière; cependant elle cesse de se différencier et bientôt elle est réduite à une formation atypique,

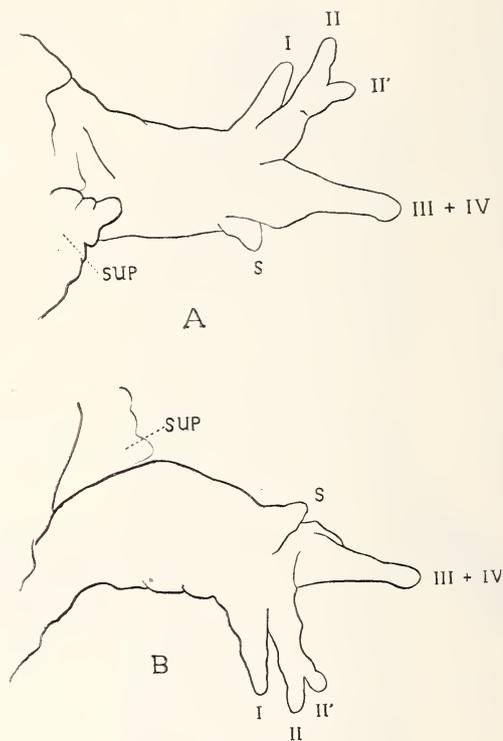


FIG. 8.

Dessins à la chambre claire des régénérats du n° 57.

A = vue dorsale. B = vue ventrale. *Sup* = régénérat supérieur. I, II, II', III + IV = doigts de la patte primaire (le II<sup>e</sup> bifurqué, le III et IV soudés); *s* = doigt supplémentaire, situé sur un autre plan. (11 ×).

filiforme. Le bourgeon inférieur, par contre, forme un double cône qui se transforme en une palette dirigée latéralement et légèrement vers le bas. Il y a déjà un début de dédoublement du doigt II. Au mois de janvier 1950, on aperçoit une petite patte duplicaturée à 4 + 2 doigts dirigée latéralement, la face palmaire en avant. Malheureusement l'animal est blessé par un autre Triton et les doigts III et IV de la patte primaire tombent. A la place il régénère

un gros doigt unique. L'image est ainsi altérée. Au moment de la fixation, le régénérat possède 4 doigts, dans l'ordre suivant: I, II (duplicaturé à sa partie distale) puis un doigt représentant les doigts lésés III et IV du composant primaire, et enfin, sur un autre plan, un doigt supplémentaire, rudimentaire (fig. 7 et 8). L'examen du squelette (fig. 9) montre un humérus long, à diaphyse fracturée et avec une épiphyse distale anormalement longue. Les deux os du zeugopode s'articulent avec l'humérus au milieu de

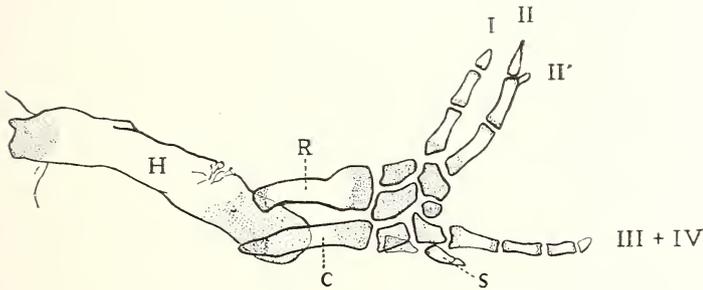


FIG. 9.

Squelette du régénérat du n° 57, vu dorsalement.

H = humérus. R = radius. C = cubitus, les autres indications, comme pour la fig. 8. (11 ×).

cette épiphyse, et non pas à son extrémité. Le nombre des os du carpe est normal (7), mais leur forme et leur disposition montrent des soudures et des réarrangements de deux carpes dont l'un était sans doute rudimentaire. En considérant ce squelette dans son ensemble, on a l'impression d'une tendance à la duplication qui s'est manifestée à trois niveaux: a) à l'extrémité distale de l'humérus, b) au niveau du carpe, c) au niveau des phalanges. Ceci est confirmé par l'histoire de ce régénérat qui, à un moment donné, présentait deux pattes en miroir dont la primaire était une extrémité gauche, normale.

d) *Greffon inférieur. Réaction conforme au territoire porte-greffe.*

Contrairement à ce qu'on pouvait attendre, il y eut formation de pattes simples harmoniques dans 40% des cas. C'est donc le tissu sous-jacent (zone orthotopique A) qui a déterminé l'asymétrie de ces régénérats. Un exemple typique est donné par le *Triton* n° 27

(page 315). L'extrémité inférieure est un régénérat axial. C'est comme si on n'avait pas greffé de zone C à ce niveau.

Tous ces cas, où tantôt la zone greffée du territoire, tantôt les tissus profonds déterminent la morphologie du régénérat, m'ont amené à abandonner la méthode des transplantations croisées. Il est en effet impossible de définir avec certitude, dans la détermination de tels régénérats, la part qui revient au greffon et celle qui revient au tissu portant la greffe. Dès lors, toute conclusion concernant l'indépendance ou non des différentes zones du territoire

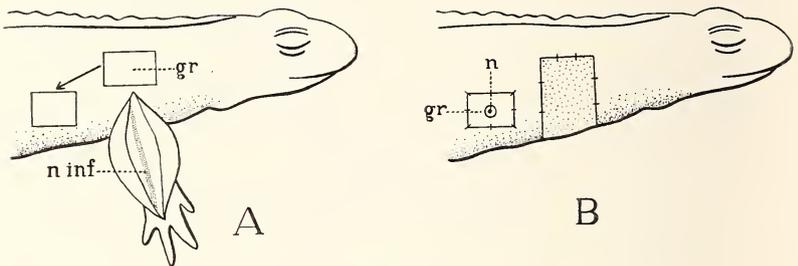


FIG. 10.

Schéma montrant l'opération de la série II.

- A. Préparation de la zone C (*gr.*). La flèche indique son nouvel emplacement en arrière du membre. Préparation du nerf brachial long inférieur (*n. inf.*).  
 B. Fin de l'opération. La zone C est greffée au niveau du flanc et le nerf (*n*) y est dévié. La peau ventrale du bras couvre la région de l'épaule.

devient aléatoire. Il fallait donc trouver un endroit, morphogénétiquement neutre, où le transplant pourrait exprimer, seul, ses potentialités intrinsèques. C'est dans ce but que j'ai pratiqué des greffes analogues à celles de la série I, mais en dehors, cette fois, du territoire « patte ».

*Deuxième série. Transplantation des zones A et C du territoire de la patte antérieure en région « neutre ».*

Le principe est le même que pour la première série: je transpose une zone du territoire patte en dehors de son emplacement normal, en lui donnant une orientation voulue et j'y dévie un nerf.

La technique opératoire utilisée diffère légèrement de celle de la première série. Je n'ai pratiqué qu'une seule greffe par animal; dans la majorité des cas, il s'agissait de la zone hétérotopique C.

Cette greffe est placée sur le flanc, en arrière du membre antérieur, et aussi loin que le permet la longueur du nerf qu'on doit dévier.

L'opération se fait de la manière suivante :

Je fends dorsalement la peau de la patte antérieure, de l'épaule jusqu'à l'autopode. Je découpe ensuite, au-dessus de cette fente, un carré de peau et de muscles qui correspond à la zone hétérotopique C (fig. 10 A). Je prépare une place au niveau du flanc, en arrière du membre, en enlevant un carré de même dimension. Le greffon est transporté à son nouvel emplacement (fig. 10 A, flèche). Je l'ajuste avec quelques points de suture, tout en laissant son bord antérieur libre, pour faciliter plus tard le passage du nerf.

La préparation du nerf brachial inférieur se fait de la manière classique (p. 308). Il est recommandé d'utiliser pour cette opération des Tritons mâles qui ont les pattes antérieures plus longues que les femelles. On peut ainsi reporter le nerf dévié à une plus grande distance et éliminer l'influence du territoire patte. Quand le nerf est préparé sur toute sa longueur, je le libère de ses attaches au niveau de l'autopode et je le fais passer par un tunnel sous-cutané jusqu'à l'emplacement du greffon, au milieu duquel je fais un trou pour faire sortir le nerf. De la patte *in situ*, il ne reste que le manchon cutané fendu dorsalement. Je coupe cette peau au niveau du coude, je l'étale et la rabats sur l'épaule en y mettant quelques points de suture (fig. 10 B). Ainsi, toute la région opératoire est recouverte. Par cet artifice, j'empêche aussi la régénération axiale qui risquerait de faire concurrence au régénérat sur déviation (cf. GUYÉNOT et coll., 1948).

Quant à la transplantation de la zone orthotopique A, je prélève un anneau de peau entourant la racine du membre et je le greffe, comme précédemment, sur le flanc en déviant en même temps le nerf.

Toutes les transplantations de cette série sont autoplastiques. L'orientation des greffons a été, pour la plupart, homopleurale, dorso-dorsale, antéro-antérieure (hom. dd. aa.). J'ai effectué aussi un certain nombre de transplantations homopleurales, dorso-ventrales, antéro-postérieures (hom. dv. ap.) ou hétéropleurales, dorso-ventrales, antéro-antérieures (hét. dv. aa.). Des indications précises concernant l'orientation sont données pour chaque cas décrit.

Sur 72 opérés, 6 sont morts à l'opération, 15 sont morts trop tôt; 51 ont donné les résultats suivants:

TABLEAU II

*Transplantation des zones A et C du territoire  
patte antérieure sur le flanc (région neutre)*

	Total	Absence de régénération	Régénération hypotypique	Régénération complète
Zone A (orth.) greffée	3	1	1	1
Zone C (hétér.) greffée	48	30 (62,5%)	11 (23%)	7 (14,5%)

La régénération a fait défaut dans un grand nombre de cas (62,5%). Les causes en sont multiples: le nerf dévié ne reste pas toujours en place; le greffon reprend mal et ses tissus sont sclérosés; les jeunes bourgeons sont étranglés par la peau cicatricielle; parfois, la vascularisation ou l'innervation sont insuffisantes.

Le pourcentage des formations hypotypiques est aussi relativement élevé (23%). Le plus souvent, il s'agit de bourgeons et de palettes dont la différenciation s'arrête et qui régressent en formant des cônes ou des appendices pointus, couverts de peau pigmentée. Néanmoins l'étude des premiers stades de ces formations est fort instructive. On y trouve de précieuses indications qui corroborent et confirment les résultats obtenus. La régénération axiale, qui a joué un rôle perturbateur dans la première série, est ici complètement inhibée. Je n'ai observé qu'un seul cas de régénération para-axiale, à la suite d'une cicatrisation incomplète des bords de la couverture cutanée. D'ailleurs une prompte cautérisation du bourgeon ainsi formé a définitivement arrêté sa croissance.

a) *Transplantation de la zone orthotopique A sur le flanc.*

Je n'ai fait que trois transplantations de ce type, les résultats étant connus d'avance, à la suite des recherches de GUYÉNOT et de ses collaborateurs.

*T. cristatus* n° 237. — Ainsi que l'on pouvait s'y attendre, le résultat a été la formation d'une patte simple, conforme à la latéralité (fig. 11).

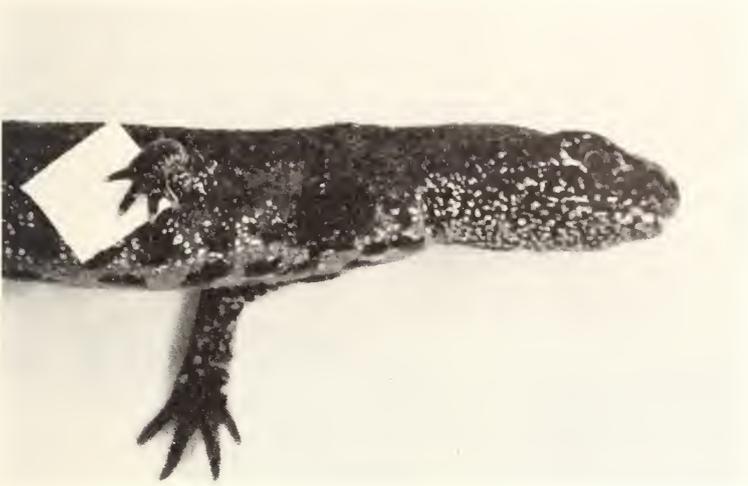


FIG. 11.

Photographie du n° 237.

La zone A transplantee a donne naissance a une petite patte harmonique, droite simple, du cote droit. (1,8 x).

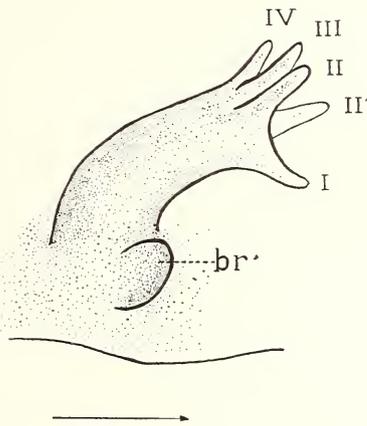


FIG. 12.

Dessin du regeneerat duplicature du n° 84, vu lateralement.

Patte gauche formee du cote droit. Le doigt II est dedouble (II'). A la base, cone representant le bourgeon secondaire non evolue (br'). La fleche indique la direction cephalique.

b) *Transplantation de la zone hétérotopique C sur le flanc.*

Le pourcentage des régénérats complets est faible (14,5%). Mais cet inconvénient est compensé par la possibilité d'utiliser tous les cas positifs, y compris les formations hypotypiques. La région du flanc étant morphogénétiquement neutre, toute formation



FIG. 13.

Photographie du n° 197.

Le composant primaire de la duplication, qui a 5 doigts, tourne sa face palmaire en arrière. C'est là que prend naissance le composant secondaire, qui a 3 doigts, plus un doigt supplémentaire et qui est l'image du primaire dans un miroir. (1,8 ×).

à ce niveau ne peut provenir que du transplant, qui y exprime ses potentialités intrinsèques.

*Triton n° 84.* — Opéré le 15 IX 1949, du côté droit. Trois mois après l'opération, il y a formation de deux bourgeons juxtaposés. Le plus antérieur reste sans évolution et se pigmente, tandis que le postérieur se différencie en une patte duplicaturée dirigée en avant (fig. 12). La face palmaire de cette extrémité est tournée vers la flanc. Sur cette face palmaire prend naissance le doigt supplémentaire II'. Il s'agit, sans doute, d'une patte gauche primaire, formée sur le flanc droit.

*Triton n° 197.* — Opéré le 20 IV 1950, du côté droit. Transplantation homopleurale, de la zone C après rotation de 180°. Trois mois plus tard, il y a formation d'une patte duplicaturée, dirigée latéralement (fig. 13). Elle présente 5+3+(1) doigts. Comme il fallait s'y attendre, le renversement des axes dv. et ap. du greffon s'est traduit par le renversement des axes radio-cubital et dorso-palmaire du régénérat. Le pli du coude est dorsal et le composant

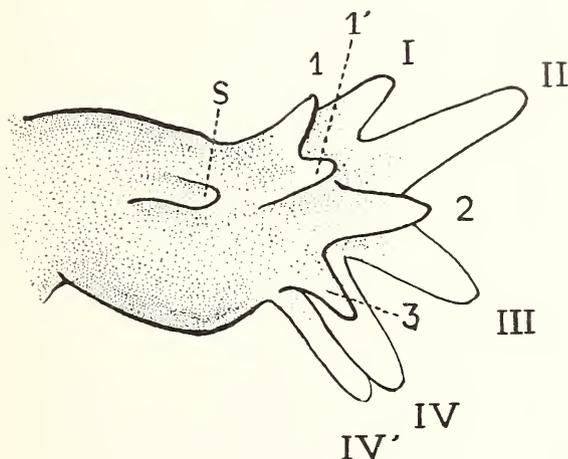


FIG. 14.

Dessin du régénérat duplicaturé du n° 197.

Vue postéro-latérale. I, II, III, IV, IV': les doigts de la patte primaire; 1, 1', 2, 3: ceux de la patte secondaire. s = doigt supplémentaire. (11 ×).

secondaire de la duplication prend naissance postérieurement par rapport au primaire. L'ordre des doigts de la patte primaire est renversé (le doigt I est le plus dorsal) et la face palmaire de la main est tournée vers l'arrière (fig. 14). Le composant secondaire, beaucoup moins différencié, semble en miroir sur le primaire. Toutefois son asymétrie n'a pas été reconnue avec certitude.

*Triton n° 198.* — Opéré le 20 IV 1950, du côté droit. Transplantation hom. dd. aa. Après trois dénudations, le petit bourgeon commence à se différencier. Il se forme une patte, dirigée en avant et qui se dédouble par son bord postérieur. Un troisième composant apparaît ventralement, entre les deux pattes. Au moment de la fixation (1<sup>er</sup> novembre 1954), tout le complexe triplicaturé pointe

en direction céphalique (fig. 15, 16 A). Les photographies et les dessins à la chambre claire montrent que le composant primaire est une patte gauche normale, formée du côté droit, dirigée en avant, sa face palmaire tournée vers le corps. En miroir, se trouve



FIG. 15.

Photographie du n° 198.

On aperçoit les deux composants les plus complets de la triplicature. En direction céphalique le composant primaire; en direction caudale le secondaire. Les deux mains se font vis-à-vis par leur face d'extension. (2,5 ×).

le composant secondaire, qui est une patte droite réverse, avec sa face palmaire tournée postérieurement et vers l'extérieur. Entre les deux, il y a une formation atypique, à deux doigts, dont l'asymétrie reste incertaine (fig. 16 B, 17 B). La base de la triplicature est pédiculisée. L'examen du squelette interne (fig. 17 A, B) montre mieux encore la structure et l'orientation de chaque composant

et les relations de symétrie. Le stylo-pode est constitué par un humérus court, massif, atypique. Il présente distalement deux surfaces articulaires irrégulières. Proximalement, il est complètement ossifié et n'a aucun rapport avec la ceinture scapulaire de l'hôte. La structure anormale de l'humérus est facilement explicable par la pédiculisation de la base du régénérat.

L'examen de la partie zeugopodique montre qu'il y a trois os, et on reconnaît aisément cinq pièces squelettiques plus ou moins soudées. Sur la figure 17 A, on voit un double radius qui présente une gouttière le long de la diaphyse. De chaque côté, il y a un cubitus. Le cubitus postérieur se dédouble ventralement (fig. 17 B). On a ainsi deux radius et trois cubitus qui forment un complexe de trois extrémités. Il y a deux autopodes complets (à part la soudure de quelques os du carpe et une légère hyperphalangie) et un autopode rudimentaire.

En définitive, nous sommes en présence d'une triplicature cubitale qui se compose: *a)* d'une patte primaire, qui est une patte gauche normale, dirigée en avant; *b)* d'une patte secondaire, en miroir sur la précédente; il s'agit d'une patte droite réverse; les deux se font vis-à-vis par leur face dorsale; *c)* d'une patte rudimentaire (composant tertiaire) qui manifestement résulte du dédoublement de la patte secondaire comme le montrent l'absence

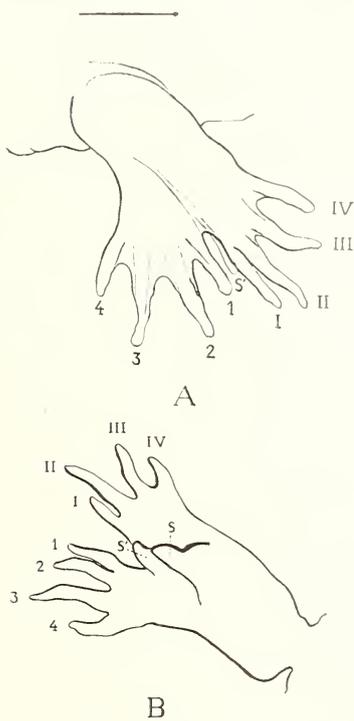


FIG. 16.

Dessins à la chambre claire du régénérat triplicaturé du n° 198.

A = vue dorsale. Le composant primaire avec les doigts I, II, III, IV se dirige en avant: c'est une patte gauche du côté droit. En arrière, le composant secondaire (doigts 1, 2, 3, 4). Ce sont les faces dorsales des deux mains qu'on voit sur cette figure. *s'* = doigt appartenant au composant tertiaire. La flèche indique la direction céphalique (11 ×).

B = vue ventrale. La numérotation des doigts est la même que pour A; *s*, *s'* = doigts du composant tertiaire de la duplicature. (11 ×).

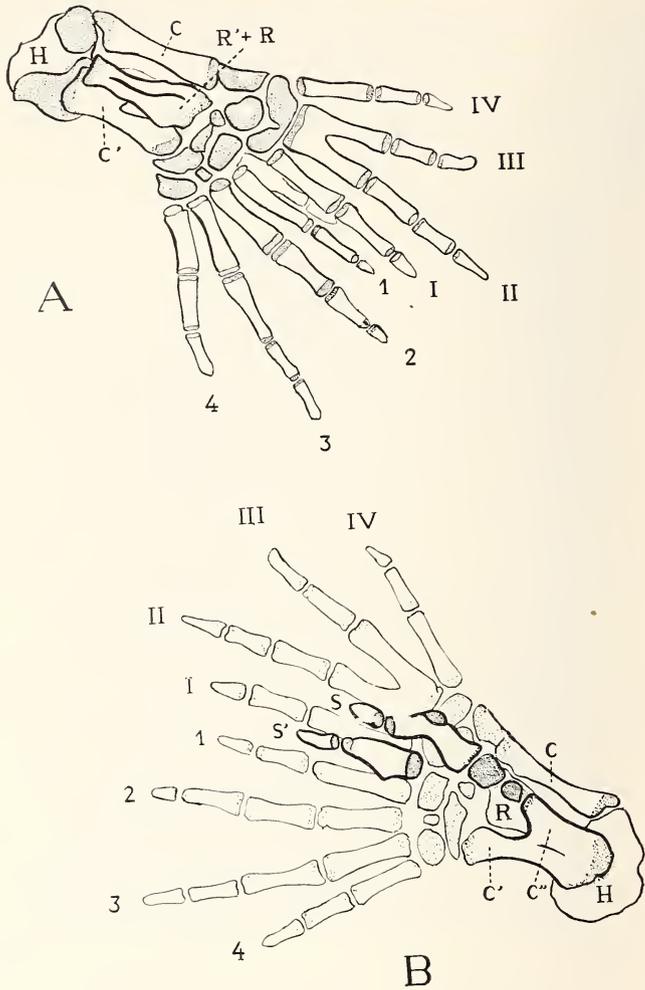


FIG. 17.

Dessins à la chambre claire du squelette du n° 198.

A = vue dorsale: *H* = humérus, *C* = cubitus de la patte primaire; *C'* = cubitus de la patte secondaire; *R + R'* = os du zeugopode résultant de la fusion des radius des deux composants.

B = vue ventrale: *C''* = cubitus du composant tertiaire, partiellement soudé à celui du secondaire; *s*, *s'* = les deux doigts de l'extrémité tertiaire.

de radius et la soudure proximale des deux cubitus. La disposition des doigts confirme cette interprétation.

*Triton n° 196.* — Opéré le 20 IV 1950, du côté droit; orientation incertaine du transplant (probablement rotation de 180°). A la

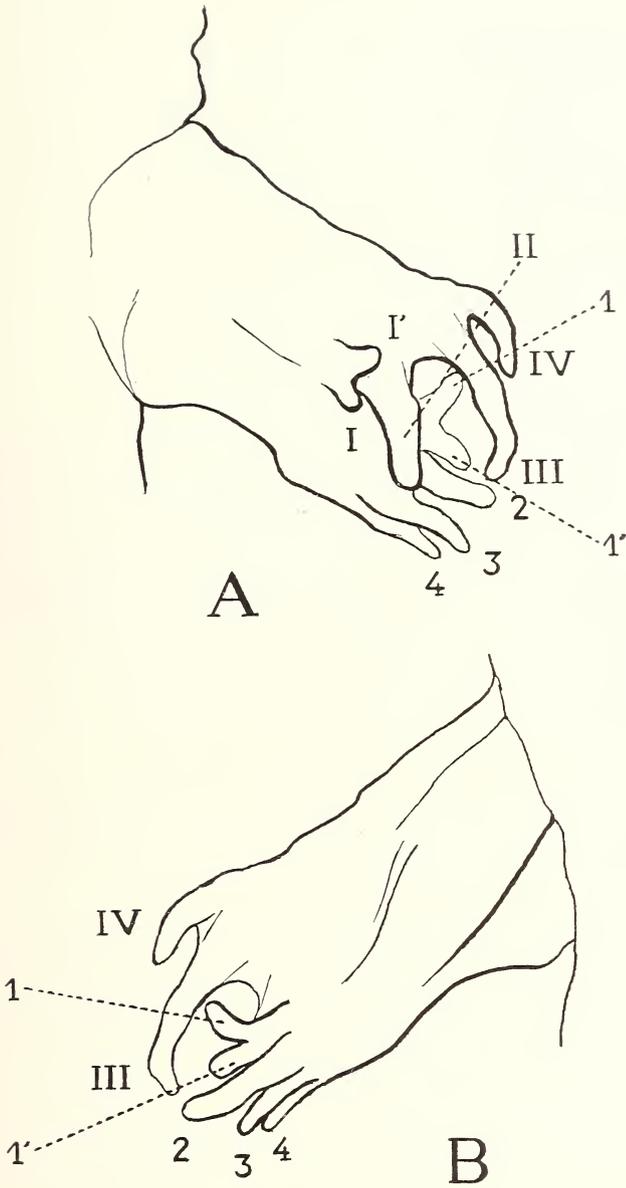


FIG. 18.

Dessins à la chambre claire du régénérat duplicaturé du n° 196.

A = vue dorsale, B = vue ventrale; I, I', II, III, IV = doigts de la patte primaire qui est une extrémité droite, invertie. 1, 1', 2, 3, 4 = doigts de la patte secondaire gauche, reverse et invertie. (11 ×).

suite de deux dénudations, le bourgeon commence à évoluer. Trois mois après l'opération, on aperçoit une double palette, dirigée latéralement. Elle donne naissance à une patte double à 4+4 doigts (27 IX 1950). Les doigts I de chaque composant se dédoublent à leur tour. On a ainsi, au moment de la fixation, une duplication à 5+5 doigts (fig. 18 A. B.). L'examen du squelette montre un

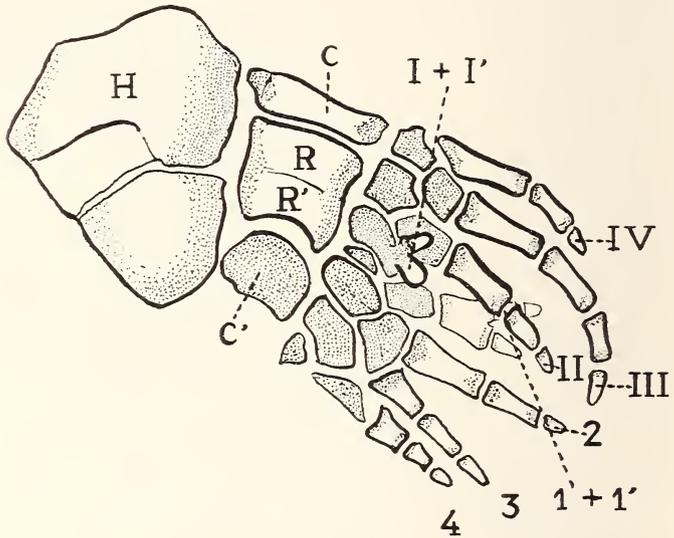


FIG. 19.

Dessin à la chambre claire du squelette du n° 196, vu dorsalement.

*H* = humérus; *C* = cubitus primaire; *C'* = cubitus secondaire; *R + R'* = radius primaire et secondaire soudés. (41 ×).

humérus anormalement large et irrégulier, fendu dorsalement (dédoublément ?). Lui font suite trois os du zeugopode dont un cubitus ossifié typique, un radius très large, avec une gouttière le long de la diaphyse, qui indique que cette pièce résulte de la soudure de deux radius; enfin un cubitus atypique entièrement cartilagineux. Il y a 6+6 os du carpe. L'autopode du composant primaire a 4 doigts dont le premier, situé plus dorsalement, se dédouble. Ce double doigt est rudimentaire, tandis que les autres doigts sont normaux. La patte primaire est une extrémité droite invertie.

Le membre secondaire qui est plus ou moins en miroir sur le primaire (ce dernier le recouvre en partie) est une patte gauche

r é v e r s e e t i n v e r t i e , avec son premier doigt dédoublé comme celui de la patte primaire (fig. 18). Le troisième doigt n'a que deux phalanges comme tous les autres.

Le cas n° 196 présente toutes les caractéristiques d'une zone hétérotopique C transplantée, mais à l'envers. Il y a doute sur l'orientation du greffon au moment de l'opération. Une rotation



FIG. 20.

Photographie du régénérat tétraplicaturé du triton n° 195.

En plus de la double duplication, il y a polydactylie et bifurcation de nombreux doigts. On en aperçoit 19 sur cette figure. (1,8 ×).

de 180°, si elle a eu lieu effectivement, explique parfaitement l'asymétrie du régénérat (fig. 19).

Souvent chaque composant de la duplication se dédouble à son tour; on a ainsi des tétraplicatures (GUYÉNOT et coll., 1948). Parmi mes expériences de transplantation de la zone C, j'ai eu un cas de tétraplicature avec (5+5) + (5+4) doigts (fig. 20.) En plus du dédoublement, plus ou moins complet des zeugopodes, il y a aussi dédoublement de plusieurs doigts. Cette tendance vers la duplication qui se manifeste simultanément à plusieurs niveaux est caractéristique et montre que les liens régulateurs qui unissent les différentes parties d'un bourgeon de régénération sont lâches chez *T. cristatus*.



FIG. 21.

Photographie du n° 217.

Loin en arrière du point d'insertion du membre axial, il y a une patte droite normale. (2,5 ×).

Je n'ai observé qu'un seul cas où le régénérat, formé après greffe de la zone C sur le flanc, n'a pas été en accord avec les potentialités prospectives de cette zone. Le voici:

*Triton n° 217.* — Opéré le 28 IV 1950, du côté droit. Greffe hom. dd. aa. de la zone C sur le flanc. Dix jours après l'opération, le greffon s'infecte; son épithélium est en partie détruit. Traitement au dermatol. Trois mois après l'opération, formation d'une palette qui, le mois suivant, donne une patte droite normale avec bras, avant-bras et une main à 4 doigts. Cette patte s'insère loin derrière le point d'insertion du membre normal (fig. 21). C'est une extrémité droite du côté droit, donc harmonique.

Comment expliquer ce résultat ? Une persistance du territoire patte à ce niveau semble improbable chez l'adulte (voir discussion). L'hypothèse d'un apport de matériel formateur de membre avec le nerf dévié doit aussi être écartée. Un tel matériel ne pourrait provenir que des segments distaux du membre; il aurait formé une main, à la rigueur un avant-bras, mais jamais une patte complète (cf. BISCHLER et GUYÉNOT, 1925).

Je suis plutôt enclin à croire qu'à la suite de l'infection, survenue les premières semaines après l'opération, le point d'aboutissement du nerf dévié a changé et que c'est finalement le bord inférieur (ventral) du greffon qui a régénéré et non pas son centre. Or, cette partie voisine normalement avec la zone orthotopique A, qui donne des pattes simples, harmoniques. Comme, pour distinguer les différentes zones du territoire patte, nous n'avons aucun critère que leur réponse morphogénétique à l'induction nerveuse, il faut admettre ici que c'est la zone orthotopique A qui a été activée. On pourrait aussi penser à l'avortement précoce, consécutif à l'infection, de la patte primaire.

#### 4. DISCUSSION DES RÉSULTATS.

Je me limiterai dans ce chapitre à la seule discussion des expériences sur adultes.

##### a) *Transplantation croisée des zones A et C (1<sup>re</sup> série).*

Cette expérience est en somme une variante de celle effectuée par GUYÉNOT et ses coll., 1948). Ces auteurs ont fait subir au territoire patte une rotation de 180°. Puis, par la méthode de la déviation des nerfs, ils ont éprouvé les potentialités morphogènes des différentes zones. Leur but était de savoir si la direction de

croissance, imposée par le nerf, déterminait la polarisation et la duplication du régénérat. Cette hypothèse s'est révélée inexacte.

Dans cette expérience, les rapports entre les zones restent les mêmes: seule l'orientation du territoire patte tout entier est inversée. Le résultat est facile à prévoir. Puisque chez les Tritons adultes, les axes *dv.* et *ap.* sont absolument déterminés, les régénérats de la zone A (orthotopique) ont aussi leurs axes radio-cubital et dorso-palmaire renversés. On obtient ainsi du côté droit des pattes *g a u c h e s i n v e r t i e s*. La zone C (hétérotopique) suit aussi cette loi. Ses axes, même après retournement de  $180^\circ$  du territoire entier, gardent leur polarité prospective initiale. D'autre part, le dédoublement des régénérats reste un phénomène constant et même plus marqué que dans le territoire normalement orienté.

L'influence du corps de l'animal, pris comme un tout, sur la polarisation des régénérats du territoire patte n'existe pas. Le territoire garde ses axes prospectifs même après retournement de  $180^\circ$ . Si donc une telle action régulatrice doit être écartée, y a-t-il d'autres influences au sein même du territoire? En d'autres termes, les potentialités morphogènes de chaque zone sont-elles autonomes et indépendantes de celles des zones avoisinantes, ou non? En particulier la zone A, celle qui forme l'extrémité normale, influence-t-elle la polarité des régénérats de la zone C qui lui est adjacente?

Dans mes expériences de transplantations croisées, les relations entre les différentes zones d'un seul et même territoire changent. Leur emplacement par rapport au corps de l'animal est aussi modifié. De l'ensemble de cette première série se dégage un fait. Chaque fois qu'une zone greffée a pu exprimer ses propres potentialités morphogènes, elle a conservé la polarité prospective initiale de ses axes de symétrie. Chez l'adulte, l'inversion de polarité et la duplication des régénérats de la zone C ne dépendent pas de l'orientation de la zone A. De même, la polarité de cette dernière est indépendante de la zone C.

Mais cette réaction morphogénétique pure des zones greffées ne s'est manifestée que dans un certain pourcentage des cas (40% pour la zone A, 20% pour la zone C). Une intervention des tissus profonds s'est produite, modifiant les résultats dans des proportions appréciables. Il faut se rappeler, en effet, qu'en dehors des cas non déterminés, il y a eu 20% de régénération conforme au

territoire porte-greffe pour le transplant supérieur, et 40% pour le transplant inférieur (tableau I).

b) *Nature de l'action des tissus profonds.*

Pour comprendre cette action, il faut examiner le mode de formation du blastème régénérateur tel qu'il semble établi d'après nos connaissances actuelles (LUSCHER, 1952; SINGER, 1952).

a) La régénération des Amphibiens est un phénomène local (GUYÉNOT, 1926). Le matériel régénérateur provient uniquement des tissus voisins du lieu d'implantation. L'emploi des rayons X, qui exercent une action inhibitrice, l'a confirmé (BUTLER, 1935; BRUNST, 1950 et autres). Si on irradie seulement une portion d'un membre, par exemple la région du genou, et qu'on ampute ensuite à travers cette zone irradiée, on n'obtient jamais de régénération. Par contre, toute amputation à un niveau plus proximal ou plus distal que cette zone est suivi de la formation d'un blastème (BUTLER et O'BRIEN, 1942).

Ces résultats viennent d'être précisés par WOLFF et WEYSCHUE (1952) sur *T. cristatus*. Ces auteurs montrent que, si l'épaisseur de la tranche soumise à l'action des rayons X est seulement de quelques millimètres, des migrations de cellules de régénération ont lieu à travers le tissu irradié. Ces cellules peuvent former un blastème; la fréquence et la rapidité de la régénération sont inversement proportionnelles à l'épaisseur de la tranche irradiée.

b) D'autre part, étudiant les phases initiales de régénération chez les larves d'Amblystome, BUTLER, SCHOTTE et coll. observent une dédifférenciation cellulaire qui, en absence de système nerveux, peut prendre une allure désordonnée et aboutir à une véritable histolyse, suivie d'une régression complète du moignon (BUTLER et SCHOTTE, 1941; SCHOTTE et BUTLER, 1941, 1944). Certains pensent que c'est à partir de ces cellules dédifférenciées que se constitue le blastème régénérateur. Quoi qu'il en soit, cette dédifférenciation cellulaire étendue est une preuve de plus du retentissement de l'amputation sur les tissus à une certaine profondeur. Il reste encore un dernier point.

c) Y a-t-il identité des processus dans la régénération de la patte amputée et dans l'induction d'extrémités surnuméraires au moyen d'un nerf dévié? C'est une question qui mériterait d'être

étudiée. Les observations de TABAN (1949) sont en faveur d'une réponse positive. Pour ma part, je considère cette identité comme très vraisemblable; on pourrait donc appliquer les données mentionnées sous *a*) et *b*) à l'ensemble du territoire.

Considérons maintenant mes expériences de transplantations croisées. Il faut avoir présent à l'esprit le fait que toutes les greffes de la première série, tant supérieures qu'inférieures, reposent sur un territoire « patte » actif. Ce territoire, bien que recouvert par le greffon, est intervenu à plusieurs reprises en produisant des pattes conformes à ses propres potentialités morphogènes (tableau I et cas nos 17 et 27, p. 315). Dans ces cas aberrants, le matériel formateur des régénérats provient-il du territoire sous-jacent ou bien est-il exclusivement d'origine superficielle (donc issu du transplant) ? Dans ce dernier cas, le territoire profond imprimerait ses caractères spécifiques à ce matériel étranger. En d'autres termes, y a-t-il substitution ou induction homéogénétique ? Il est certain que l'ectoderme du régénérat provient uniquement du transplant. Mais on sait actuellement que l'épiderme, bien qu'indispensable à la régénération des extrémités (EFIMOV, 1933; POLEJAYEV, 1933 *a*, 1936 *a*) n'est que partiellement spécifique. En tout cas, il ne détermine jamais l'asymétrie du régénérat.

Sans vouloir trancher la question, c'est à la première hypothèse, celle de la substitution, que je donnerai la préférence, et ceci pour les raisons suivantes:

I. L'épaisseur du transplant n'a jamais dépassé 1 à 2 mm. Les dénudations successives la réduisirent encore davantage. Or WOLF et WEY-SCHUE (1952) montrent que des tissus d'une telle épaisseur sont toujours traversés par des cellules de régénération en nombre suffisant pour constituer un blastème. Dans mes expériences, les tissus du greffon étant aussi capables de régénération, le résultat final dépendait de l'arrivée vers la surface d'éléments régénérateurs. Dans cette compétition, les cellules du greffon sont favorisées par leur position plus proche de la surface, les cellules du territoire porte-greffe par leur nombre et leur meilleure nutrition.

II. L'ouverture pratiquée à travers le greffon, pour y faire passer le nerf, permettait à des cellules profondes de parvenir à la surface; et ceci, d'autant plus facilement que l'ouverture était plus grande (cf. n° 27, greffon supérieur, p. 315).

III. Il ne faut pas oublier que les territoires sous-jacents subissent lors de l'opération un traumatisme égal à celui du transplant. Ils peuvent donc devenir le siège de processus de différenciation, au même titre que le greffon.

IV. Le nerf dévié subit souvent une rétraction qui le ramène en profondeur. Comme c'est autour de son extrémité sectionnée que se constitue le blastème régénérateur, ce dernier se forme, suivant les cas, à partir des cellules du greffon ou de celles de l'hôte.

Les proportions numériques des réactions sont aussi significatives. Pour le greffon supérieur, on a 40% de régénérations conformes au transplant et 20% conformes au territoire porte-greffe. On est ici en présence d'une greffe à capacité régénératrice élevée (zone A), reposant sur un territoire à pouvoir régénérateur plus faible (zone hétérotopique). Comme il fallait s'y attendre, ce sont les tissus du greffon qui forment la majorité des régénérats. Les proportions sont renversées dans le cas du greffon inférieur. Là, c'est le territoire sous-jacent qui est plus puissant (zone A), tandis que la greffe est plus faible. Résultat: 20% de régénérations conformes à la greffe et 40% conformes au territoire porte-greffe.

Quant aux formations hypotypiques, leur pourcentage est le même dans les deux greffes (40%). Ceci est en accord avec les observations de GUYÉNOT et coll. (1948).

c) *Transplantation des zones A et C sur territoire « neutre ».*

Nous avons vu que les résultats de la première série ne sont pas entièrement concluants, à cause de l'influence des tissus profonds sur la morphologie finale du régénérat. Pour étudier les potentialités d'autodifférenciation de chaque zone et leur éventuelle indépendance à l'égard de la patte *in situ*, il a fallu les transplanter sur une région du corps morphogénétiquement neutre.

Pour la réussite de cette expérience, deux conditions sont nécessaires:

- a) Greffer une zone sur une région du corps n'ayant pas la potentialité de former une patte.
- b) Fournir une innervation suffisante pour amorcer la régénération du greffon.

Pour remplir la première de ces conditions, j'ai greffé les zones A et C soit sur le flanc, en arrière du membre antérieur, soit sur la

queue. Les résultats des greffes sur le flanc ont été exposés dans ce chapitre. Quant aux transplantations sur la queue, je les discuterai dans un des paragraphes suivants.

d) *La région du flanc est-elle morphogénétiquement « neutre » ?*

Il est certain que chez l'embryon, au stade bourgeon caudal, le territoire patte s'étend sur toute la région du flanc entre les deux membres (BALINSKY, 1933). Mais cette potentialité se réduit de plus en plus au cours de l'ontogénèse. Ainsi BOVET (1930) montre que, chez les Tritons adultes, le territoire patte (postérieure) n'occupe plus qu'une aire limitée autour du membre normal.

Le seul moyen de connaître les limites d'un territoire chez l'adulte est de dévier un nerf à des distances croissantes à partir du centre du territoire, ce que j'ai fait pour la région du flanc allant recevoir la greffe. A 1 centimètre environ de la racine du membre, l'apparition de pattes ou même de simples bourgeons sur une déviation cesse brusquement. Je n'ai observé qu'un seul cas où une patte hypotypique s'est formée à une distance supérieure à 1 centimètre. Cela montre qu'il y a des variations individuelles dans l'étendue du territoire. Mais, dans l'ensemble, on peut considérer cette région du flanc comme pratiquement « indifférente ». C'est sur elle que j'ai effectué les greffes de la série II.

Un argument de plus en faveur du caractère « neutre » de ce lieu a été apporté par les résultats des expériences de transplantation. Contrairement à ce qui s'est passé dans la première série, dans cette seconde série, toutes les réactions, sans exception, ont été conformes aux potentialités prospectives des zones transplantées. Le territoire sous-jacent n'a exercé aucune action morphogène sur le régénérat.

Pour mieux montrer cette absence d'action du territoire portegreffe dans la deuxième série, j'ai effectué les greffes de la zone C à la hauteur du membre normal, et celles de la zone A plus haut. Ainsi la situation des deux sortes de greffes était la même que pour la première série, mais cette fois-ci en dehors du territoire.

e) *Autonomie des zones.*

Déjà les résultats de la première série, interprétés correctement, indiquaient une autonomie de chacune des zones transplantées. Les expériences de la série II confirment ce point de vue. Même

éloignées du territoire patte, les zones A et C manifestent des potentialités morphogénétiques spécifiques. La zone orthotopique A, où qu'on la transplante, forme des pattes simples dont l'asymétrie est déterminée par les axes prospectifs de cette zone. Ces axes (dv. et ap.) sont définitivement polarisés chez le Triton adulte. Ainsi, dans toutes les transplantations homopleurales, dorso-dorsales, antéro-antérieures, il y a formation de membres simples et harmoniques, donc conformes à la latéralité du corps (n° 32, 60). Par contre, dans les transplantations homopleurales, dorso-ventrales, antéro-postérieures, les membres formés sont dysharmoniques, ayant les deux axes de symétrie renversés (n° 15).

La zone C greffée se comporte de la même manière: quels que soient l'orientation ou l'emplacement du greffon, le régénérat garde ses axes de symétrie prospectifs. A ceci on doit ajouter que la tendance à la duplication, qui est la règle dans les régénérats de cette zone, n'est pas altérée après transplantation. Ainsi, toute combinaison harmonique (hom. dd. aa.) donnera des membres primaires de latéralité opposée à celle du corps (nos 31, 57, 84, 198), tandis que toute combinaison dysharmonique (hom. dv. ap. ou hétér. dd. ap.) donnera des membres primaires conformes à la latéralité du corps (nos 196, 197).

Quant aux autres composants des formations multiples, ils sont en accord avec les axes de symétrie du membre primaire (suivant les règles de duplication de BATESON-HARRISON), quelle que soit la position de ce dernier par rapport au corps.

En définitive, les zones A et C du territoire patte sont des entités autonomes, conservant leurs caractères de duplication et d'asymétrie, même lorsqu'elles sont isolées, par transplantation, du reste du territoire. Les axes de symétrie de chacune des zones semblent irréversiblement polarisés chez le Triton adulte. Ceci est valable non seulement pour la zone A qui constitue la base du membre normal, mais aussi pour la zone C où les capacités organoformatrices sont à l'état latent.

La duplication est l'apanage exclusif de la zone C. Les régénérats de la zone A ne se dédoublent jamais, même dans les combinaisons dysharmoniques, pourvu qu'on transplante cette zone sur un territoire « indifférent ».

L'inversion de polarité des régénérats de la zone C (pattes gauches du côté droit et réciproquement) est une propriété inscrite

dans le matériel cellulaire de cette zone. Elle ne dépend pas, chez l'adulte, de la présence et de la polarité de la zone A (orth.) voisine. La base de l'organe ne constitue pas un « centre d'orientation » déterminant les régénérats hétérotopiques par symétrie, comme le pensait BOVET (1930).

f) *Greffes des zones du territoire patte sur la queue.*

J'ai fait un grand nombre de transplantations sur la queue (99 en tout). Cette région présente des avantages apparents non négligeables. Les greffons se trouvent sur un territoire, certes actif, mais ayant des potentialités morphogènes différentes et ils reçoivent une innervation étrangère. De plus, en faisant la greffe au bout de la queue sectionnée, on supprime le facteur de symétrie bilatérale qui est toujours présent dans les transplantations homo- et hétéropleurales du flanc.

La greffe de la zone orthotopique A sur la queue a été effectuée par GUYÉNOT et PONSE dès 1927 (GUYÉNOT et PONSE, 1930). Elle a été répétée maintes fois depuis, avec succès (GUYÉNOT, 1945). J'ai fait moi-même une expérience semblable qui donna, comme il fallait s'y attendre, une petite patte simple, non fonctionnelle, mais bien conformée.

J'ai alors essayé la même méthode pour la zone C (hétérotopique). Malgré l'utilisation des techniques les plus diverses (simple greffe sur le flanc ou le bout de la queue sectionnée, greffe avec déviation de la moelle épinière caudale au centre du greffon, greffe modelée en forme de cône pour lui donner une apparence de moignon de patte, etc.), tous ces essais se sont soldés par un échec complet. Il y a eu parfois de petits régénérats de queue qui se sont formés autour du greffon, mais jamais trace d'un régénérat de patte.

Pourquoi cette zone C qui régénère lorsqu'elle est transplantée sur le flanc et pourvue d'un nerf brachial ne forme-t-elle rien, une fois greffée sur la queue ? Une action morphogénétique spécifique du nerf doit être exclue, puisque la zone A, transplantée au même niveau, régénère à coup sûr. C'est alors que j'ai eu connaissance des recherches de SINGER sur l'importance de la quantité des fibres nerveuses pour la régénération (SINGER, 1946, 1947 *a*, 1951, 1952). Je reviendrai sur ces travaux au cours de la discussion générale. Ici j'indiquerai seulement qu'il faut un minimum de

fibres nerveuses au niveau de l'amputation pour qu'un organe puisse régénérer. Ce seuil varie d'un organe à l'autre. Ainsi la régénération caudale nécessite plus de fibres que la régénération des extrémités. Il y a aussi une relation entre la surface d'amputation et le nombre de fibres requises (SINGER, 1947 *b*).

La zone hétérotopique C a un pouvoir régénérateur moindre que la zone A. Il est donc permis de supposer qu'elle exige un plus grand nombre de fibres par unité de surface que cette dernière. Il y aurait donc deux seuils, un pour la zone orthotopique A et un autre, plus élevé, pour la zone hétérotopique C. Le nombre des fibres nerveuses présentes à l'extrémité caudale se situerait entre ces deux seuils. Ainsi la régénération de la zone A serait assurée, tandis que celle de la zone C ferait défaut par manque d'un nombre suffisant de fibres.

g) *Morphologie des régénérats.*

A) Ceinture scapulaire.

Au cours de la régénération des zones A et C transplantées, il n'y a jamais eu néoformation de ceinture scapulaire. Seules les pièces squelettiques de l'extrémité libre peuvent se former. La même observations a été faite pour le territoire patte *in situ*, après déviation d'un nerf. Mais comme, dans ce cas, la ceinture scapulaire est présente dans sa totalité ou au moins en partie, on pouvait objecter que sa régénération *de novo* était inhibée.

Les expériences de GUYÉNOT et BISCHLER (1925), de BISCHLER, (1926) avaient déjà montré qu'une fois supprimée, la ceinture ne régénère jamais, que seules les parties distales sont capables de néoformer des pièces squelettiques. La transplantation de la zone A sans formation d'omoplate ne peut pas servir d'argument contre une éventuelle potentialité des parties molles de régénérer une ceinture. La zone A constitue en quelque sorte la base du membre libre. D'après la loi de GUYÉNOT et BISCHLER, cette base ne peut former que les parties les plus distales du squelette.

Par contre, les résultats de la transplantation de la zone C (peau et muscles) sont concluants. Ce n'est pas par manque de matériel squelettogène qu'il ne se forme jamais d'omoplate, puisqu'il y a des pattes duplicaturées et même tétraplicaturées. On ne peut pas invoquer non plus l'action inhibitrice de la ceinture ancienne, puisqu'elle n'a pas été transplantée.

BALINSKY (1925, 1929, 1933) a fait les mêmes observations avec les membres surnuméraires induits sur le flanc d'embryons de Triton. Là aussi, tandis que le squelette du membre libre est complet, la ceinture scapulaire manque. Il y a, tout au plus, un morceau de cartilage de signification incertaine.

L'absence d'une ceinture scapulaire surnuméraire s'explique si l'on tient compte du mécanisme ontogénétique de sa formation. Tandis que l'ébauche du membre est un système harmonique équipotentiel (HARRISON, 1918), l'ébauche de la ceinture est un système en mosaïque, avec des possibilités limitées de régulation (DETWILER, 1918; BRANDT, 1927).

La situation est tout autre chez les Anoures où la ceinture est un système régulateur équipotentiel (BRAUS, 1909). PERRI a montré que les membres surnuméraires, induits sur le flanc d'embryons de *Bufo vulgaris*, possèdent aussi une ceinture plus ou moins complète (1951).

#### B) Membre libre.

Son squelette est souvent anormal, surtout celui des pattes duplicaturées. Le dédoublement est, dans la règle, radial et affecte surtout l'autopode, plus rarement le zeugopode et presque jamais l'humérus. Cette gradation provient de la manière dont le bourgeon de membre s'organise. Sa différenciation se fait dans le sens disto-proximal. Ce sont les doigts qui se différencient les premiers et l'humérus le dernier. Deux bourgeons ont donc plus de chance d'être soudés dans leurs parties proximales que distales.

Un fait qui m'a frappé est que la tendance vers la duplication peut se manifester à plusieurs niveaux. L'exemple le plus marquant est donné par le régénérat tétraplicaturé du n° 195. En plus de la formation de quatre mains, dont deux étaient polydactyles, plusieurs doigts se sont dédoublés à leur tour, pour former un ensemble de 22 doigts !

Cette tendance vers la polydactylie est, je crois, une caractéristique de *T. cristatus*. Parmi les animaux capturés, j'ai toujours trouvé des individus présentant des anomalies dans leurs extrémités. Il s'agissait en général de Tritons polydactyles ou avec des doigts bifurqués. C'est presque toujours le doigt III antérieur et les doigts III et IV postérieurs qui sont dédoublés. Je n'ai pas pu vérifier s'il y avait là un facteur héréditaire, comme ROSTAND l'a

admis pour les Crapauds (1951). Je crois plutôt que ces malformations sont dues à des traumatismes et que les doigts III (antér.) et III et IV (post.), étant les plus longs, sont plus souvent atteints. Une observation fortuite m'a renforcé dans cette opinion. Les Tritons en captivité, surtout après l'opération, présentent une gangrène des doigts qu'il faut amputer, sinon les phalanges tombent. Après guérison, ces doigts régénèrent mais avec des dédoublements fréquents. Ce sont de nouveau le III<sup>e</sup> doigt antérieur et les doigts III et IV postérieurs qui se dédoublent le plus souvent. La simple amputation suffit donc à créer au niveau des doigts deux centres indépendants de différenciation. Ces résultats rappellent ceux de FRITSCH (1911).

## CHAPITRE II

### EXPÉRIENCES SUR LARVES

#### 1. INTRODUCTION.

L'existence chez le Triton adulte d'un territoire « patte antérieure », dépassant les limites anatomiques de l'organe lui-même, a été mise en évidence depuis de nombreuses années. Il était logique d'en faire remonter l'origine à des stades antérieurs du développement. A priori, on peut admettre l'existence chez la larve d'un territoire analogue à celui de l'adulte, qui pourrait subir, au cours de la métamorphose, diverses modifications. Il se posait donc une série de questions que j'ai essayé d'élucider par cette recherche.

1) Le territoire « patte antérieure » existe-t-il réellement chez la larve ?

2) Si oui, quelle est son étendue et quelles sont ses propriétés morphogénétiques ? Y retrouve-t-on les mêmes zones que chez l'adulte ? Ces zones ont-elles déjà les potentialités d'asymétrie et de duplicature que l'on connaît ? Leur disposition anatomique et leur étendue respectives sont-elles les mêmes que chez l'adulte ?

3) Les changements survenant au cours de la métamorphose influent-ils sur les caractères morphogénétiques du territoire

patte ? La présence des branchies, dont le rôle dans la formation du membre vient d'être reconnu (WILDE, 1950, 1952 *a, b*), a-t-elle de l'importance ? De même celle de la peau larvaire, si différente du tégument de l'adulte ?

4) Enfin, peut-on mettre en évidence l'existence de ces territoires chez la larve au moyen de la déviation d'un tronc nerveux ?

## 2. MATÉRIEL - TECHNIQUE.

Les larves de *T. cristatus* (LAUR) provenaient de l'étang artificiel de la Station de Zoologie expérimentale de l'Université de Genève. Au laboratoire, elles étaient gardées dans de grands aquariums de verre, dont l'eau était renouvelée tous les deux jours. Des tubifex, hachés menu, leur servaient de nourriture. Il est recommandé de nourrir les larves tous les jours quand elles sont jeunes, et par la suite une fois tous les deux ou trois jours.

L'opération se fait de la manière suivante. L'animal est endormi par un séjour de trois à cinq minutes dans une solution de MS 222. Cet anesthésique<sup>1</sup> est dissous à raison de 1/5000 dans de l'eau physiologique stérile pour Batraciens (NaCl 4%), additionnée de 50 U.I de pénicilline et de 50  $\gamma$  de streptomycine par cc. (solution A). La larve est ensuite transférée dans une solution analogue mais diluée deux fois (MS 222 1/10.000). C'est dans ce milieu (solution B), qui maintient l'anesthésie et l'immobilité des animaux, qu'a lieu l'opération (SCHOTTE et BUTLER, 1941). Les larves y séjournent aussi pendant les douze heures qui suivent.

Le transfert se fait aseptiquement en aspirant l'animal au moyen d'un « transporteur ». Ce dernier est formé d'un tube de verre de 13 cm. de longueur, renflé au milieu et adapté à un tuyau de caoutchouc dont l'autre extrémité est munie d'un embouchoir en verre pour l'aspiration. On ne stérilise que le tube à renflement et on le raccorde au moment de l'emploi avec le tuyau de caoutchouc.

Comme table d'opération, j'utilise des boîtes de Pétri dont le fond est recouvert d'un disque de liège; le tout est préalablement stérilisé au four Pasteur à 150°. Au moment de l'opération, je place sur ce liège une gaze stérile, je l'humidifie avec la solution B

<sup>1</sup> Je remercie la maison Sandoz, de Bâle, qui m'a fourni gracieusement cet anesthésique.

et j'y fixe l'animal endormi, au moyen d'épingles à insectes, croisées. L'intervention a lieu sous un microscope stéréoscopique, avec des instruments fins (pinces d'horloger, ciseaux à iridectomie, scalpels, etc.) qu'on stérilise à sec, ainsi que tous les récipients de verre utilisés au cours de l'opération. Il ne faut pas employer l'alcool ou d'autres antiseptiques, car la peau de la larve est très sensible. Une bonne asepsie et l'addition d'antibiotiques dans les solutions suffisent à enrayer les infections qui élèveraient le taux de mortalité post-opératoire.

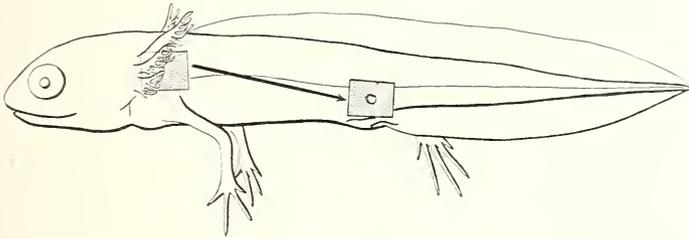


FIG. 22.

Schéma montrant l'opération de transplantation hétéronome chez la larve. En pointillé: la greffe. La flèche indique le sens de la transplantation.

J'ai fait deux sortes d'opérations: des transplantations et des déviations de nerfs. Le plus souvent, j'ai fait les deux opérations simultanément, sur le même individu.

1) *Transplantations* (fig. 22). — L'animal est couché sur le flanc. J'écarte délicatement les branchies qui couvrent la région de l'épaule et je découpe un carré de peau en faisant une petite ouverture circulaire en son milieu. Je prépare le lieu d'implantation en amputant la patte postérieure du même côté, et en découpant autour de son point d'insertion un carré de peau ayant les dimensions du transplant. Si l'hémorragie inévitable n'a pas obscurci le champ opératoire, je tâche de dégager le nerf sciatique. Je transporte ensuite, avec précaution, le greffon sur son nouvel emplacement et je l'étale. Pour qu'il reste en place et se greffe, il suffit que la larve soit immobile.

Le territoire de la patte antérieure est ainsi transplanté au niveau de la patte postérieure. Ces transplantations sont donc autoplastiques, hétéronomes (MILOJEVIC, 1924), homopleurales, dorso-dorsales, antéro-postérieures. Pour les transplantations hété-

ropleurales, j'ai utilisé deux individus à la fois et j'ai fait des greffes croisées (la région de l'épaule droite de l'un sur la patte postérieure gauche de l'autre et vice versa). Ce sont donc des transplantations homoplastiques, hétéronomes, hétéropleurales, dorso-ventrales, antéro-antérieures. Parfois les greffes sont colorées pendant cinq minutes au bleu de Nil pour pouvoir mieux en suivre l'évolution.

2) *Déviation*s. — Après le prélèvement du greffon, la région de l'épaule est débarrassée de sa peau. Je sectionne et enlève la lame cartilagineuse du suprascapulum jusqu'à sa limite inférieure. Les nerfs brachiaux sont alors visibles dans leur partie supérieure (plexus). Je les sectionne et les replie vers le dos en laissant à la cicatrisation le soin de les maintenir, si possible, dans leur nouvelle position.

Après l'opération, les larves sont placées dans des récipients stériles dont le fond est revêtu de gazes humidifiées avec la solution d'anesthésique B. Elles y séjournent pendant douze heures, puis sont remises dans de petits cristallisoirs individuels, remplis d'eau. La mortalité post-opératoire a été de 25% (sur un total de 120 opérés). La régénération commence dans le mois qui suit l'opération. Des observations fréquentes avec des dessins à la chambre claire et des photographies permettent d'en suivre les progrès.

### 3. EXPÉRIENCES.

Les larves de *T. cristatus* ont été opérées aux stades 61-63 (GLUCKSOHN, 1931), quand apparaît le 5<sup>e</sup> doigt aux extrémités postérieures.

#### a) *Déviation*s.

Les résultats de cette expérience ont déjà été rapportés dans une courte note préliminaire (GUYÉNOT, KIORTSIS, JEANNERET, 1952). Je me bornerai ici à en rappeler les faits essentiels: pour des raisons techniques, il n'a été possible d'obtenir qu'un très faible pourcentage d'inductions: 2 pattes complètes et 4 bourgeons sur de nombreux opérés. Ceci n'est dû, ni à un pouvoir évocateur moindre des nerfs de la larve, ni à un changement de la compétence des tissus. Seule l'impossibilité de fixer le nerf dévié à l'endroit

voulu en est la cause. Les troncs nerveux, le plus souvent, glissent et les axones reprennent leur chemin habituel, pénétrant à nouveau dans le membre normal.

Toutefois, les cas positifs montrent que le territoire «patte antérieure» a, chez la larve, une existence aussi réelle que chez



FIG. 23.

Photographie du régénérat duplicaturé né sur déviation.

Larve *T. crist.* X b 1.

l'adulte. De plus, on y retrouve les mêmes zones, avec leurs caractères de duplication et d'asymétrie: zone A (orthotopique), entourant la base du membre et formant des pattes simples et harmoniques; zone C (hétérotopique), située plus dorsalement et donnant naissance à des extrémités dysharmoniques et duplicaturées. La figure 23 illustre un cas de ce genre.

b) *Transplantations.*

Il s'agit de greffes de peau, provenant de la région de l'épaule, sur l'emplacement de la patte postérieure préalablement amputée à sa base. Le greffon comprend la zone hétérotopique C et probablement la partie supérieure de la zone A. Il trouve, à l'endroit où il est transplanté, l'innervation et la vascularisation nécessaires à sa régénération. Les résultats de ces expériences sont donnés au tableau III. Ils montrent que l'on peut classer les pattes formées en deux catégories suivant leur origine :

- a) Régénérats provenant de l'hôte, soit des pattes postérieures normales.
- b) Régénérats provenant du greffon, soit des pattes antérieures dont l'asymétrie dépend de la zone activée.

Sur 50 opérés, 5 n'ont pas régénéré (10%), 13 n'ont donné que des formations hypotypiques (26%). Les 32 cas positifs se répartissent comme suit :

TABLEAU III

*Transplantation des zones A et C du territoire  
« patte antérieure » sur la patte postérieure*

Régénération de l'hôte (pattes postérieures)	Régénération du greffon (pattes antérieures)	Formations hypo- typiques	Absence de régéné- ration
A 4 doigts 10	Harmoniques 4 (zone A)		
A 5 doigts 15	Dysharmoniques 3 (zone C)		
Total 25 (50%)	7 (14%)	13 (26%)	5 (10%)

1. *Régénération de l'hôte.*

Dans 50% des cas, malgré le recouvrement de la surface d'amputation par la peau greffée, la régénération axiale a eu le dessus. Il s'est formé des pattes postérieures (25 en tout). Parfois, ces

extrémités n'avaient que 4 doigts au lieu de 5. Mais cela ne suffit pas pour les homologuer à des pattes antérieures (MILOJEVIC, 1924;



FIG. 24.

Photographie de la larve n° W a 1.

Le régénérat formé à la place de la patte postérieure droite, après transplantation du territoire de la patte antérieure, est une patte antérieure typique.

RUUD, 1929; BALINSKY, 1933). Il y a d'autres critères, plus sûrs à considérer, notamment: 1° la tête du stylopoде, ronde dans le cas de l'humérus, courbée dans le cas du fémur; 2° la crista, apophyse

caractéristique de l'humérus et point d'insertion de muscles; 3<sup>o</sup> l'épiphyse distale, simple dans le cas du fémur, compliquée et épaisse dans le cas de l'humérus; 4<sup>o</sup> la flexion de la patte antérieure au niveau du coude; la patte postérieure ne présente pas de flexion semblable au niveau du genou. C'est en me basant sur ces critères, plutôt que sur le nombre des doigts, que j'ai homologué les régénérats.

Le pourcentage relativement élevé des régénérations axiales (50%) est la conséquence d'une rétraction secondaire du greffon. Entre lui et les bords de la plaie il y a toujours un espace libre qui peut devenir le siège d'une régénération axiale. Ceci, je l'ai observé avec netteté dans des cas de greffes colorées au bleu de Nil. Le bourgeon axial se formait toujours à côté de la greffe, sur ses bords, et était incolore. Par contre, lorsque le bourgeon provenait du transplant, il émergeait du centre et était coloré.

## 2. Régénération du greffon.

Elle a eu lieu dans 14% des cas, exception faite des formations hypotypiques. Le fait le plus remarquable est la formation, dans une proportion appréciable, de pattes antérieures, simples et harmoniques.

## 3. Réaction de la zone orthotopique A.

Larve de *T. cristatus* Wa 1. — Opérée le 28 VII 1952, du côté droit. Transplantation hétéronome, hom. dd. aa. Six semaines après l'opération, il y a formation d'une patte simple et harmonique à 4 doigts (fig. 24). Il s'agit manifestement d'une patte antérieure droite. Il suffit pour s'en convaincre de la comparer avec les membres homologues du même animal et avec la patte postérieure témoin du côté opposé.

Parfois, parmi ces pattes simples et harmoniques, provenant sans aucun doute de la zone orthotopique A, il y en a qui présentent un début de duplication:

Larve de *T. cristatus* Y 2. — Opérée le 8 VII 1952, du côté gauche. Transplantation hétéronome hom. dd. aa. Deux mois après l'opération il y a formation d'une patte à 4 + 1 doigts (fig. 25). C'est une patte antérieure droite à 4 doigts avec le doigt IV dédoublé. Sa disposition est un peu anormale. Au repos, la patte est dirigée latéralement et le pli du coude n'est pas ventral mais



FIG. 25.

Photographie de la larve n° Y 2.

A la place de l'extrémité postérieure gauche il y a une patte antérieure droite, avec le doigt IV dédoublé (s).



FIG. 26.

Photographie du régénérat duplicaturé de la larve n° X d 1.

Après régulation de la posture par rotation, on aperçoit la face dorsale du composant secondaire, qui a les doigts plus courts que le primaire.

dorso-antérieur. Il est probable que le greffon a subi une rotation de  $90^\circ$  environ et que la patte régénérée s'est conformée aux axes prospectifs des tissus qui lui ont donné naissance.

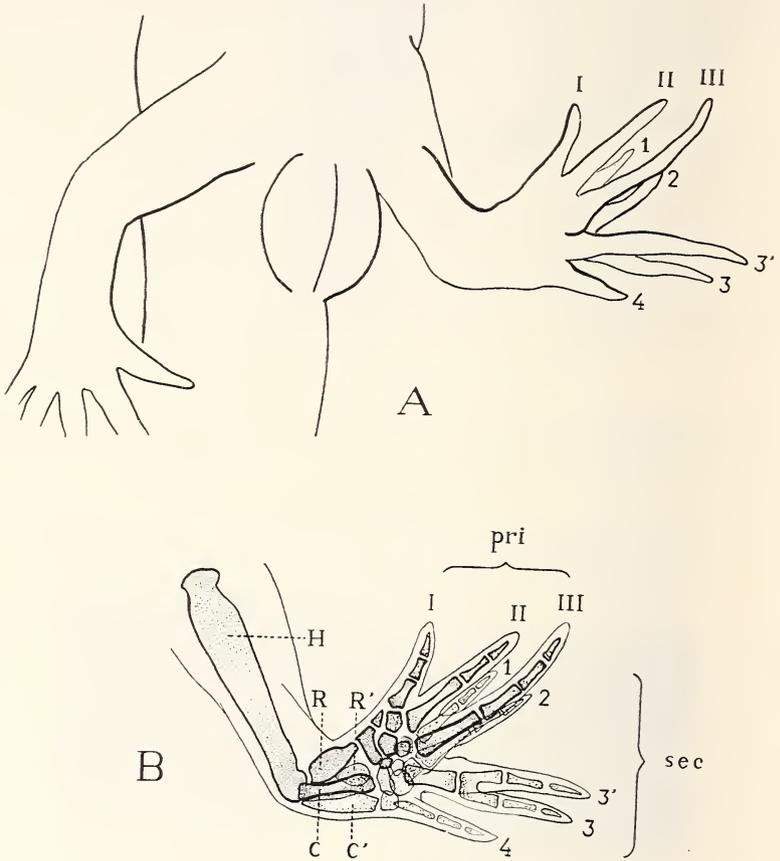


FIG. 27.

A = Dessin à la chambre claire du régénérat duplicaturé de la larve n° X d 1. Vue ventrale. I, II, III = doigts du composant primaire; 1, 2, 3, 3', 4 = doigts du composant secondaire.

B = squelette du même régénérat: H = humérus unique; R et C = radius et cubitus de la patte primaire; R' et C' = radius et cubitus de la patte secondaire. (17 ×).

#### 4. Réaction de la zone hétérotopique C.

Larve de *T. cristatus* Xd 1. — Opérée le 19 VIII 1952, du côté gauche. Transplantation hétéronome, hom. dd. aa. Un mois après

l'opération il y a formation d'une patte duplicaturée à  $3 + 4$  doigts. Douze jours plus tard, il y a  $3 + 4 + 1$  doigts. Il s'agit d'une patte antérieure, duplicaturée, dont l'asymétrie, à cause de son adaptation fonctionnelle, est difficile à déterminer. Elle est dirigée latéralement et un peu en avant; le pli du coude est antérieur (fig. 26). Il y a un premier composant, dont les doigts I, II, III sont plus longs que ceux du composant secondaire. On y reconnaît une patte droite, formée du côté gauche. Le composant secondaire, en miroir sur le premier, est dorsal et décalé en direction caudale: il a les doigts I, II, III et IV; son III<sup>e</sup> doigt s'est dédoublé (III'). Il représente une patte gauche qui se loge sur le bord cubital (dorsal) du complexe (fig. 27). La rotation due à l'adaptation fonctionnelle et le décalage du composant secondaire ont modifié l'asymétrie originelle du régénérat. Néanmoins, on peut y reconnaître les caractéristiques spécifiques de la zone C.

Dans d'autres cas, l'asymétrie du composant primaire est plus facilement reconnaissable, mais le dédoublement est moins manifeste et parfois fait complètement défaut.

### c) *Discussion des résultats et conclusions.*

1) Le territoire patte s'étend chez la larve en dehors de l'organe lui-même, ce que montrent les expériences de déviation de nerfs. Même si le membre axial reste intact, on peut mettre en évidence les potentialités morphogènes des tissus situés dorsalement par rapport à lui. Ces tissus, qui ne font pas partie de l'organe lui-même, sont capables, après transplantation, de régénérer une patte.

2) Le nombre restreint des cas positifs ne permet pas de se prononcer sur l'étendue probable du territoire patte chez la larve. Mais là où j'ai pu mettre en évidence son existence, j'ai retrouvé les mêmes zones que chez l'adulte, avec la même succession dans l'espace: zone orthotopique A, plus ventrale; zone hétérotopique C plus dorsale.

Il semble toutefois que la zone A occupe une région plus étendue chez la larve que chez l'adulte. C'est ce qu'indique la forte proportion de pattes simples et harmoniques formées par les greffons au cours de mes expériences de transplantation. Il faut se rappeler que le transplant provenait de la région de l'épaule (fig. 22) qui,

chez l'adulte, est presque exclusivement occupée par la zone C donnant des pattes dysharmoniques et duplicaturées. Apparemment, chez la larve, la partie la plus ventrale de cette même région appartient à la zone A.

Il est probable que les transformations discrètes qui se font au cours de la métamorphose et qui affectent aussi la morphologie de l'extrémité libre (ROTMANN, 1931, 1933) sont la cause de ce changement; mais nous ignorons tout de son mécanisme.

3) Les potentialités prospectives des zones A et C sont les mêmes chez la larve que chez l'adulte: mêmes caractéristiques d'orientation, d'asymétrie et de duplication des régénérats. Ceci a été prouvé de deux manières: *in situ*, au moyen de la déviation; après transplantation sur un autre territoire.

4) Les axes de symétrie des zones A et C sont définitivement fixés chez la larve comme chez l'adulte.

5) Les branchies ne semblent exercer aucun effet inhibiteur ou régulateur sur les régénérats (voir aussi discussion générale). Eloigné ou non de leur voisinage, le territoire patte exprime les mêmes potentialités.

6) Au cours des transplantations larvaires, seule la peau (épiderme + derme) et un peu de tissu sous-cutané ont servi comme greffe. Ce sont ces tissus qui ont imprimé au régénérat son type morphologique. L'épiderme est exclu, ne jouant aucun rôle déterminant. Seul le conjonctif du greffon importe. Cette expérience apporte une nouvelle preuve à l'hypothèse localisant les facteurs morphogénétiques de la régénération dans les éléments conjonctifs du territoire (GUYÉNOT, 1928-1945; GUYÉNOT et PONSE, 1930).

7) Enfin les territoires de régénération peuvent être mis en évidence chez la larve, comme chez l'adulte, en déviant un tronc nerveux. L'action évocatrice du nerf est, qualitativement au moins, identique. C'est une activation puissante mais banale; le résultat final dépend uniquement de la compétence des tissus activés.

## CHAPITRE III

EXPÉRIENCES FAITES SUR EMBRYONS <sup>1</sup>

## I. INTRODUCTION.

L'ébauche embryonnaire du membre a fait l'objet de nombreuses études auxquelles restent attachés les noms de BRAUS, HARRISON et son école, GRAEPER. HARRISON a montré qu'il s'agit d'un système harmonique equipotentiel d'autodifférenciation (1915-1918) dont les axes de symétrie se polarisent les uns après les autres (SWETT).

L'ébauche du membre antérieur des Urodèles occupe un disque situé ventralement par rapport au pronéphros et ayant un diamètre d'environ trois somites (3, 4 et 5). Mais la possibilité de former une extrémité s'étend bien au delà des limites de ce disque. Si on le supprime, l'ébauche se reconstitue à partir d'éléments périphériques qui envahissent la plaie. Ces cellules vicariantes ne participent jamais à l'édification du membre, au cours de l'ontogenèse normale. Elles possèdent néanmoins des compétences analogues qui, d'ailleurs, diminuent à mesure que l'on s'éloigne du centre de l'ébauche.

Le « territoire » ou « champ » de l'extrémité est alors conçu comme un rayonnement de potentialités formatrices, décroissant à partir d'un centre d'intensité morphogénétique maximum (Zerstreuungskreis de SPEMANN), représenté par l'ébauche elle-même (HARRISON).

La meilleure preuve de l'extension du territoire patte chez l'embryon est fournie par les expériences d'induction hétérogénétique. BALINSKY (1925), le premier, a obtenu des membres sur-numéraires par implantation d'une vésicule otique au niveau du flanc. Cette méthode a été appliquée avec succès sur une série

---

<sup>1</sup> Une partie de ces recherches a été effectuée à l'Institut de zoologie et anatomie comparée de l'Université de Zurich, au cours d'un stage que j'y ai fait en 1952. Je désire exprimer ici ma reconnaissance au professeur E. Hadorn, directeur de l'Institut, qui m'a fort aimablement accueilli et qui a mis à ma disposition les ressources de son laboratoire. Je remercie également le docteur P. S. Chen, pour son aide compétente et ses amicaux conseils; je lui dois en particulier toutes les indications techniques.

d'espèces: *T. taeniatus* (BALINSKY, 1925, 1927, 1933; FILATOW, 1927), *T. cristatus* (BALINSKY, 1927, 1933), *Amblystoma maculatum* (GLICK, 1931), *Triturus pyrrhogaster* (CHOI, 1932), *Triton vittatus* (MACHABELI, 1939), *Bufo vulgaris* (PERRI, 1947-1951).

A l'action des inducteurs les plus divers (vésicule otique, placode olfactive, morceau d'os ou de celloïdine, hypophyse, chorde, embryons tués par les rayons X, hybrides non viables, etc.), les tissus du flanc réagissent toujours de la même manière: ils produisent une patte, généralement dysharmonique. Seul, le pourcentage des inductions varie suivant le genre d'inducteurs ou l'espèce animale utilisée. Ceci montre que les inducteurs ne sont que de simples activateurs dont le rôle se limite à évoquer les compétences latentes du territoire soumis à leur action.

GUYÉNOT et son élève BOVER ont rapproché ces résultats de ceux qu'on obtient avec la déviation nerveuse chez le Triton adulte. L'analogie est frappante. Est-ce le territoire embryonnaire qui persiste, dans une certaine mesure, chez l'animal adulte et qui constitue un « territoire de régénération » ?

Toutefois une telle explication reste incomplète pour deux raisons:

1) BALINSKY (1937 *b*), en implantant une placode nasale sur le flanc d'embryons de plus en plus âgés, constate un abaissement progressif du taux des inductions. A partir du stade 44 de HARRISON, il n'y a pratiquement plus de formations de membres. BALINSKY conclut que l'aptitude des tissus du flanc à former une patte a complètement disparu. Cette manière de voir, à mon avis peu satisfaisante, sera discutée à la fin de ce chapitre. Un fait reste: les recherches sur embryons démontrent la présence du territoire « patte » jusqu'au stade 44 de HARRISON. Entre ce stade et l'adulte, où l'existence du territoire de régénération est indubitable, il y a un hiatus qu'il faut combler.

2) Presque toutes les expériences sur embryons intéressent la région du flanc (plaque latérale). Or, chez le Triton adulte, c'est la région dorsale qui contient la partie la plus importante du territoire de la patte antérieure. Elle a été étudiée à fond par GUYÉNOT et ses collaborateurs (1948). C'est à l'étude des potentialités morphogènes de cette région que cette recherche est consacrée.

La question principale est la suivante: y a-t-il identité et continuité entre le territoire «patte» de l'embryon et le «territoire de régénération» correspondant de l'adulte?

Pour des raisons pratiques, je me suis adressé à la seule zone prospective C (hétérotopique). Cette zone, avec l'inversion de polarité et la duplication de ses régénérats, présente un «marquage» biologique très précieux pour reconnaître l'origine d'une formation dans les transplantations homoplastiques.

## 2. MATÉRIEL - TECHNIQUE.

Les embryons de *T. cristatus* LAUR. utilisés provenaient de pontes d'animaux récemment capturés et placés dans des aquariums avec des plantes. Les œufs, recueillis chaque jour étaient gardés dans des coupelles à température constante. La moitié d'entre eux étaient colorés pendant 24 à 48 heures dans une solution très diluée de sulfate de bleu de Nil.

La technique opératoire est voisine de celle indiquée par BALTZER (1941): quand les embryons ont atteint le stade désiré (bourgeon caudal jeune), on les stérilise rapidement (30") dans de l'alcool à 70°, puis on les rince plusieurs fois avec de l'eau stérile. La décapsulation se fait au moyen de pinces d'horloger et de ciseaux à iridectomie. L'embryon, libéré de ses enveloppes, est immédiatement placé dans une solution de Holtfreter stérile, additionnée de 50 U.I. de pénicilline et de 50  $\gamma$  de streptomycine par cc. de solution (WILDE, 1952 *b*). Cette précaution diminue beaucoup les risques d'infection, sans porter préjudice au développement normal de l'embryon.

Pendant l'opération, les embryons sont placés dans des boîtes de Pétri dont le fond est recouvert d'une couche d'agar<sup>1</sup>. Ce substratum gélatineux convient particulièrement aux embryons sensibles de *T. cristatus*. L'addition d'antibiotiques dans les solutions et les soins aseptiques d'usage empêchent la contamination de l'agar. L'opération a lieu sous un microscope stéréoscopique

<sup>1</sup> Pour préparer le gel, on stérilise une solution d'agar à 4%. Après refroidissement, on le coupe en fines lamelles qu'on lave à l'eau courante pendant plusieurs jours, jusqu'à ce qu'elles deviennent d'un blanc laiteux. Au moment de l'emploi, on fait refondre l'agar qu'on verse chaud dans les boîtes de Pétri.

Reichert au moyen d'instruments en fil de platine de 0,05 ou 0,04 mm. d'épaisseur. Pour *T. cristatus*, le diamètre de 0,01 mm. semble plus approprié.

Le donneur (coloré au bleu de Nil) et l'hôte (incolore) sont placés, côte à côte, dans de petites excavations creusées dans l'agar. Je découpe dans le flanc de l'hôte un carré d'une largeur de 3 somites et demi. Ce carré correspond à l'ébauche prospective du membre antérieur (fig. 28). Il comprend de l'épiblaste, du mésoderme latéral et la moitié ventrale du pronéphros. Je fais un nettoyage soigné de toutes les cellules mésodermiques qui restent, en creusant même dans l'endoderme, pour empêcher la régénération du membre (HARRISON, 1915). Ensuite, je prépare dans la région dorsale du donneur un rectangle de 3 somites environ (4<sup>e</sup>, 5<sup>e</sup> et 6<sup>e</sup>). Ce greffon comprend de l'épiblaste, du mésenchyme diffus, une partie des somites et le tiers supérieur de la région pronéphrétique (fig. 28). Je le place à l'endroit même où fut prélevée l'ébauche présomptive du membre de l'hôte. Les dimensions de la greffe sont plus petites que celles de la plaie. Un pont de verre (Glasbrücke), posé pendant une demi-heure, assure l'étalement et la reprise du greffon.

Les opérés sont gardés pendant douze heures à température basse (+ 14° à + 15°), puis transférés dans des coupelles à fond d'agar contenant de la solution de Holtfreter. Ils sont régulièrement observés et dessinés. Quand le troisième doigt de la patte antérieure est formé (stade 47-48 de GLÜCKSOHN), les larves sont photographiées, puis fixées dans le liquide de Zenker ou de Bouin. Les coupes histologiques (10  $\mu$ ) sont colorées au Mallory. La reconstruction du squelette des extrémités est faite par la méthode graphique.

### 3. EXPÉRIENCES.

Les embryons opérés (68 en tout) étaient tous au stade de bourgeon caudal jeune. Comme il n'existe pas de tables de normalisation pour *T. cristatus*, j'ai utilisé celles que GLAESNER (1924) a établies pour *T. taeniatus*. Le donneur et l'hôte étaient au même stade du développement (stade 22-24 GLAESNER = st. 25-29 de HARRISON pour *Amblystoma maculatum*), sauf dans quelques cas, que je signalerai au cours de l'exposé, où le donneur était un peu plus jeune.

Pour déterminer avec précision la région du corps de l'embryon qui forme plus tard la zone C (hétérotopique) et pour éviter d'inclure dans mes greffes du matériel participant à l'édification du membre normal, j'ai fait une série de greffes préliminaires: des portions de plus en plus dorsales par rapport au disque formateur du membre ont été échangées entre deux embryons rigoureusement identiques et dont l'un était coloré au bleu de Nil. Au moment

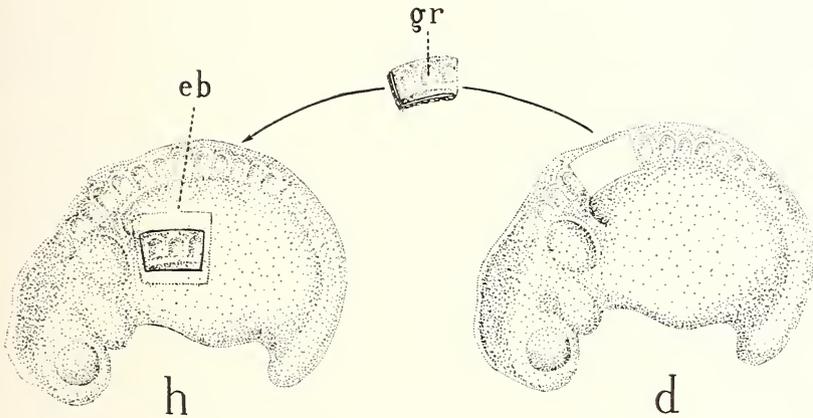


FIG. 28.

Schéma montrant l'opération sur embryons de *T. cristatus*.

*h* = hôte; *d* = donneur; *gr* = greffon; *eb* = ébauche du membre de l'hôte supprimée.

où apparaît le bourgeon de membre, on voit si le greffon a participé à sa formation ou non et quelle place il occupe par rapport à lui.

Les embryons opérés de la sorte sont restés parfaitement normaux; la région dorsale, comprenant aussi le tiers supérieur du pronéphros, n'a jamais participé à la formation du membre libre <sup>1</sup>.

En plus de ces essais, j'ai fait deux séries d'expériences (séries K et F). La première (série K) a été commencée avant que les résultats de l'investigation préliminaire, décrite plus haut, soient connus. Néanmoins, les résultats des deux séries sont parfaitement

<sup>1</sup> J'ai donné la préférence à cette méthode plutôt qu'à celle des marques colorées de Vogt, qui à ce stade ne colorent pas suffisamment le mésoderme sous-jacent. Or ce sont surtout les mouvements de ce dernier qui importent.

superposables. Le but de cette recherche était de savoir si la région qui donnera plus tard les zones hétérotopiques du territoire patte, transplantée à la place de l'ébauche prospective du membre, serait capable d'autodifférenciation. Si oui, quels seraient ses caractères de polarité et d'asymétrie ? Afin d'éviter, dans la mesure du possible, la régénération du membre de l'hôte, j'ai fait un nettoyage soigné de toutes les cellules mésodermiques à l'endroit de la greffe (HARRISON, 1915-1918). Cette régénération a malgré tout eu lieu dans 48,9% des cas. Si le greffon régénère en même temps, il se forme des pattes « duplicaturées », mais dont les deux composants ont des origines différentes. Ce sont des « pseudoduplicatures » (BRANDT, 1925, 1940).

La distinction entre les régénérats de l'hôte et les extrémités formées par le greffon se fait par des observations attentives au début du développement. Le bourgeon du régénérat de l'hôte prend toujours naissance à côté du transplant. Il est donc incolore. Son orientation primitive (adduction) est typique (postérodorsale). Plus tard, quand le bleu de Nil a disparu, les limites de la greffe sont encore reconnaissables par leur pigmentation. Enfin, les régénérats de l'hôte sont des pattes harmoniques à orientation normale. Il y a peu de formations hypotypiques (tableau IV, 2).

Il faut se rappeler que toutes ces greffes occupaient la place de l'ébauche prospective de l'extrémité normale. Cette position privilégiée favorisait la différenciation d'un membre et permettait plus tard l'établissement de connexions nerveuses et vasculaires adéquates. Mais il y avait aussi un désavantage sérieux : les pattes formées, même si elles étaient primitivement dysharmoniques, pouvaient reprendre une disposition normale, par régulation (NICHOLAS, 1924). J'ai pu toutefois reconnaître leur asymétrie, en tenant compte de l'orientation du bourgeon.

Les résultats de toutes ces expériences sont donnés au tableau IV. Ils sont classés en trois groupes : 1. bourgeons ; 2. formations hypotypiques ; 3. pattes complètes. La catégorie « bourgeons » comprend tous les rudiments de membres étudiés, y compris ceux qui formèrent des pattes hypotypiques ou complètes. D'autre part, comme chaque individu pouvait présenter, soit un régénérat axial, soit un régénérat venant du greffon, soit les deux, les chiffres indiqués au tableau IV se rapportent au nombre de formations et non pas au nombre d'animaux.

TABLEAU IV

*Transplantation de la zone C (hétérotopique)  
à la place de l'ébauche présomptive du membre antérieur*

1. Bourgeons.

	Origine:		Orientation des deux bourgeons provenant du greffon:	
	Hôte	Greffon	Conforme à l'origine	Indéterminée
	Série K . . .	4	6 (3 doubles)	2
Série F . . .	15	22 (9 doubles)	13	9
Total . . .	19 (48,9%)	28 (71,8%)	15	13

2. Formations hypotypiques.

	Origine:	
	Hôte	Greffon
Série K . . . . .	—	2
Série F . . . . .	3	9
Total . . . . .	3	11

3. Pattes complètes.

	a) Harmoniques.		b) Dysharmoniques.	
	Origine:		Origine:	
	Hôte	Greffon	Hôte	Greffon
Série K . . . . .	4	—	—	2
Série F . . . . .	12	2 <sup>1</sup>	—	9
Total . . . . .	16	2 <sup>1</sup>	0	11

a) *Transplantations homopleurales, dorso-dorsales, antéro-antérieures.*

1. Sans régénération axiale.

*Tr. cristatus* F II c. — Opéré le 7 VI 1952, du côté gauche (st. 23). Le 9 VI, le greffon occupe toute la région du disque prospectif du membre. Le 13 VI, l'embryon, qui est au stade 32, présente deux bourgeons, l'un ventral, l'autre dorsal. Ceux-ci prennent naissance au milieu du transplant, encore bien visible (fig. 29, A).

<sup>1</sup> Dont une résultant d'une transplantation hétéropl. dd. ap. et, par conséquent, conforme à l'asymétrie prospective initiale du greffon.

Le 16 VI, ces deux bourgeons, fusionnés à la base, sont dirigés latéralement. Le 19 VI, chaque rudiment commence à s'orienter suivant son asymétrie future. Le ventral, qui est le plus gros

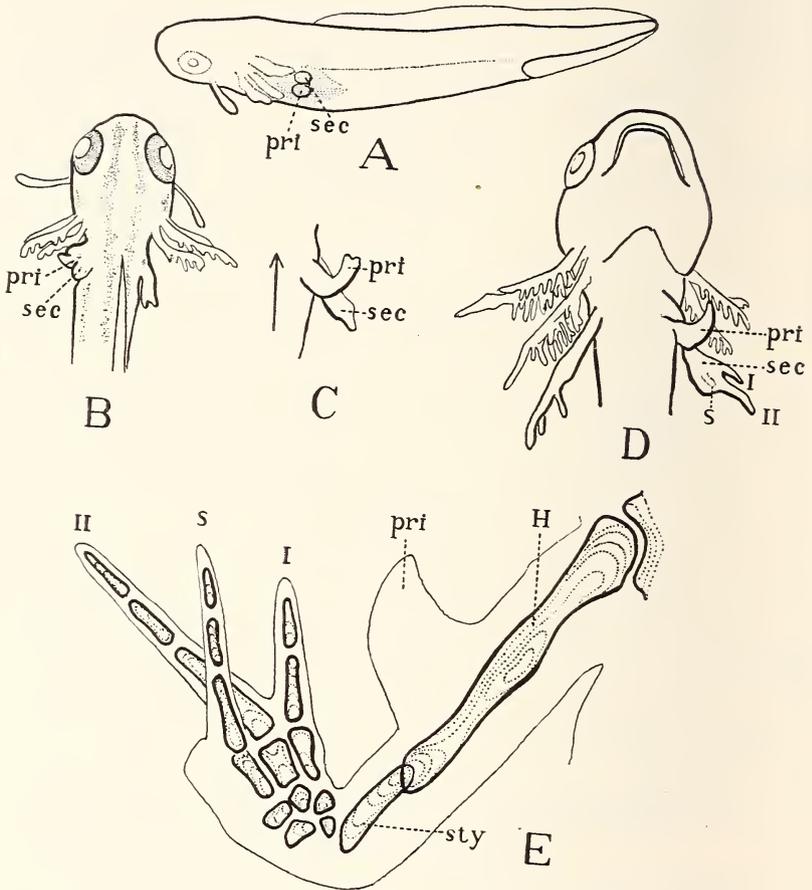


FIG. 29.

Dessins à la chambre claire montrant l'évolution du n° F II c. (17 ×).

- A = le 13 VI 1952; l'embryon présente 2 bourgeons (*pri* = primaire; *sec* = secondaire). En pointillé, la greffe, colorée au bleu de Nil.  
 B = le 19 VI 1952; le complexe duplicaturé vu dorsalement.  
 C = le 2 VII 1952; le même vu ventralement. La flèche indique la direction de la tête.  
 D = vue ventrale de la duplication, le 7 VII 1952. I, II, doigts du composant secondaire; *s* = doigt supplémentaire.  
 E = reconstruction du squelette, vue ventrale: *H* = humérus, *sty* = os unique du zeugopode. (85 ×).

(primaire), se dirige en avant; le dorsal, en arrière (fig. 29, B). Cette disposition s'accroît encore les jours suivants. Le 2 VII, il y a deux palettes qui se croisent (fig. 29, C). Par la suite, le composant primaire s'atrophie. Le 7 VII, il ne représente plus qu'un gros appendice crochu, tandis que le composant secondaire se développe en une patte gauche, à main anormalement large (fig. 29, D et E). Au moment de la fixation (25 VII 1952), le complexe duplicaturé est réduit à une seule patte épaissie et dont la main se courbe en avant. Ce qui reste du composant primaire s'insère sur la face ventro-antérieure du stylo-pode. L'examen histologique montre qu'il est rempli de tissu conjonctif. L'humérus de la patte secondaire est anormalement long (1040  $\mu$  pour 660  $\mu$  dans la patte témoin). Il y a ensuite un seul os du zeugopode et une main avec les doigts I et II. Il existe un doigt supplémentaire situé dans un autre plan (fig. 29 E, S.).

Ce cas est instructif, car il montre une réaction typique de la zone C: patte primaire droite du côté gauche, dirigée en avant, puis patte secondaire gauche. Ce n'est que tardivement que le membre primaire s'atrophie, tandis que le secondaire se dédouble.

*Tr. cristatus* F IV b. — Opéré le 21 VI 1952, du côté gauche (st. 22). Le greffon s'étend sur toute la région brachiale. Le 26 VI, il y a un léger soulèvement qui, le 29 VI, donne un bourgeon dirigé latéralement et en bas (fig. 30, A). Le bourgeon est simple. Le 10 VII, il y a déjà formation d'une patte avec 2 doigts différenciés et qui est plus volumineuse et plus pigmentée ventralement que celle du côté témoin. Elle est dirigée en avant (fig. 30, B, C). Au moment de la fixation (29 VII 52), cette patte a 3 doigts. C'est une patte primaire droite, du côté gauche. La reconstruction du squelette montre une ceinture défectueuse (fig. 30, E). Ses parties ventrales manquent presque entièrement; il n'y a que le supra-scapulum qui est plus ou moins normal, mais réduit. Le squelette du membre libre n'est pas en connexion avec cette ceinture. Il présente un os long, puis les éléments de l'autopode. Les doigts sont normaux, mais la chondrification des pièces du carpe reste inachevée.

*T. cristatus* F VII e. — Opéré le 25 VI 1952, du côté gauche (st. 22/23). Le greffon occupe bien la place du membre présomptif. Le 29 VI, on voit deux bourgeons bien distincts. Malheureusement, les limites du greffon ne sont pas visibles, la coloration au bleu de

Nil ayant presque disparu. Néanmoins, l'évolution ultérieure montre que ces bourgeons proviennent du greffon. Le 10 VII, ils forment déjà deux pattes ayant une base commune. Le composant

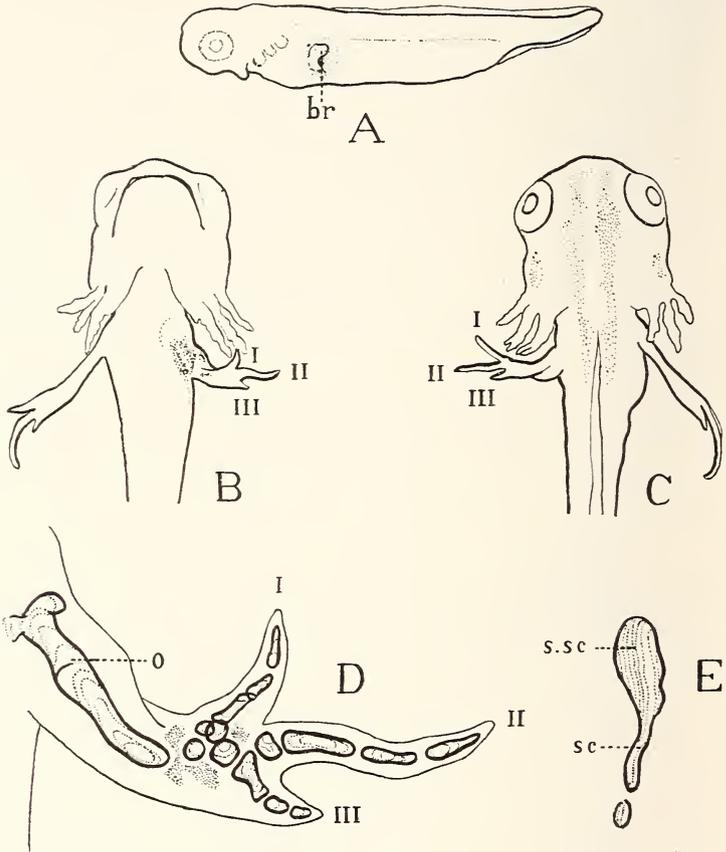


FIG. 30.

- A-C = Dessins à la chambre claire montrant l'évolution du n° F IV b. (17 ×).  
 A = le 29 VI 1952; *br* = bourgeon; en pointillé la greffe colorée au bleu de Nil.  
 B et C = état final. B = vue ventrale; C = vue dorsale.  
 D = reconstruction du squelette de l'extrémité libre. *O* = os long unique, non homologué. (85 ×).  
 E = reconstruction de la ceinture scapulaire. *s.sc* = suprascapulum; *sc* = scapulum. (85 ×).

ventral est dirigé en avant (patte droite), le composant dorsal (fig. 31 A), en arrière (patte gauche). A ce stade, il y a 2 + 2 doigts. Le résultat final est représenté à la figure 31 B. L'ensemble du

complexe duplicaturé se dirige latéralement et en avant. C'est une patte épaisse et courte. L'examen du squelette (fig. 31 C) montre que la duplicature s'est limitée à la partie autopodique de l'extrémité. Les os du stylopode et du zeugopode sont courts, « phocomèles ». Le carpe contient plusieurs cartilages, situés sur

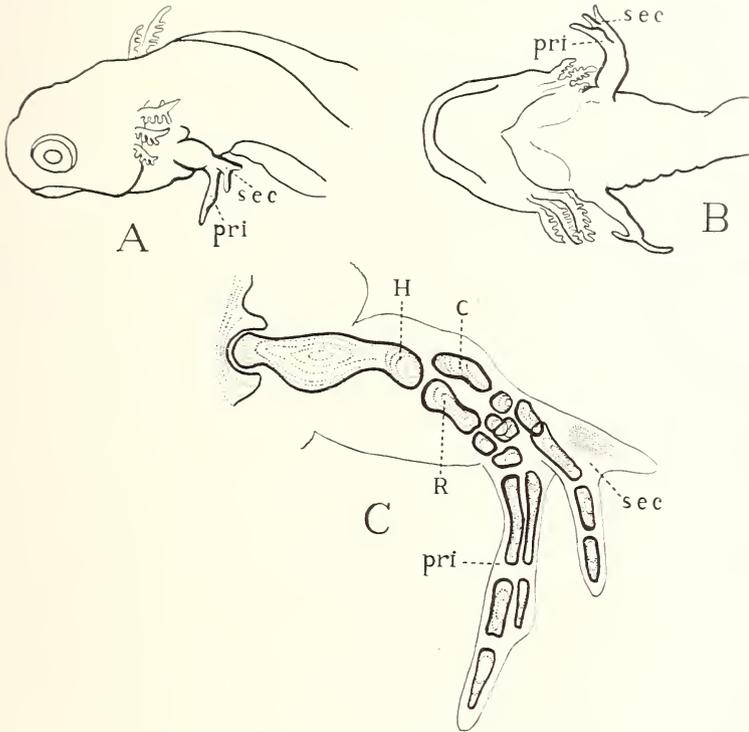


FIG. 31.

A et B = dessins à la chambre claire du n° F VII e.

A = vue latérale; B = vue ventrale; *pri* = composant primaire; *sec* = composant secondaire. (17 ×).

C = reconstruction du squelette du régénérat duplicaturé: *H* = humérus; *C* = cubitus; *R* = radius. (85 ×).

deux plans superposés. Le composant ventral (primaire) a deux doigts, dont le squelette est contenu dans un seul fourreau. Le composant dorsal (secondaire) a deux doigts aussi; l'un est encore mésenchymateux.

*T. cristatus* F IX a. — Opéré le 28 VI 1952, du côté droit, (st. 24). Cinq jours plus tard, il apparaît un bourgeon ventral et

une petite éminence plus dorsale. Les deux proviennent du greffon (fig. 32 A). Le bourgeon pointe ventralement et en direction céphalique (fig. 32 B). Le 22 VII, il est déjà transformé en une petite patte, à deux doigts, dirigée en avant, le pli du coude ventral (fig. 32 C). Il s'agit d'une patte gauche normale, formée du côté

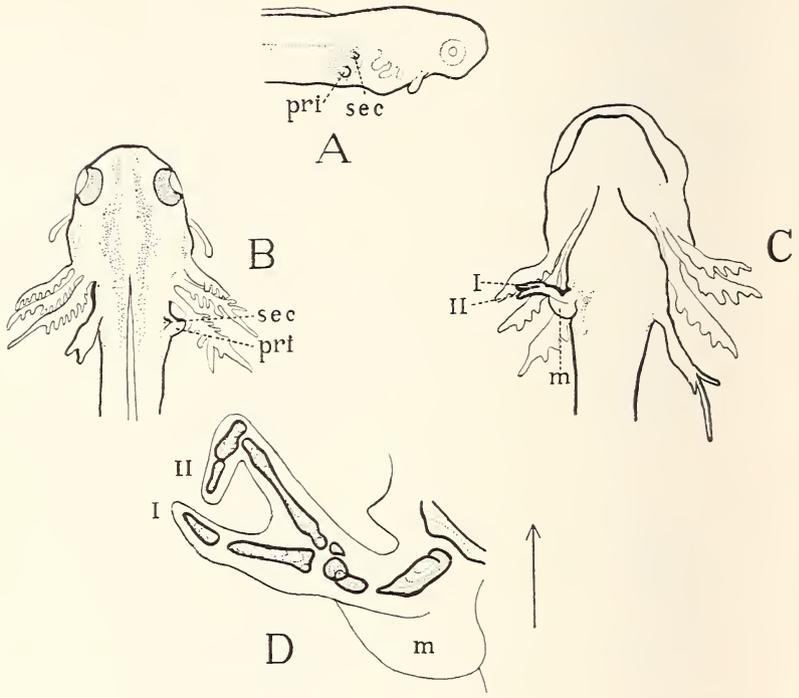


FIG. 32.

A à C = dessins à la chambre claire retraçant l'histoire du n° F IX.a. (17 ×).

A = le 3 VII 1952. *pri* = bourgeon primaire; *sec* = bourgeon secondaire.

En pointillé la greffe colorée au bleu de Nil.

B = le 14 VII 1952. Vue dorsale. Le bourgeon primaire pointe en avant.

C = le 22 VII 1952, vue ventrale. *m* = masse musculaire.

D = reconstruction du squelette. La flèche indique la direction céphalique. (85 ×).

droit. L'animal est fixé le 31 VII 52. L'examen histologique montre un squelette défectueux (fig. 32 D). Il y a un os épais s'articulant vaguement avec la ceinture et se terminant distalement en pointe. Il y a trois os du carpe et deux doigts (I et II). Postérieurement, il y a une grosse masse musculaire, résultant des myotomes trans-

plantés. Sur les coupes, l'éminence dorsale, qui est restée sans évolution, se présente comme un amas de cellules mésenchymateuses, limité du côté du corps par une membrane fibro-conjonctive.

*T. cristatus* K XXV. — Opéré le 3 V 1952, du côté droit (st. 23). Seul le mésoderme dorsal a été transplanté. C'est l'ectoderme de l'hôte qui recouvre le greffon. Le 6 V, le transplant, vu par transparence, occupe la région où se forme normalement l'extrémité;

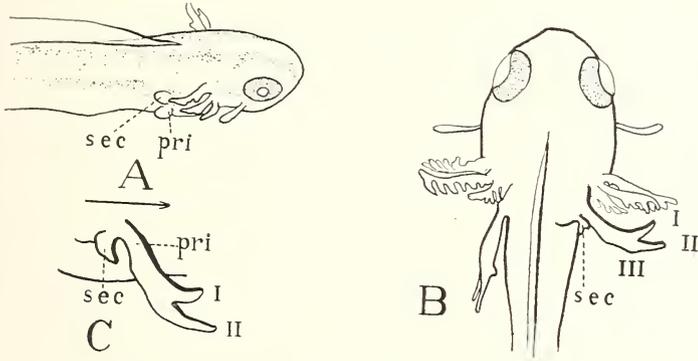


FIG. 33.

Dessin à la chambre claire du n° K XXV. (17 ×).

A = le 9 V 1952: *pri* = primaire; *sec* = secondaire.

B et C = au moment de la fixation; B = vue ventrale; C = vue latérale.

La patte primaire, dirigée en avant, est une patte inversée (la flèche indique la direction céphalique).

le 9 V, il y a déjà deux bourgeons (fig. 33 A). Le résultat final est une patte dirigée latéralement et un peu en avant. Le premier doigt et le pli du coude sont dorsaux. C'est donc une patte gauche inversée, formée du côté droit. A sa base, on distingue le composant secondaire de la duplication, qui est resté rudimentaire (fig. 33 B, C).

2. Avec régénération axiale.

*T. cristatus* K XXIV. — Opéré le 3 V 1952, du côté gauche. Le 6 V, le greffon est situé un peu plus ventralement que d'habitude. Entre le 8 et le 9, apparaissent trois bourgeons, dont le plus dorsal provient de l'hôte et les deux autres du greffon (Fig. 34 A). Le 21 V, on peut encore reconnaître les frontières de la greffe, grâce à la pigmentation. Des deux bourgeons qui en sont issus, l'un évolue en une palette et l'autre reste au stade de cône. Le régénérat axial forme, pendant ce temps, une patte gauche (harmonique).

La fig. 34 B, C, représente le résultat final. Dorsalement, il y a le régénérat axial, qui est une patte gauche normale (fig. 34, *rég.*). Reliée à elle, à la base, se trouve une extrémité provenant du greffon et dont l'asymétrie est obscure (fig. 34 B, C, *pri.*). Son aspect externe montre une torsion que confirme l'examen du

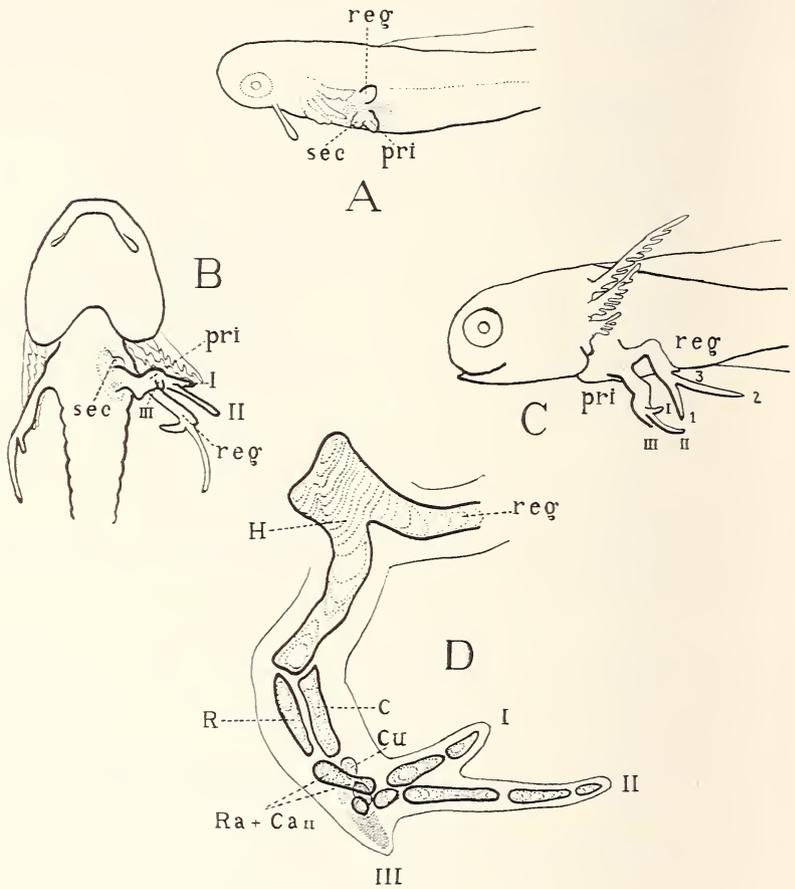


FIG. 34.

A à C = Dessins à la chambre claire du n° K XXIV. (17 ×.)

- A = le 9 V 52: *reg* = bourgeon provenant de l'hôte; *pri* et *sec* = bourgeons primaire et secondaire provenant du greffon (ce dernier en pointillé).  
 B et C = le même au moment de la fixation. B = vue ventrale; C = vue latérale. I, II, III = doigts de la patte primaire; 1, 2, 3 = doigts du régénérat axial de l'hôte.  
 D = reconstruction du squelette de la patte primaire: H = humérus, R = radius, C = cubitus, Ra + Ca II = radial et carpal II soudés; Cu = cubital. (85 ×).

squelette (fig. 34 D). C'était primitivement une patte droite, dirigée latéralement, le premier doigt ventral. Par suite d'une supination, ce doigt est devenu dorsal, tandis que les os du zeugopode ont gardé leur disposition initiale. Le changement de plan se fait au niveau du carpe et se manifeste là, par le croisement des pièces squelettiques. Le second bourgeon est resté, comme dans la plupart

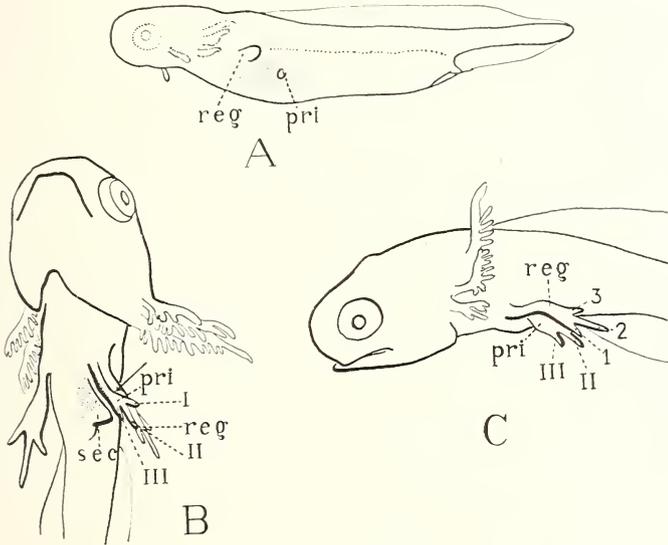


FIG. 35.

Dessins à la chambre claire du n° F II d. (17 X).

A = aspect de l'embryon le 13 VI 1952; *pri* = bourgeon primaire provenant du greffon; *reg* = bourgeon, régénérat de l'hôte. En pointillé la greffe colorée au bleu de Nil.

B et C = résultat final. B = vue ventro-latérale; C = vue latérale; *reg* = régénérat de l'hôte avec les doigts 1, 2 et 3; *pri* = patte primaire provenant du greffon, avec les doigts I, II et III; *sec* = cône pigmenté, représentant le bourgeon secondaire du greffon, resté non évolué.

des cas, non évolué; il constitue une petite éminence à la base du composant primaire, fortement pigmentée (fig. 34 B *sec.*). Le cas K XXIV est une « pseudoduplication » dans le sens de BRANDT. La torsion qu'a subie la patte formée par le greffon semble être en relation causale avec l'apparition et l'orientation du régénérat axial, auquel cette patte est reliée (soudure des parties proximales des humérus.).

*T. cristatus* F II d. — Opéré le 7 VI 1952, du côté gauche (st. 22-23). Le greffon est situé un peu ventralement. Le 13 VI, il apparaît un bourgeon axial (fig. 35 A, *rég.*) et, dans le transplant, un petit bourgeon qui se dédouble par la suite. Le régénérat axial se développe rapidement en une patte gauche normale. Des deux bourgeons formés par la greffe, le plus ventral (secondaire) reste involué, prenant l'aspect d'un cône pigmenté. L'autre (primaire) forme une patte gauche, *i n v e r t i e*, avec le pli du coude et le premier doigt dorso-antérieurs (fig. 35 B, C). Cette extrémité s'agence avec le régénérat axial en une pseudoduplication. Chacune des pattes est l'image de l'autre dans un miroir.

Il y aurait à ce résultat trois explications possibles: 1° l'extrémité primaire, formée par le greffon, aurait subi une rotation d'environ 120° pour recouvrer sa situation harmonique. De patte droite normale qu'elle était, elle serait devenue une patte gauche invertie. 2° Nous serions en présence d'une réaction de la zone hétérotopique limite B, qui donne des pattes de latéralité conforme au côté du corps, mais *i n v e r t i e s*. Contre cette hypothèse, il y a le fait qu'il s'est formé un second bourgeon (*sec.*), ce qui indique plutôt une réaction de la zone C. 3° Le régénérat axial, apparu plus tôt, aurait imposé au bourgeon primaire du greffon une asymétrie en miroir sur la sienne. En d'autres termes, la rotation régulatrice indiquée sous 1 résulterait, non pas d'une tendance propre du bourgeon primaire à reprendre la position harmonique, mais serait l'effet d'une action polarisante, exercée par le régénérat axial.

Cette dernière possibilité serait en accord avec les vues de WILHELMI (1922) qui admet entre deux bourgeons une interaction ayant pour résultat l'énantiomorphisme. TAKAYA (1934-1937) fait à la théorie de WILHELMI une restriction importante. L'image en miroir ne serait pas due à une interaction précoce entre deux ébauches voisines, mais à une régulation secondaire, résultant de la fusion des parties squelettiques. Sans nier toute interaction entre bourgeons d'origine différente, c'est à la première de ces trois hypothèses que je donnerai la préférence. L'action du régénérat axial — s'il y en a une — serait de nature purement mécanique et se ferait sentir à des stades plus avancés du développement. Cette action devient manifeste si on laisse en place le matériel mésodermique formateur de membre et qu'on pose simplement la greffe dessus.

*T. cristatus* F XIII b. — Opéré le 1<sup>er</sup> VII 1952, du côté gauche (donneur=stade 23; hôte=stade 22). Seul, l'ectoderme de l'ébauche de l'hôte a été enlevé. Le greffon glisse un peu en direction ventrale.

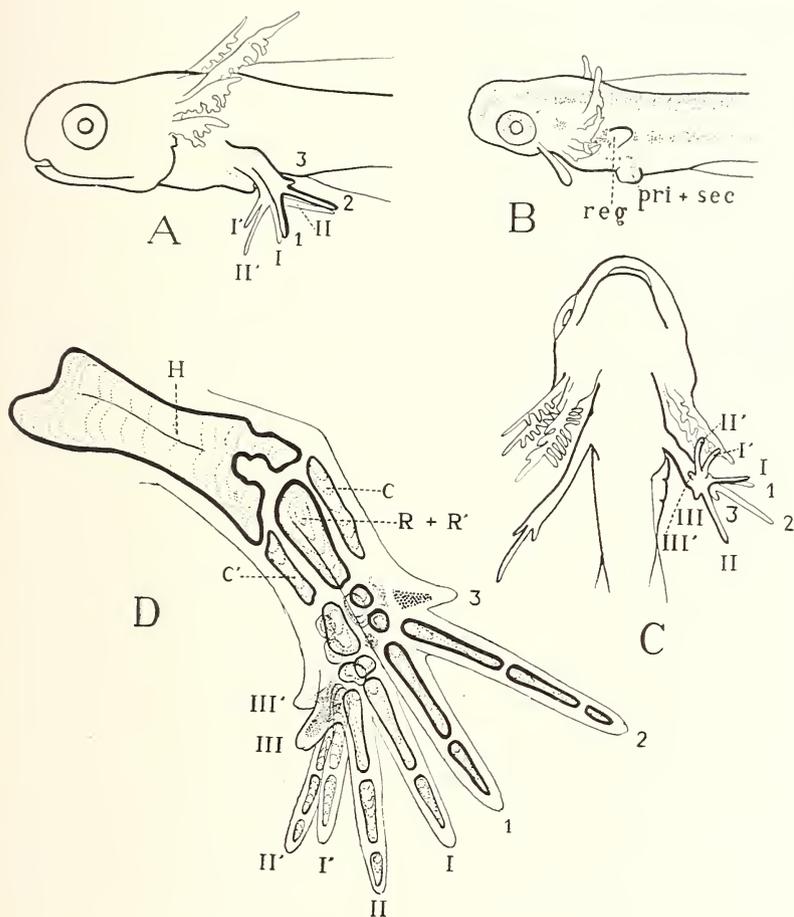


FIG. 36.

A-C = dessins à la chambre claire du n° F XIII b. (17 ×).

B = le 14 VII 1952: *reg* = bourgeon régénérant de l'hôte; *pri + sec* = double bourgeon provenant du greffon.

A = au moment de la fixation, vue latérale; C = vue ventrale: 1, 2, 3 = doigts de la patte régénérée de l'hôte; I, II, III = doigts de la patte primaire provenant du greffon; I', II', III' = ceux de la patte secondaire.

D = reconstruction du squelette (85 ×): *H* = double humérus; *C* = cubitus du régénérat de l'hôte; *C'* = cubitus des régénérats du greffon; *R + R'* = double radius.

Le 14 VII, il se forme un bourgeon dorsal (fig. 36 B, *reg.*) provenant de l'hôte et montrant l'orientation postérodorsale d'un rudiment harmonique, tandis que, ventralement, il y a un bourgeon provenant du greffon. Ce bourgeon est épais, laissant prévoir un éventuel dédoublement, et pointe en direction latérale (fig. 36 B *pri + sec.*).

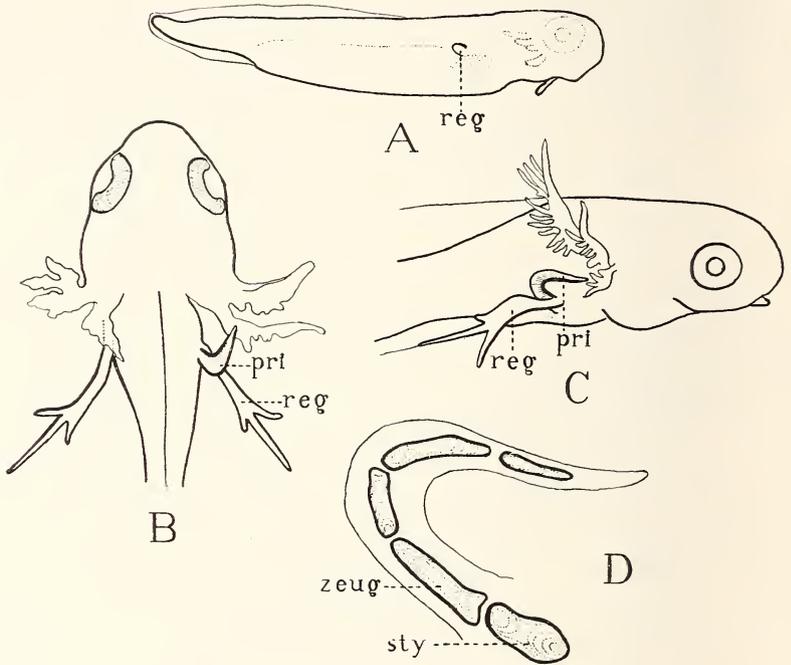


FIG. 37.

Dessins à la chambre claire du n° F VI d. (17 ×).

- A = le 29 VI 1952: *reg* = bourgeon régénérant de l'hôte. En pointillé la greffe colorée au bleu de Nil.  
 B et C = aspect de l'animal au moment de la fixation: B = vue dorsale;  
 C = vue latérale; *pri* = formation hypotypique provenant du greffon.  
 D = reconstruction du squelette interne de cette formation: *sty* = stylopode,  
*zeug* = zeugopode. (85 ×).

Par la suite, ces deux bourgeons, celui de l'hôte et celui du greffon, se soudent, de sorte que le résultat final est une patte triplicaturée (fig. 36, A). C'est en réalité une pseudotriplicature, puisque seul le composant dorsal provient de l'hôte et que les deux autres prennent leur origine sur le greffon. Comme le montre le squelette interne (fig. 36 D), il s'agit d'une triplicature radiale. La ceinture est

normale; l'humérus est large et aplati; il a deux épiphyses distales séparées. Un gros radius et deux cubitus forment le zeugopode. Il y a plusieurs os du carpe situés dans différents plans. Les premiers et seconds doigts de chacune des trois mains ont un squelette parfait, tandis que les troisièmes sont encore remplis de mésenchyme dense (procartilage). Ceci est en accord avec le stade auquel se trouvait la larve au moment de la fixation (st. 47 de GLUCKSOHN). Le composant dorsal (*rég.*) est une patte gauche normale, un peu décalée en arrière. Le composant médian est en miroir sur le précédent et le composant ventral en miroir sur le médian.

#### b) *Formations hypotypiques.*

Il s'agit en général d'une morphogenèse défectueuse du greffon. Les bourgeons de l'hôte ne donnent que très rarement des pattes hypotypiques. Toutes ces formations présentent des caractères communs. Ce sont des appendices crochus ou filiformes, contenant parfois des pièces squelettiques. Je ne décrirai qu'un de ces cas, pouvant servir d'exemple.

*T. cristatus* F VI d. — Opéré le 24 VI 1952, du côté droit (st. 22). Le greffon occupe bien la place du disque formateur du membre. Mais le 29 VI, il apparaît au-dessus de lui un bourgeon provenant de l'hôte (fig. 37 A, *rég.*). Ce bourgeon forme une patte droite normale, tandis que le greffon donne plus tard naissance à un cône, puis à une palette qui ne présente aucune indication de doigts. Au moment de la fixation, il y a donc un régénérat axial et la formation hypotypique provenant du greffon (fig. 37 B, C). Celle-ci est une patte atypique, à un seul doigt. Elle se dirige néanmoins en avant et son pli du coude est ventral. Sa latéralité est donc inverse de celle du côté du corps où elle a pris naissance. Son squelette, qui n'est pas en rapport avec la ceinture scapulaire, est constitué par une seule rangée d'os longs (fig. 37 D).

#### c) *Bourgeons.*

Leur étude est aussi intéressante que celle des formations hypotypiques, car elle corrobore les résultats acquis sur les pattes complètes. Même quand la morphogenèse s'arrête précocement, les rudiments formés manifestent les caractéristiques d'asymétrie

de la région du territoire qui leur a donné naissance. En voici un exemple:

*T. cristatus* F XI c. — Opéré le 30 VI 1952, côté gauche (st. 22). Le 3 VII il y a sur le greffon deux bourgeons, dirigés en avant

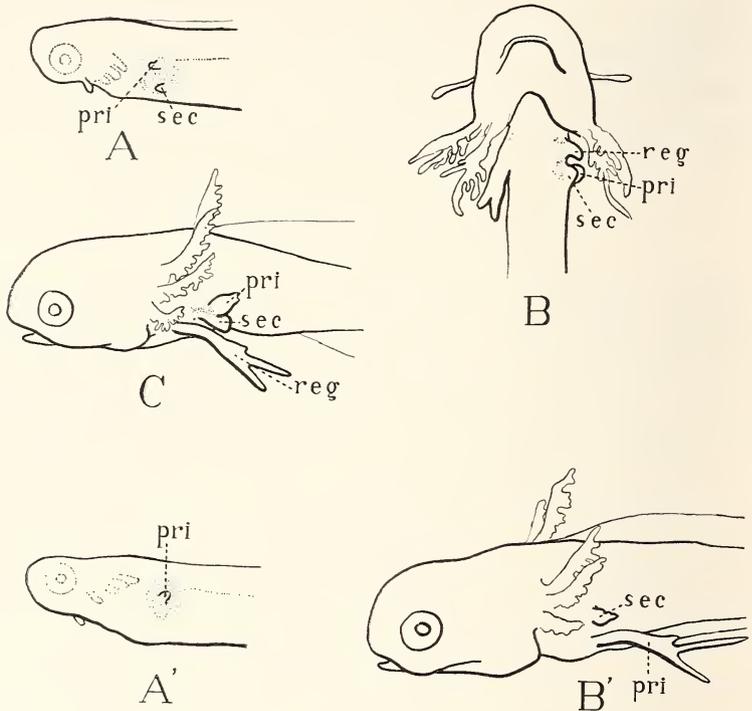


FIG. 38.

A, B et C = dessins à la chambre claire montrant l'évolution du n° F XI c. (17×).

A = le 3 VII 1952: en pointillé la région colorée au bleu de Nil; *pri* et *sec* = les 2 bourgeons provenant de la greffe.

B = le 14 VII 1952. Vue ventrale. En avant des 2 bourgeons provenant du greffon, il s'en est formé un troisième (= *reg*) qui est un régénérat de l'hôte.

C = le même, vu de profil au moment de la fixation.

A' et B' = dessins à la chambre claire du n° F VII c (transpl. hétéropl. dd. ap. de la zone C).

A' = le 29 VI 1952: *pri* = bourgeon primaire provenant de la greffe (cette dernière en pointillé); B' = état final: *pri* = patte primaire; *sec* = bourgeon secondaire non évolué.

(fig. 38 A). Par la suite, un troisième bourgeon se forme, en dehors du transplant, ventralement et en direction céphalique. C'est un régénérat de l'hôte, comme l'indique d'ailleurs son orientation

postérodorsale (fig. 38 B). Lui seul se développe et donne une patte gauche (harmonique). Les deux autres bourgeons restent sans évoluer (fig. 38 C). Le supérieur (*pri.*) présente un début de palette puis régresse et se soude au secondaire. L'examen histologique montre qu'une certaine morphogenèse interne s'est opérée dans le primaire. Il y a un petit cartilage sphérique et, distalement, un autre plus épais et allongé. Le bourgeon secondaire est rempli de conjonctif.

d) *Transplantations hétéropleurales, dorso-dorsales, antéro-postérieures.*

Ici la zone C du côté droit est transplantée sur le côté gauche du corps. Par conséquent, l'extrémité primaire qui se forme doit être harmonique, puisque l'axe antéro-postérieur du greffon est inversé. C'est ce qu'on obtient en effet.

*T. cristatus* F VII c. — Opéré le 25 VI 1952 (st. 22-23); transpl. hétéropl. dd. ap. Le 29 VI, il se forme sur le greffon un bourgeon (*pri.*) qui pointe en direction postéro-dorsale (fig. 38 A'). Plus tard, il y a apparition d'un bourgeon secondaire qui reste involué. Au moment de la fixation, l'animal a une patte gauche normale (harmonique) et dorsalement on aperçoit les vestiges du bourgeon secondaire régressé (fig. 38 B'). L'examen histologique montre un squelette normal pour le membre primaire et une condensation mésenchymateuse, partiellement enkystée, à l'emplacement du bourgeon secondaire.

On pourrait objecter que la patte harmonique formée résulte d'une régénération de l'hôte. Mais contre cette interprétation, il y a toute l'histoire du développement du F VII c. Le bourgeon s'est formé au milieu du greffon tandis que les régénérats de l'hôte prennent toujours naissance à côté. De plus, il s'est dédoublé par la suite, ce qui n'arrive jamais aux régénérats normaux. Il s'agit donc bien d'une patte duplicaturée dont le composant secondaire a régressé et dont le primaire a gardé les caractères de symétrie de la zone C du côté droit qui était à son origine.

#### 4. CONCLUSIONS.

1. Lorsque seul le greffon forme un bourgeon, celui-ci présente une duplication donnant une patte primaire, de latéralité inverse

et une ébauche secondaire en miroir. On a ainsi le résultat typique inhérent à la zone C transplantée, reconnaissable même si le développement ne dépasse pas le stade de bourgeon.

2. Des deux bourgeons formés, l'un peut rester rudimentaire ou disparaître (généralement le secondaire).

3. Lorsqu'il y a, en même temps, régénération du territoire portegreffe, celle-ci aboutit à une patte simple, de latéralité normale. Des deux bourgeons formés par le transplant, l'un régresse généralement; l'autre est plus ou moins transformé par suite de ses relations mécaniques et topographiques avec la patte axiale. Ces interactions sont surtout marquées lors des transplantations embryonnaires.

## CHAPITRE IV

### PROBLÈMES RELATIFS A L'ORGANOGENÈSE DE LA PATTE

#### 1. *L'étendue du territoire « patte » chez l'embryon.*

La seule étude systématique connue est celle de BALINSKY (1933). Au moyen de l'induction hétérogénétique, cet auteur a montré que le territoire « patte » s'étend sur tout le flanc de l'embryon, entre les extrémités antérieure et postérieure. En avant du membre antérieur, même à son voisinage immédiat, il n'y a jamais d'induction. Le territoire « patte » semble absent de cette région, ou, du moins, complètement inhibé dans l'extériorisation de ses potentialités morphogènes.

La compétence des tissus du flanc diminue d'avant en arrière, comme le montre l'abaissement progressif du taux des inductions. Il y a un gradient céphalo-caudal d'activité morphogénétique dont le point maximum se situe, non pas immédiatement en arrière de l'extrémité antérieure, mais deux segments plus loin (6<sup>e</sup> et 7<sup>e</sup> segm.). Il diminue ensuite, pour se relever brusquement au voisinage de la patte postérieure; mais alors, les pattes induites sont toutes postérieures.

La région dorsale, par rapport au membre antérieur, n'a pas

été explorée. Cette région pourtant semble posséder des propriétés morphogénétiques analogues, comme l'indique une expérience récente de FAUTREZ (1951). Cet auteur supprime à de jeunes neurulas de *T. taeniatus* la plaque neurale et la corde sous-jacente au niveau de la partie antérieure de la moelle épinière présomptive. Il couvre ensuite la plaie avec de l'épiblaste pris dans le flanc d'un autre embryon du même âge. Au moment où apparaissent les rudiments des extrémités antérieures, il y a, d o r s a l e m e n t, formation d'un ou de deux membres surnuméraires symétriques. Ce résultat confirme les expériences analogues, moins concluantes toutefois, faites par POLEZAJEV (1945), en utilisant la même méthode, mais sur des embryons plus âgés.

Dans mes expériences de transplantation, cette région a montré une aptitude indubitable à former un membre. Je laisse de côté, pour le moment, les questions concernant le matériel formateur, le mécanisme de l'induction et les relations de symétrie. Un fait est certain: le territoire «patte» de l'embryon de *T. cristatus* s'étend, comme chez la larve et chez l'adulte, aussi sur le dos et, probablement, jusqu'au voisinage de la ligne médio-dorsale.

## 2. *Transplantation du territoire embryonnaire.*

La transplantation de l'ébauche prospective du membre a fait l'objet de nombreuses publications de HARRISON, NICHOLAS, DETWILLER, SWETT, etc. Les résultats en sont trop connus pour être rapportés ici (revues de KORSCHULT, 1927, MANGOLD, 1929, R. MAY, 1932, SWETT, 1937 *b*). En revanche, les régions du territoire embryonnaire situées en dehors de l'ébauche normale n'ont été que peu étudiées.

SWETT et WALLACE (1941) suppriment l'ébauche normale et la laissent se reconstituer à partir d'éléments périphériques. Ces «ébauches de remplacement», greffées sur le flanc d'autres embryons, se comportent comme des ébauches normales. Seule la polarisation définitive de l'axe dorso-ventral est plus tardive. Il semble donc que, sur ce point particulier, les cellules qui remplacent le disque formateur du membre soient moins déterminées que celles qui édifient l'extrémité normale.

Les autres expériences concernent toutes la région du flanc. Celles de POLEZAJEV (1936 *a*, 1938 *a*, 1939, 1950) sont fort inté-

ressantes et j'aurai l'occasion d'y revenir. En greffant le matériel du flanc en diverses positions, avec ou sans inducteur (placode olfactive), cet auteur obtient la formation de membres. Il semble donc que, dans certaines conditions favorables, la région du flanc soit capable de former une patte, même après transplantation. Malheureusement, dans ses courtes notes, POLEZAJEV indique rarement s'il s'agit de régénérats de l'hôte ou de régénérats du greffon. Quant à l'orientation des pattes, si importante pour reconnaître leur origine, elle n'est jamais spécifiée. Comme les transplantations hétéroplastiques (entre *T. taeniatus* et Axolotl) n'ont donné aucun résultat, il subsiste encore un doute quant à l'origine des pattes formées après greffe de la lame latérale à la place de l'ébauche normale.

TAKAYA (1938 a) a effectué des expériences analogues sur une espèce japonaise, *Triturus (Diemyctylus) pyrrhogaster*. D'après ses résultats, il semble que la région du flanc, transplantée avec un inducteur approprié (pl. olfactive), est capable de former une patte. Cette région garde, dans son nouvel emplacement, sa symétrie prospective initiale.

Enfin, dans mes propres expériences, la simple transplantation de la partie dorsale du territoire à la place de l'ébauche normale, préalablement extirpée, est accompagnée de la formation d'une patte au dépens du greffon. Cette extrémité s'est formée par *autodifférenciation*, en l'absence de tout inducteur visible, tel que placode olfactive, vésicule otique, etc.

On peut donc conclure que les différentes parties du territoire « patte » embryonnaire, tant celles qui donnent naissance au membre normal que celles qui restent situées en dehors de ce dernier (dos, flanc), conservent après transplantation leurs potentialités morphogènes intrinsèques, leur « compétence » pour former une patte, et les expriment de manière autonome.

### 3. *Explantation et culture in vitro.*

Ces expériences révèlent des possibilités insoupçonnées contenues dans les tissus explantés. Mais l'isolement modifie si profondément les processus embryogéniques habituels que l'interprétation des faits est toujours délicate.

Les recherches les plus anciennes de HOLTFRETER (1931), de

MANGOLD (1937) et de POLEZAJEV (1938) s'adressent surtout à l'ébauche prospective du membre elle-même et traitent de questions concernant le matériel formateur et son induction. Elles seront donc discutées dans les paragraphes suivants. Récemment, POLEZAJEV (1950) a étudié les potentialités morphogènes du flanc en explantation. Il implante une placode olfactive dans le flanc d'embryons de *T. taeniatus*. Une heure après, il explante cette région avec l'inducteur et cultive le morceau (endoderme, plaque latérale, ectoderme, placode olfactive) pendant 9 à 10 jours. L'explantat se gonfle, devient kystique, et forme lentement des organes viscéraux et une extrémité. Ceci, en l'absence complète de musculature axiale, de nerfs, de cellules pigmentaires, de chorion. La plaque latérale et l'épiderme convenablement activés ont suffi pour qu'un membre se produise.

Les brillantes recherches de WILDE jr. (1950, 1952a) ont permis, grâce à un milieu nutritif approprié, de prolonger la survie d'un explantat pendant 20 jours et plus. Cet auteur réalise ainsi une véritable culture « organotypique » de l'ébauche du membre. Si certaines conditions, telles que la couverture complète de l'explantat par l'épithélium, sont assurées, la différenciation du membre se poursuit assez longtemps *in vitro*.

Le territoire embryonnaire de patte — tant celui qui forme le membre normal, que celui qui reste en dehors — est donc capable d'autodifférenciation, même isolé du corps de l'embryon.

#### 4. *Le matériel formateur des extrémités et sa détermination.*

Le rudiment du membre résulte d'un soulèvement local de la somatopleure et d'un épaissement subséquent de l'ectoderme. L'éminence mésodermique se détache bientôt de la plaque latérale qui lui a donné naissance et, couverte d'ectoderme pluristratifié, forme le bourgeon de l'extrémité. Tout le développement ultérieur se fait à partir de ces deux éléments: ectoderme et mésoderme latéral. On s'est demandé lequel des deux composants du bourgeon constitue sa partie essentielle, « déterminante » ? Ce problème est à l'origine d'une longue controverse dont le rappel sortirait du cadre de ce travail (cf. Revues de MANGOLD, 1929, BALINSKY, 1931, SPEMANN, 1936, POLEZAJEV, 1935b, etc.). Il est maintenant établi que c'est au mésoderme que revient la part déterminante

du processus<sup>1</sup>. L'ectoderme, bien qu'indispensable à l'achèvement de la structure du membre joue un rôle sinon passif du moins peu spécifique.

Qu'en est-il des autres régions du territoire? Les extrémités surnuméraires induites au niveau du flanc se forment d'une manière un peu différente. Ce n'est plus une élévation de la somatopleure qui donne la composante mésenchymateuse du bourgeon; ce sont des éléments du mésenchyme libre qui viennent s'accumuler autour de l'inducteur (BALINSKY, 1933, 1937a; POLEZAJEV, 1936a). Mais comme ces cellules mésenchymateuses proviennent de l'effritement de la somatopleure, il en résulte que les deux processus sont équivalents.

L'origine strictement locale du matériel formant les extrémités surnuméraires a été prouvée par BALINSKY (1929). Ce n'est pas que l'inducteur ne puisse attirer, dans certains cas, des éléments plus éloignés, notamment ceux du disque formateur du membre. Mais ces éléments ne produisent alors que de petits cartilages atypiques, de nature probablement scapulaire, sans connexion directe avec l'extrémité induite.

Dans mes expériences, comparées à celles de BALINSKY, la patte surnuméraire se forme à partir d'un matériel beaucoup plus dorsal. Je rappelle ici la composition du greffon: ectoderme, somites de la région brachiale, mésenchyme lâche. La portion de l'ébauche pronéphrétique, incluse dans le transplant, est sans doute insignifiante, puisque, dans aucun cas, il ne s'est formé de canalicules pronéphrétiques au lieu d'implantation. D'autre part, il est à remarquer que la somatopleure, qui fournit habituellement le matériel mésodermique des membres, est ici absente.

L'ectoderme étant exclu, il n'y a donc que les somites et le mésenchyme lâche qui puissent former les extrémités.

J'ai déjà fait mention des expériences de FAUTREZ (1951) sur les jeunes neurulas de *T. taeniatus* (p. 379). Les membres surnuméraires qu'il obtient ne sont pas situés latéralement par rapport au membre normal, comme tous ceux obtenus par BALINSKY, FILATOW, GLICK, etc. mais d o r s a l e m e n t. Ces extrémités sont harmoniques, à en juger par la figure que donne l'auteur.

<sup>1</sup> « Bei Urodelen das Mesenchym die Fähigkeit hat, die Form einer Extremität in hohem Masse allein zu bestimmen. » (ROTMANN, 1931.)

Leur localisation, coïncidant apparemment avec la zone C du territoire de *T. cristatus*, m'a amené à étudier le cas de plus près, et à répéter l'expérience sur d'autres espèces de Tritons (résultats non publiés). Tandis que sur une espèce très voisine de *T. taeniatus*, *T. palmatus (helveticus)*, j'ai pu confirmer les résultats de FAUTREZ, je n'y ai pas réussi avec les jeunes neurulas de *T. cristatus* et *T. alpestris*. Toutefois, dans ces deux derniers cas, le nombre d'opérations effectuées n'est pas suffisant pour exclure définitivement la possibilité d'une semblable réaction.

Les éléments qui donnent naissance à ces membres surnuméraires proviennent sans doute du territoire patte de l'hôte. J'ai pu rejeter l'objection éventuelle d'une transplantation fortuite, avec l'ectoderme, d'éléments mésenchymateux ayant la compétence « patte », en utilisant pour la couverture de la plaie de l'épiblaste tout à fait ventral et antérieur (FAUTREZ transplantait de l'épiblaste du flanc). Il ne reste donc qu'une explication possible: ce sont les tissus situés dorsalement par rapport au membre présomptif qui ont donné naissance à l'extrémité surnuméraire. Quant au mécanisme de la production de ces pattes, il reste encore obscur.

En définitive, le matériel actif du territoire « patte » comprend chez l'embryon *a*) la lame latérale (somatopleure) et *b*) des tissus dorsaux (myotomes, mésenchyme lâche). C'est le mésenchyme lâche qui me semble la partie la plus active morphogénétiquement, sans que je puisse nier pour autant la compétence d'autres tissus, notamment celle des myotomes.

##### 5. *L'induction embryonnaire du membre.*

L'induction de l'extrémité normale diffère de celle d'autres organes en ceci qu'on ne peut pas mettre en évidence un inducteur particulier (BALINSKY, 1925; NEEDHAM, 1942). Le développement du membre semble, en grande partie du moins, indépendant de tout organe ou tissu avoisinant (myotomes, chorde, tube neural, crête ganglionnaire, nerfs périphériques et vaisseaux sanguins, endoderme, pronéphros, etc.). On a essayé de démontrer l'influence de ces organes, mais sans grand succès. Il s'agit en général d'effets favorisants (pronéphros: HARRISON, 1915-1918, POLEZAJEV, 1939; crête ganglionnaire: MANGOLD, 1937) ou inhibiteurs (bran-

chies: WILDE, 1950*b*, 1952*a*, *b*; chorde ? : FAUTREZ, 1951), mais d'une importance secondaire. Il n'y a pas d'expérience cruciale localisant le centre inducteur du membre dans l'un ou l'autre de ces organes. On peut se demander avec NIEUWKOOP (1946) si cette activation n'appartient pas à l'ensemble des organes symétriques, ou rechercher comme HARRISON les causes de la détermination du membre dans le matériel mésoblastique, formateur de l'extrémité, lui-même.

On sait que la ségrégation de ce matériel se fait déjà au stade de jeune gastrula. En ce qui concerne sa détermination, les récentes recherches de NIEUWKOOP ont apporté quelque lumière. Cet auteur extirpe tout l'endoderme de jeunes neurulas de Triton (cf. MANGOLD, 1936). L'ectoderme vient alors en contact avec la partie interne de la plaque latérale. Cette partie interne, pendant le développement normal, repose sur l'endoderme et donne naissance à la splanchnopleure, feuillet péritonéal mince, avec une rare musculature lisse, point de chromatophores et peu de nerfs. En revanche, si — comme c'est le cas dans l'expérience de NIEUWKOOP — cette splanchnopleure présomptive entre de bonne heure en contact avec l'ectoderme, elle se transforme en somatopleure typique: elle est épaisse, richement innervée par les nerfs spinaux; elle a des muscles striés d'origine myotomiale, des chromatophores, et elle forme des bourgeons de membres antérieurs. Il est à noter que ces extrémités se forment sur le même plan transversal que les extrémités normales, mais, bien entendu, plus ventralement.

Si cette même splanchnopleure présomptive est mise en contact avec un substratum neutre, (embryon vidé de son endoderme et étalé sur une membrane de collodion), elle forme un mince épithélium péritonéal indifférencié.<sup>1</sup>

Faut-il en conclure que l'ectoderme détermine la qualité «patte» du mésoderme de la plaque latérale, ou, en d'autres termes, conformément aux vues de FILATOW, qu'il «l'induit»? Certainement pas. NIEUWKOOP pense que l'ectoderme est simple-

<sup>1</sup> NIEUWKOOP résume ainsi ces faits: «In the independant state, the two layers have the same developmental potencies. In this state where there is no influence of either the ectoderm or entoderm, they form merely a thin epithelium. Under the influence of the ectoderm, however they differentiate into somatopleures, whereas the entoderm determines them to become splanchnopleures (p. 21).

ment nécessaire pendant cette première période pour permettre au mésoderme d'acquérir un pouvoir de réaction (reactive power de RAVEN) dans le sens « patte ». C'est le mésoderme lui-même qui donne l'impulsion locale pour la formation d'une extrémité. Comment ? Nous ne le savons pas.

Le problème se complique par le fait que la compétence pour former une patte s'étend chez l'embryon à presque toute la lame latérale et même à des tissus mésenchymateux situés dorsalement par rapport au membre présomptif. Mais cette potentialité ne s'extériorise que par induction homéo- ou hétérogénétique, *in situ*, ou par transplantation du matériel compétent, à l'emplacement du membre normal.

La nature de l'induction hétérogénétique a été étudiée par BALINSKY (1937a) et récemment par PERRI (1949, 1951). L'hypothèse ramenant cette influence à un simple traumatisme et à l'inflammation locale est à écarter. L'action de l'inducteur est de nature probablement chimique. Elle se fait par contact direct. Tous les inducteurs n'agissent pas avec la même intensité. Le plus puissant est la placode olfactive. Mais, comme l'a montré BALINSKY, (1937a), ce n'est pas la partie sensorielle (sac olfactif) qui est active, mais le conduit nasal. Ce dernier présente d'ailleurs un index mitotique élevé, double de celui du sac olfactif. BALINSKY interprète ces faits à la lumière de la théorie des gradients de CHILD. Les inducteurs de membres — non spécifiques — agiraient en vertu de leur haute activité métabolique, établissant dans le tissu compétent de nouveaux gradients physiologiques.

PERRI a utilisé comme inducteurs, pour les embryons d'Anoures (*Bufo vulgaris*), des fragments d'embryons, traités aux rayons X. Ces rayons inhibent naturellement l'activité mitotique mais provoquent une cytolysse étendue, avec libération d'acide ribonucléique, qui agirait comme inducteur (cf. NASSONOF, 1936, 1938). L'auteur en accord avec BRACHET, explique ainsi a) le fait que les embryons normaux ne sont pas inducteurs, tandis que ceux irradiés et les hybrides létaux le sont, b) l'action inductrice prépondérante des parties céphaliques, plus riches en acide ribonucléique que les parties caudales.

La simple transplantation (sans inducteur), au niveau de l'ébauche normale, de matériel du flanc ou du dos, ayant la compétence « patte », provoque l'activation de ce matériel et la formation

d'un membre (POLEZAJEV, 1936a; TAKAYA, 1938a, et mes propres expériences). Comment s'opère cette activation ? POLEZAJEV, (1936a) présume l'existence d'un facteur X de détermination qui serait présent indépendamment du mésoderme et de l'ectoderme de l'ébauche elle-même et qui agirait en direction médio-latérale. L'action de ce facteur hypothétique n'a pas pu être mise en évidence par les transplantations hétéroplastiques, entre *T. taeniatus* et Axolotl (POLEZAJEV, 1936a, 1939). POLEZAJEV pense que le facteur X agit mais que la compétence « patte » des tissus du flanc est diminuée chez l'Axolotl.

Il faut rappeler l'expérience de FAUTREZ (1951) déjà mentionnée. Dans ce cas, l'induction des membres surnuméraires est liée à la suppression de la corde, en un endroit déterminé et à un stade donné du développement. FAUTREZ pense que le matériel mésenchymateux dorsal posséderait une certaine capacité intrinsèque de former un membre, mais que cette capacité serait normalement inhibée par le système des organes axiaux médio-dorsaux. L'extirpation de ce système inhibiteur libérerait les potentialités du matériel mésoblastique en question et lui permettrait de former, après intervention précoce, un membre bien différencié (FAUTREZ, 1951) ou, après intervention tardive, un membre rudimentaire (POLEZAJEV, 1945).

On ne peut pas, en principe, nier l'existence éventuelle d'une inhibition de cette sorte. WILDE (1950, 1952a, b) vient de mettre en évidence une action analogue, provenant de la région branchiale, et qui s'exerce sur l'ébauche du membre même. Cette inhibition se manifeste aussi bien *in vivo* qu'*in vitro* et, dans ce dernier cas, même à distance. Il suffit que les deux ébauches (membre et branchies) se développent dans la même goutte du milieu de culture, pour que, malgré la solution de continuité tissulaire, l'effet inhibiteur se fasse sentir. D'ailleurs, cette inhibition se trouve contrebalancée par l'effet stimulateur qu'exerce sur le bourgeon de membre le tissu péribranchial.<sup>1</sup>

La façon dont la patte est induite reste encore obscure. Néanmoins, un fait ressort de mes expériences et de celles de POLEZAJEV :

<sup>1</sup> WILDE (1952 a) dit notamment: « Stimulatory influences appear to be a property of the flanc next to the limb, and regulatory effects to be associated with the development rate of the next more anterior external organs, the gills » (p. 138).

une partie quelconque du territoire patte de l'embryon, transplantée à cet endroit privilégié qu'est le lieu de formation du membre normal, se différencie en extrémité, probablement sous l'influence des mêmes facteurs qui déterminent, d'habitude, l'apparition de la patte axiale. Ces facteurs existent donc aussi en dehors de l'ébauche normale et peuvent agir à des stades avancés du développement (stade bourgeon caudal).

#### 6. *Le facteur « temps » et la « compétence » des tissus.*

Les membres antérieur et postérieur des Urodèles se forment chacun à un moment donné du développement embryonnaire. Les bourgeons d'extrémités surnuméraires, induits au niveau du flanc, apparaissent tous après celui de la patte antérieure et avant celui de la patte postérieure. Comme le précise BALINSKY (1937b): « Die Zeit des Erscheinens der Extremität in jedem Segment ist Funktion (geradlinige) der Situation dieses Segmentes innerhalb des Körperseitensystems » (p. 254). Il y aurait donc pour BALINSKY un « stade critique » pendant lequel l'inducteur, indépendamment du temps de son implantation, évoquerait les compétences des tissus du flanc. Ce « stade critique » se propagerait d'avant en arrière, à la manière d'une onde; les potentialités formatrices de membres atteindraient, pour chaque segment, un maximum (pattes complètes) à un stade donné, puis diminueraient progressivement (induction de structures de plus en plus atypiques) pour disparaître enfin.

L'incapacité de la placode olfactive à induire une patte, après le stade 46 de HARRISON, est interprétée par BALINSKY comme un changement de la réactivité du matériel du flanc: « ... die Eigenschaften des Materials des Seitengebietes von welchen die Fähigkeit zur Bildung von induzierten Extremitäten abhängt, verändert sich mit der Zeit so, dass sie die Extremitäteninduktion nur auf bestimmten Etappen der Entwicklung dieses Materials ermöglichen » (1937b). D'après BALINSKY, il y aurait, en effet, au niveau du flanc, deux tendances morphogénétiques: une tendance « patte » et une autre « flanc ». Il considère la période critique comme le moment de dissociation des deux tendances, auparavant liées. Une partie du système réalise l'une, le reste réalise l'autre.

L'action de l'inducteur serait de diriger une tendance vers sa réalisation, dans un système bipotent.<sup>1</sup>

Cette conception dichotomiste des tendances morphogénétiques, et l'interprétation de l'action de l'inducteur qui en découle, ne sont, à mon avis, pas entièrement satisfaisantes. Il est certain que la compétence des tissus du flanc pour former une patte diminue au cours de la vie embryonnaire et larvaire pour n'occuper finalement qu'une aire limitée autour de la base des membres. Mais la région dorsale garde ses potentialités morphogènes tout au long de la vie, comme le montrent mes expériences. Sa différenciation régionale est certes beaucoup plus poussée que ne l'est celle du flanc des embryons, au moment où BALINSKY n'obtient plus d'induction.

Il semble plus logique de rechercher la cause de cette absence de réaction non pas dans la disparition de la compétence « patte », mais dans des modifications physiologiques des tissus du flanc à l'égard d'un inducteur particulier. Il est frappant de constater que le tissu nerveux, qui est l'inducteur le plus puissant pour les adultes, ne l'est pas pour les embryons. D'autre part, les différences de force entre les inducteurs, et le fait que certains d'entre eux sont très actifs pour les Urodèles et médiocrement pour les Anoures (PERRI, 1949, 1951), montrent la complexité du problème.

Pour parler avec certitude de la compétence d'un tissu, il faut prendre en considération: *a)* l'inducteur utilisé; *b)* la période du développement pendant laquelle s'exerce l'induction; *c)* l'espèce animale étudiée.

### 7. *L'influence du système nerveux.*

On peut dire que son rôle a été, dans mes expériences sur embryons, tout à fait secondaire. Les pattes formées par la greffe ont naturellement bénéficié de l'innervation adéquate, fournie par les nerfs spinaux de la région brachiale. Elles étaient parfois fonctionnelles; leur différenciation et leur croissance en ont été favorisées. Mais leur formation ne dépendait pas de la présence

---

<sup>1</sup> « Der Induktor wirkt in der Weise, dass von den zwei für ein Entwicklungssystem möglichen Entwicklungsrichtungen diejenige realisiert wird, welche mit einer höheren Differenzierung verbunden ist. » (BALINSKY, 1937 a.)

des nerfs, puisque les rudiments sont apparus avant que ceux-ci ne pénètrent dans cette région. D'ailleurs, POLEZAJEV (1950) a déjà montré que le territoire « patte » peut former une extrémité en l'absence de nerfs, lorsqu'on le transplante sur le ventre d'embryons ou sur le flanc de jeunes larves. De même, YNTEMA (1949) a observé la régénération, après amputation, des rudiments embryonnaires de membres non innervés.

### 8. Relations de symétrie.

L'ébauche du membre se révèle être, du point de vue de ses axes de symétrie, un système à anisotropie croissante. (HARRISON, 1921, 1925; SWETT, 1937*b*, etc.). La polarisation définitive de ses axes se fait progressivement, suivant un rythme inhérent aux éléments formateurs de l'extrémité. On ne peut ni retarder, ni accélérer cette polarisation, en transplantant ce matériel sur des embryons, respectivement plus jeunes ou plus âgés (SWETT, 1937*a*, 1938*a*).

Les trois axes de symétrie prospective sont déterminés chez l'Amblystome, dans l'ordre suivant: antéro-postérieur, dorso-ventral, médio-latéral. Le premier (ap) l'est déjà au moment même de la ségrégation du matériel formateur de membre, au stade de bouchon vitellin (DETWILER, 1933). Les deux autres se polarisent beaucoup plus tard, et suivant un rythme qui varie d'une espèce à l'autre (SWETT, 1930). Mais auparavant l'ébauche possède déjà une détermination labile de son axe dorso-ventral, comme l'a montré SWETT (1939*b*) en la transplantant sur les myotomes. Ces derniers n'ont pas, comme la région du flanc, la capacité de renverser l'axe dv prospectif de l'ébauche.

Les axes antéro-postérieur et dorso-ventral du Triton sont déterminés très tôt, l'axe dv déjà avant le stade bourgeon caudal, chez *T. taeniatus* (BRANDT, 1924). J'ai fait moi-même quelques expériences de contrôle sur *T. cristatus* (transplantations orthot. hom. dv. ap.) et j'ai pu m'assurer qu'au moment de l'opération les deux axes en question étaient définitivement fixés.

Les travaux de HARRISON, DETWILER, NICHOLAS, SWETT, TAKAYA, etc., ont montré que les tissus du flanc sont capables de renverser l'asymétrie prospective initiale d'une ébauche, en ce qui concerne son axe dv. D'autre part, le tissu péribrachial

polarise ce même axe dans une direction déterminée (NICHOLAS, 1922). C'est la portion dorsale de ce tissu qui est seule effective (SWETT, 1938*b*; TAKAYA, 1938*b*). L'action du tissu dorsal n'est pas limitée à la région péribrachiale, mais s'étend sur les myotomes. D'après SWETT (1938*b*), ces tissus n'exercent aucune influence directrice sur l'axe *dv* de l'ébauche; ils ne sont pas des polarisateurs actifs de cet axe. Mais ils agissent en inhibant d'autres facteurs — capables eux de renverser la polarité — et forment une barrière physique qui permet à la polarité prospective de l'axe *dv* de l'ébauche, encore labilement déterminée, de se manifester et d'atteindre un état irréversible.

Les membres formés par les parties les plus périphériques du territoire sont en général dysharmoniques (BALINSKY, 1927; TAKAYA, 1938*a*, et mes propres expériences). Leur axe *ap* est inverse de celui du corps où ils prennent naissance. Ceci est d'autant plus étrange que cet axe est, depuis longtemps, définitivement fixé pour l'ébauche normale (cf. SWETT, 1930).

Il y a évidemment des exceptions. Les extrémités surnuméraires induites peuvent être parfois harmoniques (BALINSKY, 1927, 1933; CHOI, 1932; TAKAYA, 1938*a*; FAUTREZ, 1951; PERRI 1951) et cette condition apparaît surtout au voisinage du membre normal. La dysharmonie semble donc être l'apanage de la région du flanc et de la région dorsale. En somme, dans le territoire « patte » de l'embryon, le sens de l'axe *ap*, normal à l'intérieur de l'ébauche elle-même et à son voisinage immédiat, est renversé dans les régions plus éloignées qui l'entourent (flanc, dos).

Que se passe-t-il si l'on transplante ces tissus dysharmoniques à l'emplacement de l'ébauche normale ? La polarisation de leur axe *ap* est-elle définitive ou peut-elle changer ? POLEZAJEV (1936*a*) qui, le premier, a tenté l'expérience ne donne malheureusement aucune indication sur l'asymétrie des membres obtenus. TAKAYA (1938*a*), en greffant le matériel de flanc seul (sans inducteur), n'obtient que des membres harmoniques, parfois déficients. Ce sont, sans doute, des régénérats de l'hôte, dont le développement a été troublé par l'implantation d'autres tissus (cf. BRANDT, 1944, 1946). S'il y ajoute une placode olfactive, TAKAYA obtient des membres primitivement dysharmoniques, parfois duplicaturés, mais dont l'orientation se régularise plus tard. Ses chiffres sont d'ailleurs insuffisants pour en tirer une conclusion définitive.

Dans mes expériences, le renversement de l'axe ap prospectif de la zone C de l'embryon, par rapport à celui du corps, et sa polarisation définitive au moment de l'opération sont indiscutables. La greffe orthotopique hom. dd. aa. de cette zone donne des pattes, en grande majorité, dysharmoniques (voir Tableau IV). La régulation de l'orientation, si fréquente dans les expériences de TAKAYA, a été considérablement réduite dans mes propres essais. Quant à la détermination des autres axes, il ne m'est pas permis de conclure, vu le nombre relativement restreint des expériences utilisables. Il semble que la zone C a, au point de vue symétrie, les mêmes caractéristiques chez l'embryon (st. bourgeon caudal jeune) que chez la larve et l'adulte. L'axe ap de cette zone, peut-être, ne se polarise pas aussi précocement que celui de l'ébauche elle-même (zone A), mais, au stade étudié, est déjà irrévocablement déterminé.

### 9. *Duplicature.*

Les formations multiples des extrémités ont donné lieu à une littérature abondante. Je renvoie le lecteur à la récente mise au point de GUYÉNOT (en coll. 1948) et aux revues plus anciennes de CANELLA (1937), de DETWILER (1930), de GRAEPER (1927), etc.

Lors des transplantations d'ébauches de membres embryonnaires, des duplicatures apparaissent d'autant plus fréquemment que la combinaison est dysharmonique dans la position orthotopique ou harmonique dans la position hétérotopique (HARRISON, 1921). Les deux composants du complexe proviennent de l'ébauche transplantée seule, comme l'a prouvé la greffe hétéroplastique (SWETT, 1932).

Les différentes parties du corps ne sont pas également favorables à l'extériorisation de la tendance vers le dédoublement des ébauches transplantées. La région du flanc semble l'être le plus <sup>1</sup>. La tête par contre est un endroit éminemment défavorable pour la duplicature (DETWILER, 1930; SWETT, 1940).

Il semble, à première vue, que le dédoublement d'une patte soit fonction de la qualité et de l'orientation des tissus qui l'entourent (SWETT, 1945). On peut même faire un rapprochement

<sup>1</sup> « ... some force or forces specifically associated with the development of the lateral sheet of body mesoderm and its *axiation* (c'est moi qui souligne, V. K.) ... influence the limb bud to reduplicate. » (DETWILER, 1930.)

entre la capacité de ces tissus de renverser la polarité d'un axe déterminé de façon labile, et leur pouvoir duplicateur. Toutefois SWETT (1940, 1945) pense qu'il faut dissocier ces deux facteurs. A l'appui de sa thèse, il y a le fait que la région céphalique, impropre à la duplication, est encore capable de renverser la polarité des ébauches greffées, tandis que les myotomes, qui inhibent cette inversion, favorisent le dédoublement. Cependant, l'un et l'autre de ces deux facteurs se rencontrent avec un maximum d'intensité dans la région du flanc. Les membres surnuméraires, induits à ce niveau, sont parfois doubles ou multiples (BALINSKY, 1933; GLICK 1931; PERRI, 1951). Ils suivent alors les règles de symétrie mineure de BATESON-HARRISON; de plus, le composant primaire est énantiomorphe à la patte normale la plus proche (PERRI, 1951).

Dans mes expériences, les membres formés, après transplantation de la zone C, ont été constamment dysharmoniques, mais ce n'est que dans la moitié des cas qu'ils ont présenté la duplication qui est si caractéristique chez l'adulte. Il semble que des phénomènes de régulation, notamment la résorption précoce du bourgeon secondaire, soient beaucoup plus marqués chez l'embryon. Pour cette raison, nombre de bourgeons donnent l'impression d'être simples d'emblée.

En résumé:

Dans mes expériences, pour la première fois, une transplantation orthotopique<sup>1</sup>, homopl. d d. a a. a donné naissance à des membres primaires dysharmoniques et à des complexes duplicaturés. Ce résultat n'est pas en contradiction avec les règles de HARRISON; il montre seulement que la partie dorsale du territoire « patte » a des qualités de symétrie et de duplication autres que celles de l'ébauche normale elle-même. La zone C de l'embryon, transplantée à la place de l'ébauche normale, garde ces qualités et ne subit que peu l'influence régulatrice de son nouvel entourage.

*In situ*, cette zone C (région des myotomes brachiaux) exerce aussi une certaine action de dédoublement. DETWILER et MAC LEAN (1940) qui, partant d'un point de vue différent, ont fait l'expérience inverse, (greffe de l'ébauche normale à la place des

<sup>1</sup> Le mot est pris ici au sens de HARRISON.

somites brachiaux), observent l'apparition de bourgeons doubles; mais le duplicatium se résorbe toujours au cours du développement et c'est une patte simple et harmonique (réaction de la zone A) qui se forme.

Je ferai encore quelques remarques à propos des cas où une régénération de l'hôte a eu lieu. Bien que la transplantation ait été orthotopique, hom.dd. aa., une fusion complète des deux ébauches, celle de l'hôte et celle du greffon, dans le sens de HARRISON et de WEISS, est impossible; puisque leurs axes antéro-postérieurs prospectifs n'ont pas la même direction. Chaque bourgeon a donc évolué d'une manière autonome et il s'est formé une pseudoduplicature au lieu d'une patte unique (cas N° K XXIV, F II d, F XIII b, etc.). Le régénérat de l'hôte, plus vigoureux, a gardé son orientation prospective initiale. Par contre, le membre provenant du greffon subit certaines modifications, qui, à mon avis, sont de nature purement mécanique, dues à la soudure plus ou moins complète avec le régénérat axial fonctionnel.

## CHAPITRE V

### DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSIONS

Il a été question, tout au long de ce mémoire, de régénération et d'embryogénèse. En dépit de différences superficielles, les deux processus sont fondamentalement identiques. La régénération des extrémités et leur organogénèse normale expriment — chacune à sa manière — des potentialités inhérentes aux territoires du corps de l'animal. J'espère que mes expériences ont quelque peu contribué à soutenir ce point de vue.

POLEZAJEV (1935*b*, en russe) a fait le premier une comparaison systématique entre le développement embryonnaire des extrémités et leur régénération. Le but principal de son travail était d'établir les points communs entre l'organogénèse du bourgeon embryonnaire et celle du blastème régénérateur. Il reconnut incidemment que le corps de l'embryon, comme celui de l'adulte, constitue un ensemble de territoires harmonieux, relativement autonomes et possédant chacun une tendance morphogénétique déterminée.

Cette tendance reste latente pendant l'ontogénèse normale, sauf à l'endroit où se forme l'organe. Mais on peut la rendre manifeste à n'importe quel stade du développement en employant des méthodes appropriées (inductions).

#### 1. *Induction et réactivité des territoires.*

La régularité avec laquelle on obtient, à partir d'un territoire déterminé, toujours la même structure, en utilisant les inducteurs les plus divers, montre la non-spécificité de l'action des inducteurs, et la haute spécificité de la réaction des tissus.

Chez l'embryon, nous venons de le voir, il y a une gamme d'organes et de tissus qui peuvent agir comme inducteurs hétérogénétiques de patte. Même l'emplacement du membre normal prospectif peut exercer cette stimulation morphogénétique, sans qu'on puisse encore la localiser avec certitude dans un organe donné. Par contre, le tissu nerveux embryonnaire n'a que peu ou pas d'influence inductrice. Son rôle semble se limiter à parfaire la morphogénèse et à rendre les structures fonctionnelles. En revanche, à des stades plus avancés du développement (larve, adulte), ce sont les nerfs qui constituent l'inducteur le plus puissant, et même le seul dont l'efficacité reste indiscutable.

Il y a évidemment les expériences de NASSONOV (1936, 1938), qui obtient des inductions de membres chez l'*Axolotl* au moyen de ligatures, ou en implantant des morceaux de cartilage, de poumon, d'intestin grêle, de branchies, etc. La condition *sine qua non* pour la libération de l'agent inducteur est ici une histolyse locale (cf. PERRI, 1951). D'autre part, BREEDIS (1950) a obtenu aussi des membres surnuméraires par introduction, dans la patte de *Triturus* adultes, de substances carcinogènes<sup>1</sup>. On peut objecter que, dans ces cas, il y a lésion accidentelle de nerfs avec induction subséquente. Et tant qu'on ne démontrera pas, par une étude histologique approfondie, que les nerfs ne sont pas en cause, il subsistera toujours un doute quant à l'efficacité de ces prétendus agents inducteurs.

---

<sup>1</sup> Par contre ROSE et ROSE n'observent aucune influence inductrice ou duplicatrice de la tumeur de Lucké, implantée au voisinage d'un bourgeon de régénération chez *Triturus* (1952). KARCZMAR et BERG (1950) constatent une action inhibitrice des carcinogènes sur la régénération.

Comment agit, au juste, le nerf, nous ne le savons pas. Son action est excitatrice, banale (GUYÉNOT et SCHOTTE) et quantitative (SINGER). J'ai déjà eu l'occasion (p. 24) de mentionner brièvement la théorie de SINGER. Cet auteur constate que la régénération d'une extrémité exige la présence, au niveau de l'amputation, d'un minimum de fibres nerveuses. Ce seuil est plutôt une marge (de quelques centaines de fibres) au-dessus de laquelle il y a régénération à coup sûr: au-dessous de cette marge il y a absence totale et, entre ces deux limites, formation de régénérats, d'autant plus fréquente que le nombre de fibres est plus élevé.

On peut penser soit à une action globale de la totalité des fibres nerveuses présentes au niveau de la plaie (p. ex. la diffusion d'une substance sécrétée par ces fibres et dont la concentration atteindrait un seuil efficace), soit à une action « individuelle » de chaque fibre, activant une ou plusieurs cellules du territoire, de façon plus ou moins directe.

Quoi qu'il en soit, il est évident que la quantité du matériel réacteur, disponible à l'endroit où le nerf exerce son action, est au moins aussi importante que la quantité des fibres nerveuses. Pour qu'il y ait morphogénèse, il faut une certaine quantité de cellules de régénération, car la constitution du blastème se fait, au début, par accumulation d'éléments existant déjà dans le voisinage et non par prolifération locale. POLEZAJEV (1936*b*) a montré que les très jeunes blastèmes transplantés sont incapables de se différencier conformément à leur origine, non pas parce que les cellules qui les constituent sont encore indéterminées (nullipotentes) mais parce qu'elles ne sont pas en quantité suffisante pour assurer une morphogénèse autonome. Alors, tandis qu'un bourgeon unique, isolé de sa base, reste involué<sup>1</sup>, plusieurs bourgeons du même âge, soudés ensemble, produisent l'organe.

On sait, d'autre part, que les parties périphériques du territoire « patte » régénèrent moins fréquemment et plus lentement que le centre du territoire lui-même. Il y a sans doute des facteurs, tels que la vascularisation insuffisante, la position anormale, etc.,

<sup>1</sup> Cependant METTETAL (1939) a obtenu, chez la larve de *Salamandra maculosa*, des différenciations partielles de pattes à partir de très jeunes blastèmes (cône I et II), transplantés, en territoire neutre, sans les tissus de la base.

qui jouent un rôle dans cette diminution progressive de l'intensité régénératrice.

Mais, à mon avis, le facteur principal réside dans la constitution intime de ces zones périphériques. Les cellules morphogénétiquement actives, présentes dans ces régions, ne seraient pas moins aptes à construire une patte que les cellules du membre lui-même, mais seraient en nombre plus réduit par unité de surface. De là, l'extrême lenteur d'évolution des régénérats les plus périphériques et, éventuellement, une plus grande demande en fibres nerveuses pour assurer leur induction.

Suivant cette hypothèse, tous les éléments actifs d'un territoire (ou d'un seul champ) auraient la même force morphogénétique. Leur nombre seulement irait en décroissant vers la périphérie, rendant ainsi la réalisation de la structure spécifique du territoire de plus en plus difficile.

## 2. *Relations de symétrie et duplication.*

Le membre est un organe présentant une asymétrie manifeste, dont il serait naturel de rechercher l'origine au cours du développement embryonnaire. On pourrait supposer, par exemple, qu'elle est déterminée par un agent extérieur au matériel formateur du membre ou qu'elle résulte d'une hétérogénéité fondamentale de l'ébauche elle-même. C'est la seconde hypothèse qui semble le plus en accord avec les faits. Bien que nos moyens actuels d'investigation n'aient pas permis de rendre visible l'anisotropie structurale du disque formateur du membre<sup>1</sup>, les expériences de l'école de HARRISON montrent qu'elle existe sous forme dynamique, même dans une ébauche histologiquement et cytologiquement homogène.

Cette anisotropie est progressive. D'un état d'isotropie totale hypothétique (Swett, 1937*b*) il y a passage à un état unipolaire, puis bipolaire, etc. Le moment de passage, d'un état à l'autre,

<sup>1</sup> HARRISON, ASTBURY et RUDALL (1940) ont essayé en vain de mettre en évidence cette hétérogénéité moléculaire fondamentale des tissus embryonnaires par les images de diffraction des rayons X. Cependant, remarque HARRISON (1940), cet échec ne constitue pas un argument contre l'existence de cette hétérogénéité. La structure et la composition de l'œuf est si complexe, qu'elle peut masquer l'image primitive.

correspond à la polarisation définitive d'un des axes prospectifs du membre. L'analogie du processus avec ce qui se passe dans un liquide à l'état paracrystallin est frappante. Là aussi l'orientation moléculaire se fait d'abord suivant une des coordonnées de l'espace, puis dans l'autre, etc. Cette analogie est plus qu'apparente puisque l'état paracrystallin existe dans les cellules vivantes (NEEDHAM, 1942).

Comment se fait-il alors que le cytoplasme, même dans un organe parfaitement polarisé, tel qu'une patte, garde sa configuration moléculaire spécifique ? HARRISON (1945) fait remarquer que si l'activité du protoplasme consiste surtout à fabriquer des enzymes, souvent très différents, le protoplasme lui, reste toujours semblable à lui-même. Les différentes structures sont des produits du protoplasme original, plutôt que le résultat de sa transformation *in toto*.

Une preuve indirecte de l'anisotropie des tissus du membre a été donnée récemment par UMANSKY, TKATSCH et KOUKOKOTSCHOFF (1951). Une manchette de peau saine, greffée sur un membre irradié (donc incapable de régénération) suffit à produire une patte. Si cette manchette est normalement orientée ou retournée de 180°, les régénérats sont parfaitement constitués. Si, par contre, on lui fait faire une rotation de 90°, on a des régénérats minuscules et mal formés. Ceci montre déjà une orientation dynamique des cellules du chorion cutané, qui ne donne un blastème normal que dans la direction de l'axe longitudinal du membre. Ces auteurs ont fait aussi des mesures du potentiel diélectrique de carrés de peau provenant, soit des extrémités, soit d'autres régions du corps (ventre, tête). Dans le premier cas, ils trouvent une anisotropie marquée, allant de 0,050 à 0,200  $\mu\mu$  F pour les deux dimensions du carré. Dans le second cas, cette anisotropie est pratiquement nulle.

Tout ceci indique que les tissus d'un organe asymétrique, comme la patte, présentent un arrangement moléculaire défini mais invisible et qui est probablement à l'origine de l'asymétrie visible du régénérat. Cette polarisation moléculaire est labile pendant les premiers stades du développement, comme l'indique la possibilité du renversement de polarité des axes prospectifs d'une ébauche après transplantation. De plus, même quand elle devient définitive, elle ne doit affecter que la majorité et non pas

la totalité des éléments formateurs de membre. Il est nécessaire d'admettre cette dernière possibilité pour expliquer l'apparition des duplicatures, même après la polarisation définitive des axes ap et dv d'une ébauche.

Les causes profondes de la duplicature et des relations de symétrie entre ses composants restent encore obscures. Toutefois la bipotentialité des cellules formant un organe asymétrique est la seule base solide pour tout raisonnement nouveau. Comme l'écrit W. LUDWIG dans son livre « Das Rechts-Links-Problem » (1932) « ... Alle generativen Zellen, die Anlage eines asymmetrischen Merkmals enthalten, grundsätzlich befähigt sind die beiden spiegelbildlichen Formen dieses Merkmals, und zwar entweder die eine oder die andere, hervor zu bringen... » (p. 402).

Revenant maintenant aux différentes zones du territoire patte et à leur caractéristique de duplicature et d'asymétrie, je dois faire remarquer que, depuis le stade bourgeon caudal jusqu'à l'adulte, ces zones — vues sous cet angle — n'ont pas montré de changements appréciables. La zone A forme des pattes harmoniques et simples, la zone C des pattes dysharmoniques et duplicaturées. Cependant, les expériences sur les embryons ont montré que c'est la dysharmonie qui est le caractère fondamental et *primaire* de la zone C, le dédoublement n'étant que *secondaire* et apparaissant seulement dans la moitié des cas.

On a fait bien des hypothèses pour expliquer le renversement de polarité des pattes hétérotopiques des Tritons. BALINSKY (1933), en accord avec les théories de CHILD et de HÖRSTADIUS, admet que toute symétrie ou polarité dans le règne animal résulte de l'existence de gradients entre parties primaires et secondaires. A l'intérieur du bourgeon du membre normal, la partie primaire est la région postaxiale (cubitale), donc située postérieurement. Par contre, pour le reste du corps (flanc), il y aurait un gradient général antéro-postérieur. BALINSKY fait remarquer que les pattes induites au voisinage des membres sont indifféremment harmoniques ou dysharmoniques, tandis qu'à mesure que l'on s'éloigne, la dysharmonie devient la règle. Dans le premier cas, le gradient général antéro-postérieur du corps serait contrebalancé par la région cubitale du membre normal (à haute activité métabolique), tandis que, dans le second cas, ce même gradient étant seul présent déterminerait l'apparition de la région primaire (post-axiale)

du bourgeon induit, en direction antérieure. Par conséquent, la polarité de la patte serait renversée. Il me semble inutile d'insister sur les difficultés que soulève une telle interprétation. En tout cas, elle n'explique pas le renversement indépendant de l'un ou l'autre des axes des régénérats chez le Triton adulte (cf. GUYÉNOT et coll. 1948).

Pour BOVET (1930) le renversement de polarité des pattes hétérotopiques serait dû à l'action du membre axial ou plutôt à celle de sa base (zone A), qui constituerait un « centre d'orientation » déterminant ...« à la fois l'orientation du membre normal par continuité, et celle des régénérats hétérotopiques par symétrie... » (p. 135). Mes expériences montrent que cette manière de voir ne se justifie pas, puisque la zone hétérotopique C transplantée (ses rapports avec la zone A étant modifiés) garde ses qualités d'asymétrie. Donc la patte produite par la zone C n'est pas « le régénérat proximal de la patte normale » comme le croyait BOVET.

Enfin GUYÉNOT (1948) émet une autre hypothèse qu'il considère surtout comme une image. Il y aurait des molécules « droites » et « gauches » présentes à la fois dans chacun des côtés du corps. Alors les relations quantitatives entre les deux types de molécules définiraient la latéralité relative de chaque zone. Quant à la duplication: « ... il y aurait production d'une patte simple quand la prédominance d'un système moléculaire dépasse une certaine valeur minimum; il y aurait construction de formations dupliquées quand cette prédominance est suffisante pour déterminer l'asymétrie du membre primaire, mais reste cependant au-dessous de la valeur seuil » (loc. cit. p. 117).

C'est à cette dernière hypothèse que je donnerai la préférence. On comprend ainsi pourquoi le renversement de polarité est le caractère principal des pattes de la zone C, tandis que la duplication n'est que secondaire et peut faire défaut. Il reste à savoir comment s'établit cette orientation moléculaire. Mes expériences montrent que le processus est déjà terminé au stade de bourgeon caudal jeune, puisqu'à ce stade l'axe ap de la zone C (de sens opposé à celui de la zone A) est polarisé, et de façon irréversible.

### 3. Territoires de GUYÉNOT et champs de WEISS.

Il est impossible de parler de territoires embryonnaires et de régénération, sans faire allusion aux « champs » de WEISS.

Le terme de « champ » utilisé d'abord par SPEMANN dans un sens restreint (Organisationsfeld) a été repris sur une plus vaste échelle par GURWITSCH et par WEISS. GURWITSCH s'égara, rapidement, sur une voie périlleuse, en dissociant le « champ » de son substratum matériel. WEISS, par contre, (du moins dans son dernier livre) considère l'activité du champ comme invariablement liée à ce substratum.

La notion des territoires de GUYÉNOT et celle des champs de WEISS présentent beaucoup de points communs. Il serait donc intéressant de voir leurs rapports avec le sujet étudié dans ce mémoire. La notion des territoires de régénération repose sur des faits rigoureusement contrôlés par l'expérience. Son extension légitime aux embryons se trouve confirmée par mes résultats.

Le concept de WEISS est beaucoup plus vaste. L'auteur prétend y inclure toute la morphogénèse, embryonnaire et post-embryonnaire. La notion devient alors une théorie, sujette à des modifications et des ajustements continuels. D'ailleurs, WEISS (1939) lui-même reconnaît que: «... le champ n'est qu'une formulation abrégée des faits observés. Sa valeur analytique et explicative ... est nulle. Sa valeur utilitaire est, toutefois, considérable». (p.292)<sup>1</sup>. La région dont les activités montrent un caractère de champ, est appelée « field district ». On voit tout de suite sa similitude avec le « territoire » de GUYÉNOT. En somme, WEISS réunit sous le terme de champ l'ensemble des facteurs qui confèrent à un territoire donné ses potentialités morphogènes.

Pour le territoire patte, on se demande si l'on peut appliquer la notion du « champ », et de quelle manière. Y a-t-il un champ unique, ou plusieurs champs, correspondant aux différentes zones du territoire ? Si l'on considère la nature de l'organe formé, on doit admettre un seul champ; si l'on considère l'asymétrie et la duplication, on doit en compter plusieurs. C'est pourquoi — malgré les incontestables mérites de la notion de WEISS — je crois que,

<sup>1</sup> HUXLEY et DE BEER (1934) ont modifié quelque peu le concept de WEISS en lui associant celui des gradients de CHILD (fieldgradients systems). Récemment LEHMANN (1944) a proposé une série de notions qui, semble-t-il, rendent mieux compte des différentes phases de la morphogénèse. Il propose le terme « Blastemfeld » pour désigner les systèmes vivants portant un état fonctionnel (Funktionszustand) sous forme de gradient. Pour les ébauches d'organes, invisibles encore mais bien délimitées, il propose le terme de « Bereich » ou « Areal », tandis que, pour ces mêmes régions persistant chez l'adulte, il opte pour le maintien de la notion des « territoires » de GUYÉNOT.

dans le cas particulier de mes expériences, seule la conception de GUYÉNOT (territoires spécifiques d'organes subdivisés en zones ayant des caractères propres) peut rendre compte des faits.

#### 4. *La perte du pouvoir régénérateur.*

La notion des territoires serait aussi susceptible d'apporter quelques éclaircissements au problème de la perte du pouvoir régénérateur chez les Vertébrés supérieurs.

Chez les Anoures, cette perte est due, comme l'a montré GUYÉNOT (1926), à des modifications locales, non simultanées, des territoires.

Grâce aux travaux de POLEZAJEV (1946; P. et GINZBURG, 1939), de SINGER (1951) et surtout de ROSE (1942; 1944a, b; 1946; 1948) on a pu faire se manifester une capacité régénératrice latente chez ces animaux par des artifices expérimentaux (amputation répétée, dénudations successives, transplantation, remplacement de la peau adulte par de la peau larvaire, traitement au NaCl, augmentation de l'innervation, etc.). La récupération du pouvoir régénérateur, obtenue par des méthodes diverses, montre que les potentialités intrinsèques des tissus constituant le blastème, et leur pouvoir de réaction aux stimuli, ne sont pas définitivement perdus chez les Anoures adultes. Ce sont les facteurs environnants (peau, etc.) qui empêchent ces potentialités de se manifester. Dès que celles-ci sont libérées de ces facteurs inhibiteurs, il y a régénération. Les territoires de régénération existent donc aussi chez les Anoures adultes, mais sont « masqués » par des conditions défavorables à la régénération, apparues secondairement au cours de la métamorphose.

### RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

1. Les différentes zones du territoire « patte antérieure » du Triton adulte, découvertes par GUYÉNOT, ont été étudiées au moyen de transplantations et de déviations de nerfs.

2. Il a été prouvé que chaque zone possède des qualités d'asymétrie et de duplication qui lui sont propres et qu'elle conserve après transplantation.

3. L'indépendance morphogénétique de chaque zone est totale, si celle-ci est greffée sur un territoire « neutre ». Par contre, après transplantation sur territoire « actif », on a observé une participation des tissus profonds, qui peuvent se substituer à ceux de la greffe et former un régénérat conforme à leurs propres potentialités morphogènes.

4. Une hypothèse, en accord avec la théorie de SINGER sur l'action quantitative des fibres nerveuses au cours de la régénération, a été présentée. Elle a pour but d'expliquer la capacité régénératrice différentielle des zones du territoire « patte ».

5. Les territoires de régénération de l'adulte ont été mis en évidence, aussi chez la larve de *T. cristatus*, au moyen de transplantations et de déviations de nerfs.

6. Des zones, analogues à celles du territoire patte de l'adulte, ont été découvertes chez l'embryon de *T. cristatus*, au stade de bourgeon caudal jeune.

7. La localisation et les caractères d'asymétrie et de duplication de ces zones correspondent à celles de la larve et de l'adulte.

8. La simple transplantation de la zone hétérotopique C du territoire « patte » de l'embryon, à l'emplacement de l'ébauche prospective du membre normal (préalablement extirpée), suffit à induire cette zone à exprimer ses potentialités morphogènes. Il y aurait donc un facteur qui, normalement, induit à ce niveau la patte normale.

9. Il a été démontré que les territoires de régénération de l'adulte sont les vestiges de territoires identiques, existant chez l'embryon.

10. Le mode d'activation (induction) de ces territoires peut changer avec l'âge de l'animal. Mais la réponse du territoire reste toujours spécifique et indépendante, qualitativement, de l'agent inducteur.

## AUTEURS CITÉS

1925. BALINSKY, B. I. *Transplantation des Ohrbläschens bei Triton.* Arch. Entw. Mech., 105, pp. 718-731.
1927. — *Über experimentelle Induktion der Extremitätenanlage bei Triton mit besonderer Berücksichtigung der Innervation und Symmetrieverhältnisse derselben.* Ibid., 110, pp. 71-88.
1929. — *Über die Mesodermverschiebungen bei der Extremitäteninduktion.* Ibid., 116, pp. 604-632.
1931. — *Zur Dynamik der Extremitätenknospenbildung.* Ibid., 123, pp. 565-648.
1933. — *Das Extremitätenseitenfeld, seine Ausdehnung und Beschaffenheit.* Ibid., 130, pp. 704-746.
- 1937a. — *Zur Frage der Natur der extremitäteninduzierenden Wirkung.* Ibid., 136, pp. 221-249.
- 1937b. — *Über die zeitlichen Verhältnisse bei der Extremitäteninduktion.* Ibid., 136, pp. 250-285.
1941. BALTZER, F. *Untersuchungen an Chimären von Urodelen und Hyla.* Rev. Suisse Zool., 48, pp. 413-482.
1926. BISCHLER, V. *L'influence du squelette dans la régénération et les potentialités des divers territoires du membre chez Triton cristatus.* Thèse N° 798, Genève.
1925. — et GUYENOT, E. *Les potentialités régénératives dans les pattes privées de squelette.* C. R. Soc. Biol., 92, pp. 774-776.
1930. BOVET, D. *Les territoires de régénération; leurs propriétés étudiées par la méthode de déviation du nerf.* Rev. Suis. Zool., 37, pp. 83-145.
1924. BRANDT, W. *Extremitätentransplantationen an Triton taeniatus.* Arch. microsk. Anat. u. Entw. Mech., 103, pp. 517-554.
1925. — *Experimentel erzeugte Gliedmassenverdoppelungen bei Triton.* Arch. Entw. Mech., 106, pp. 193-248.
1927. — *Schultergürteluntersuchungen an transplantierten Gliedmassen bei Triton taeniatus.* Ibid., 112, pp. 149-183.
1940. — *Experimental production of functioning reduplications—a triple and functioning quintuple hindlimb in the frog.* J. of Exp. Biol., 17, pp. 396-401.
1944. — *Experimental production of atrophied and partly deficient limbs (phocomelias) in the axolotl embryo.* Ibid., 20, pp. 117-119.
1946. — *Differentiation of ectoderm implanted into the primordium of the limb bud in the amphibian embryo and its influence upon the limb.* Ibid., 22, pp. 101-106.
1909. BRAUS, H. *Gliedmassenpfropfung und Grundfragen der Skelettbildung.* Morph. Jahrb., 39, pp. 284-430.

1950. BREEDIS, C. *Induction of accessory limbs in the Salamander with mixtures containing carcinogens*. *Cancer Res.*, 10, pp. 205-206. (Cité par WILDE, E. C., 1952b).
1950. BRUNST, V. V. *Influence of X-rays on limb regeneration in Urodele Amphibians*. *Quart. Rev. Biol.*, 25, pp. 1-29.
1935. BUTLER, E. G. *Studies on limb regeneration in X-rayed Amblystoma larvae*. *Anat. Rec.*, 62, pp. 295-307.
1942. — et O'BRIEN, J. P. *Effects of localized X-radiation on regeneration of the Urodele limb*. *Ibid.*, 84, pp. 407-413.
1941. — et SCHOTTE, O. *Histological alterations in denervated non regenerating limbs of Urodele larvae*. *J. of Exp. Zool.*, 88, pp. 307-341.
1937. CANELLA, M. F. *Contributo allo studio degli arti doppi speculari*. *Scritti biol.*, 12, pp. 1-78.
1932. CHOI, M. H. *Production of a limb by grafting of a nose anlage*. *Fol. Anat. Jap.*, 10, pp. 29-33.
1918. DETWILER, S. R. *Experiments on the development of the shoulder girdle and the anterior limb of Amblystoma punctatum*. *J. of Exp. Zool.*, 25, pp. 499-538.
1930. — *Observations upon the growth, function, and nerve supply of limbs when grafted to the head of Salamander embryos*. *Ibid.*, 55, pp. 319-379.
1933. — *On the time of determination of the antero-posterior axis of the fore-limb in Amblystoma*. *Ibid.*, 64., pp. 405-414.
1936. — *Growth responses of spinal nerves to grafted brain tissue*. *Ibid.*, 74, pp. 477-495.
1940. — et MACLEAN, B. L. *Substitution of limbs for brachial somites*. *Ibid.*, 83, pp. 445-456.
1946. DINICHERT, J. et GUYÉNOT, E. *Etudes sur un territoire de régénération chez le Triton*. I, II. *C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève*, 63, pp. 14-16.
1933. EFIMOV, M. I. *Die Rolle der Haut im Prozess der Regeneration eines Organs beim Axolotl*. *Z. Biol.* 2 (en russe) cité par POLEZAJEV, L. 1935a.
1944. — *What are the parts of the regeneration territory of a force extremity necessary for its restitution*. *C. R. Acad. Sc. U.R.S.S. (Doklady)*, 42, pp. 135-137. (en russe) cité par SINGER, M., 1952.
1951. FAUTREZ, J. *Experimental production of supernumerary fore limbs in Triturus taeniatus*. *Nature*, 167, p. 902.
1927. FILATOW, D. *Aktivierung des Mesenchyms durch eine Ohrblase und einen Fremdkörper bei Amphibien*. *Arch. Entw. Mech.*, 110, pp. 1-32.
1934. FRANCIS, E. T. B. *«The Anatomy of the Salamander»*. Oxford University Press.

1911. FRITSCH, C. *Experimentelle Studien über Regenerationsvorgänge des Gliedmassenskelets der Amphibien*. Zool. Jahrb. abt. Zool. Physiol. 30, pp. 377-472.
1923. GIORGI DE, P. et GUYÉNOT, E. *Les potentialités des régénérats; croissance et différenciation*. C. R. Soc. Biol., 89, pp. 488-490.
1925. GLAESNER, L. *Normaltafel zur Entwicklung des gemeinen Wassermolches*. In F. KEIBEL: *Normaltafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere*. H. 14.
1931. GLICK, B. *The induction of supernumerary limbs in Amblystoma*. Anat. Rec., 48, pp. 407-414.
1931. GLUCKSOHN, S. *Aeusserer Entwicklung der Extremitäten und Stadieneinteilung der Larvenperiode von Triton taeniatus LEYD. und Triton cristatus LAUR.* Archiv. Entw. Mech., 125, pp. 341-405.
1927. GRÄPER, L. *Entwicklungsmechanik der Wirbeltierextremitäten*. Erg. Anat. u. Entw. gesch., 27, pp. 693-786.
1926. GUYÉNOT, E. *La perte du pouvoir régénérateur chez les Anoures étudiée par la méthode des hétéogreffes*. C. R. Soc. Biol., 94, p. 437.
1927. — *La perte du pouvoir régénérateur des Anoures étudiée par les hétéogreffes et la notion des territoires*. Rev. Suis. Zool., 34, pp. 1-53.
1927. — *Le problème morphogénétique dans la régénération des Urodèles: détermination et potentialités des régénérats*. Rev. suisse Zool., 34, pp. 127-154.
1928. — *Territoire de régénération chez le lézard (Lacerta muralis)*. C. R. Soc. Biol., 99, pp. 27-28.
1929. — *La notion des territoires en biologie*. Acta Soc. Helv. Sc. nat., pp. 81-91.
1945. — *La régénération animale et les territoires de régénération*. Alma mater., Rev. Univ. Suisse romande, pp. 209-216.
1948. —, DINICHERT-FAVARGER, J. et GALLAND, M. *L'exploration du territoire de la patte antérieure du Triton*. Rev. suisse Zool., 55, Fasc. suppl. 2.
1952. —, KIORTSIS, V. et JEANNERET, P. *Territoires de régénération et déviation des nerfs chez la larve de T. cristatus*. C. R. Soc. Biol., (sous presse).
1928. — et MATTHEY, R. *Les processus régénératifs dans la patte postérieure du lézard*. Arch. Entw. Mech., 113, pp. 520-529.
1930. — et PONSE, K. *Territoires de régénération et transplantations*. Bull. Biol. Fr. Belg., 64, pp. 251-287.
1926. — et SCHOTTE, O. *Démonstration de l'existence de territoires spécifiques de régénération par la méthode de la déviation des troncs nerveux*. C. R. Soc. Biol., 94, pp. 1050-1052.
1925. — et VALLETTE, M. *Régénération du nez et de la mâchoire chez les Urodèles*. Ibid., 93, p. 1276.

1915. HARRISON, R. G. *Experiments on the development of the limbs in Amphibia*. Proc. Nat. Acad. Sc., U.S.A., 1.
1918. — *Experiments on the development of the fore limb of Amblystoma, a self differentiating equipotential system*. J. of Exp. Zool., 25, pp. 413-461.
1921. — *On relation of symetry in transplanted limbs*. Ibid., 32, pp. 1-136.
1925. — *The effect of reversing the medio-lateral or transverse axis of the fore limb bud in the Salamander embryo*. Arch. Entw. Mech., 106, pp. 469-502.
1945. — *Relations of symmetry in the developing embryo*. Trans. Connect. Acad. Arts a. Sc., 36, pp. 277-330.
1940. —, ASTBURY, W. T. et RUDALL, K. M. *An attempt at an X-ray analysis of embryonic processes*. J. of Exp. Zool., 85, pp. 339-363.
1934. HUXLEY, J. S. et DE BEER, G. R. « *Elements of Experimental Embryology* » Cambridge University Press.
1940. JUGE, J. *Les potentialités morphogénétiques des segments du membre dans la régénération du Triton (Autopode)*. Rev. suisse Zool., 47, pp. 65-133.
1950. KARCZMAR, A. G. et BERG, G. G. *Morphogenetic action of carcinogens in limb regeneration*. Anat. Rec., 108.
1951. KIORTSIS, V. *Ablation du territoire crête et régénération provoquée dans le tissu cicatriciel provenant de la patte*. Rev. suisse Zool., 58, pp. 553-570.
1927. KORSCHULT, E. « *Regeneration und Transplantation* ». I Bd: *Regeneration*. II Bd: *Transplantation*. Borntraeger Verlag. Berlin.
1944. LEHMANN, F. E. *Stoff, Struktur und Form in der Embryonalentwicklung der Tiere*. Rev. suisse Zool., 51, pp. 333-350.
1925. LOCATELLI, P. *Formation de membres surnuméraires*. C. R. Assoc. Anat. 20<sup>e</sup> réunion, Turin, pp. 1-4.
1932. LUDWIG, W. « *Das Rechts-Links-Problem im Tierreich und beim Menschen* ». Springer Verlag. Berlin.
1952. LUSCHER, M. *Die Ursachen der tierischen Regeneration*. Experimentia, 8, pp. 81-84.
1939. MACHABELI, A. I. *Heterogenous induction of the extremity in Triton vitatus*. C. R. Acad. Sc. U.R.S.S. (Doklady), 23, pp. 967-971.
1929. MANGOLD, O. *Das Determinationsproblem*. II. *Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere in der Entwicklung*. Erg. Biol., 5, pp. 290-404.
1936. — *Experimente zur Analyse der Zusammenarbeit der Keimblätter*. Naturwiss., 24, pp. 753-760.
1937. — *Isolationsversuche zur Analyse der Entwicklung der Gehör-, Kiemen-, und Extremitätenanlagen bei Urodelen*. Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica, 60, pp. 3-44.

1932. MAY, R. « *La transplantation animale* ». Gauthier-Villars, Paris.
1939. METTETAL, C. *La régénération des membres chez la Salamandre et le Triton (histologie et détermination)*. Arch. Anat. Hist. Embr., 28, pp. 1-214.
1924. MILOJEVIC, B. D. *Beiträge zur Frage über die Determination der Regenerate*. Arch. microsk. Anat. u. Entw. Mech., 103, pp. 80-94.
1936. NASSONOV, N. V. *On the peculiarities and causes of the development of additional formations in Amphibia*. C. R. Acad. Sc. U.R.S.S. (Doklady), 2, 5, pp. 207-211.
1938. — *Morphogenesis following the insertion of the parts of various organs under the skin of the Axolotl*. I. Lung as organizer, II. Small intestine as organizer, III. Gills as organizer. Ibid., 19, pp. 127-143.
1942. NEEDHAM, J. « *Biochemistry and Morphogenesis* ». Cambridge University Press.
1922. NICHOLAS, J. S. *The effect of the rotation of the area surrounding the limb bud*. Anat. Rec., 23, p. 29.
1924. — *Regulation of posture in the fore limb of Amblystoma punctatum*. J. of Exp. Zool., 40, pp. 113-159.
1946. NIEUWKOOP, P. D. *Experimental investigations on the origin and determination of the germ cells, and on the development of the lateral plates and germ ridges in Urodeles*. Arch. Néerl. Zool., 23, pp. 1-205.
1949. PERRI, T. *La determinazione di arti soprannumerari in Bufo vulgaris. (Importanza del « campo » et natura dello stimolo)*. Nota IV. Atti Acc. Naz. Lincei, 7, pp. 158-164.
1950. — *La determinazione di arti soprannumerari in Bufo vulgaris. (Natura dello stimolo e valore della « competenza »)*. Nota VI. Rendiconti Acc. Naz. Lincei, Ser. VIII, 8, p. 394.
1951. — *Ricerche sperimentali sull'induzione di arti soprannumerari negli Anfibi Anuri (Bufo vulgaris)*. Memorie Acc. Naz. Lincei, Ser. VIII, 3, pp. 43-113.
1935. POLEZAJEV, L. W. *Über die Entwicklungsmechanik der Extremitäten im Verlaufe der normalen Ontogenie und der Regeneration*. Biol. Zhurn., 4, pp. 1117-1149 (en russe).
- 1936a. — *Die Determination der Anfangsstadien bei der Entwicklung der Extremitätsanlagen bei Amphibien*. C. R. Acad. Sc. U.R.S.S. (Doklady), 4, pp. 387-391.
- 1936b. — *La valeur de la structure de l'organe et les capacités du blastème régénératif dans le processus de la détermination du régénérat*. Bull. Biol. Fr. Belg., 70, pp. 54-85.
1938. — *Explantationssuche von Extremitätsanlagen*. C. R. Acad. Sc. U.R.S.S. (Doklady), 21, pp. 357-360.
1939. — *Über die Lokalisation der Faktoren, welche normalerweise die Anlage der Vorderextremität der Amphibien determinieren*. Ibid., 22, pp. 142-145.

1945. POLEZAJEV, L. W. « *The Elements of the Physiology of Development of the Vertebrates* ». (En russe). Moscou-Leningrad Acad. Sc. U.R.S.S. Cité par FAUTREZ, J., 1951.
1946. ——— *The loss and restoration of regenerative capacity in the limbs of tailless Amphibia*. Biol. Rev. Cambridge, 21, pp. 141-147.
1950. ——— *Explantation et greffe comme méthode d'étude de quelques questions d'embryologie et de physiologie*. C. R. Acad. Sc. U.R.S.S., (Doklady), 71, pp. 195-198, (en russe).
1935. ——— et FAWORINA, W. N. *Über die Rolle des Epithels in den anfänglichen Entwicklungsstadien einer Regenerationsanlage der Extremität beim Axolotl*. Arch. Entw. Mech., 133, pp. 701-727.
1939. ——— et GINZBURG, G. I. *Studies by the method of transplantation on the loss and restoration of the regenerative power in the tailless Amphibian limbs*. C. R. Acad. Sc. U.R.S.S. (Doklady), 23, pp. 733-737.
1951. ROSTAND, J. *Sur la polydactylie des Batraciens Anoures*. Bull. Biol. Fr. Belg., 85, pp. 113-136.
1931. ROTMANN, E. *Die Rolle des Ektoderms und Mesoderms bei der Formbildung der Kiemen und Extremitäten von Triton*. Arch. Entw. Mech., 124, pp. 747-794.
1933. ——— *Die Rolle des Ektoderms und Mesoderms bei der Formbildung der Extremitäten von Triton*. Ibid., 129, pp. 85-119.
1942. ROSE, S. M. *A method for inducing limb regeneration in adult Anura*. Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med., 49, pp. 408-410.
- 1944a. ——— *Methods of initiating limb regeneration in adult Anura*. J. of Exp. Zool., 95, pp. 149-170.
- 1944b. ——— *Causes for loss of regenerative power in adult Anura*. Anat. Rec., 89, p. 6.
1945. ——— *The effect of NaCl in stimulating regeneration of limbs of frogs*. J. of Morphol., 77, pp. 119-139.
1948. ——— *The role of nerves in Amphibian limb regeneration*. Ann. N. Y. Acad. Sc., 49, pp. 818-833.
1952. ——— et ROSE, F. C. *Tumor agent transformations in Amphibia*. Cancer Res., 12, pp. 1-12.
1929. RUUD, G. *Heteronom-orthotopische Transplantationen von Extremitätenanlagen bei Axolotl Embryonen*. Arch. Entw. Mech., 118, pp. 308-351.
1926. SCHOTTE, O. *La régénération de la queue d'Urodèles est liée à l'intégrité du territoire caudal*. C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève, 43.
1941. ——— et BUTLER, E. G. *Morphological effects of denervation and amputation of limbs in Urodele larvae*. J. of Exp. Zool., 87, pp. 279-322.
1944. ——— et ——— *Phases in regeneration of the Urodele limb and their dependence upon the nervous system*. Ibid., 97, pp. 95-121.

1946. SINGER, M. *The nervous system and regeneration of the forelimb of adult Triturus. V. The influence of number of nerve fibres, including a quantitative study of limb innervation.* Ibid., 101, pp. 299-338.
- 1947a. — *The nervous system and regeneration of the forelimb of adult Triturus. VI. A further study of the importance of nerve number including quantitative measurements of limb innervation.* Ibid., 104, pp. 223-250.
- 1947b. — *The nervous system and regeneration of the forelimb of adult Triturus. VII. The relation between number of nerve fibers and surface area of amputation.* Ibid., 104, pp. 251-265.
1951. — *Induction of regeneration of forelimb of the frog by augmentation of the nerve supply.* Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med., 76, pp. 413-416.
1952. — *The influence of the nerve in regeneration of the Amphibian extremity.* Quart. Rev. Biol., 27, pp. 169-200.
1936. SPEMANN, H. «*Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der Entwicklung*». Springer Verlag, Berlin.
1930. SWEET, F. H. *The permanence of limb-axis polarity.* J. of Exp. Zool. 55, pp. 87-100.
1932. — *Reduplications in heteroplastic limb grafts.* Ibid., 61, pp. 129-148.
- 1937a. — *Experiments upon delayed determination of the dorso-ventral limb-axis in Amblystoma punctatum (LINN.).* Ibid., 75, pp. 143-153.
- 1937b. — *Determination of limb-axes.* Quart. Rev. Biol., 67, pp. 322-339.
- 1938a. — *Experiments designed to hasten polarization of the dorso-ventral limb-axis in Amblystoma punctatum (LINN.).* J. of Exp. Zool., 78, pp. 47-80.
- 1938b. — *Experiments upon the relationship of surrounding areas to polarization of the dorsoventral limb-axis in Amblystoma punctatum (LINN.).* Ibid., 78, pp. 81-100.
1939. — *Further experiments upon the establishment and the reversal of prospective dorsoventral limb-axis polarity.* Ibid., 82, pp. 305-314.
1940. — *Experiments upon the initiation of reduplication in the embryonic limb rudiment of Amblystoma punctatum (LINN.).* Ibid., 85, pp. 431-436.
1945. — *The role of the peribrachial area in the control of reduplication in Amblystoma.* Ibid., 100, pp. 67-77.
1941. — et WALLACE, M. *Growth potencies and polarity relations in the cells which replace the extirpated embryonic limb rudiment.* Ibid., 86, pp. 51-68.
1949. TABAN, C. *Les fibres nerveuses et l'épithélium dans l'édification des régénérats de pattes (in situ ou induites) chez le Triton.* Arch. Sc. 2, pp. 553-561.

1934. TAKAYA, H. *An experiment of the so-called interaction between transplanted and normal limbs*. Proc. Imper. Acad. Jap., 10, pp. 295-298.
1937. ——— *Combination of two-limb rudiments in Urodele Triturus, with special reference to their symmetry relations*. Mem. Coll. Sc. Kyoto Imper. Univ., Ser. B, 12, pp. 353-383.
- 1938a. ——— *On the dysharmonic asymmetry of induced limbs*. Zool. Magaz., 50, pp. 534-535.
- 1938b. ——— *Significance of the surrounding tissues for the development of the limb rudiment in Triturus pyrrhogaster*. Mem. Coll. Sc. Kyoto Imper. Univ., Ser. B, 14, pp. 335-339.
- 1938c. ——— *Transplantation of limb-discs of varying size*. Ibid., Ser. B, 14, pp. 321-333.
1951. UMANSKY, E. E., TKATSCH, V. K. et KOUDOKOTSEV, V. P. *Anisotropie diélectrique de la peau chez l'Axolotl*. C. R. Acad. Sc. U.R.S.S. (Doklady), 76, pp. 465-467.
1929. VALLETTE, M. *Régénération du museau et territoires de régénération chez les Urodèles*. Bull. Biol. Fr. Belg., 63, pp. 96-148.
1939. WEISS, P. « *Principles of Development* ». H. Holt et C<sup>o</sup>, N. York.
1950. WILDE, C. E. jr. *The effect of flank and gill tissues on the organogenesis of the Urodele limb*. Anat. Rec., 108.
- 1952a. ——— *Studies on the organogenesis in vitro of the Urodele limb bud. II. The effect of size of the explant and the interrelation between gill and limb*. J. of Morphol., 90, pp. 119-148.
- 1952b. ——— *Studies on the organogenesis of the Urodele limb bud*. J. of Exp. Zool., 119, pp. 65-92.
1922. WILHELMI, H. *Über Transplantation von Extremitätenanlagen mit Rücksicht auf das Symmetrieproblem*. Arch. Ent. Mech., 52, pp. 182-222.
1952. WOLFF, E. et WEY-SCHUE, M. *Démonstration expérimentale de la migration des cellules de régénération dans la régénération des membres de Triton cristatus*. C. R. Soc. Biol., 146, pp. 113-117.
1949. YNTEMA, C. L. *Relations between innervation and regeneration of the forelimb in Urodele larvae*. Anat. Rec., 103, p. 524.

# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD

Conservateur de zoologie et malacologie

et

ÉMILE DOTRENS

Conservateur de zoologie des vertébrés  
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

*Ce fascicule renferme les travaux présentés à l'Assemblée  
générale de la Société zoologique suisse, tenue à Bâle,  
les 7 et 8 mars 1953*

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG  
1953



# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 60. En cours de publication.

	Pages
N° 1. Emile GUYÉNOT et Mathilde DANON. Chromosomes et Ovocytes de Batraciens. Etude cytologique et au microscope électronique. Avec les planches 1 à 6, et 67 figures dans le texte .	1
N° 2. G. MERMOD. Les Types de la Collection Lamarck au Muséum de Genève. Mollusques vivants, IV. Avec 47 figures dans le texte . . . . .	131
N° 3. Jacques DE BEAUMONT. Le genre <i>Olgia</i> Radoszk. ( <i>Hym. Sphecid.</i> ). Avec 14 figures dans le texte . . . . .	205
N° 4. Robert MATTHEY. Les Chromosomes des Muridae. Révision critique et matériaux nouveaux pour servir à l'histoire de l'évolution chromosomique chez ces rongeurs. Avec les planches 1 à 4 groupant 84 microphotographies, 98 figures et 5 schémas dans le texte . . . . .	225
N° 5. M. THIÉBAUD. Les espèces du groupe du <i>Cyclops strenuus</i> constatées en Suisse. Avec 20 figures dans le texte . . . . .	285
N° 6. Vassili KIORTSIS. Potentialités du territoire patte chez le Triton (adultes, larves, embryons). Avec 38 figures dans le texte . . . . .	301
N° 7. M. EISENTRAUT. Der Winterschlaf, eine Problem der Wärme-regulation . . . . .	411
N° 8. E. FAURÉ-FREMIET. L'hypothèse de la sénescence et les cycles de réorganisation nucléaire chez les Ciliés . . . . .	426
N° 9. R. GEIGY. Die genitale Uebertragung der Rückfallfieber-Spirochaete durch die Zecke <i>Ornithodoros moubata</i> . . . . .	438
N° 10. H. HEDIGER. Vorbemerkungen zum Besuch des neuen Elefantenhauses im Basler Zoologischen Garten . . . . .	439
N° 11. Peter BOPP. Zur Abhängigkeit der Inferioritätsreaktionen vom Sexualzyklus bei weiblichen Cynocephalen. Mit 5 Textabbildungen.) . . . . .	441

(Voir suite page 3 de la couverture)

---

## Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 60.—

Union postale Fr. 65.—

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

---

MITGETEILT AN DER GENERALVERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN  
ZOOLOGISCHEN GESELLSCHAFT IN BASEL DEN 7. UND 8. MÄRZ 1953

COMMUNICATIONS FAITES A L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA  
SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE, TENUE A BALE LES 7 ET 8 MARS 1953<sup>1</sup>

---

N<sup>o</sup> 7. **M. Eisentraut**, Stuttgart. — Der Winterschlaf, ein Problem der Wärmeregulation.

Mit dem Wort „Winterschlaf“ verbinden wir einen bestimmten physiologischen Begriff. Winterschlaf ist nur der Lethargiezustand der Homoiothermen, während der winterliche Inaktivitätszustand der Poikilothermen eine Kälteerstarrung ist, für die wir die Bezeichnung „Winterstarre“ gebrauchen.

Im Winterschlaf kommt es zu bemerkenswerten physiologischen Veränderungen. Die Körpertemperatur sinkt weitgehend ab. Mit dem Erkalten des Körpers geht eine Verminderung aller Lebensfunktionen einher, die in bestimmten Grenzen wie bei einem Wechselwarmen der van't Hoff'schen Regel folgen. Es kommt zu einer weitgehenden Verlangsamung der Atem- und Herzfrequenz, zu einer Herabsetzung des Blutdruckes und der Blutzirkulation und zu einer Verminderung der Nervenfunktionen. Es erlischt die Grosshirntätigkeit, und die höheren Nervenfunktionen werden ausgeschaltet. Die Reizleitung in den peripheren Nerven wird zwar verlangsamt, bleibt jedoch bis zu einem gewissen Grade erhalten. Auch im tiefen Winterschlaf ist das Tier reaktionsfähig, eine sehr bemerkenswerte und bedeutungsvolle Erscheinung. Mit dem Sinken der Körpertemperatur geht naturgemäss der Stoffwechsel zurück und wird auf ein Minimum reduziert. Zur Erhaltung des kleinen Lebensfunken genügen die im Körper aufgespeicherten Fett-

---

<sup>1</sup> H. MISLIN, Basel: „Über neuartige Elektroden zum Ableiten von Aktionspotentialen mariner Tieren“ wird in der „*Experientia*“ unter *Pro Laboratorio* erscheinen.

F. BALTZER, C. HARDING und P. MEYER, Bern: „Über die Letalität und das Verhalten der Kerne beim Siegelbastard *Psammechinus* ♀ × *Arbacia* ♂.“ wird in den „*Pubblicazioni della Stazione di Napoli*“ publiziert.

vorräte. Ältere Autoren stellten einen auffallend niedrigen Respirationsquotienten fest und nahmen besondere Stoffwechselforgänge während des Lethargiezustandes an. Neuere Untersuchungen, insbesondere von KAYSER (1940), haben gezeigt, dass bei allen untersuchten Winterschläfern der R. Q. annähernd 0,7 beträgt, also dem R. Q. des Fettes entspricht. Das Tier braucht im Winter keine Nahrung von aussen aufzunehmen, und hierin besteht ja die eigentliche biologische Bedeutung des Winterschlafes.

In enger Beziehung zum Winterschlaf stehen Veränderungen innerer Organe, insbesondere der endokrinen Drüsen. Diese wurden in den letzten Jahrzehnten bei Winterschläfern häufig untersucht, wobei wichtige Ergebnisse zu Tage kamen, die jedoch noch manche Unklarheiten erkennen lassen. In Übereinstimmung mit KAYSER (1940, 1950 *a*) kann als gesichert angenommen werden, dass diese Veränderungen einen bestimmten Jahreszyklus erkennen lassen: Es kommt zu einer Hypotrophie derjenigen Drüsen, die für die Wärmebildung und Wärmeregulation von Einfluss sind, insbesondere des Hypophysenvorderlappens, der Schilddrüse und der Nebennierenrinde, daneben auch der Geschlechtsdrüsen. Das Nebennierenmark zeigt ein wechselndes Bild, aber keine eigentliche Involution. Diese Drüse bleibt offenbar in einer gewissen Bereitschaft für eine Alarmreaktion, wie sie z. B. das plötzliche Erwachen aus dem Winterschlaf darstellt, bei dem es zu einer Ausschüttung von Adrenalin kommt. Bemerkenswert ist die von SUOMALAINEN am Igel gemachte Feststellung, dass die Langerhans'schen Inseln des Pankreas im Winterschlaf eine Hypertrophie zeigen, was auf eine vermehrte Insulinsekretion hinweist: Insulin bewirkt als Antagonist des Adrenalins eine Verminderung des Stoffwechsels und ein Sinken des Blutzuckerspiegels.

Es will mir scheinen, dass bei der Beurteilung des Winterschlafes das Verhalten der Hormondrüsen bisweilen allzusehr in den Vordergrund gerückt wurde, während es sich teilweise vielleicht nur um Begleiterscheinungen des allgemein verminderten Stoffwechsels handelt. Es ist ja nicht nur der Winterschlaf, der im Jahreszyklus der betreffenden Tiere eine wichtige Erscheinung darstellt, sondern es gibt noch andere Vorgänge, vor allem die Fortpflanzung, die ihrerseits in engster Beziehung zum Hormonhaushalt steht. Zusammenfassend können wir wohl sagen, dass der Winterschlaf von einem harmonischen Zusammenspiel der endokrinen Drüsen be-

gleitet wird. Dieses versetzt den Winterschläfer in den Zustand der inneren Winterschlafbereitschaft, die als wichtiger endogener Faktor vorhanden sein muss, damit der Lethargiezustand eintreten kann. Dies kann aber nur geschehen bei Vorhandensein eines zweiten, und zwar exogenen Faktors, nämlich einer relativ niedrigen Umgebungstemperatur.

Ich habe einleitend, zur Charakterisierung des Winterschlafes, diese Dinge nur kurz gestreift, um mich nun allgemeinen Fragen zuzuwenden, die uns das Wesen des Winterschlafes und die besonderen Eigenschaften der Winterschläfer näherbringen sollen. Ich möchte mich dabei im wesentlichen auf die Erscheinungen beschränken, die m. E. den Kernpunkt des Problems darstellen, nämlich auf das Verhalten der Körpertemperatur während und ausserhalb des Winterschlafes. Es sind dies also Fragen, die die Wärmeregulation und den Wärmehaushalt betreffen. Wir wollen zunächst versuchen, einen Vergleich der Winterschläfer mit anderen Tieren vorzunehmen und den Winterschlaf gegen ähnliche Erscheinungen abzugrenzen.

Wie verhält sich ein Poikilothermer beim Sinken der Umgebungstemperatur? Da er nicht fähig ist, eine gleichbleibende Körperwärme zu halten, sinkt diese gleichlaufend mit der Umgebungstemperatur ab und verlässt den optimalen Temperaturbereich. Damit kommt es zwangsläufig zu einer Verminderung der Lebensfunktionen und schliesslich zum Eintritt eines Erstarrungszustandes. Bei vielen Arten lässt sich der Körper bis zu einem bestimmten Punkt unter  $0^{\circ}$  unterkühlen. Wird dieser unterschritten, so kommt es zu dem bekannten Temperatursprung bis auf nahe  $0^{\circ}$ , dem dann ein Gefrieren der Körpersäfte und der Eintritt des Todes folgt.

Wird dagegen ein Warmblüter, und zwar ein Nichtwinterschläfer, kühler Umgebungstemperatur ausgesetzt, so kämpft er gegen die Abkühlung durch vermehrte Atmung, Steigerung des Stoffwechsels, vermehrte Bewegung und stärkeren Nahrungsverbrauch an. Er versucht also, die erhöhte Wärmeabgabe durch erhöhte Wärmeproduktion auszugleichen. Wenn jedoch die Kälteeinwirkung zu intensiv erfolgt und zu lange anhält, erlahmen schliesslich die Abwehrkräfte, und die Körpertemperatur sinkt ab. Es tritt ein Zustand der Hypothermie und der Erstarrung ein, der schliesslich irreversibel ist. Bei etwa  $20^{\circ}$  Körpertemperatur

kommt es zu einer Lähmung des Atemzentrums und beim Absinken auf etwa  $10^{\circ}$  zu einem Stillstand des Herzens: es tritt der Kältetod ein. Bezüglich der kritischen Stufe der Umgebungstemperatur, bei der ein Absinken der Körperwärme erfolgen kann, wie auch hinsichtlich der letalen Temperaturstufe bestehen individuelle und artliche Unterschiede. Die provozierte Hypothermie eines Nichtwinterschläfers zeigt äusserlich manche Ähnlichkeit mit dem Winterschlaf, hat aber innerlich nichts mit ihm zu tun.

Wir betrachten nun das Verhalten eines Winterschläfers in der gleichen Situation, und zwar zunächst eines solchen im Zustand der inneren Winterschlafbereitschaft. Auch er hält beim Sinken der Umgebungstemperatur zunächst seine Körperwärme konstant. Beim Erreichen einer *k r i t i s c h e n T e m p e r a t u r s t u f e*, die bei den einzelnen Arten verschieden tief liegt, kommt es dann zu einem Umschalten der wärmeregulatorischen Einrichtungen: Die Körpertemperatur fällt ab und gleicht sich wie bei einem Poikilothermen der Umgebungstemperatur an: das Tier versinkt in die Winterschlaflethargie. Beim Erreichen einer unteren Grenze jedoch, die im allgemeinen nahe bei  $0^{\circ}$  liegt, setzt nun wieder eine Wärmeproduktion ein, die entweder gerade ausreicht, diese *M i n i m a l t e m p e r a t u r* zu halten, oder aber so intensiv sein kann, dass es zu einer völligen Erwärmung des Körpers und zum Erwachen aus der Lethargie kommt.

Bringen wir schliesslich einen Winterschläfer, der sich nicht im Zustand der Winterschlafbereitschaft befindet, also z. B. im Sommer, in kühle Umgebungstemperatur, so kommt es zu einer Hypothermie, wobei jedoch im Gegensatz zum Nichtwinterschläfer der Körper sich unbeschadet bis auf nahezu  $0^{\circ}$  abkühlen kann, wie schon HORVATH vor über 70 Jahren in eingehenden Versuchen zeigen konnte. Dieser stellte ferner fest, dass auch dann der Winterschläfer fähig ist, von sich aus seine Körperwärme wieder bis zur Höhe der Wachtemperatur zu steigern, wozu ein Wechselwarmer niemals imstande ist.

In diesem Verhalten der Körpertemperatur sehen wir einen wichtigen Unterschied der Winterschläfer sowohl zu den Nichtwinterschläfern (Abkühlungsfähigkeit bis auf nahezu  $0^{\circ}$ ) wie auch zu den Wechselwarmen (selbständige Erwärmung und Erwachen aus der Lethargie). Wenden wir hier einmal die gewöhnlich in ökologischem Sinne gebrauchten Begriffe „eurytherm“ und „steno-

therm“ in physiologischem Sinne an, indem wir sie auf die Schwankungsmöglichkeit der Körpertemperatur beziehen, so können wir sagen: Während der Nichtwinterschläfer in physiologischem Sinne ein warm-stenothermes Tier ist, zeichnet sich der Winterschläfer durch eine physiologische oder konstitutionelle Eurythermie aus.

Die Minimaltemperatur liegt bei den Winterschläfern im allgemeinen zwischen 5 und 0°, doch können wir bei den einzelnen Arten gewisse Unterschiede erkennen. So beträgt z. B. bei *Cricetus cricetus* die Minimaltemperatur 4-5°, bei *Marmota monax* 3°; *Erinaceus europaeus* kann sich bis auf ca. 1,5°, *Muscardinus avellanarius* und *Glis glis* bis auf 1-0° abkühlen. Nur bei Fledermäusen, die, wie noch näher auszuführen, eine gewisse Sonderstellung unter den Winterschläfern und Warmblütern überhaupt einnehmen, können Körpertemperaturen unter 0° auftreten, ohne dass eine Schädigung erfolgt, sie lassen sich also ähnlich wie viele Wechselwarme unterkühlen. Auch bei Fledermäusen kann ein Wiedereinschalten der Wärmeregulation bei Annäherung an die Minimaltemperatur erfolgen, doch sind sie im allgemeinen weniger kälteresistent als andere Winterschläfer und bei Umgebungstemperaturen unter ca. — 5° dem Kältetod preisgegeben.

Wie erwähnt, kommt es bei Annäherung an die Minimaltemperatur wieder zu einer gewissen Wärmeproduktion. Zweifellos wirkt dabei die Kälte als Reiz. Da das Tier auch noch in tiefer Lethargie reaktionsfähig bleibt, wird der Reiz weitergeleitet und führt zu einer Erregung des Atemzentrums, dementsprechend zu einer vermehrten Sauerstoffaufnahme. KAYSER (1950 b) stellte u. a. beim Ziesel folgende Werte für den Sauerstoffverbrauch (pro kg/Stunde in cm<sup>3</sup>) fest: bei 10° = 19,6, bei 5° = 19,7 und bei 2° = 38,9. Bei einer Temperatur von 5° ist also bereits kein Absinken des O<sub>2</sub>-Verbrauchs mehr festzustellen und bei 2° sogar eine Verdoppelung.

Die günstigsten Umgebungstemperaturen für den Eintritt des Winterschlafes liegen im allgemeinen etwa zwischen 13 und 5°. Jedoch unterscheiden sich die einzelnen Winterschläferarten hinsichtlich dieser kritischen Temperaturstufe nicht unwesentlich. Sie beträgt z. B. für *Cricetus cricetus* etwa 9-10°; *Citellus citellus* wird dagegen mitunter schon bei 20° Umgebungstemperatur lethargisch (vergl. Tabelle 1).

Ein besonderes Verhalten finden wir bei Fledermäusen. Schon 1832 stellte HALL fest, dass bei ihnen auch im Sommer ein Absinken der Körpertemperatur eintreten kann. Diese Beobachtungen wurden von KOENINCK und MERZBACHER bestätigt, fanden aber wenig Beachtung. Eigene Untersuchungen (1932 b, 1934), die dann von BURBANK u. YOUNG ergänzt wurden, zeigten, dass bei Fledermäusen jedesmal, wenn sie sich zum Schlaf niederlassen, ein Temperaturabfall bis auf etwa die Höhe der Umgebungstemperatur, verbunden mit dem Eintritt einer Lethargie, eintreten kann. Im regelmässigen Tagesrhythmus wird diese „Tagesschlaflethargie“ am Abend durch ein selbständiges Erwärmen des Körpers und Erwachen unterbrochen. Nach meinen Feststellungen an *Myotis myotis* findet bei Umgebungstemperaturen von über 28° kein Absinken der Körperwärme statt. Dies deckt sich mit älteren Beobachtungen von HARI, der bei Temperaturen über 28° einen erheblichen Anstieg des Stoffumsatzes, mithin eine erhöhte Wärmeproduktion feststellte. Weiterhin fand ich, dass bei Umgebungstemperaturen von ca. 10° abwärts der Tagesrhythmus erlischt und die Tagesschlaflethargie in einen Dauerzustand übergeht, den wir dann als Winterschlaf bezeichnen können. Auch bei tropischen Fledermäusen gibt es die Erscheinung des Absinkens der Körperwärme unter die untere Grenze der Wachtemperatur („wach“ hier stets im Gegensatz zu „lethargisch“), also unter die Bewusstseinschwelle. *Rhinolophus landeri* fand ich (1940) in einer Höhle in ca. 1 100 m Höhe am Kamerunberg am Tage bei Umgebungstemperaturen von ca. 20° teilweise in einer leichten Tagesschlaflethargie. Bei *Hipposideros caffra* trat nach Überführen in einen Kühlschrank schnell ein weitgehender Abfall der Körpertemperatur ein, und einige Exemplare von *Eptesicus tenuipinnis* zeigten in entsprechend kühler Umgebungstemperatur sogar die Erscheinung der Dauerlethargie, die durchaus dem Winterschlaf heimischer Arten entsprach. Nur zeigte sich gegenüber den heimischen Arten eine Verschiebung der Temperaturgrenzen insofern, als bei den untersuchten tropischen Arten die kritische Temperatur für den Eintritt der Lethargie nicht bei 28° sondern bei ca. 24—25° lag; ferner kann eine Dauerlethargie nicht erst bei 10°, sondern schon bei Temperaturen unter 20° eintreten.

All diese Beobachtungen zeigen, dass sich die Fledermäuse allgemein durch einen sehr primitiven Wärmehaushalt auszeichnen

(wobei sicherlich noch manche artlichen Unterschiede festzustellen sein werden). Auf Grund dieser recht deutlich hervortretenden Unterschiede zu anderen Warmblütern sagt KAYSER (1950 a): « La chauve-souris ne peut être classée parmi les mammifères homéothermes; été et hiver, elle se comporte en poikilotherme, ne devenant homéotherme que pour quelques heures le soir, au moment de son vol prédateur » (S. 106). Offenbar geht KAYSER in dieser Annahme aber zu weit. Eine Fledermaus braucht ja nicht unbedingt am Tage poikilotherm zu werden; ausserdem kann sie auch aus tiefer Lethargie ihre Wärmeproduktion steigern und wach werden, was ein Poikilothermer nicht vermag. Wir müssen demnach auch die Fledermäuse durchaus zu den Homoiothermen rechnen, wobei nur zu betonen ist, dass sie in der Reihe der niederen Warmblüter auf der untersten Entwicklungsstufe stehen. Die in Tab. 1 zusammengestellten Werte für die kritischen Temperaturstufen zeigen, dass sich die Fledermäuse in der aufsteigenden Reihe ohne weiteres den übrigen Winterschläfern anschliessen, zumal wenn man die tropischen Arten mitberücksichtigt.

TABELLE 1

*Kritische Temperaturstufen für einige Winterschläferarten.*

<i>Cricetus cricetus</i> . . . . .	9–10°
<i>Marmota monax</i> . . . . .	10–11°
<i>Erinaceus europaeus</i> . . . . .	15–17°
<i>Muscardinus avellanarius</i> . . . . .	15–16°
<i>Glis glis</i> . . . . .	18°
<i>Citellus citellus</i> . . . . .	20°
<i>Citellus fulvus</i> . . . . .	22°
tropische Chiropteren . . . . .	24–25°
heimische Chiropteren . . . . .	28°

Ein Blick auf die Tabelle lässt erkennen, dass die kritischen Temperaturstufen, bei denen Winterschlaf eintreten kann, durchaus nicht bei allen Arten eine „winterliche“ Tiefe erreichen. Dies gibt Veranlassung auf den sogenannten Sommerschlaf bei Säugetieren einzugehen. HESSE schreibt im Anschluss an die Behandlung der Trockenstarre mancher Wechselwarmen über diese Erscheinung folgendes: „Auch bei den Säugern kommt Sommerschlaf vor, der ihnen hinweghilft über die heisstrockene Zeit, wo eine Steigerung der Temperatur durch lebhafte Bewegung Gefahr bringt; er ist

bekannt ... bei den eigenartigen Insektenfressern *Centetes* und *Ericulus* und einigen Halbaffen (*Chirogale*, *Microcebus*) in Madagaskar. Sogar in unseren Breiten stellen einige Säugetiere, wie der Siebenschläfer und das Murmeltier, in der heissesten Zeit ihre Tätigkeit ein und halten einen kurzen Sommerschlaf“ (S. 229). Man gewinnt daraus die Vorstellung, dass die Sommerschläfer unter dem Einfluss der Hitze in Lethargie fallen, ebenso wie der Winterschlaf unter dem Einfluss der Kälte eintritt.

Betrachtet man die in der Literatur angeführten Sommerschläfer, so kann man drei verschiedene Gruppen unterscheiden. Die erste betrifft einige zum Teil schon von HESSE genannten Vertreter unserer klassischen Winterschläfer, nämlich Ziesel, Murmeltier, Siebenschläfer und Haselmaus. Die Angaben, dass diese Tiere im Sommer in eine Lethargie gefallen seien, gehen auf ältere Autoren zurück und beziehen sich wohl ausschliesslich auf Gefangenschaftstiere, bei denen der normale Jahreszyklus gestört gewesen sein dürfte. Wie ausserdem KAYSER (1940) schon betont, waren es dann nicht etwa hohe, sondern relativ niedrige Temperaturen, bei denen Lethargie eintrat. Bei Berücksichtigung der in Tab. 1 angeführten kritischen Temperaturstufen kommen wir zu der Überzeugung, dass es sich um eine zur unrechten Zeit aufgetretene Winterschlafererscheinung gehandelt haben dürfte.

Die zweite Gruppe umfasst die als „Sommerschläfer“ bekannten madagassischen Säugetiere, und zwar *Centetes*, *Hemicentetes*, *Microcebus*, *Cheirogaleus* und *Attililemur*. BARKOW hat sich schon 1846 kritisch mit dem „Sommerschlaf“ von *Centetes* beschäftigt und weist darauf hin, dass die Zeit seiner Lethargie, nämlich die Monate Juni bis September, auf der Südhalbkugel unserem Winter entspricht. In Westmadagaskar herrscht dann Trockenzeit mit zum Teil relativ kühlen Temperaturen. RAND grub lethargische Borstentigel aus ihren sehr tiefen Erdhöhlen aus; die Tiere hatten sich also an die relativ kühleren Orte zurückgezogen. WEIDHOLZ stellte bei gefangen gehaltenen Vertretern von *Microcebus* fest, dass sie lethargisch wurden, wenn die Raumtemperatur verhältnismässig kühl war. Also auch diese Vertreter schlafen offensichtlich nicht bei Hitze, sondern bei relativ niedrigen Umgebungstemperaturen ein.

Zur dritten Gruppe der sogenannten Sommerschläfer gehören einige Zieselarten in den trockenen Steppengebieten Südrusslands

und Nordamerikas. Nach den Beobachtungen von KASHKAROW u. LEIN und von JOHNSON, WADE und SHAW haben die Ziesel in diesen Gegenden nur eine kurze Aktivitätsperiode im Frühjahr, die mit dem Fortpflanzungsgeschäft ausgefüllt ist. Wenn dann im Juni/Juli die Zeit der Dürre kommt und die Vegetation vertrocknet, ziehen sich die Tiere in ihre tiefen Baue zurück und fallen in Lethargie. Es kommt vor, dass sie dann bis zum nächsten Frühjahr — mit kurzen Unterbrechungen — durchschlafen. KALABUCHOW konnte an gefangenen Tieren zeigen, dass sie im Sommer (bei Verabfolgung von trockener Nahrung) nur in Lethargie fallen, wenn die Umgebungstemperatur  $22^{\circ}$  und darunter beträgt. Ferner mass er in den Bauen der Tiere im Freien niemals Temperaturen über  $22^{\circ}$ . Diese Höhe der Umgebungstemperatur entspricht aber ungefähr der kritischen Temperaturstufe für den Eintritt der winterlichen Lethargie beim Ziesel. Es verhält sich bei den Vertretern der dritten Gruppe demnach offenbar so, dass die Tiere beim Eintritt ungünstiger Lebensbedingungen im Sommer (Verdorren der Vegetation) die relativ kühlestn Orte, nämlich ihre tiefen Erdbaue, aufsuchen, wo sie Umgebungstemperaturen finden, bei denen Lethargie eintreten kann. Wir kommen daher zu der Überzeugung, dass der vermeintliche Sommerschlaf, physiologisch gesehen, keine besondere Erscheinung darstellt, sondern sich ohne weiteres in die bekannten Erscheinungen des Winterschlafes einreihen lässt.

Bei dem nun folgenden kurzen Überblick über die Winterschläfer unter den Säugetieren füge ich, soweit möglich, einige Angaben über die Körpertemperaturen, insbesondere über die Höhe und Schwankungsbreite der Wachttemperatur an, um gemeinsame Merkmale herauszustellen.

Unter den Monotremen ist *Tachyglossus (Echidna)* Winterschläfer, der in Südastralien und Tasmanien in den Monaten Juni bis September lethargische Erscheinungen zeigt. WARDLAW stellte als tiefsten Wert eine Körperwärme von  $8,9^{\circ}$  bei etwa gleichtiefer Umgebungstemperatur fest. Seit langem ist bekannt, dass der Schnabeligel sich durch niedrige Durchschnittswerte seiner Körpertemperatur auszeichnet ( $30-33^{\circ}$ ) und bei extremen Umgebungstemperaturen eine Schwankungsbreite von  $27,6$  bis  $40^{\circ}$  zeigen kann.

Von den Marsupialiern ist Winterschlaf mit Sicherheit bei *Dromicia nana* beobachtet worden; ferner ist er anzunehmen bei

*Eudromicia* und *Acrobates* als weitere Vertreter der *Phalangeridae* und bei der zu den *Dasyuridae* gehörenden Gattung *Sminthopsis*. Von den neuweltlichen *Didelphidae* liegen wohl keine direkten Winterschlafbeobachtungen aus freier Natur vor, doch konnte z. B. KRIEG (nach brieflicher Mitteilung) bei gefangen gehaltenen Vertretern von *Metachirus* ausgesprochene Lethargieerscheinungen bei niedrigen Temperaturen feststellen, was auf die Fähigkeit zu einem fakultativen Winterschlaf hinweist. Ferner nimmt KRIEG mit Sicherheit Winterschlaf bei den bis weit nach Patagonien vorkommenden Angehörigen der Gattung *Marmosa* an. Bekannt ist, dass sich viele Beuteltiere durch verhältnismässig primitive Wärmeregulation auszeichnen.

Die Insektivoren stellen Winterschläfer in der schon erwähnten Familie der madagassischen *Centetidae* und ferner der *Erinaceidae*. Der bekannteste Vertreter der letztgenannten ist *Erinaceus europaeus*, der sich durch niedrige Werte der Wachttemperatur auszeichnet (Schwankungsbreite nach HERTER 33,5—36,5; nach GRÖBBELS 31,1—36,7). *Hemiechinus* hat nach eigenen Beobachtungen eine Durchschnittstemperatur von 34—35° und eine Schwankungsbreite von 33,3—36,4°. Auch der in wärmeren Gebieten lebende *Paraechinus aethiopicus* fällt nach meinen Feststellungen (1952) bei kühler Umgebungstemperatur leicht in eine Lethargie (z. B. mit Körpertemperaturen von 12°); die Schwankungsbreite der Wachttemperatur beträgt 31,2—36,2°. Man darf bei ihm die Fähigkeit zu einem fakultativen Winterschlaf annehmen.

Von den Chiropteren dürften alle Vertreter in den gemässigten Zonen Winterschläfer sein. Bei manchen tropischen Arten kann man unter entsprechenden Bedingungen fakultativen Winterschlaf erwarten. Auf den auffallend primitiven Wärmehaushalt wurde bereits hingewiesen.

Von den Prosimiern kommen die madagassischen Lemuren *Microcebus*, *Cheirogaleus* und *Altililemur* als Winterschläfer in Betracht. Über Körpertemperaturen liegen keine näheren Angaben bei diesen Vertretern vor, doch konnte ich beim Potto, einem Vertreter des tropischen Afrika, eine sehr niedrige Wachttemperatur (32,2—35,2°) feststellen.

In der Ordnung *Xenarthra* könnten Winterschläfer bei Vertretern der Gürteltiere vorkommen. KRIEG (1940) nimmt dies mit Sicherheit bei *Zaedius* an, der noch im südlichen Südamerika lebt,

ohne dass jedoch direkte Beobachtungen aus freier Natur vorlägen. Eigene Untersuchungen (1932) an einigen Gürteltierarten liessen primitive wärmereregulatorische Einrichtungen erkennen. So hat z. B. *Tolypeutes conurus* eine durchschnittliche Wachtemperatur von nur  $32^{\circ}$  und eine Schwankungsbreite der Körpertemperatur von  $13^{\circ}$  bei einer Schwankung der Umgebungstemperatur von  $6-42^{\circ}$ .

Bei den Rodentiern sind die Winterschläfer innerhalb der Unterordnungen sowohl wie auch innerhalb der Familien sehr ungleichmässig verteilt. Unter den Sciuriden halten *Marmota*, *Citellus*, *Tamias* und *Eutamias* Winterschlaf (Schwankungsbreite der Wachtemperatur z. B. bei *Citellus tridecemlineatus*  $32-41^{\circ}$ ), unter den Cricetiden *Cricetus* (Schwankungsbreite der Wachtemperatur  $33-36,5^{\circ}$ ) und *Mesocricetus*, dagegen bemerkenswerterweise nicht *Cricetulus* und *Phodopus*. Unter den Dipodiden sind die Vertreter der Hüpfmäuse (*Zapodinae*) und der Streifenmäuse (*Sicistinae*) als Winterschläfer bekannt, ebenso dürften die meisten Angehörigen der Springmäuse (*Dipodinae*) in den gemässigten Breiten zu ihnen zu rechnen seien. Auch von dem in Nordafrika lebenden *Jaculus jaculus* ist bei kühler Witterung ein Lethargiezustand beobachtet worden, so dass wir bei ihm vielleicht von fakultativem Winterschlaf sprechen können. Angaben über die Höhe der Wachtemperatur liegen nicht vor, doch gibt von ROKITANSKY Tagesschlaflathargie für *Sicista subtilis* an, was für primitiven Wärmehaushalt sprechen dürfte. Schliesslich halten die Angehörigen der Gliriden in den gemässigten Zonen Winterschlaf. CUVIER (nach HECK) gibt sogar an, dass der im tropischen Afrika lebende *Graphiurus murinus* in Gefangenschaft Winterschlaferscheinungen gezeigt habe.

Überblicken wir die genannten Winterschläfer, so sehen wir, dass es sich ausschliesslich um sogenannte niedere Säugtiere handelt und um Vertreter, die auf Grund ihrer unvollkommenen wärmereregulatorischen Fähigkeiten als niedere Warmblüter anzusehen sind. Sie zeichnen sich aus durch niedrige Durchschnittswerte ihrer Wachtemperatur (meist unter  $36^{\circ}$ ) und durch eine relativ hohe Schwankungsbreite derselben, und zwar in Abhängigkeit teils vom Tagesrhythmus, teils von der Höhe der Umgebungstemperatur. Offenbar ist also labile Wachtemperatur zusammen mit der erwähnten physiologischen Eurythermie die Voraussetzung für das Vorkommen von Winterschlaf. Es ist

bezeichnend, dass für keinen Vertreter der höheren Warmblüter bisher Winterschlaf nachgewiesen werden konnte, wobei wir als sicherstes Kriterium das Absinken der Körpertemperatur ansehen müssen. Auch die oft besonders in älterer Zeit als Winterschläfer genannten Vertreter der Carnivoren, wie z. B. *Ursus*, *Procyon*, *Meles*, *Taxidea*, *Mephitis*, werden nicht lethargisch.

Es gibt jedoch für diese und eine ganze Reihe anderer Säugtierarten, die durch die kalte Jahreszeit in ihrer normalen Lebensführung beeinträchtigt sind, noch eine andere Form der Überwinterung, nämlich die der „Winterruhe“. Sie ist dadurch gekennzeichnet, dass sich die betreffenden Tiere bei ungünstiger Witterung in ihren Bau oder ihr Versteck zurückziehen und in einen tiefen Schlafzustand versinken, der jedoch dem normalen Ruheschlaf entspricht. Die Dauer der Inaktivität ist sehr verschieden lang, und es gibt alle Übergänge von Kurzschläfern (z. B. Eichhörnchen), deren Ruheperioden allenfalls einige Tage betragen, bis zu Langschlälern, die mitunter wochen- und monatelang nicht zum Vorschein kommen. Bei ihnen werden reichliche Fettdepots im Körper angesammelt, so dass sie die Zeit ohne Nahrungsaufnahme überstehen können. Nach HOWARD blieb z. B. ein Baribal drei Monate in seinem Schlafraum, ohne zu fressen. Ausser der durch das Hungern bedingten Umstellung des Stoffwechsels glaubt NESSENI beim Waschbären eine Hypertrophie der Langerhans'schen Inseln feststellen zu können. Diese Beobachtung könnte dafür sprechen, dass auch Tiere, die Winterruhe halten, besondere physiologische Veränderungen durchmachen, eine Erscheinung, die die Winterruhe als eine besondere Überwinterungsform noch besonders charakterisieren würde. Wir können wohl annehmen, dass für höhere Warmblüter die Winterruhe die einzig mögliche Form der Überwinterung ist.

Die im älteren Schrifttum angenommene, bisher aber von der Wissenschaft abgelehnte Möglichkeit eines Winterschlafes bei Vögeln wurde seit den letzten zwei Jahrzehnten durch neue Beobachtungen wieder zur Diskussion gestellt. Es begann mit der an sich nicht neuen Feststellung, dass Schwalben, die während des Zuges von Schlechtwetterperioden überrascht werden, sich in grossen Mengen in und an ihren Nestern oder in Mauerlöchern und unter Dächern zusammenballen und hier in einem tiefen Schlaf-

zustand verharren. Leider liegen keine Messungen der Körpertemperatur vor, so dass wir nicht wissen, ob ein wesentliches Abfallen der Körperwärme eintritt, oder ob diese nur, wie auch im Ruheschlaf, bis zur unteren Grenze der Wachttemperatur absinkt. Dieser durch Bewegungslosigkeit und tiefen Schlaf gekennzeichnete Zustand ermöglicht den Tieren ein kurzfristiges Überstehen von nahrungsarmen Zeiten. Ähnliche Beobachtungen liegen auch für Mauer- und Alpensegler vor. Darüber hinaus konnte z. B. KOSKIMIES zeigen, dass Mauersegler längere Zeit zu hungern vermögen, alte Tiere über 4 Tage, junge (ca. 4—5 Wochen alte) sogar über 9 Tage. Bei ihnen kann es dann zu einer vorübergehenden Hypothermie (Absinken der Körpertemperatur bis auf 25°) und Lethargie kommen, aus der sie selbständig wieder erwachen. Ferner sind von Kolibris Lethargiezustände bei eintretender Kälte beobachtet worden. KRIEG fand in Chile einen kälteerstarnten Kolibri, der dann im warmen Zimmer wieder zu sich kam. Die Versuche von HUXLEY, WEBB u. BEST ergaben, dass Kolibris bei niedriger Umgebungstemperatur, verbunden mit Nahrungsmangel, in eine Kältelethargie versinken können, aus der sie je nach deren Tiefe erst nach 15 bis 30 Minuten wieder erwachen. Hier zeigen sich schon Parallelen zu dem fakultativen Winterschlaf bei Säugern.

Höchst überraschend waren schliesslich die Beobachtungen JÄGERS an der nordamerikanischen Nachtschwalbe *Phalaenoptilus nuttallii*, die er in den Wintern 1946, 1947 und 1948 im Chucawalla-Gebirge in der Koloradowüste machen konnte. In einer bestimmten Felsnische fand er in den drei Wintern einen Vertreter dieser Art (wobei es sich wenigstens in den beiden letzten Wintern mit Sicherheit um den gleichen Vogel handelte) in einer tiefen Lethargie. Es wurde eine Körpertemperatur von 17,5° bei einer etwa gleich tiefen Umgebungstemperatur festgestellt. Wir können demnach nicht umhin, diesen Überwinterungszustand, der nach JÄGERS Feststellungen im Durchschnitt 85 Tage anhält, als echte Winterschlaferscheinung zu bezeichnen.

Das, was uns die Beobachtung der Temperaturverhältnisse zeigt, ist die Erkenntnis, dass es die verschiedensten Überwinterungsformen bei Tieren gibt. Die Wissenschaft ist zunächst bemüht, die beobachteten Erscheinungen in ein gewisses Schema zu bringen. Dies ist durchaus richtig, und wir werden auch jetzt daran festhalten, dass wir Winterstarre, Winterschlaf und Winterruhe zu unter-

scheiden haben. Die Erfahrung lehrt dann bei genauerem Vergleich der einzelnen Arten, dass wir mannigfache Variationen und Übergänge finden: Wir kennen die Erscheinung der Winterruhe, die durch tiefen Ruheschlaf charakterisiert ist, und es ist anzunehmen, dass die Körpertemperatur nur bis auf die untere Grenze der Wachttemperatur, jedenfalls nicht unter die Bewusstseinschwelle absinkt. Wir können hierbei „Kurzschläfer“ und „Langschläfer“ unterscheiden. Wir haben ferner die Erscheinung der kurzfristigen Hypothermie (z. B. bei manchen Vögeln), wobei es dann schon zu einer Lethargie kommen kann. Weiterhin gibt es den fakultativen Winterschlaf und schliesslich den obligatorischen oder eigentlichen Winterschlaf, und auch bei ihm können wir, worauf hier nicht im besonderen eingegangen wurde, „Kurz winterschläfer“ und „Lang winterschläfer“ unterscheiden. Wenn wir endlich die Fledermäuse betrachten, so bemerken wir einerseits eine gewisse Annäherung an die Poikilothermen mit ihrer Winterstarre, andererseits beobachten wir bei ihnen eine enge Verbindung von Tagesschlaflethargie und Winterschlaflethargie, die beide nur quantitative Unterschiede zeigen. Wir sehen also, dass sich die Natur sehr wenig an ein bestimmtes Schema hält.

Diese Gedankengänge bringen uns zu der gut begründeten Vorstellung von einer näheren Beziehung zwischen Schlaf und Winterschlaf. Diese Annahme ist nicht neu, sondern wurde schon von HESS und seinen Schülern vertreten. Beide Erscheinungen werden von der regulatorischen Tätigkeit des vegetativen Nervensystems beherrscht, deren übergeordnete Zentrale im Zwischenhirn liegt. Ich will auf diese Dinge hier nicht näher eingehen. Es bleibt die Frage, welche Faktoren die Umschaltung der wärmeregulatorischen Zentrale im Zwischenhirn bewirken. Hier muss die weitere Forschung einsetzen, um neue Erkenntnisse für die Lösung des Winterschlafproblems zu finden.

#### SCHRIFTENVERZEICHNIS

1846. BARKOW, L. *Der Winterschlaf nach seinen Erscheinungen im Tierreich*, Berlin.
1934. BURBANK, R. C. and YOUNG, J. Z. *Temperature changes and winter sleep of Bats*. J. Physiol. London, 82, S. 459-467.

- 1932 a. EISENTRAUT, M. *Biologische Studien im bolivianischen Chaco*. IV. *Die Wärmeregulation beim Kugelgürteltier (Tolypeutes conurus Js. Geoff.)*. Z. vergl. Physiol. 18, S. 174-185.
- 1932 b. — *Biologische Notizen über heimische Fledermäuse, insbesondere aus der Umgebung Berlins*. Sitzber. Ges. naturf. Freunde Berlin, S. 193-206.
1934. — *Der Winterschlaf der Fledermäuse mit besonderer Berücksichtigung der Wärmeregulation*. Z. Morph. Ökol. 29, S. 231-267.
1940. — *Vom Wärmehaushalt tropischer Chiropteren*. Biol. Zentralbl. 60, S. 199-209.
1952. — *Contribution à l'étude biologique de Paraechinus aethiopicus Ehrenb.*, Mammalia, 16, S. 232-252.
1832. HALL, M. *On Hybernation*. Phil. Trans. Royal Soc. London, S. 335-360.
1909. HARI, R. *Beitrag zur Kenntnis der chemischen Wärmeregulation der Säugetiere*. Arch. Phys. 130, S. 90-111.
1914. HECK, L. *Die Säugetiere*, in: Brehms Tierleben, 4. Aufl., Leipzig-Wien.
1938. HERTER, K. *Die Biologie der Europäischen Igel*. Monogr. d. Wildsäugetiere V. Leipzig.
1939. HESS, W. R. *Beziehungen zwischen Winterschlaf und Aussen-temperatur beim Siebenschläfer*. Z. vergl. Phys. 26, S. 529-536.
- 1935/1943. HESSE, R. und DOFLEIN, F. *Tierbau und Tierleben*. 2. Band 2. Aufl. Jena.
1881. HORVATH, A. *Einfluss verschiedener Temperaturen auf die Winterschläfer*. Verh. phys. med. Ges. Würzburg, 15, S. 187-219.
1935. HOWARD, W. J. *Notes on the hibernation of a captive Black Bear*. J. Mamm. 16, S. 321.
1939. HUXLEY, J. S., WEBB, C. S. and BEST, A. F. *Temporary Poikilothermy in birds*. Nature 143, S. 683.
1949. JAEGER, E. C. *Further observations on the hibernation of the poorwill*. The Condor 51, S. 105-109.
1931. JOHNSON, G. E. *Hibernation in mammals*. Quart. Rev. Biology. Baltimore, 6, S. 437-461.
1929. KALABOUCHOW, N. J. *Aestivation of the ground squirrel*. Transact. Lab. Exp. Biol. Zoopark Moscow, 5, S. 163-176.
1927. KASHKAROW, D. and LEIN, L. *The yellow ground squirrel of Turkestan, Cynomys fulvus oxianus Thomas*. Ecology, 8, S. 63-72.
1940. KAYSER, Ch. *Les échanges respiratoires des hibernants*. Lons-le-Saunier.
- 1950 a. — *La léthargie hibernale des mammifères et le mécanisme de sa genèse*. Mammalia 14, S. 105-125.
- 1950 b. — *Les échanges respiratoires de la grenouille (R. esculenta) et du spermophile (Citellus citellus) entre 0° et 10° C.* C. R. Soc. Biol. 144, S. 1697-1699.

1899. KOENINCK, A. *Versuche und Beobachtungen an Fledermäusen*. Arch. Anat. u. Physiol., S. 389.
1948. KOSKIMIES, J. *On temperature regulation and metabolism in the swift, *Micropus a. apus* L., during fasting*. *Experientia* 4, S. 274-276.
1940. KRIEG, H. *Als Zoologe in Steppen und Wäldern Patagoniens*. München/Berlin.
1952. ——— *Der kältestarre Kolibri*. *Naturw. Rdsch.*, 5, S. 25-26.
1904. MERZBACHER, L. *Allgemeine Physiologie des Winterschlafes*. *Ergeb. Physiol.* 3, S. 214.
1952. NESENI, R. *Winterruhe oder Winterschlaf des Waschbären*. *Z. Säugetierk.*, 18, S. 81-109.
1925. RAND, A. L. *On the habits of some Madagascar Mammals*. *J. Mammal.* 16, S. 89-104.
1952. ROKITANSKY, G. V. *Gefangenschaftsbeobachtungen an der Streifenmaus (*Sicista subtilis* Pallas)*. *Bonner Zool. Beitr.* 3, S. 1-9.
1928. SHAW, W. T. *Duration of the aestivation and hibernation of the Columbian ground squirrel (*Citellus columbianus*) and sex relation to the same*. *Ecology*, 6, S. 75-81.
1952. SUOMALAINEN, P. und PETRI, Elise. *Histophysiology of the Pancreas in the hibernating Hedgehog*. *Experientia* 8, 1952, p. 435.
1930. WADE, O. *The behavior of certain spermophils with special reference to aestivation and hibernation*. *J. Mamm.*, 11, S. 160-188.
1915. WARDLAW, H. S. H. *The temperature of *Echidna aculeata**. *Proc. Linn. Soc. New S. Wales*, 40, S. 231-258.
1932. WEIDHOLZ, A. *Bemerkungen zum Sommerschlaf der Zwerglemuren*. *Zool. Garten*, 5, S. 282-285.

---

N° 8. **E. Fauré-Fremiet**, professeur au Collège de France, Paris. — L'hypothèse de la sénescence et les cycles de réorganisation nucléaire chez les Ciliés.

#### I. CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES ET PHYSIOLOGIQUES DES CILIÉS

Les Ciliés (*Euciliata*) seront considérés ici au sens strict, c'est-à-dire à l'exclusion des Opalinides qui ont conservé la marque des Flagellés dont ces deux groupes dérivent probablement (voir FAURÉ-FREMIET 1950 et 1952).

Les Ciliés sont des Protozoaires hautement organisés et certainement très anciens, bien qu'ils ne laissent de traces indiscutables qu'à partir du Jurassique supérieur; leur degré d'évolution est plus élevé que celui des Vertébrés, si on l'estime d'après les pertes de fonctions biochimiques révélées par l'étude de leur métabolisme actuel. Leur étonnante diversification morphologique s'est réalisée par le seul jeu de la différenciation cytoplasmique; mais les possibilités de celle-ci sont limitées; les Ciliés sont prisonniers de leur unicellularité, et leur évolution diversificatrice, si riche de possibilités soit-elle, paraît engagée dans une impasse.

Les Ciliés sont des Protozoaires hétérocaryotes, caractérisés par la présence de deux noyaux de type différent: macronucleus et micronucleus; les exceptions apparentes, dues à la perte du micronucleus, n'infirmant pas la valeur de ce caractère essentiel.

MAUPAS a étudié soigneusement, avec différentes espèces de Ciliés, le développement de cultures obtenues et entretenues par isolements successifs d'un seul individu dont la descendance était suivie de générations en générations. Après un laps de temps variable suivant l'espèce utilisée, il a constaté un fléchissement du taux de multiplication, signe avant-coureur d'une dégénérescence attestée par l'apparition de formes anormales dont la mortalité mettait bientôt fin à la culture.

Cette constatation s'opposait à l'idée soutenue par WEISMANN, que les êtres unicellulaires, comme les cellules du germen, sont doués d'une immortalité potentielle. En fait, écrit MAUPAS, « les Infusoires ne font pas exception à la règle de caducité physiologique, que l'expérience vulgaire considère comme nécessaire et universelle pour tout ce qui vit ». Cependant la « sénescence » des cultures peut être empêchée si le processus sexuel de la conjugaison intervient à temps; ce processus est étroitement comparable à celui de la fécondation; il provoque un « rajeunissement caryogamique » permettant un nouveau cycle de générations; ainsi le Protozoaire ne diffère pas fondamentalement du Métazoaire, puisque, chez l'un comme chez l'autre, le phénomène sexuel apparaît nécessaire à la continuité de la vie.

Répétant avec plus de précision les expériences de MAUPAS, CALKINS trouve une variation cyclique du taux de division traduisant l'apparition de la sénescence; contrôlant avec plus de soin les conditions de milieu, WOODRUFF et BAITSELL obtiennent cependant,

sans sénilité, des cultures de longue durée; mais celles-ci accusent des variations périodiques du taux de division, rythmes et cycles, dont les stades de « dépression » peuvent être surmontés par un changement de milieu. S'agit-il dans ce cas, comme le suppose R. HERTWIG, d'une sorte de parthénogenèse ? WOODRUFF et ERDMANN mettent en évidence, chez *Paramecium*, un processus de réorganisation nucléaire, l'endomixie, qui, sans conjugaison, inaugure un nouveau cycle de multiplication. Ainsi le processus de sénescence, lié à la succession des divisions végétatives, garde son apparence fatale.

Une notion contradictoire est apportée par les cultures de *Glaucoma* et de *Colpidium* entretenues par ENRIQUES et par VIEWEGER, cultures indéfiniment prolongées sans dépression, sans conjugaison, sans endomixie.

On connaît aujourd'hui de nombreux exemples de Ciliés dont la multiplication peut se poursuivre indéfiniment sans réorganisation nucléaire ni processus sexuel; ces derniers sont inconnus chez les espèces du genre *Ophryoglena* que H. MUGARD a cultivé plusieurs années dans mon laboratoire; ils sont impossibles chez les souches, races ou espèces de Ciliés qui ont perdu leur micronucleus, et dont on connaît nombre de cas.

Avant d'aller plus loin, nous devons revenir sur le caractère hétérocaryote des Ciliés. GIGLIO-TOS (1908) a tenté une comparaison entre ces Protozoaires et les Métazoaires; KOFOID (1941), plus récemment, a précisé celle-ci en schématisant la succession des cycles végétatif et sexuel chez un Cilié; le micronucleus se comporte comme un noyau germinatif, le macronucleus comme un noyau somatique; ils sont inclus l'un et l'autre dans une masse cytoplasmique continue; le Cilié est donc à la fois mono et bicellulaire; le terme « somatelle » exprime cet état particulier. Cette interprétation nous permettra de poser les deux problèmes de la conjugaison et de la sénescence.

La conjugaison des Ciliés prend toute sa signification biologique avec son résultat essentiel: l'amphimixie au sens de WEISMANN, ou d'une manière plus générale la syngamie; c'est-à-dire par une séquence de phénomènes nucléaires comportant la ségrégation méiotique des chromosomes, la formation de deux pronuclei haploïdes, leur copulation en un syncaryon diploïde. L'aspect proprement sexuel de ce processus se réduit, en fait, aux mécanismes

nombreux et divers qui conditionnent la réalisation de la syngamie.

En ce qui concerne l'évolution, on remarquera avec J. HUXLEY que la ségrégation méiotique et l'amphimixie procurent à l'espèce des avantages à long terme par leurs effets stabilisateurs, et des avantages à court terme par leurs effets diversificateurs favorisant l'adaptabilité.

Au point de vue physiologique, on retiendra que la fusion syngamique a pour effet immédiat la réorganisation de l'appareil nucléaire.

Envisagé sous l'un et l'autre de ces aspects, le problème de la conjugaison est dominé par le comportement du micronucleus.

La «dégénérescence sénile» marque le terme de l'évolution d'une «caryonide», au sens de SONNEBORN, c'est-à-dire de l'ensemble des individus dont le macronucleus est issu, par division, d'une même ébauche macronucléaire primitivement formée à partir d'un syncaryon.

Mais cette dégénérescence n'apparaît pas, devant l'ensemble des Ciliés, comme un processus fatal et inéluctable, et l'on doit considérer à la fois ses causes profondes et les raisons de sa contingence. Envisagé sous l'un et l'autre de ces aspects, le problème de la sénescence est dominé par le comportement du macronucleus.

## II. LE MICRONUCLEUS

Les dimensions du micronucleus n'excèdent jamais quelques microns, et sont, dans une très large mesure, indépendantes de celles de la masse protoplasmique du Cilié. Le rôle physiologique de ce micronoyau est apparemment nul au cours de la vie végétative; son excision expérimentale ou sa perte ne modifient aucunement la vitalité de l'organisme<sup>1</sup>.

Au cours des divisions végétatives, les mitoses du micronucleus montrent un fuseau achromatique acentrique, assez particulier d'ailleurs, car apparemment insensible aux effets de la colchicine.

<sup>1</sup> Les espèces du genre *Euplotes* seules semblent faire exception à cette règle.

La substance chromatique se résout en petits bâtonnets, généralement considérés comme des chromosomes malgré l'inconstance de leur nombre, leur allongement sur le fuseau à la métaphase, et leur apparente division transversale. Les critiques formulées par DEVIDÉ et GEITLER 1947, SONNEBORN 1949, DEVIDÉ 1951, suggèrent qu'il s'agit de chromosomes composés; leur insertion longitudinale sur le fuseau s'expliquerait par l'existence d'une série de centromères; la division apparemment transversale serait une fausse interprétation (due à la petitesse des figures de mitoses) du glissement polaire, en sens opposé, des deux moitiés longitudinales de chaque chaîne chromosomique, conformément à l'interprétation de RAABE 1946.

La composition du micronucleus, donnée par les mesures microphotométriques de MOSES 1949, serait: protéines = 87,6%; ARN = 8,2%; ADN = 4,2%. Les mesures de SESHACHAR 1950 situent au début de l'interphase la synthèse de l'acide désoxyribonucléique.

En opposition avec la mitose végétative, la méiose met en jeu des chromosomes vrais; ceux-ci apparaissent à la prophase comme de très fins filaments, ultérieurement condensés, et donnant à la métaphase des tétrades typiques, comme GRELL (1949) le constate chez *Ephelota*, et DEVIDÉ (1951) chez *Colpidium* et *Euplotes*.

La conjugaison comporte ordinairement l'association temporaire de deux individus chez chacun desquels, selon le schéma donné par E. MAUPAS 1886-1888 et R. HERTWIG 1888-1899, le micronucleus subit d'abord trois divisions pré-gamiques; deux seulement des huit descendants persistent et deviennent pronuclei. Chaque conjoint échange avec son partenaire un pronucleus migrateur qui s'unit au pronucleus stationnaire pour constituer un syncaryon. Le macronucleus commence à dégénérer pendant les divisions post-gamiques du syncaryon, lesquelles se terminent par la persistance d'un micronucleus et la différenciation d'un nouveau macronucleus.

La zygoase amphimixique et la formation d'un syncaryon par fusion des deux pronuclei, suppose évidemment pour chacun d'eux la réduction préalable du nombre de leurs chromosomes. Mais les aspects morphologiques observés ne permettent ni de prouver l'existence d'une division réductionnelle, ni de la situer au cours des divisions pré-gamiques.

La figure « en croissant », ou « en parachute », souvent observée à la prophase pré-gamique, a été interprétée par CALKINS et CULL (1907), comme un stade parasynapsis, supposant l'accolement longitudinal des chromosomes homologues. Mais, en fait, l'analyse génétique seule a pu démontrer l'existence d'un processus méiotique.

JENNINGS avait reconnu, par la comparaison de leurs descendance, que deux ex-conjoints sont génétiquement semblables. SONNEBORN a reconsidéré ce problème en utilisant les caractères bien définis fournis par les « mating types » chez *Paramecium aurelia*. Soit un couple de conjuguants dont l'un porte le caractère « two types » + (dominant) et l'autre le caractère mt I (récessif); après échange des pronuclei et zygose amphimixique, SONNEBORN vérifie que les deux ex-conjoints et leurs descendance (caryonides F<sup>1</sup>) sont hétérozygotes +/mt I.

Après conjugaison entre hétérozygotes, chaque ex-conjoint est l'origine d'une caryonide F<sup>2</sup>, et, pour l'ensemble des couples, SONNEBORN trouve 50% d'hétérozygotes +/mt I, 25% d'homozygotes +/+ et 25% d'homozygotes mt I/mt I, les descendance de deux ex-conjoints étant toujours identiques, suivant la règle de JENNINGS.

Cette belle expérience démontre: 1<sup>o</sup> qu'il y a eu disjonction des caractères, donc ségrégation chromosomique et méiose; 2<sup>o</sup> que les deux pronuclei (migrateur et stationnaire) formés par un conjugant sont génétiquement semblables; 3<sup>o</sup> que, de ce fait, la troisième division pré-gamique est équationnelle, et que la réduction méiotique se situe aux deux premières divisions.

### III. LE MACRONUCLEUS

La taille du macronucleus est généralement proportionnelle à celle de la masse protoplasmique, et, chez les grandes espèces de Ciliés, cette proportionnalité se complique d'un accroissement souvent considérable de la surface du macronucleus.

Les expériences de mérotomie ont prouvé, voici longtemps, que le macronucleus est indispensable aux fonctions de synthèse; son excision est apparemment sans effet sur la mobilité ou sur l'alimentation du Cilié, mais elle exclut toute possibilité de croissance ou de régénération et entraîne la dégénérescence et la mort.

Le macronucleus est génétiquement actif; une ingénieuse expé-

rience de SONNEBORN entraîne la coexistence, chez un ex-conjugal, d'un macronucléus homozygote et d'un micronucléus hétérozygote; on constate alors que le macronucléus, seul, contrôle le phénotype. L'existence reconnue de nombreuses souches, races et espèces de Ciliés ayant perdu leur micronucléus autorise la généralisation de ce fait.

Une fraction quelconque du macronucléus, isolée par mérotomie, ou tout autre processus (voir SONNEBORN 1949) suffit pour assurer ses fonctions et régénérer un macronucléus normal; les diverses parties du macronucléus étant équivalentes, celui-ci doit être considéré comme un noyau « polyénergide » au sens de HARTMANN. D'après les mêmes constatations PIEKARSKI (1941) et GEITLER (1941) interprètent le macronucléus comme un noyau polyploïde; et nous ajouterons: hyperpolyploïde.

Inversement, sa fragmentation régulière au cours du bourgeonnement, chez *Tachyblaston* par exemple, est considérée par GRELL (1950) comme une « dépolyploïdisation ».

La division du macronucléus par simple bipartition est probablement due à l'impossible réalisation d'un système achromatique capable d'orienter la répartition d'une masse chromatique hyperpolyploïde.

L'ébauche d'un nouveau macronucléus est constituée, après la conjugaison, par différenciation de l'un des noyaux issu des divisions post-gamiques du syncaryon. Ce noyau subit un accroissement de volume considérable, et c'est au sein d'une abondante substance achromatique qu'apparaissent bientôt des filaments très ténus donnant la réaction de Feulgen, et correspondant sans doute à des chromosomes vrais. Ceux-ci se condensent progressivement puis, chez *Ephelota*, GRELL (1949) constate leur duplication répétée, attestée par la formation de faisceaux groupant 2, 4, 8 et plus de chromosomes parallèles; cet aspect remarquable correspond à la polyploïdisation réalisée par le mécanisme de l'endomitose. Ultérieurement, les chromosomes se groupent autour de chromocentres hétérochromatiques au milieu d'une caryolympe abondante; on assiste enfin à la multiplication de très nombreuses particules désoxyribonucléiques et à l'apparition de nucléoles ribonucléiques.

La composition du macronucléus est très voisine de celle du micronucléus, soit, d'après les mesures précitées de MOSES: protéines = 85.1%; RNA = 9.1%; DNA = 5.8%.

Les micrographies électroniques de BRETSCHNEIDER (1950) et de FINLEY (1951) montrent, dans les macronuclei de *Paramecium* et de *Spirostomum*, des granules de 150 à 300  $\mu$  correspondant aux particules désoxyribonucléiques; il est difficile de décider si ceux-ci représentent des chromosomes vrais, ou s'ils résultent de l'agrégation de microchromosomes. Il semble en effet que certaines conditions physico-chimiques puissent modifier l'état de dispersion du matériel chromatique. Il faudrait encore savoir comment ces supposés chromosomes se répartissent dans le macronucléus hyperpolyploïde en génomes complets, réalisant ainsi le caractère « poly-énergide » expérimentalement démontré. Retenons seulement que la structure définitive du macronucléus est étroitement comparable à celle des gros noyaux polyploïdes formés par endomitose dans les cellules glandulaires de nombreux Insectes, Hémiptères par exemple.

#### IV. LE PROBLÈME DE LA SÉNESCENCE

L'évolution des noyaux polyploïdes considérée en général, et indépendamment du cas particulier représenté par le macronucléus des Ciliés, doit être examinée maintenant. On sait que de tels noyaux peuvent être expérimentalement obtenus, particulièrement chez des cellules végétales, par l'emploi de la colchicine; ce corps inhibe le fonctionnement de la figure achromatique mais non point la multiplication des chromosomes, de sorte que les noyaux s'accroissent par endomitose jusqu'à devenir monstrueux.

Chez nombre d'Insectes, de tels noyaux géants et hyperpolyploïdes se développent normalement dans certaines cellules glandulaires physiologiquement caractérisées par un haut pouvoir de synthèse.

Dans l'un et l'autre cas ces noyaux géants restent activement fonctionnels, mais leur évolution est généralement irréversible. La raison de ce fait peut être cherchée dans l'absence d'un système achromatique proportionné; mais certains faits suggèrent quelque cause plus profonde.

PAINTER et REINDORP (1939), et J. SCHULTZ (1941) ont montré que le noyau des cellules nutritives de l'œuf de *Drosophila* s'accroît par endomitose jusqu'à devenir 512 — ploïde. Mais tandis que les autosomes se sont ainsi divisés neuf fois de suite, les hétérochromosomes Y ne se seraient divisés que quatre fois selon SCHULTZ. Ce

simple fait montre que le processus endomitotique peut s'accompagner d'une multiplication allochronique des chromosomes, et que, de ce fait, la balance génique peut se modifier progressivement.

S'il en est ainsi, on peut supposer avec SCHULTZ que le taux des enzymes cellulaires génétiquement contrôlés puisse varier avec le degré de polyploïdie, modifiant alors les mécanismes biochimiques soit dans la direction d'équilibres nouveaux conduisant à la différenciation, soit dans la direction d'une limitation ou d'une déviation, conduisant vers la dégénérescence et la mort.

L'hypothèse de SCHULTZ exprime une simple *possibilité*. Aucun fait ne prouve qu'elle s'applique à l'évolution du macronucléus des Ciliés; mais un grand nombre de faits indiquent que le macronucléus subit, au cours du cycle végétatif des caryonides, certaines modifications de nature indéterminée, que viennent corriger des mécanismes régulateurs. Rappelons brièvement quelques-uns de ceux-ci.

a) Au cours de chaque bipartition, KIDDER et DILLER (1934) chez *Colpidium*, *Glaucoma*, etc.; DALE BEERS (1946) chez *Tillina*, H. MUGARD (1948) chez *Porpostoma*, etc., constatent l'élimination de petites masses de chromatine macronucléaire qui dégèrent et disparaissent dans le cytoplasma. Ce fait a été considéré comme une sorte d'épuration<sup>1</sup>.

b) DILLER 1936 a décrit, sous le nom de « hémixis » chez *Paramecium aurelia*, un processus de fragmentation du macronucléus suivi, au cours d'une ébauche de bipartition, de la réorganisation d'un nouveau macronucléus aux dépens de fragments de l'ancien.

c) WOODRUFF et ERDMANN 1914 avaient cru constater chez *P. aurelia* la reconstitution totale d'un nouveau macronucléus aux dépens d'un micronucléus végétatif; cette « endomixie », comparée par R. HERTWIG à une parthénogenèse, n'est pas vérifiée par DILLER (1936) qui observe à sa place deux processus différents: l'hémixie déjà citée et l'autogamie. Au cours de ce dernier processus, on observe chez un même individu, trois divisions pré-gamiques du micronucléus aboutissant à la persistance de deux pronuclei qui se fusionnent en un syncaryon; les divisions post-gamiques de celui-ci

---

<sup>1</sup> Les « bandes de réorganisation » décrites dans le macronucléus des Hypotriches correspondent probablement à un mécanisme différent, en rapport avec le processus d'endomitose (SONNEBORN 1947).

produisent finalement un micronucléus et l'ébauche d'un nouveau macronucléus, tandis que l'ancien se fragmente et disparaît.

Examinant les conséquences génétiques de l'autogamie chez des individus hétérozygotes, SONNEBORN constate que la réorganisation nucléaire laisse seulement des homozygotes, les deux génotypes disjoints étant représentés en quantités égales. Ceci démontre que la dernière division prégamique du micronucléus est équationnelle comme au cours de la conjugaison; que la disjonction méiotique des caractères est effectuée au cours des deux premières divisions; et que le syncaryon est un noyau diploïde, mais non amphimixique.

Un nouveau cas de réorganisation nucléaire autogamique a été découvert dans mon laboratoire par J. CORLISS (1952) chez *Tetrahymena rostrata*. Ce processus se déroule au cours de l'enkystement, dans des conditions particulièrement favorables à l'analyse et à l'expérimentation.

## V. CONCLUSIONS

La théorie maupasienne de la sénescence et du rajeunissement caryogamique chez les Ciliés doit être révisée et assouplie à la lumière de données nouvelles qui permettent de distinguer deux processus différents.

L'un de ceux-ci, la conjugaison, est l'expression particulière du phénomène général de la sexualité. Il a pour effet de procurer à l'espèce les avantages à court et à long terme résultant de l'amphimixie.

Le second est un processus physiologique intéressant une série de générations cellulaires. Il est lié à la différenciation d'un noyau somatique contrôlant les activités biochimiques de l'organisme unicellulaire; issu d'un noyau normal (le micronucléus), ce noyau somatique ou macronucléus s'accroît par endomitose et polyploïdisation jusqu'à proportionner sa taille à celle de la masse cytoplasmique indivise qu'il contrôle. Mais ce caractère hyperpolyploïde comporte un *risque d'impotence irréversible*, particulièrement, semble-t-il, chez les grandes espèces hautement différenciées.

Les processus régulateurs capables de corriger les conséquences de ce risque se manifestent à des degrés divers; depuis l'élimination de petites masses désoxyribonucléiques, ou la réorganisation hémixique beaucoup plus importante, jusqu'au remplacement inté-

gral d'un macronucléus caduc par un macronucléus néoformé à partir d'un syncaryon autogamique ou d'un syncaryon amphimixique. Dans ce dernier cas, le processus sexuel de la conjugaison se superpose au processus physiologique de la réorganisation nucléaire, mais ne doit pas être confondu avec lui.

En résumé, la notion de sénescence, chez le Cilié, exprime l'évolution possible, mais non obligatoire, du macronucléus hyperploïde vers l'impotence fonctionnelle. Cette constatation, comme la connaissance des processus correcteurs, pose de nombreux problèmes, parmi lesquels l'aspect bio-chimique des interactions géniques, et le rôle des acides nucléiques dans les synthèses protéiques, occupent évidemment le premier plan.

#### BIBLIOGRAPHIE

1946. BEERS, Ch. D. *History of the nuclei of Tillina magna during division and encystment*. J. Morph., 78, 181-200.
1907. CALKINS, N. G. and CULL, S. W. *The Conjugation of Paramecium aurelia (caudatum)*. Arch. f. Protistenk., 10, 375-445.
1952. CORLISS, J. O. *Le cycle autogamique de Tetrahymena rostrata*. C. R. Acad. Sc., 235, 399-402.
1947. DEVIDÉ, Z. und GEITLER, L. *Die Chromosomen der Ciliaten*. Chromosoma, 3, 110-136.
1951. DEVIDÉ, Z. *Chromosomes in Ciliates (Euciliata and Opalinidae)*. Bull. internat. Acad. Yougoslave, Zagreb, n. s., 3, 75-114.
1936. DILLER, W. F. *Nuclear reorganization processes in Paramecium aurelia, with descriptions of autogamy and „hemixis”*. Jour. Morph., 59, 11-67.
1948. — *Nuclear behavior of Paramecium trichium during conjugation*. Journ. Morph., 82, 1-52.
1950. FAURÉ-FREMIET, E. *Morphologie comparée et systématique des Ciliés*. Bull. Soc. Zool., 75, 109-122.
1952. — *La diversification structurale des Ciliés*. Bull. Soc. Zool., 77, 274-281.
1951. FINLEY, H. *Electron microscopy of thin-sectioned Spirostomum*. Science, 113, 362.
1939. GEITLER, L. *Die Entstehung des polyploiden somakerne der Heteropteren durch Chromosomenteilung ohne Kernteilung*. Chromosoma, 1, 1-22.
1941. — *Das Wachstum des Zellkerns in tierischen und pflanzlichen Gewebe*. Ergeb. Biol., 18.
1908. GIGLIO-TOS, E. *Sull'interpretazione morfologica e fisiologica degli infusori*. Biologica, 2, n° 3.

1949. GRELL, K. G. *Die Entwicklung der Makronucleusanlage im Exkonjuganten von Ephelota gemmipara*. Biolog. Centralbl., 68, 289-312.
1950. — *Der Generationswechsel des parasitischen Suktors Tachyblaston ephelotensis Martin*. Z. f. Parasitenkunde, 14, 499-534.
1950. GRELL, K. G. *Der Kerndualismus der Ciliaten und Suktorien*. Die Naturwissenschaften, 37, 347-356.
1889. HERTWIG, R. *Über die Conjugation der Infusorien*. Abhandl. K. Bayer. Akad. Wiss. II Cl., 17, 1-80.
1942. HUXLEY, J. *Evolution—the modern synthesis*. London, G. Allen & Unwin Ltd.
1941. JENNINGS, H. S. *Inheritance in Protozoa*. In: Protozoa in Biological Research. Columbia Univ. Press., 710-771.
1934. KIDDER, G. W. and DILLER, W. F. *Observations on the binary fission of four species of common free-living Ciliates, with special reference to the macronuclear chromatin*. Biol. Bull., 77, 201-219.
1941. KOFOID, Ch. A. *The Life Cycle of the Protozoa*. In: Protozoa in Biological Research. Columbia Univ. Press. 565-582.
1889. MAUPAS, E. *Le rajeunissement karyogamique chez les Ciliés*. Arch. Zool. Exp. Gen., 2<sup>e</sup> S., 7, 149-517.
1949. MOSES, M. J. *Nucleoproteins and the cytological chemistry of Paramecium nuclei*. Proc. Soc. Exp. Biol. and Med., 71, 537-39.
1948. MUGARD, H. *Contribution à l'étude des Infusoires hymenostomes histiophages*. Ann. Sc. Nat. Zool., 11<sup>e</sup> S., 10, 173-268.
1939. PAINTER, Th. and REINDORP, E. *Endomitosis in the nurse Cells of the ovary of Drosophila melanogaster*. Chromosoma, 1, 276-283.
1941. PIEKARSKI, G. *Endomitose beim Grosskern der Ziliaten. Versuch einer Synthese*. Biolog. Zentralbl., 61, 416-426.
1946. RAABE, H. *L'appareil nucléaire d'Urostyla grandis*. I. *Appareil micronucléaire*. Annal. Univ. Marie Curie-Sklodowska (C), 1, 1-34.
1941. SCHULTZ, J. *The evidence of the nucleoprotein nature of the gene*. Cold Spring Harbor Symposia Quant. Biol., 9, 55-65.
1952. — *Interrelations between nucleus and cytoplasm: Problems at the biological level*. Exp. Cell Research, suppl., 2, 17-43.
1950. SESHACHAR, B. R. *Desoxyribonucleic acid content of the Ciliate micronucleus*. Nature, 165, 848.
1941. SONNEBORN, T. M. *Paramecium in modern Biology*. Bios, 21, 31-43.
1941. — *Sexuality in Unicellular Organisms*. In: Protozoa in Biological Research, Columbia Univ. Press., 666-709.
1947. — *Recent Advances in the Genetics of Paramecium and Euplotes*. Advances in Genetics, 1, 253-358.
1949. — *Ciliated Protozoa: Cytogenetics, genetics and Evolution*. Annual Rev. of Microbiol., 1949, 55-80.

1953. WICHTERMAN, R. *The Biology of Paramecium*. New York, The Blakiston Comp.
1908. WOODRUFF, L. L. *The Life-Cycle of Paramecium when subjected to a varied environment*. Amer. Nat., 62, 520.
1914. — and ERDMANN, R. *A normal periodic reorganization process without cell fusion in Paramecium*. Jour. Exp. Zool., 17, 425-518.
1941. — *Endomixis*. In: Protozoa in Biological Research, Columbia Univ. Press, 646-665.

---

N<sup>o</sup> 9. **R. Geigy**, Basel. — Die genitale Uebertragung der Rückfallfieber-Spirochaete durch die Zecke *Ornithodoros moubata*.

Der Referent bereitet die Tagungsteilnehmer einleitend auf verschiedene Demonstrationen im Tropeninstitut vor, durch welche Einblick in die Arbeitsrichtungen dieser jungen Forschungsstätte geboten werden soll. Die angeführten Beispiele betreffen vornehmlich das Gebiet der Malaria, der Trypanosomiasen, des Rückfallfiebers, der Sandfloh- und der Termitenforschung.

Eingehender wird sodann der Fall des durch *Ornithodoros moubata* übertragenen Rückfallfieber-Erregers *Borrelia duttoni* dargestellt. Diese Krankheitskeime gelangen bei der Blutmahlzeit zunächst in den Magensack und von dort in die Haemolymph der Zecke, wo sie sich stark vermehren. Die Spirochaeten manifestieren sodann eine besondere Affinität zu gewissen Zeckenorganen. So dringen sie z. B. in die paarigen Speicheldrüsen und Coxalorgane ein und benützen dann beim nächsten Saugakt den Speichel und den Coxalsaft als Vehikelflüssigkeit, um wieder in die Blutbahn des Warmblüters zu gelangen. Andererseits bestehen aber auch zwei Wege für sogenannte „genitale Übertragung“, indem sich die Spirochaeten bei infizierten Zeckenweibchen entweder in den Eiern des Ovars festsetzen und so auf die nächste Generation übertragen werden, oder indem infizierte Männchen beim Geschlechtsakt reine Weibchen infizieren können, dadurch dass sie im Samenejakulat Spirochaeten übertragen. Der erste Fall der direkten genitalen

Übertragung beim Weibchen ist klar bewiesen, jedoch bleibt im einzelnen noch das Schicksal der Spirochaeten im Embryo abzuklären, sowie ihre schliessliche Lokalisation bei den Zeckenlarven, die schon beim Schlüpfen aus dem Ei infektiös sind. Mehr Schwierigkeiten bereitet der zweite Fall der „infektiösen Copula“. Es war zunächst notwendig, die für *O. moubata* noch grösstenteils unbekannte Spermatogenese sowie den Begattungsakt abzuklären, bei welchem vom Männchen dem Weibchen ein von Spermiphoren erfüllter Spermatophor in die Geschlechtsöffnung eingesteckt wird. Es hat sich sodann gezeigt, dass bei infizierten Männchen die Wandungen der Hodenschläuche und der Vesiculae seminales, sowie die Spermatophoren-Drüsen starken Spirochaetenbefall aufweisen. Aus einigen ersten beobachteten Fällen scheint auch hervorzugehen, dass in den Spermatophoren Spirochaeten auf die Weibchen übertragen werden können, wobei sie dann in erster Linie die Ovidukte und Eifollikel besiedeln. Eine detaillierte, experimentelle Beweisführung für beide Möglichkeiten genitaler Übertragung steht aber noch aus und die Untersuchungen müssen weitergehen.

---

N<sup>o</sup> 10. **H. Hediger**, Basel. — Vorbemerkungen zum Besuch des neuen Elefantenhauses im Basler Zoologischen Garten.

*Zusammenfassung:* Die Elefantenhaltung im Basler Zoo geht auf das Jahr 1886 zurück. Damals brachten die beiden Basler Naturforscher Paul und Fritz Sarasin einen 1,2 m grossen, 340 kg schweren weiblichen Elefanten mit, den sie im Juni 1885 am Kumbuk-Fluss auf Ceylon gefangen hatten. Von allen Elefanten im Basler Zoo hat dieser am längsten gelebt; er starb mit 33 Jahren eines natürlichen Alterstodes. Das Beispiel bestätigt die Erfahrung, dass indische Elefanten im Alter von wenig über 30 bereits senil sein können.

Das 1891 gebaute Elefantenhaus kostete samt Umgebungsarbeiten nicht ganz Fr. 34.000. In ihm lebten die indischen Elefan-

tenkühe „Jenny“ 1919-28 (getötet wegen Gefährlichkeit), „Mary“, 1928-1947 (getötet wegen Alterserscheinungen und schwerer Tbc), ferner die afrikanische Elefantenkuh „Matadi“, 1932-1950 (gestorben an Myoglobininurie nach dem Transport Basel-Frankfurt a.M.).

Die Kosten des am 13. März 1953 feierlich eröffneten Neubaus betragen rund Fr. 700.000, die vom Arbeitsrapen der Stadt Basel in grosszügiger Weise zur Verfügung gestellt wurden. Der Architekt ist Arthur Dürig. Die Anlage weist statt Gitterabspernung nur Graben und Elektrodraht auf. Sowohl das Haus wie der Auslauf sind mit Bassin (innen heizbar) ausgestattet. Hinter den Ställen befindet sich ein fünffach unterteilbarer Gang, dessen Abteilungen gleichzeitig als Wechsellkäfige, d. h. zum Umsetzen gefährlicher Tiere bei der Reinigung dienen.

Die Anlage wurde mit 5 jungen Elefanten des Rassenkreises *Loxodonta africana* besetzt, welche Dr. E. M. Lang im November 1952 in Ostafrika abgeholt hat. Es handelte sich um ca. 18 Monate alte Jungtiere von 212—313 kg Gewicht. Im ersten Vierteljahr nahmen sie 18—58 kg zu.

Ausser diesen Elefanten ist in dem geräumigen, licht- und luftreichen Bau auch ein Paar *Rhinoceros indicus* untergebracht, z. Zt. das einzige auf dem Kontinent. Das Männchen wurde 1951, das Weibchen 1952 importiert durch Peter und Mercia Ryhiner. Die Reise in der Transportkiste dauerte 2 bzw. 3 volle Monate. Beide Tiere stammen aus dem Kaziranga-Reservat in Assam, wo nach E. P. Gee (1950) noch 150 Exemplare vorkommen. Der Gesamtbestand der Art wird auf 345 Stück geschätzt.

Begreiflicherweise bemüht man sich daher, das seltene Tier zu züchten, indessen sind die Aussichten z. Zt. nicht sehr günstig: beim Londoner Paar besteht ein beträchtlicher Altersunterschied und in Brookfield-Chicago sind die beiden Partner so unverträglich, dass sie getrennt gehalten werden müssen. Beim Basler Nashornweibchen bestand der Verdacht auf Trächtigkeit. Aschheim-Zondek und Rattenschnelltest verliefen im August 1952 jedoch negativ. Eine positive Reaktion wurde 1948 in Kalkutta bei einem Panzernashorn festgestellt, das bald darauf auch ein Junges gebar. Die Geburt erfolgte jedoch an Bord eines Transporters in Abwesenheit des weissen Pflegers; die Eingeborenen warfen das anscheinend totgeborene Junge weg. Andere Mitteilungen über Gefangenschaftsgeburten von *Rhinoceros indicus* liegen bisher nicht vor.

N<sup>o</sup> 11. **Peter Bopp**, Basel. — Zur Abhängigkeit der Inferioritätsreaktionen vom Sexualzyklus bei weiblichen Cynocephalen<sup>1</sup>. (Mit 5 Textabbildungen.)

(Zoologischer Garten Basel und Parc zoologique de Vincennes, Paris.)

Unter Inferioritätsreaktionen verstehen wir Unterwürfigkeitsgebärden mit passivem Abwehrcharakter; sie dienen dazu, dem sozial überlegenen (superioren) Artgenossen (oder auch einem nicht



ABB. 1.

*Papio papio*.

Endphase einer Inferioritätsreaktion eines geflüchteten ♀ (mit angeklammertem Jungem am Bauch).

artgleichen Feind) die Unterlegenheit zum vorne herein zu demonstrieren und einen Kampf zu vermeiden. Bei Cynocephalen äussern sich solche Reaktionen in beiden Geschlechtern durch eine mehr oder weniger intensive Demonstration der Anal-Genital-Zone. In

<sup>1</sup> Diese Arbeit wurde im Zusammenhang mit einer Dissertation über Schwanzfunktionen bei Wirbeltieren unter der Leitung von Herrn Prof. H. Hediger, Basel durchgeführt.

Erwartung eines unmittelbaren Angriffes richtet das inferiore Tier seinen Schwanz senkrecht auf, präsentiert dem superioren die rot gefärbte Anal-Genital-Zone und senkt unter Umständen sogar Vorderkörper und Kopf, um nur die hintere Körperregion wirken zu lassen und den Kopf als Angriffspol zu verbergen. Kommt es dann doch zu einer, wenn vielleicht auch nur scheinbaren Aggression



ABB. 2.

*Papio papio.*

Begegnung zweier ♂♂. Das inferiore umgeht das superiore, biegt den Schwanz leicht seitlich und drückt den Hinterkörper ebenfalls etwas seitlich gegen den Ankömmling.

(z. B. ungelegener Begattungsversuch), erfolgt Flucht mit ständig erhobenem Schwanz und lautem Gebrüll. Wendet sich der Angreifer ab, kann das erregte inferiore Tier noch minutenlang dieselben Symptome zeigen (Abb. 1); bisweilen erfolgt dabei Defäkation oder Miktion.

Schwache Reaktionen dieser Art äussern sich in einem leicht zur Seite abgewinkelten Schwanz und einer mehr oder weniger starken Schwenkung des Hinterkörpers gegen das superiore Tier (Abb. 2 und 3). Die Varianten dieser Gebärde sind ausserordentlich reich.

Allgemeine Beobachtungen an einer Herde von rund 60 Individuen des Guinea-Pavians (*Papio papio*) im Parc Zoologique du Bois de Vincennes (Paris) liessen die Vermutung aufkommen, dass die Inferioritätsreaktionen bei ♀♀ in einer direkten Beziehung zum Sexualzyklus stehen. Eine genaue Analyse des Sozialverhaltens dieser individuenreichen Herde war methodisch äusserst schwierig



ABB. 3.

*Papio papio.*

Ein brünftiges, inferiores ♀ (mit Genitalschwellung und mit Jungem auf dem Rücken) geht an einem superioren ♀ vorüber und drückt seinen Hinterkörper — kaum sichtbar — nach rechts gegen das sitzende ♀; damit ist der „Comment“ gewahrt. Man beachte auch den „scharfen“, direkt auf den Artgenossen zu gerichteten Blick des superioren Tiers.

und in der kurzen, damals zur Verfügung stehenden Zeit nicht möglich, bestehen doch zwischen diesen Tieren nicht weniger als 1770 interindividuelle Beziehungen. Nachträglich konnte dann an drei Individuen (1 ♂ und 2 ♀♀) der gleichen Art im Basler Zoologischen Garten diese Abhängigkeit präziser erfasst werden. Es zeigte sich, dass bei den ♀♀ während der Brunft (Genitalschwellung) die Inferioritätsreaktionen viel häufiger auftraten als während der

sexuellen Ruhezeit (Menstruation und Proliferationsphase) (Abb. 4 und 5). Dass diese zahlenmässig gesteigerten Inferioritätsreaktionen des brünftigen ♀ nicht einfach in direktem Zusammenhang mit

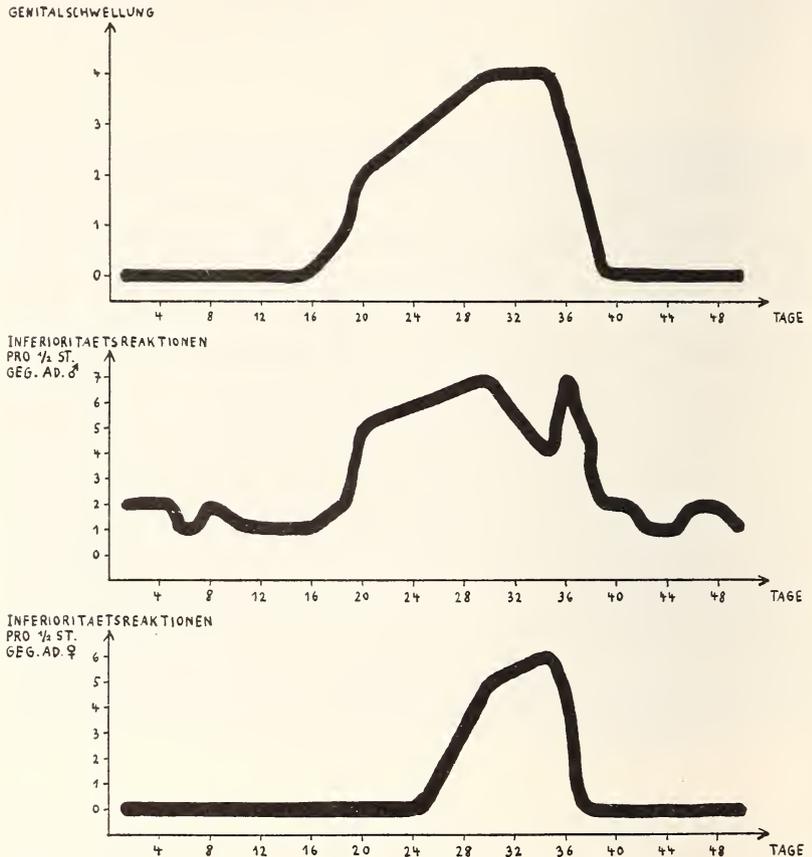


ABB. 4.

*Papio papio* (5¾ jähriges ♀).

Oben: Verlauf der Genitalschwellung: 0 = keine Schw.; 1 =  $\frac{1}{4}$  Schw.; 2 =  $\frac{1}{2}$  Schw.; 3 =  $\frac{3}{4}$  Schw.; 4 = maximale Schw.

Mitte: Inferioritätsreaktionen gegenüber dem superioren ♂ pro  $\frac{1}{2}$  Stunde; exkl. Inferioritätsreaktionen, die durch aktive Aufforderung seitens des ♂ (Analkontrolle, Begattung) hervorgerufen werden.

Unten: Inferioritätsreaktionen gegenüber dem anderen ♀ (der Mutter) pro  $\frac{1}{2}$  Stunde.

vermehrter Darbietung der Genitalien zwecks Begattung stehen, zeigt die Kurve in Abb. 4 (unten): Während der Dauer der maximalen Genitalschwellung zeigte das Tier auch gegenüber dem

anderen ♀ Inferioritätsreaktionen, was ausserhalb dieser Phase nicht mehr der Fall war.

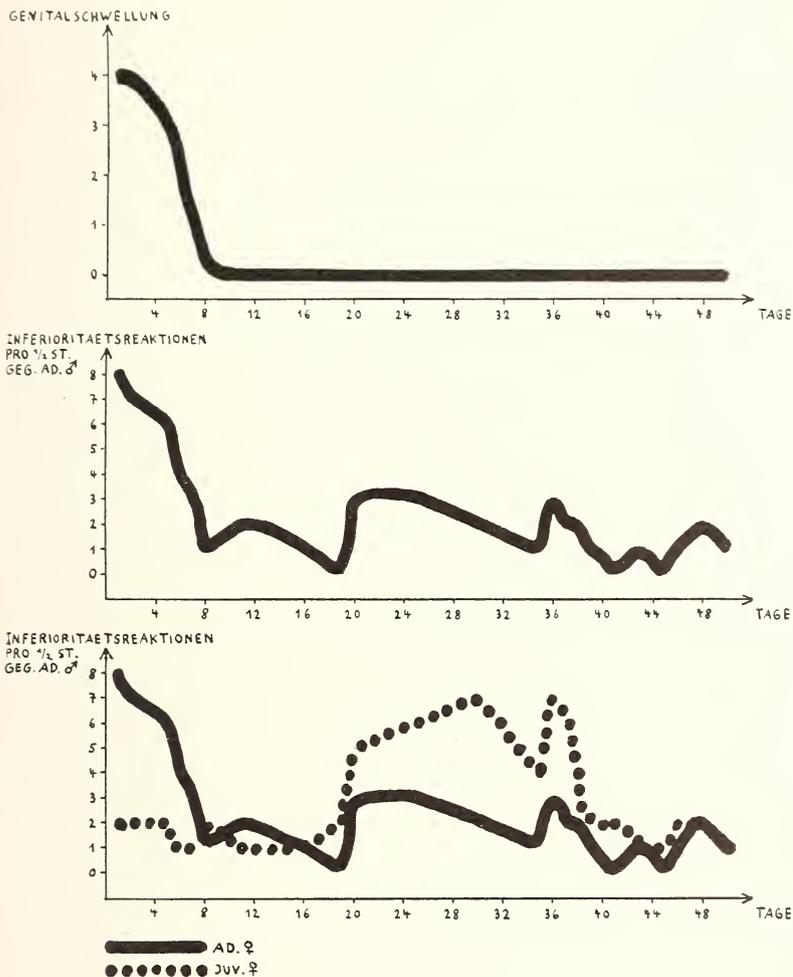


ABB. 5.  
*Papio papio* (♀).

Oben: Verlauf der Genitalschwellung.  
Mitte: Inferioritätsreaktionen gegenüber dem superioren ♂ pro 1/2 Stunde.  
Unten: Der Vergleich beider Kurven der Inferioritätsreaktionen bei den beiden ♀♀ zeigt erstens das unterschiedliche Verhalten je nach sexuellem Zustand und zweitens den relativ parallelen Verlauf der Kurven, weil die Möglichkeiten zu sozialen Auseinandersetzungen jeweils für beide Tiere ungefähr die gleichen waren.

Im Gegensatz zu den Schimpansen (Futtermersuche von YERKES 1945), bei denen das ♀ während der Brunftphase dem ♂ sozial überlegen ist, sinken *Papio*-♀♀ während dieser Zeit auf der sozialen Stufenleiter.

Vergleichende Beobachtungen an *Papio hamadryas*, *Papio porcarius*, *Papio leucophaeus* und *Papio sphinx* deuten darauf hin, dass sich auch andere Cynocephalen in dieser Hinsicht ähnlich verhalten wie *Papio papio*.

In BREHMS Tierleben (1916), bei ANTONIUS (1939), ZUCKERMANN (1937) und anderen Autoren wird die Auffassung vertreten, die beschriebene Anal-Genital-Demonstration stamme ursprünglich aus dem Geschlechtsleben (Darbietung der Genitalzone beim ♀, d. h. Aufforderung zur Begattung) und habe sich erst allmählich zum reinen Symbol, auch beim ♂, herangebildet. Die Tatsachen aber, dass die Inferioritätsgebärde in beiden Geschlechtern, in allen Altersstufen (sofern die Tiere sozial in den Verband eingegliedert sind), ausserhalb und während der Brunftzeit, zwischen gleich- und verschiedengeschlechtlichen Individuen und auch gegen andere Tierarten (inkl. Mensch) auftritt, dass ferner die Anal-Genital-Zone beider Geschlechter stets intensiv rot gefärbt ist und die♀♀ während der Brunft auf der sozialen Stufenleiter (auch innerhalb der ♀ Hierarchie) sinken, lassen den Schluss zu, dass es sich dabei primär um eine *sexuell indifferente*, vorwiegend *soziale*, aber auch *interspezifische* Verhaltensweise handelt. Dass diese sekundär auch als Fortpflanzungszeremoniell auftritt, ist selbstverständlich, zumal da die♀♀ (nicht immer, aber doch meist) den ♂♂ sozial und physisch unterlegen sind.

#### LITERATUR

1939. ANTONIUS, O. *Über Symbolhandlungen und Verwandtes bei Säugetieren*. Z. Tierpsych. Bd. 3, p. 264.  
 1916. BREHM, A. *Brehms Tierleben*, Leipzig/Wien.  
 1945. YERKES, R. M. *Chimpanzees. A laboratory colony*. New Haven, pp. 69-87.  
 1937. ZUCKERMANN, S. *La vie sexuelle et sociale des singes*. Paris.

N<sup>o</sup> 12. **M. Reiff**, Basel. — Differenzierungen im ökologischen Verhalten bei Wanderrattenpopulationen.  
(Mit 2 Abbildungen)

(Wissenschaftliche Forschungslaboratorien der J. R. Geigy A.G., Basel.)

Schon in früheren Mitteilungen (1, 2) wurde die Tatsache beschrieben, dass die Wechsel in den Territorien von Hausratten, Wanderratten und Hausmäusen (*Rattus rattus*, *R. norvegicus*, *Mus musculus*) durch auffallende Markierungen erkenntlich sind. Es handelt sich um schmierige Beläge, gebildet durch Harndepots und Abstriche des Genitalfeldes. Sie dienen vor allem als Duftmarkierungen für die geruchliche Orientierung der Ratten und Mäuse in ihren Territorien. (Abb. 1.)

Die verschiedenen Möglichkeiten der Bedeutung dieser Markierungszonen für das Gesamtverhalten der drei Tierarten sind noch nicht abgeklärt. Sicher ist aber diese willkürlich angebrachte Bezeichnung auf den Wechseln besonders bedeutend, weil Ratten und Mäuse im Wirkungskreis des Menschen leben. Dadurch sind sie ständigen Störungen der Raumsituation ausgesetzt. Mit Hilfe der Markierung werden aber die Territorien stets frisch gestaltet und den ortstypischen Verhältnissen angepasst. Das Markierungssystem wird auch im Aktionsraum der Wanderratten in der freien Natur angewandt.

Obwohl die Wanderratte als Kulturfolger des Menschen in fast allen Zonen bekannt ist, fehlen noch genauere vergleichende Untersuchungen über das Verhalten in verschiedenen Biotopen. Beim Studium dieser ökologischen Probleme ist stets die Beziehung Mensch — Ratte zu berücksichtigen. Einerseits schafft der Mensch für die Ratten den Biotop, indem er ihnen die Ernährungsbasis und die Aufenthaltsbedingungen gibt. In diesen vitalen Grundlagen gestalten nun die Wanderratten ihre Territorien. Sie bevorzugen im allgemeinen feuchtes Milieu, wohnen in Erdbauen, in Keller- und Stallböden, Grundmauern, Kanalisationen und Abraumplätzen. Je nach den vorliegenden Bedingungen differenzieren sich die verschiedenen Populationen in besondere physiologische Typen.

Als biotischer Faktor kommt dabei noch die ausgeprägte Sippen- oder Rudelbildung (3) hinzu. Andererseits greift der Mensch auch als Feind der Wanderratte ein. Bei einer nicht sehr präzis durchgeführten Rattenbekämpfung können sich stets diejenigen Sippen am besten erhalten, die ihre Territorien speziell in die gegebenen

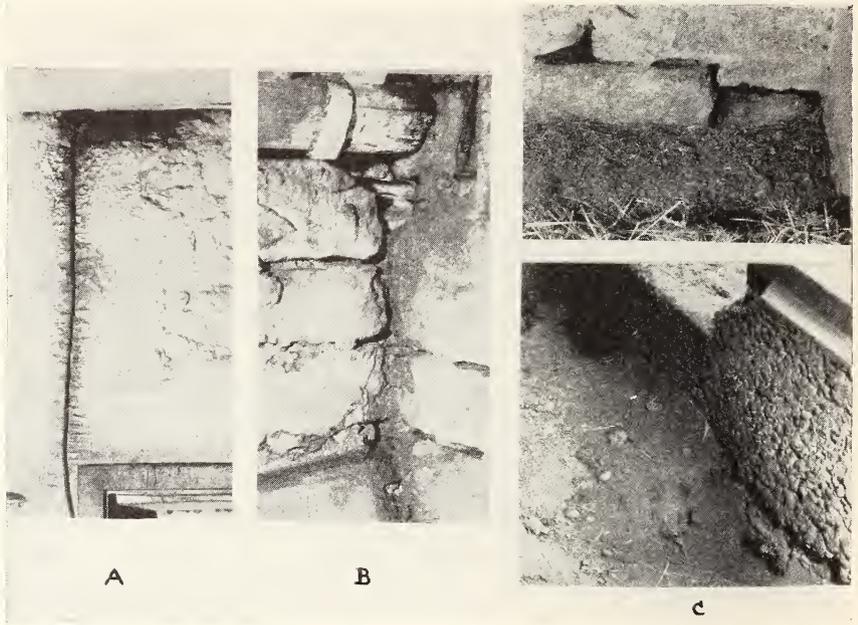


ABB. 1.

Aufnahmen von starken Markierungen (geschwärzte Stellen). A. Hausrattenwechsel längs einer elektrischen Leitung, oben grosser Durchschlupf zum Heustock. B. Wechsel von Hausmäusen in Mauerecke. C. Markierungen der Eingänge von Wohnstellen der Wanderratten.

Verhältnisse eingepasst haben. Es ist also ein starkes „exogenes“ Selektionsprinzip vorhanden, durch das die weniger spezifischen Sippen eliminiert und die Differenzierungen von ortstypisch ökologischen Verhaltensweisen gefördert werden. Wir stehen damit vor der Tatsache, dass die Spezies *Rattus norvegicus* als Kosmopolit zu betrachten ist, im ortsspezifischen Verhalten aber stenöke Eigenschaften besitzt. Diese Gestaltung kommt durch Zusammenwirkung von ökologischen Bedingun-

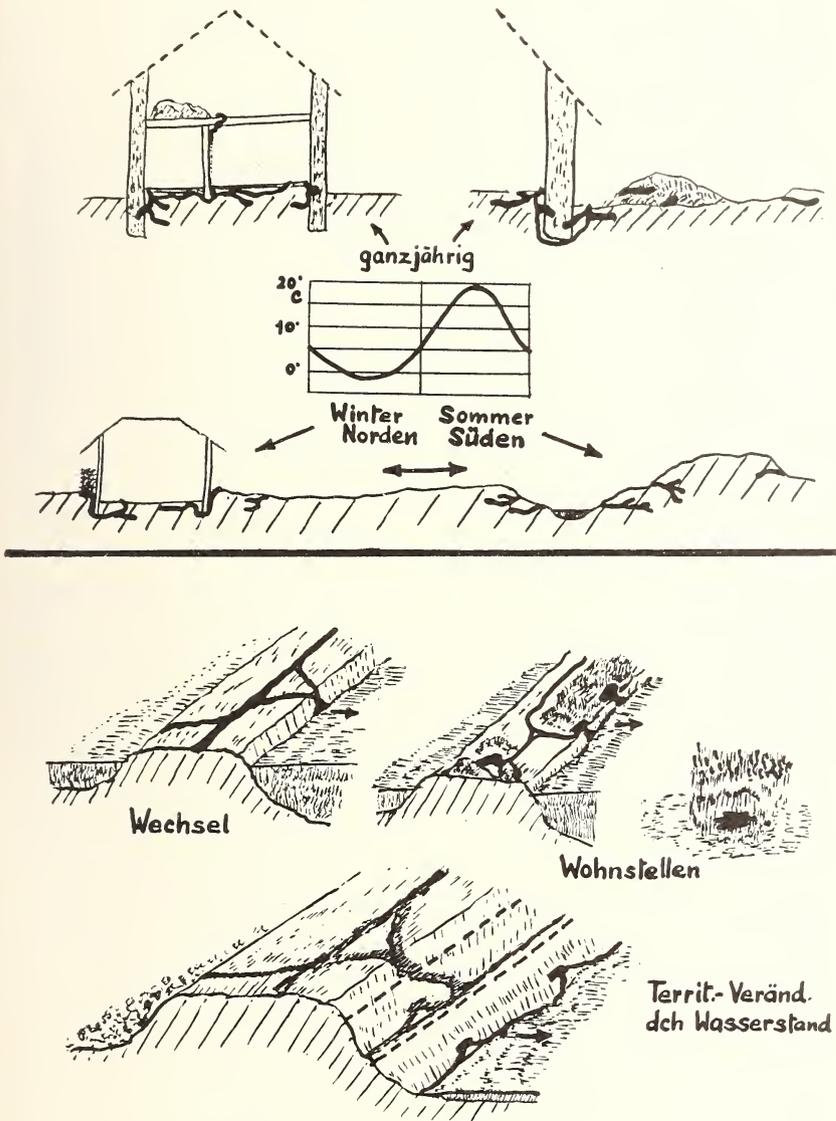


ABB. 2.

Oekologisch differenzierte Wohnstellen und Territorien bei verschiedenen Wanderrattenpopulationen, im Wechselklima der gemässigten Zone (oberer Teil) und im Sonderfall der Wanderrattenrasse in den spanischen Reisfeldern (unterer Teil).

gen, sozialem Verhalten und Einfluss des Menschen zustande. Sie wirkt sich aus in der Bildung von oekologisch verschiedenen Typen und Rassen.

Diese Aufspaltung in Typen lässt sich sehr gut am Beispiel der Unterschiede der Territoriumsgestaltung beim Vergleich von Wanderrattenpopulationen in verschiedenen geographischen Gegenden zeigen. Das Schema in Abb. 2 (oben) fasst einige Situationen der Wanderratten — Wohnstellen zusammen, wie sie in unseren Klimaverhältnissen vorkommen. Viele Populationen wohnen ganzjährig in menschlichen Behausungen, vor allem in erdnahen Räumen. Ein anderer Typus lebt im Haus und in unmittelbarer Nähe davon. Andere Populationen wechseln ihre Aufenthaltsorte je nach Sommer- oder Winterhalbjahr. Dauernd im Freien lebende Typen sind in mehr südlich gelegenen Zonen vorhanden oder bei uns auf kleine Räume beschränkt.

Anlässlich eines Aufenthaltes in den Reiskulturen der Umgebung von Valencia (Spanien) konnte ich Wanderrattenpopulationen beobachten, die einer ganz anderen, oekologisch scharf differenzierten Rasse angehören. Bedingt durch den im unbewässerten Zustand sehr trockenen und harten Boden, halten sich die Ratten nur längs den Wasserzonen auf und leben dort „amphibisch“. Sie sind ausserordentlich gewandte Schwimmer und Taucher. Ihre Wohnstellen befinden sich in den Aufschichtungen des Reisstrohs und der Reisswurzelsstöcke auf den Dämmen längs den Bewässerungskanälen, bei niederem Wasserstand in Erdgängen nahe dem Wasserniveau. (Abb. 2, unten.) Sogar schwimmende Nester im Schilf wurden gesehen. Auch die Ernährungsweise ist urtümlich, werden doch mit Vorliebe Wasserschnecken, Wasserinsekten, Amphibien und Jungvögel gejagt. Daneben wird auch vegetabile Kost aufgenommen. Die Bindungen des Gesamtverhaltens an die menschlichen Siedelungen sind sehr locker, teilweise ganz gelöst. Verschiedene weitere Charakteristiken ergänzen noch die Ansicht, dass es sich um eine differenzierte Rasse handelt.

Nicht nur der Vergleich der Territoriumsgestaltung, auch Beispiele über die Rattenernährung zeigen Aufspaltungen in verschiedene physiologische Typen. Solche Differenzierungen kommen meistens erst in Zusammenhang mit der Rattenbekämpfung zur Geltung. Wanderratten sind normalerweise polyphag. Vielfach wird

aber je nach Population einseitig vegetarische oder karnivore oder nur Stärkenahrung aufgenommen. Vermutlich ergeben sich daraus auch qualitativ erkennbare Unterschiede in der Duftmarkierung der Territorien und damit eine Erkennung des populationseigenen Raumes.

Beobachtungen über verschiedene Verhaltensweisen bei Wanderratten sind auch von STEINIGER (4) beschrieben worden. Er bezeichnete sie als ein „Festhalten an örtlichen Gewohnheiten und Traditionen“ oder „ortsgebundene Traditionen“. Sicher haben Wanderratten in physiologischen und psychischen Reaktionen eine grosse Valenz und können sich daher an verschiedene Aussenbedingungen gewöhnen. Wäre diese Eigenschaft nicht vorhanden, so hätte sich die Spezies nicht als Kosmopolit verbreitet. Den äusseren Feststellungen liegen aber auch genetische Faktoren zugrunde und bei Einbeziehung dieser Überlegungen lässt sich der Differenzierungsvorgang tiefer erfassen.

Die Entstehung von Typen und Rassen aus Grosspopulationen heraus ist ein dynamisches Geschehen, bedingt durch endogene Bereitschaft und exogene Einwirkungen. Setzt man berechtigterweise eine grosse Schwankungsbreite der individuellen und sippenmässigen Variation im Genotypus und den physiologischen Leistungen voraus, so laufen die Differenzierungsprozesse immer wieder neu ab. Als aktives Prinzip setzt hier die Selektion ein. Letztere ist schon durch die sozialen Auseinandersetzungen (Rudelbildung) wirksam, wird aber noch weiter als Folgeerscheinung der positiven und negativen Einflüsse des Menschen auf das Gesamtverhalten stark gefördert.

Naturgemäss spielen sich solche Beziehungsgefüge auf verschiedenen Ebenen der Populationsgrössen ab. In stark schematisierter Darstellung würde dies bedeuten, dass in weit auseinanderliegenden Biotopen Rassendifferenzierungen entstehen, innerhalb denen die Typendifferenzierung stattfindet. Innerhalb dem Typus könnte dann ein „traditionelles Verhalten“ bei Einzelrudeln Geltung haben.

Das Studium von Selektions- und Differenzierungsvorgängen bei Kulturfolgern ist praktisch wichtig. Manche Erfahrungen der angewandten Zoologie belegen, dass die Kenntnisse über Rassen- und Typenbildungen als Grundlage für weitere Forschungen dienen können.

## LITERATUR

1951. REIFF, M. und WIESMANN, R. *Acta tropica* 8, Nr. 2. (Biologischer Teil.)  
 1951. REIFF, M. *Verh. Schw. Naturforsch. Ges., Luzern.*  
 1950. STEINIGER, F. *Zeitschr. Tierpsychol.* 7, 356.  
 1952. STEINIGER, F. *Rattenbiologie und Rattenbek.*, Verlag Enke, Stuttgart. (Speziell S. 31/32/36/40.)
- 

N° 13. **E. Dottrens**, Genève. — Contribution à la connaissance du Weissfelchen de l'Untersee. (Genre *Coregonus*, Salmonid.) (Avec 5 figures dans le texte.)

Weissfelchen (ou Silberfelchen) est le nom que les pêcheurs du lac de Constance donnent à une forme de Corégone très fréquente dans l'Untersee, différente du Blaufelchen peu abondant dans cette partie du lac, du Kilch, poisson de fond, du Gangfisch, autre produit important du Lac Inférieur, et du Sandfelchen, plus commun dans l'Obersee. Tous les auteurs qui ont écrit sur les Corégones du lac de Constance font au moins mention du Weissfelchen. FATIO dit : « Je n'ai pas trouvé de bien grandes différences entre les Sandfelchen frayant au bord et les Weissfelchen frayant un peu plus profondément. Les dernières ont peut-être seulement une livrée volontiers un peu plus pâle et assez souvent un œil un peu plus petit ou des branchiospines parfois légèrement plus longues. »

Il ne fait aucune allusion à la possibilité que ces branchiospines — dont le nombre varie entre 19 et 23 d'après lui — soient en moyenne un peu plus nombreuses. Un vieux pêcheur de l'île de Reichenau, KOCH, cité par STEINMANN, a publié en 1928 un opuscule où il affirme qu'aucun bon pêcheur ne rencontre de difficulté à distinguer le Weissfelchen du Gangfisch ou du Sandfelchen. Nous verrons dans un instant ce que vaut cette affirmation. WAGLER

note aussi l'existence du Weissfelchen et publie quelques chiffres concernant son analogie avec le Sandfelchen, concluant toutefois à la similitude des deux formes. C'est STEINMANN qui en 1948 a donné brusquement une importance considérable au Weissfelchen puisque dans son système des Corégones ce poisson devient le type *primigenius* qui se distingue des autres formes ou écotypes par un ensemble de caractères intermédiaires, en particulier pour le nombre des branchiospines du premier arc branchial. Il précise que sur des points essentiels le Weissfelchen correspond à la Féra du Léman, à la Palée du lac de Neuchâtel, au Palchen du lac de Bienne et au Balchen des lacs du Mittelland. Le Weissfelchen, selon cet auteur, occuperait donc une position centrale et les *primigenius* seraient les formes les plus proches du Corégone originel hypothétique, de l'ancêtre de tous les Corégones de l'Europe moyenne.

Ayant commencé une révision des Corégones des lacs suisses, j'ai été amené nécessairement à vérifier les caractères biométriques des cinq formes admises par STEINMANN dans le lac de Constance. J'ai porté mon attention tout particulièrement sur le Weissfelchen que je voulais comparer à la Palée. Je m'en tiendrai pour plus de clarté au caractère essentiel du nombre des branchiospines, me réservant de revenir plus tard sur les autres caractères biométriquement analysables que j'ai pris aussi en considération.

Comparons, pour les cinq formes du lac de Constance, les moyennes publiées dans la monographie de STEINMANN (1950) avec celles de WAGLER (1937) et de FATIO (1890).

	Kilch	Sandfelchen	Weissfelchen	Blaufelchen	Gangfisch
STEINMANN	19,97	22,35	33,35	36,15	40,61
WAGLER	20,01	23,07	23,2	36,4	40,2
FATIO	17 à 21	19 à 23	—	34 à 38	36 à 44

La valeur donnée par STEINMANN pour le Weissfelchen est troublante.

Si cette forme était intermédiaire entre les quatre autres, elle devrait avoir en moyenne entre 29 et 30 branchiospines. Avec 33,35, elle est très voisine du Blaufelchen; avec 23,2, elle est pratiquement identique au Sandfelchen tel que WAGLER l'a mesuré.

Consultons encore la monographie de STEINMANN, on y relève les nombres suivants concernant les branchiospines de Sandfelchen, de Palée et de Weissfelchen:

	Minimum	Moyenne	Maximum
Sandfelchen	18	22,35	27
Palée	19	25,5-26 <sup>1</sup>	32
Weissfelchen	24	33,35	39

Nous constatons que les deux *primigenius* sont si loin d'être semblables que la moyenne du Weissfelchen dépasse nettement le maximum indiqué pour la Palée et que celle-ci, d'après ces chiffres, est bien plus voisine du Sandfelchen que du Weissfelchen. Il m'importait d'essayer de voir clair dans cet imbroglio.

J'ai pris comme point de départ les tabelles publiées par STEINMANN. Voici, tirée de la monographie, celle qui concerne les branchiospines :

*Variabilité du nombre des branchiospines de Weissfelchen  
d'après STEINMANN (1950)*

24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	34	36	37	38	39
2	3	4	5	<b>14</b>	10	12	11	12	13	17	17	<b>22</b>	21	20	8

J'ai indiqué en chiffres gras les deux modes qui apparaissent dans cette série. Il est évident d'emblée que la répartition des fréquences est insolite: tandis que la moyenne est voisine de 33, le mode principal est à 36. L'anomalie me paraît plus frappante quand on considère la courbe de variabilité qu'on peut facilement construire en se basant sur ces données. Voici cette courbe, polie comme je l'ai fait pour tous mes travaux sur les Corégones, elle est en pointillé. La courbe en trait plein correspond à la tablelle du travail de 1948. Toutes les deux montrent une ensellure très nette, elles sont asymétriques et en particulier elles frappent par la brusque chute après le mode supérieur. Il y a donc apparemment mélange de deux formes, mais laquelle des deux est-elle le « vrai Weissfelchen » ? Celle qui a un mode — et par conséquent une moyenne — aux environs de 29 branchiospines ou celle qui en accuse si manifestement 36 ou 37 ?

<sup>1</sup> STEINMANN ne donne pas la moyenne de l'ensemble des Palées qu'il a dû mesurer, il ne fournit que celles d'une vingtaine de Palées de bord et autant de Palées de fond.

Pour que le Weissfelchen soit proche de la forme ancestrale avec un nombre de branchiospines intermédiaire entre ceux des autres formes, c'est le mode inférieur qui doit être le bon, c'est aussi la condition pour que le Weissfelchen soit analogue à la Palée (pour laquelle, avec QUARTIER, nous avons trouvé une moyenne de  $26,91 \pm 0,09$ ).

Mais alors la grande majorité des Weissfelchen retenus par STEINMANN n'en seraient apparemment pas ? Le mode inférieur

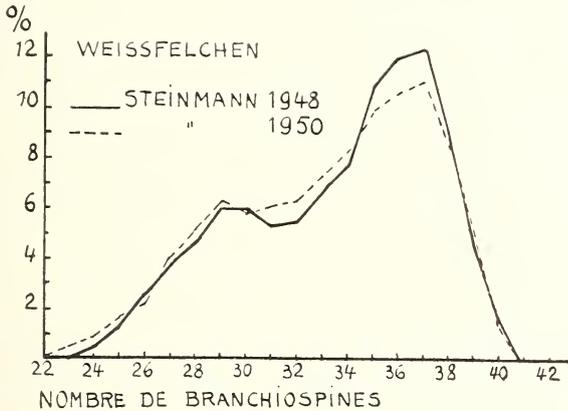


FIG. 1.

Variabilité du nombre des branchiospines chez le Weissfelchen, d'après Steinmann.

étant au contraire considéré comme un accident, il devient difficile de maintenir que le Weissfelchen est intermédiaire entre les autres races. En effet, d'après STEINMANN lui-même, la moyenne pour le Blaufelchen vaut 36,15; elle correspond donc exactement à la plus grande fréquence des Weissfelchen de ses tabelles (36 branchiospines).

J'ai tenté d'élucider le problème, biométriquement de deux manières. D'abord en priant les professionnels de choisir pour moi les Weissfelchen que j'allais mesurer. Je m'en suis tenu aux produits de l'Untersee puisqu'il est évident que c'est dans cette partie du lac de Constance que cette forme est la plus abondante et la mieux connue. Sans entrer dans des détails qui seraient fastidieux, je présente le résultat global de ces diverses expertises (fig. 2). Il s'agit d'une dizaine de triages exécutés à diverses époques par six

professionnels qu'on m'a désignés, chez MM. Läubli frères, à Ermatingen<sup>1</sup>, comme de bons connaisseurs.

J'ai reproduit sur la figure la courbe établie d'après la monographie de STEINMANN. La confrontation des courbes appelle trois remarques :

1. Les Weissfelchen (189 individus) soigneusement triés par les meilleurs connaisseurs de ces poissons comprennent d'évidence au

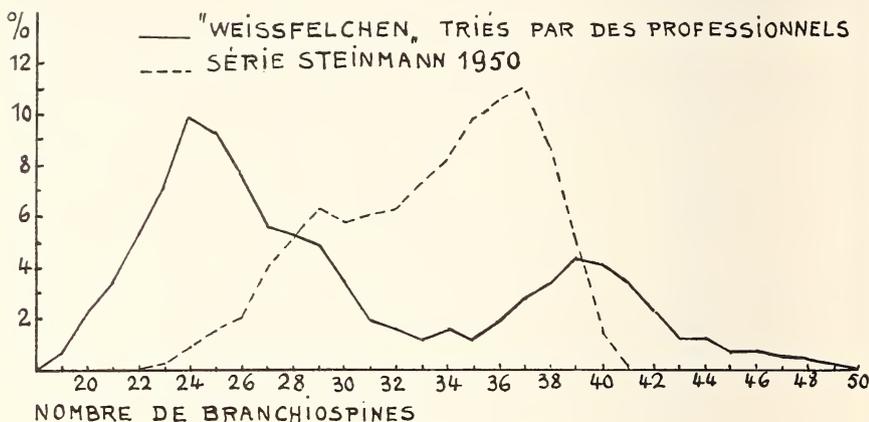


FIG. 2.

Variabilité du nombre des branchiospines de 189 Weissfelchen triés par des professionnels, comparée à celle que Steinmann a publiée.

moins deux formes distinctes, mais les deux modes si nets ne correspondent pas à ceux de STEINMANN.

2. Les professionnels qui trient sans se préoccuper des arcs branchiaux, qu'ils ne regardent même pas, sélectionnent une forte proportion d'individus à nombre de branchiospines très faible et une quantité moindre d'individus à branchiospines nombreuses. Il en résulte une courbe qui est inversée comparée à celle de STEINMANN.

3. Le seul indice d'une correspondance avec la courbe d'après STEINMANN est l'épaulement marqué à droite du groupe inférieur. Cet épaulement répond au sommet secondaire de la courbe d'après STEINMANN. Il est dû surtout à un des trois triages que M. G. Läubli

<sup>1</sup> Je saisis cette occasion de remercier encore vivement MM. Läubli et leur commis, M. Sauter, de leur inépuisable obligeance.

a consenti à faire, après bien des hésitations car il connaît ce matériel mieux que personne ! Dans ce cas et dans ce cas seulement un professionnel a réussi à isoler pour moi une douzaine d'exemplaires dont la moyenne s'est révélée voisine de 29 branchiospines; pourtant l'allure des arcs branchiaux n'avait pas été prise en considération.

La deuxième épreuve que j'ai tentée consistait à mesurer, sans tri préalable, les contingents de Weissfelchen rapportés par des

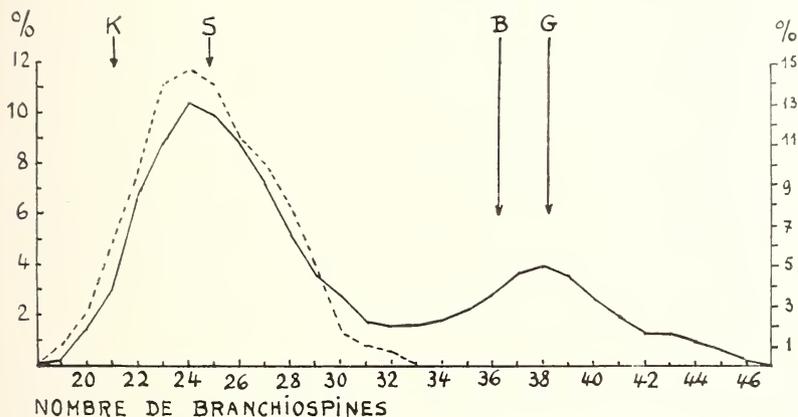


FIG. 3.

Variabilité du nombre des branchiospines de 446 corégones non triés, capturés dans des filets à Weissfelchen. En pointillé, courbe des Sandfelchen de l'Obersee. Les flèches indiquent les moyennes obtenues pour le Kilch (K), le Sandfelchen (S), le Blaufelchen (B) et le Gangfisch (G).

pêcheurs opérant en des points connus. Autant que possible, j'ai demandé à disposer de la totalité des captures, mais il m'a fallu dans plusieurs cas me contenter de séries où les plus petits individus manquaient, ayant été déjà enlevés comme Gangfische. L'essentiel pour moi était d'opérer sans idée préconçue. Je voyais bien en travaillant que mes séries comportaient quelques Blaufelchen parfois et souvent des Gangfische, mais je tenais par-dessus tout à ne pas incliner les résultats. Voici la courbe globale que j'ai obtenue en mesurant seize séries plus ou moins importantes englobant 446 individus.

J'ai indiqué sur la figure les valeurs moyennes des nombres de branchiospines que j'ai obtenues d'autre part pour le Kilch (K), le Sandfelchen (S), le Blaufelchen (B) et le Gangfisch (G). Les trois der-

nières formes proviennent exclusivement de l'Obersee. J'ai encore dessiné en trait pointillé la courbe fournie par 90 Sandfelchen de l'Obersee.

L'interprétation de ces résultats me paraît aisée :

1. Les professionnels de l'Untersee, quand ils pêchent le Weissfelchen, ramènent dans leurs filets deux formes bien distinctes; l'une avec un mode à 24 branchiospines ne peut être que le vrai Weissfelchen, l'autre avec un mode à 38 branchiospines me paraît indubitablement le Gangfisch. Le Blaufelchen qui s'y trouve parfois mélangé est en général bien reconnaissable à sa couleur et à sa bouche terminale; il est trop peu abondant pour influencer l'allure de la courbe. Le Kilch est exceptionnel.

2. Il n'y a pas de doute que le Weissfelchen de l'Untersee est identique, pour le caractère fondamental du nombre des branchiospines, au Sandfelchen de l'Obersee. J'ai naturellement confronté les deux formes pour l'ensemble des caractères biométriquement analysables, la ressemblance atteint à une quasi-identité. Je reviendrai ultérieurement sur les détails.

3. La courbe des contingents non triés est remarquablement régulière; elle ne présente pas d'épaule aux fréquences voisines de 28. En revanche, un tel épaulement, quoique faible, est indiqué dans la courbe des Sandfelchen.

Nous avons déjà vu quelque chose d'analogue dans la courbe des Weissfelchen triés. Ces inflexions ont-elles une signification, et dans ce cas, que sont en réalité ces individus relativement rares qui modifient les courbes? C'est à l'Institut pour les recherches sur le Bodensee, à Staad, que j'ai pu entrevoir la réponse probable<sup>1</sup>.

Le Dr MUCKLE a bien voulu choisir pour moi, au moment propice de la fraie, dans la deuxième quinzaine de novembre 1952, un contingent de 41 individus soigneusement triés, en considérant leur aspect général et surtout la forme de la bouche qui doit être subterminale d'après STEINMANN. Ces exemplaires ont été extraits d'une centaine de pièces examinées, le reste ayant été abandonné comme Sandfelchen probables. Le résultat est important parce que le Dr MUCKLE tendait à admettre l'existence d'une forme, assez fréquente dans l'Untersee, caractérisée par un nombre moyen de

<sup>1</sup> Je désire remercier ici le professeur AUERBACH de son hospitalité et le Dr MUCKLE de sa parfaite prévenance.

branchiospines voisin de 28, le groupe inférieur de la courbe d'après STEINMANN, par conséquent.

Voici ce résultat :

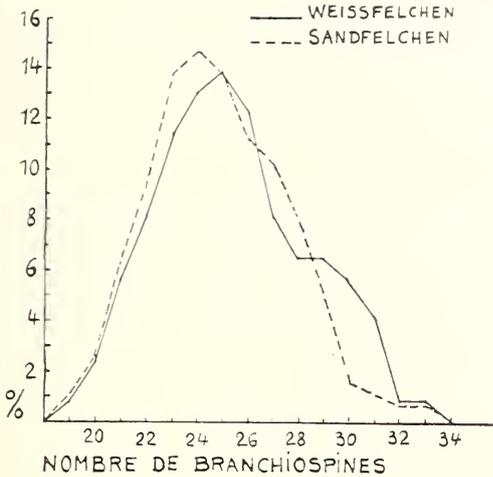


FIG. 4.

Courbe de variabilité de 41 Weissfelchen triés à Staad, comparée à celle des Sandfelchen de l'Obersee.

J'ai reproduit sur la figure la courbe fournie par 90 Sandfelchen de l'Obersee.

1. On ne retrouve pas trace du groupe supérieur de STEINMANN.

2. L'analogie avec le Sandfelchen se confirme d'une manière frappante. Les individus triés diffèrent du Sandfelchen typique par leur bouche subterminale, mais non pas par le nombre moyen de leurs branchiospines.

J'avais d'ailleurs déjà vérifié qu'en sélectionnant les individus à bouche pointue on obtenait une courbe identique à celle de l'ensemble des Weissfelchen. La forme du museau est un caractère trompeur sans grande valeur systématique.

3. Les deux courbes ont un épaulement à droite qui est surtout accusé pour les Weissfelchen. Il suffirait cependant d'exclure chez ceux-ci 5 à 6 individus pour supprimer l'irrégularité de la courbe. Ces cas un peu aberrants représentent donc 5 à 6% des individus

examinés. Je suppose que ce pourraient bien être des hybrides; c'était aussi l'idée du D<sup>r</sup> MUCKLE.

J'ai eu la curiosité d'établir les courbes de variabilité d'après les données de WAGLER (1937). Voici celles du Silberfelchen et du Sandfelchen, les autres sont parfaitement régulières.

Là encore on constate une anomalie aux fréquences voisines de 29; là encore il suffirait d'éliminer quelques individus pour régulariser les courbes, par exemple 4 individus sur les 95 Silber-

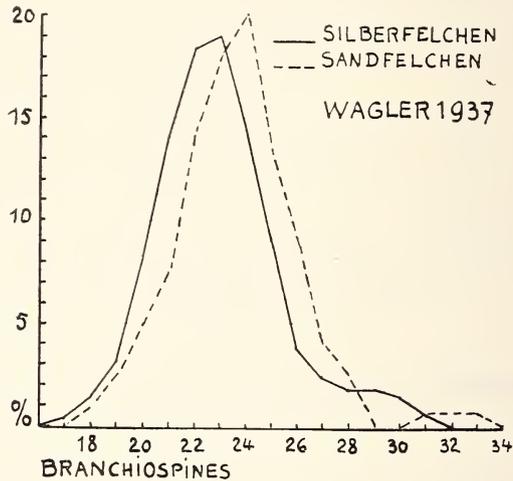


FIG. 5.

Courbes de variabilité du Weissfelchen et du Sandfelchen d'après Wagler.

felchen mesurés, soit environ 5%, et un sur les 42 Sandfelchen qui sont entrés en ligne de compte.

Ces résultats m'amènent à quelques conclusions qui me paraissent importantes parce qu'elles m'empêchent de suivre le D<sup>r</sup> STEINMANN dans ses développements théoriques sur l'évolution intra-spécifique et d'accepter sans réticences son système des Coréogones:

1. L'hypothèse la plus plausible, à mon sens, pour expliquer la présence d'individus à  $\pm 28$  branchiospines en moyenne consiste à les regarder comme des hybrides du Sandfelchen de l'Untersee (Weissfelchen) avec une autre forme, probablement le Gangfisch. C'est du moins ce que suggère la pratique de la fécondation artificielle qui pourrait les produire accidentellement. La présence de

ces hybrides peu nombreux expliquerait en partie pourquoi les professionnels, lorsqu'ils sont empruntés, parlent si souvent de « Bastard »; il est probable qu'ils ont parfois raison.

2. Contrairement à l'affirmation de KOCH, il est patent que les professionnels de l'Untersee — à l'heure actuelle en tout cas — n'arrivent qu'exceptionnellement à reconnaître le Weissfelchen sans erreur.

3. L'analogie de la Palée avec le Weissfelchen est sujette à caution.

4. La forme *primigenius* de STEINMANN ne paraît pas avoir été définie morphologiquement avec une précision suffisante.

5. Le Weissfelchen, tel qu'il se présente couramment dans l'Untersee, ne me paraît pas différent du Sandfelchen.

6. Par conséquent je me trouve obligé de mettre en doute l'existence d'un écotype *primigenius*, même dans le lac de Constance.

#### OUVRAGES CITÉS

1949. DOTTRENS, E. et QUARTIER, A. *Les Corégones du lac de Neuchâtel*. Rev. suisse de Zool., 56, p. 689.
1890. FATIO, V. *Faune des Vertébrés de la Suisse*. Poissons, II. Genève et Bâle.
1928. KOCH, M. *Das Fischereigewerbe und der Fischfang in den einzelnen Monaten des Jahres im Untersee*. Verlag Veith und Sohn, Adelsheim.
1948. STEINMANN, P. *Der Weissfelchen des Bodensees und die Frage der Artbildung im Felchengeschlecht*. Z. für Hydrologie, X, 4, p. 1.
1950. — *Monographie der schweizerischen Koregonen*. Schw. Zeitschr. für Hydrologie, XII, 1-2 et XIII, 1.
1932. WAGLER, E. *Die Coregonen in den Seen des Voralpengebietes*. Inter. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr., 26, p.195.
1937. — *Die Systematik der Voralpencoregonen*. Inter. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr., 35, p. 345.
-

N<sup>o</sup> 14. **H.-A. Guénin.** — Les chromosomes sexuels multiples du *Blaps polychresta* Forsk. (Col. Ténébr.)  
(Avec 13 figures dans le texte.)

(Laboratoire de Zoologie et d'Anatomie comparée, Université de Lausanne.)

A l'encontre de la plupart des Coléoptères, qui présentent très généralement une digamétie mâle de type **X-Y** ou **X-O**, les *Blaps* possèdent plusieurs chromosomes sexuels qui relèvent du schéma **X<sub>n</sub>-Y**: ils sont en effet pourvus d'**X** multiples dont le nombre varie d'une espèce à l'autre. Ainsi le complexe hétérochromosomique mâle des *B. lusitanica* et *lethifera* se compose d'un **X<sub>1</sub>X<sub>2</sub>-Y**; celui des *B. mucronata* et *mortisaga* est constitué par un **X<sub>1</sub>X<sub>2</sub>X<sub>3</sub>-Y**; enfin le *B. gigas* est caractérisé par un **X<sub>1</sub>X<sub>2</sub>X<sub>3</sub>X<sub>4</sub>-Y** (GUÉNIN, 1948, 1949). Ce schéma **X<sub>n</sub>-Y** s'applique à toutes les formes du genre cytologiquement connues, à l'exception du *Blaps polychresta* dont le mécanisme sexuel est beaucoup plus complexe et fait l'objet du présent travail.

#### MATÉRIEL

Les Insectes qui furent utilisés pour la confection de coupes microscopiques et de préparations par écrasement provenaient de Palestine et me furent obligeamment envoyés par le D<sup>r</sup> H. Bytinski-Salz à qui j'exprime encore toute ma reconnaissance.

#### LA FORMULE CHROMOSOMIALE

Les divisions spermatogoniales (fig. 1 et 2) montrent constamment 36 chromosomes de petite taille (la longueur des plus grands n'excède pas 3  $\mu$ ) dont 20 sont certainement métacentriques. La position du centromère des autres éléments n'est pas marquée par une constriction ou par une zone plus faiblement chromatique et n'apparaît pas avec évidence. Les plaques équatoriales de la métaphase auxocytaire comprennent 9 bivalents périphériques et une masse centrale compacte que forment les 18 autres chromosomes

du stock (fig. 5). La distribution anaphasique de ces derniers est irrégulière: 12 d'entre eux se dirigent vers l'un des pôles du fuseau tandis que les 6 autres font leur ascension vers le pôle opposé

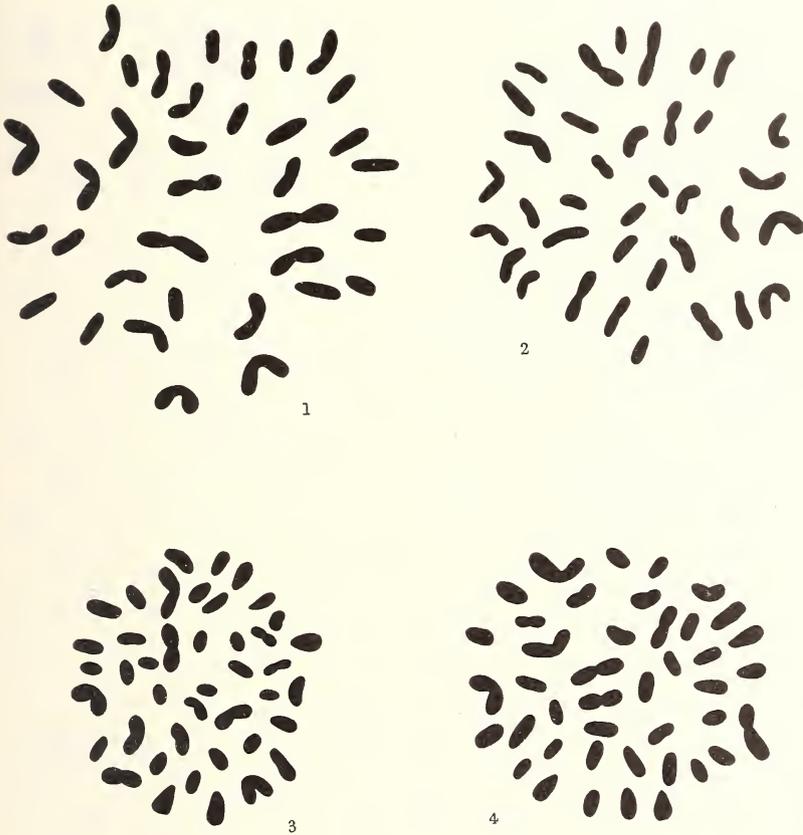


FIG. 1 A 4.

Fig. 1 et 2. Métaphases de division spermatogoniale (Sanfelice, cristal violet).  
— Fig. 3 et 4. Métaphases de division folliculaire (Bouin-Allen, cristal violet).  
Gross. lin. 5.700.

(fig. 7); ils déterminent ainsi des secondes cinèses réductionnelles à 15 et à 21 dyades, la disjonction des bivalents s'étant effectuée normalement (fig. 8 à 11).

Les mitoses folliculaires, qui se trouvent en grand nombre dans les tubes ovariens adultes renfermant des ovocytes peu développés, présentent toujours 42 chromosomes (fig. 3 et 4). La formule

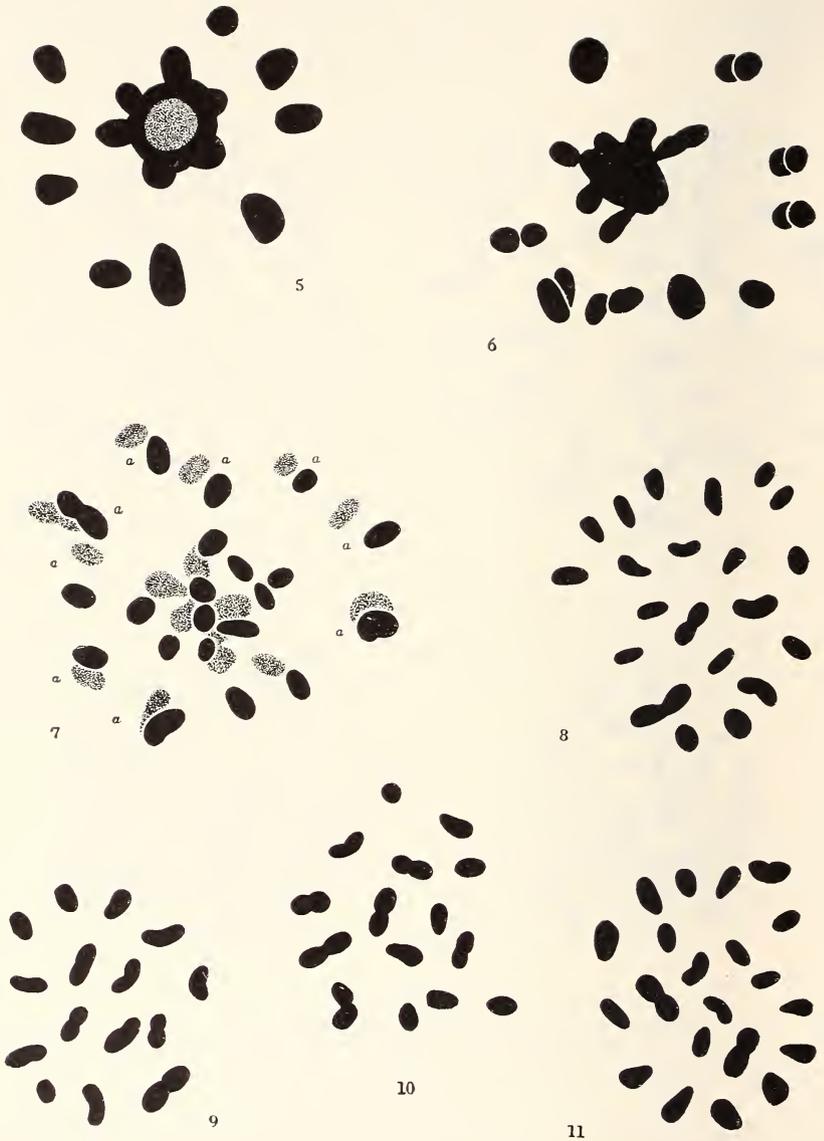


FIG. 5 A 11.

Fig. 5. Métaphase en vue polaire de première division réductionnelle. — Fig. 6 et 7. Anaphases jeune et plus avancée de première division réductionnelle également en vue polaire; les lettres *a* se rapportent aux autosomes. — Fig. 8 à 11. Métaphases de seconde division réductionnelle, renfermant vingt et un et quinze éléments (Sanfelice, cristal violet). Gross. lin. 5.700.

chromosomiale du *Blaps polychresta* s'établit donc de la manière suivante :

$$\text{♂♂: } 2N = 18 \text{ autosomes} + 12 \text{ X} + 6 \text{ Y} = 36$$

$$\text{♀♀: } 2N = 18 \text{ autosomes} + 24 \text{ X} = 42$$

#### LES HÉTÉROCHROMOSOMES

On peut remarquer en comparant les divisions diploïdes mâles et femelles, ce que révélait déjà l'observation des divers stades de

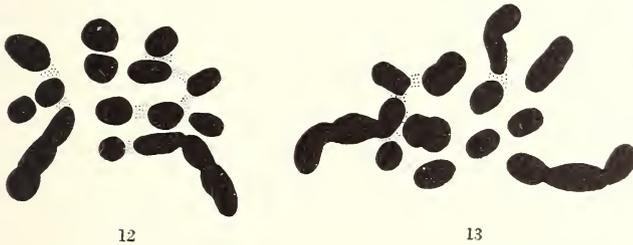


FIG. 12 ET 13.

Deux aspects du complexe sexuel à la diacynèse (Acide acétique, Feulgen).  
Gross. lin. 5.700.

la maturation, que les chromosomes sexuels sont parmi les éléments les plus petits du lot. Plusieurs d'entre eux apparaissent nettement avec un attachement fusorial médian.

Tout au cours de la phase d'accroissement, le complexe sexuel ne participe à aucune formation nucléolaire et ses constituants ne possèdent aucun segment hétérochromatique: ses réactions tinctoriales sont donc identiques à celles des autosomes. En cela encore, le *Blaps polychresta* s'éloigne des autres espèces du genre.

L'analyse du groupe sexuel à la diacynèse permet de constater, et cela surtout dans des préparations au carmin acétique rendues permanentes après hydrolyse et coloration à la fuchsine sulfureuse de Feulgen, que plusieurs éléments s'associent bout à bout pour former deux chaînes orientées radialement par rapport à la masse centrale (fig. 12 et 13). Cette configuration est également apparente au début de l'anaphase de la première division réductionnelle (fig. 6). L'association entre chromosomes sexuels n'est vraisemblablement pas de nature chiasmatisque. On ne relève aucune trace d'échange entre eux de la diploténie à la mise au fuseau, alors que

la formation de chiasmas est manifeste dans les bivalents autosomiques. La séparation des **X** et des **Y** anaphasiques s'effectue sans trace évidente de résistance et sans qu'il s'établisse de véritables ponts de chromatine entre eux. Lors de l'ascension polaire les **X** sont distincts et non juxtaposés, parfois seulement 4 **Y** restent accolés jusqu'au moment où ils atteignent le sommet du fuseau (fig. 7). Les hétérochromosomes du *Blaps polychresta* ne constituent pas un authentique plurivalent.

Les observations qui viennent d'être présentées révèlent ainsi chez un *Blaps* un nouveau type de digamétie mâle caractérisé par la présence de chromosomes **X** et **Y** multiples en nombre très élevé. Le mécanisme qui a présidé à la formation d'un tel complexe sexuel est mystérieux. On ne peut faire intervenir une éventuelle « fragmentation » ou des réduplications d'un **X-Y** primitif, le nombre des hétérochromosomes étant très grand et le nombre diploïde ne s'écartant guère de celui des autres *Blaps*. Le mode d'union des hétérochromosomes à la méiose et leur comportement ne militent également pas en faveur de l'hypothèse qui voudrait faire du *Blaps polychresta* un hybride de structure semblable par exemple aux *Cenothères*.

#### TRAVAUX CITÉS

1948. GUÉNIN, H. A. *La formule chromosomique du Blaps mortisaga L.* (*Col. Tenebr.*) *Experientia*, VI.  
 1949. — *L'évolution de la formule chromosomique dans le genre Blaps (Col. Tenebr.)* *Revue Suisse de Zoologie*, 56.

---

N<sup>o</sup> 15. **R. Matthey**, Lausanne. — A propos de la polyplôïdie animale: réponse à un article de C. D. DARLINGTON.

Les quelques réflexions qui suivent reprennent, en le développant quelque peu, le texte d'un article que j'avais envoyé au journal anglais *Nature* et que celui-ci n'a pas jugé bon de publier. Dans son numéro du 31 janvier 1953, *Nature* a présenté un article de C. D.

DARLINGTON, intitulé « Polyploidy in Animals ». Une page de cet article est consacrée à la polypléidie des Mammifères et à l'origine de l'Homme; or, cette page renferme plusieurs erreurs et témoigne en outre d'un manque d'objectivité et d'une absence d'esprit critique tels qu'il est impossible à un cytologiste, engagé depuis plus de vingt ans dans l'analyse des chromosomes des Vertébrés, de ne pas répondre au Dr DARLINGTON. Et ceci, si peu de goût que j'aie pour la polémique, est rendu encore plus nécessaire du fait que *Nature*, n'étant pas un périodique spécialisé, l'autorité qui s'attache au nom de DARLINGTON pourrait faire croire aux lecteurs non cytologistes que les considérations de celui-ci reflètent l'état actuel de la science.

1. *Méthodologie*. — DARLINGTON déclare que, jusqu'en 1944, nos connaissances sur les chromosomes des Vertébrés, en particulier des Mammifères, étaient demeurées très imparfaites, faute d'une technique appropriée. Ce serait à LA COUR (1944) que reviendrait le mérite d'avoir créé une telle technique. Il est incontestable que LA COUR a donné d'excellentes figures des chromosomes de l'homme qu'il a étudiés sur des « squashes » de moëlle osseuse. Mais, bien auparavant, d'autres auteurs avaient publié des figures au moins aussi claires (par exemple MINOUCHI et OHTA, 1934) des chromosomes humains. Le travail de LA COUR est demeuré unique et n'a donc donné aucun élan à l'étude de la cytologie des Vertébrés. Bien au contraire, la méthode des « squashes », appliquée par MULDAL (1947-49) au testicule des Mammifères n'a conduit cet élève de DARLINGTON qu'à des conclusions erronées, comme je l'ai montré à diverses reprises (1949, 1951). En rejetant tout ce qui est antérieur à LA COUR, DARLINGTON condamne implicitement le travail qu'il a fait en collaboration avec KOLLER (1934), aussi bien que les nombreux mémoires de ce dernier. Ici, je ne puis que lui donner raison: de toutes ces contributions, rien n'a résisté à l'épreuve du temps.

Dès 1928, MINOUCHI avait créé une technique qui s'est révélée d'une grande fécondité. Grâce à elle, MINOUCHI, OGUMA, MAKINO, moi-même et nos élèves avons donné une impulsion puissante à la cytologie des Mammifères. On ne pouvait reprocher à la méthode de MINOUCHI que sa lenteur et sa réussite incertaine. MAKINO (1952) a triomphé de ces dernières difficultés en appliquant aux « squashes » le principe du traitement à l'eau préalable à la fixation:

partant de ce principe, j'ai moi-même mis au point une technique permettant d'obtenir des préparations par écrasement d'une qualité égale à celle des meilleures coupes, et largement supérieures à celles qui sont préparées selon LA COUR. Si cette assertion a besoin de preuves supplémentaires, je puis rappeler les nombreux dénombrements erronés de MULDAL, et encore une erreur plus récente de TOBIAS (1952) dont le travail est cité par SACHS: chez *Tatera brantsii draco*, TOBIAS a compté 34 chromosomes. Or, nous venons de constater que le nombre  $2N$  est égal à 44 dans cette espèce. TOBIAS, comme MULDAL, utilise des « squashes » n'ayant pas subi de prétraitement.

2. *Polypléidie chez Mesocricetus auratus*. — Se fondant sur un récent travail de son élève SACHS (1953), DARLINGTON considère *Mesocricetus auratus* ( $2N = 44$ ) comme un tétraploïde résultant du croisement *Cricetus cricetus* ( $2N = 22$ )  $\times$  *Cricetulus griseus* ( $2N = 22$ ) et ajoute: « Here we see the genesis and history of a species diagrammatically revealed... » Examinons le bref mémoire de SACHS, lequel publie six microphotographies d'une qualité médiocre. SACHS rappelle que KOLLER (1938, 1946) et MULDAL (1947) ont compté tous deux 38 chromosomes chez le Hamster doré, alors que PONTECORVO (1943) assure que 14 est le nombre diploïde de *Cricetulus griseus*. Il écrit alors: « Both counts are incorrect », comme s'il était le premier à le montrer. Dès 1949, j'avais écrit: « PONTECORVO, dans un travail qui appelle les plus extrêmes réserves... » et en 1951 (*Experientia*, VII, p. 340) j'avais donné la formule correcte:  $2N = 22$ . Dans la même note, je fixais à 44 le nombre diploïde de *Mesocricetus auratus*, ne faisant d'ailleurs, pour cette dernière espèce, que confirmer les résultats d'HUSTED et de ses collaborateurs (1945). Si SACHS me cite, il ne le fait qu'ensuite, alors que c'est une référence à mon travail que l'on s'attend à trouver immédiatement après la phrase précitée.

SACHS croit prouver la polypléidie de *Mesocricetus* par une simple multiplication:  $2 \times 22 = 44$ , ce qui est tout de même un peu sommaire, et en montrant que les aires géographiques de *Cricetus* et de *Cricetulus* se superposent dans une région qui aurait pu être le berceau de *Mesocricetus*. Enfin, il invoque la Paléontologie en établissant une distinction subtile entre « pléistocène » et « récent ».

Revenons à l'article de DARLINGTON: « for some time chromosome numbers 22 and 44 have been claimed for species of hamster. But the possibility of polyploidy has been mentioned by MATTHEY only to be rejected (doubtless for the theoretical reasons we have been discussing) ». Or, dans le travail auquel DARLINGTON fait allusion (*Chromosoma*, 5, 1952), j'ai consacré plus de deux pages à la discussion de cette hypothèse et montré qu'elle est très improbable par l'analyse morphologique des chromosomes chez les trois espèces de Hamster. Une telle analyse m'était possible, mon matériel ayant été élaboré selon la méthode de MINOUCHI; elle n'a pas même pu être tentée par SACHS. Et (ceci montrera tout le soin que DARLINGTON apporte à sa documentation), je n'ai pas invoqué une seule raison théorique. J'aurais pu pourtant le faire: si *Mesocricetus* est un tétraploïde, le ♂ doit avoir la formule **XXXXY**; les hétérochromosomes étant chez les Hamster les éléments les plus grands, nous devrions avoir trois grands **X** métacentriques et un **Y** sub-métacentrique. Or, l'**X** est nettement plus grand que n'importe quel autosome.

Dans un travail actuellement sous presse, je montre, par la méthode statistique des « limites fiduciaires » que les nombres diploïdes 38 — 50 caractérisent certainement plus de la moitié des Euthériens.  $2N = 44$  ne saurait donc être considéré comme une valeur exceptionnelle. Bien au contraire, c'est le chiffre 22 qui est tout à fait anormal. Et j'ai montré (1952) que la formule de *Mesocricetus* devait être dérivée du type habituel des *Muridae* par des inversions, essentiellement. Ajoutons encore que, dès 1938, mon élève P. RENAUD a posé le problème de la polyploïdie mammalienne, en discutant le cas des *Muscardinidae*, et que, à diverses reprises (1949, 1952), je suis revenu sur cette question. Sans nier *a priori* la possibilité d'une évolution chromosomique par polyploïdie, j'ai tout de même montré que, dans la plupart des cas, la simple comparaison des nombres diploïdes ne permet pas de conclure, mais qu'il faut envisager essentiellement le nombre de « bras »: que ce nombre soit souvent difficile à évaluer chez les Mammifères est certain; cependant, dans la plupart des cas, nous trouvons le schéma suivant: espèce **A**:  $2N = 60$  chromosomes acrocentriques; espèce **B**:  $2N = 30$  chromosomes métacentriques. Il ne saurait s'agir d'une polyploïdie, mais d'une évolution par « fusions centriques » ou par le processus inverse. C'est ainsi que le Renard a 38 chromosomes

(MAKINO, 1952) et le Chien 78 (MINOUCHI, 1928). Mais le Renard a 34 métacentriques et le Chien 2! Les nombres de bras (**N. F.**) sont donc de 72 et de 80, donc très voisins. Peut-on parler de polypléidie ?

3. *Les hétérochromosomes de Microtus agrestis.* — Parlant des chromosomes sexuels géants de *Microtus agrestis*, DARLINGTON renvoie au travail de SACHS où le nom de cette espèce n'est même pas mentionné ! Or, s'il est incontestable que c'est MULDAL qui, en 1947, découvrit ce cas curieux (mais en se trompant à la fois sur la détermination de l'animal et sur celle du nombre diploïde), c'est à moi que l'on doit une description complète de ces hétérochromosomes géants à toutes les phases de leur évolution et dans les deux sexes. Et j'ai démontré, contrairement à ce que dit DARLINGTON, que la genèse de ces éléments n'implique aucune translocation (1949, 1950). Le contexte indique d'ailleurs que DARLINGTON voulait parler de *Sorex araneus*, musaraigne étudiée par mon élève BOVEY (1949).

4. *L'origine de l'Homme.* — DARLINGTON ne connaît que les anciennes données de PAINTER (1924, 1925) et ignore la note de YEAGER, PAINTER et YERKES sur le Chimpanzé (1940), aussi bien que les formules précises publiées par MAKINO (*Cytologia*, 16, 1952) sur *Presbytis entellus* et *Macaca cyclopis*. Or, le Chimpanzé ayant 48 chromosomes et les deux espèces étudiées par MAKINO, 50 et 42, l'hypothèse d'une polypléidie spécifiquement humaine est à écarter d'emblée.

Enfin, lorsque DARLINGTON écrit: « Yet at the cost of a few hundred cells, a few drops of blood, a few moments of discomfort to the animals, and a few hours of work to a cytologist, the genetic record of human evolution could be laid bare », il verse dans une curieuse illusion et témoigne, une fois de plus, de son dédain pour le travail au microscope; tout cytologiste conscient des difficultés que l'on rencontre dans l'étude des chromosomes des Mammifères aurait écrit: « and many hours of work ».

#### AUTEURS CITÉS

1949. BOVEY, R. *Les chromosomes des Chiroptères et des Insectivores.* Rev. suisse de Zool., 56.  
 1953. DARLINGTON, C. D. *Polyploidy in animals.* Nat., 171.

1944. LA COUR, F. L. *Mitosis and cell differentiation in the blood*, Proc. R. Soc. Edinb., B. 62.
1934. KOLLER, P. C. et DARLINGTON, C. D. *The genetical and mechanical properties of the sex-chromosomes*. 1. *Rattus norvegicus* ♂. Journ. Genet., 29.
1952. MAKINO, S. *A contribution to the study of the chromosomes in some asiatic mammals*. Cyt., 16.
1952. MAKINO, S. et NISHIMURA, I. *Water-pretreatment squash technic. A new and simple practical method for the chromosome study of Animals*. Stain Techn., 27.
1949. MATHEY, R. *Les chromosomes des Vertébrés*. Lausanne, Ed. Rouge.
1950. — *Les chromosomes sexuels géants de Microtus agrestis L.* Cell., 53.
- 1951, 1952. — *Chromosomes de Muridae, I, II, III*. Experientia, 7/9, 8/10, 8/12.
1952. — *Chromosomes de Muridae (Murinae et Cricetinae)*. Chrom., 5.
1953. — *Les chromosomes des Muridae. Révision critique et matériaux nouveaux pour servir à l'histoire de l'évolution chromosomique chez ces Rongeurs*. Rev. suisse Zool. (sous presse).
1928. MINOUCHI, O. *On the fixation of chromosomes in mammals and some other animals*. Jap. Journ. Zool., 1.
1934. MINOUCHI, O. et OHTA, T. *On the number of chromosomes and the type of sex-chromosomes in man*. Cyt., 5.
- 1947-1949. MULDAL, S. Voir: 38<sup>e</sup>, 39<sup>e</sup> et 40<sup>e</sup> Annual report John Innes Hort. Inst.
1925. PAINTER, T. S. *Chromosome numbers in mammals*. Science, 61.
1943. PONTECORVO, G. *Meiosis in the striped-hamster (Cricetulus griseus Milne-Edw.) and the problem of heterochromatin in mammalian sex-chromosomes*. Proc. R. Soc. Edinb., B. 62.
1938. RENAUD, P. *La formule chromosomiale chez sept espèces de Muscardinidae et de Murinae indigènes*. Rev. suisse Zool., 45.
1952. SACHS, L. *Polyploid evolution and mammalian chromosomes*. Hered., 6.
1952. TOBIAS, P. V. *The chromosomal complement of the gerbil, Tatera brantsii draco*. Sth. African Journ. Sc., 48.
1940. YEAGER, C. H., PAINTER, T. S. et YERKES, R. M. *The chromosomes of the chimpanzee*. Science, 91.
-

N<sup>o</sup> 16. **H. Steiner** und **E. Stoll**, Zürich. — Die Krallen und Hornpapillen des Pyrenäenmolches, *Euproctus asper* (Dugès). Ein Beitrag zur Frage des Homologiebegriffes (Beziehungen zwischen Anlagepotenzen und Enddifferenzierungen). (Mit 5 Figuren im Text.)

(Aus dem zoologisch vergleichend-anatomischen Institut der Universität Zürich. Durchgeführt mit Unterstützung der Karl Hescheler-Stiftung.)

Obwohl für die Amphibien allgemein als charakteristisches Merkmal die nackte, weiche Haut ohne Schuppenbildungen angesehen wird, finden sich bei ihnen doch häufig hornige Hautdifferenzierungen in mannigfaltiger Ausbildung vor. Insbesondere sind, seitdem CUVIER 1829 mit Bezug auf die fingerhutartigen Hornscheiden des afrikanischen Krallenfrosches die Gattungsbezeichnung *Dactylethra* schuf, bei verschiedenen Amphibien krallenähnliche Bildungen beschrieben worden, z. B. bei *Onychodactylus*, *Necturus*, *Siren*, *Scaphiopus* u. v. a. m. (cf. NOBLE, 1931, p. 138). Die Beobachtung, dass bei der Larve von *Euproctus asper* in ähnlicher Weise wie beim japanischen Krallenmolch hornige Fingerspitzenscheiden zur Ausbildung gelangen, ferner, dass ganz allgemein beim Pyrenäenmolch hornige Hautdifferenzierungen vorkommen, gab, insbesondere im Hinblick auf die Frage der Homologiebeziehungen dieser verschiedenartigen Horngebilde, den Anlass zu der vorliegenden Mitteilung.

Krallenbildung bei *Euproctus asper*: In seiner vorzüglichen Arbeit über den Pyrenäenmolch hat DESPAX, 1923, zum ersten Male die krallenähnliche Verhornung der Finger- und Zehenspitzen der Larven genau beschrieben, nachdem früher schon BEDRIAGA, 1895, angegeben hatte, dass die *Euproctus*larven dunkelbraun verfärbte Zehenspitzen besäßen. Diese Feststellung machte DESPAX an lebenden, im Freien gefangenen und im Aquarium bis zur Metamorphose aufgezogenen Larven.

Mitte Oktober 1950 erhielten wir einige lebende Exemplare des Pyrenäenmolches, welche anlässlich der Sammelreise von E. Hadorn von F. Ernst auf der Nordseite des Somport-Passes, unmittelbar unter-

halb der Passhöhe (ca. 1600 m. ü.M.) in einem kalten kleinen Gebirgsbache mit starkem Gefälle in den klaren Überlaufbecken gefangen wurden (cf. E. HADORN, H. BURLA, H. GLOOR und F. ERNST: Beitrag zur Kenntnis der Drosophila-Fauna von Südwest-Europa. Zeitschr. ind. Abst. Vererbl. Bd. 84, 1952. — Sammelplatz No. 7). Am 11./12. September 1950 befanden sich Hunderte von Exemplaren an jenem Fundorte, der noch weiter im Westen liegt, als die von DESPAX angegebene westlichste Verbreitungsgrenze von *E. asper*. Der Fundort gehört jedoch



FIG. 1.

Habitusbild einer 6½ Monate alten lebenden Larve von *Euproctus asper*.  
Vergr. 1,8 ×.

zum gleichen Einzugsgebiet des Oloron, wie die von DESPAX angegebenen Fundstellen. Bei einer neuen Kontrolle des Fundortes am 4. Oktober 1950 konnte kein einziges Exemplar mehr festgestellt werden, eine Beobachtung, welche auch DESPAX an anderen Orten machte und als Beweis des Überwinterns des Pyrenäenmolches auf dem Lande anführt. Für die Überlassung des seltenen Materials sprechen wir an dieser Stelle Herrn Prof. E. Hadorn und Dr. F. Ernst den herzlichsten Dank aus. Die photographischen Bildvorlagen verdanken wir Herrn Präparator J. Aichinger, Zoolog. Museum der Universität Zürich.

Die lebenden Exemplare wurden in einem zweckmässig eingerichteten Aquarium mit frischem, fliessendem Wasser (max. 12°) und Steinunterlage untergebracht. Im Januar 1951, dann im März, Mai und mehrmals im Sommer wurden Paarungen in der für *E. asper* so charakteristischen Umschlingung beobachtet. Im Juli zufällige Entdeckung einiger auf der Unterseite eines flachen Steines einzeln angeklebter Eier (3 Stück),

aus welchen am 11. August eine Larve schlüpfte. An ihr fielen frühzeitig die zugespitzten, dunkel pigmentierten Finger- und Zehenenden auf, welche deutlich an Krallen erinnerten. Leider ging diese Larve im Alter von 4 Monaten verloren, dadurch, dass sie durch das enge Abflussrohr entwichte. Vom Februar 1952 an erneute Kopulationen und vom 28. Juni an wiederum vereinzelt Eier auf der Unterseite der Steine (total 9 Stück). Auch diesmal schlüpfte nur eine einzige Larve (7. August), an welcher die gleichen Krallenbildungen festgestellt wurden.

Die vorstehend erwähnten zwei Larven des Pyrenäenmolches stellen unseres Wissens die erste im Aquarium gelungene Züchtung des Pyrenäenmolches dar.



FIG. 2.

Vorderfuss derselben Larve mit dunkel pigmentierten Krallen.  
Vergr. 9 ×.

Da an den von DESPAX abgebildeten Larven (cf. Fig. 43, 44 und 46 in seiner Publikation) die Krallen kaum erkannt werden können, erfolgt hier die Veröffentlichung des Habitusbildes einer 6½ monatigen lebenden Larve (Fig. 1) und der stark vergrößerten Photographien ihres Vorder- und Hinterfusses (Fig. 2 und 3).

Bei der Beschreibung der adulten Pyrenäenmolche gibt BOULENGER schon 1882 für die Finger und Zehen an: „... sometimes the tips furnished with a black, corneous, nail-like sheath...“, während weder WOLTERSTORFF, 1902, noch SCHREIBER, 1912, diese typische Verhornung der Zehenenden erwähnen. DESPAX dagegen macht über die Veränderungen an den Fingerspitzen während der Metamorphose der Larve folgende Angaben (p. 183): „... les doigts deviennent plus obtus, leur griffette cornée perd sa pointe et se

transforme en un simple capuchon brunâtre coiffant l'extrémité des doigts". ANGEL, 1946, endlich bezieht sich bei der Artbeschreibung des Pyrenäenmolches wörtlich auf BOULENGER.

Nach eigenen Beobachtungen an 27 Exemplaren vom Somport-Pass besitzen die adulten Tiere, sowohl Männchen wie Weibchen, diese kuppenartige Verhornung an den Finger- und Zehenspitzen (cf. Fig. 4). Die dunkel pigmentierte Kuppe wird mitgehäutet, so dass die Fingerspitzen unmittelbar nach der Häutung weisslich erscheinen und die Krallenbildung leicht übersehen werden kann.



FIG. 3.

Hinterfuss derselben Larve mit gleichen Krallen wie am Vorderfuss.  
Vergr. 9 ×.

**Hornpapillen der Epidermis:** Von allen Autoren werden bei *Euproctus asper* die hornigen Hautpapillen, welche oft kegel-, sogar dornartig ausgezogen sein können, erwähnt (cf. Fig. 5). Sie scheinen ein Charakteristikum der Formengruppe *Euproctus* zu sein, da sie, wenn auch weniger stark entwickelt, auch bei *E. Rusconii* und *montanus* vorkommen. Genau die gleichen Hautwarzen finden sich bei *Neurergus crocatus* Cope (WOLTERSTORFF, 1926), ferner bei *Tylototriton* und anderen Gebirgsformen. DESPAX hat bei *Euproctus asper* eine genaue Untersuchung der Haut und der Hornpapillen durchgeführt. Was hier hervorgehoben werden soll, ist die allgemeine Verbreitung dieser Papillen über die ganze Körperoberfläche, wenn sie auch an der Körperunterseite die schwächste Ausbildung aufweisen. Am stärksten sind die Papillen

am Hinterkopf, den Körperflanken und an der Schwanzwurzel entwickelt. Sie fallen auf als konische Erhebungen der Epidermis,



FIG. 4.

Linker Hinterfuss eines erwachsenen Pyrenäenmolches mit verhornten Zehenkuppen, von der Unterseite gesehen. Vergr. 7 ×.

deren Spitzen stark verhornt und dunkel pigmentiert sind. Wie die Krallen erscheinen sie unmittelbar nach der Häutung weisslich, da die dunkle Hornkappe im Zusammenhang mit der Körperhaut abgestreift wird. Ihr histologischer Aufbau kennzeichnet sie als

rein epidermale Bildungen, die eine deutliche Neigung nach hinten aufweisen und damit an die erste Differenzierung einer Hornschuppe erinnern. Regelmässig liegen unter ihnen Schleim- und Körnerdrüsen, deren Ausführungsgänge die Papille meist an der Vorderseite durchbohren (cf. Fig. 26 bei DESPAX).

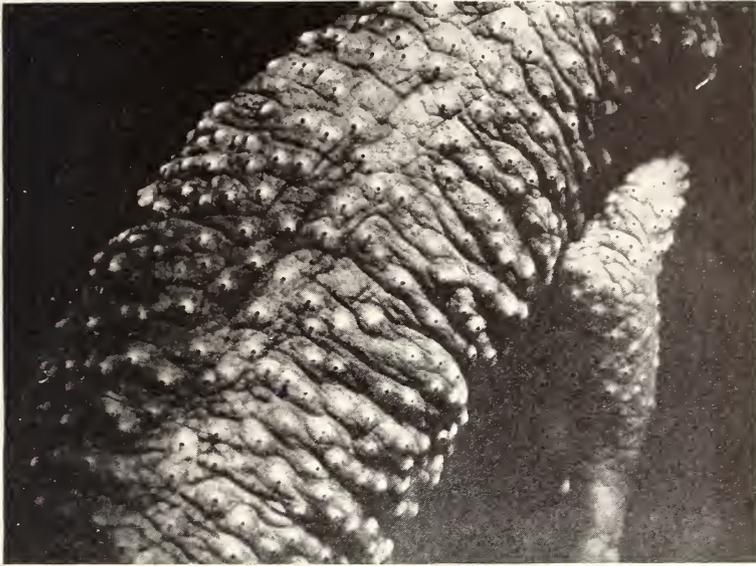


FIG. 5.

Verhornte Hautpapillen der Körperoberseite eines erwachsenen Pyrenäenmolches. Vergr. 4 ×.

Welches ist nun die funktionelle und morphologische Bedeutung dieser Hornhautdifferenzierungen? Aus der fluviatilen und montikolen Lebensweise der krallentragenden Urodelen kann gefolgert werden, dass es sich bei ihren Krallen um Bildungen handelt, welche das Anklammern und Klettern im steinigen Bette der rasch fliessenden Bergbäche ermöglichen sollen. Bei *Euproctus asper* wies DESPAX ferner in Verbindung mit einem negativen Phototropismus eine stark ausgeprägte Thigmotaxis nach, welche die Tiere veranlasst, einen engen Kontakt ihres Körpers mit festen Gegenständen zu suchen und sich ständig unter Steinen und in Felspalten aufzuhalten. Es liegt nahe, die Entwicklung der Hautpapillen in Verbindung mit dieser Thigmotaxis zu bringen.

Bei anderen Amphibienformen ist die biologische Bedeutung der hornigen Hautdifferenzierungen sehr mannigfaltig. Bei *Xenopus* z. B. dienen die Zehenkrallen zum Zerreißen der mit dem Maule festgehaltenen Beute, bei *Scaphiopus* und anderen Anuren die Fersenhöcker zum Graben und bei Urodelen und Anuren die Brunstschwielen zur Sicherung des Amplexus. Es ist leicht einzusehen, dass alle diese mannigfachen Hornbildungen der Amphibienhaut, unter welchen als differenzierteste noch die Hornzähne und der Schnabel der Kaulquappen und die Hornkiefer beim Armmolch erwähnt seien (cf. ANGEL, 1947, p. 111-113), als Anpassungen an eine ganz bestimmte Funktion und Lebensweise entwickelt worden sind. Als erste Erscheinung kann die verstärkte Verhornung der Haut an den Stellen (Fingerspitzen, Kiefernänder, Berührungstellen bei der Umschlingung) festgestellt werden, welche einem vergrößerten Druck (beim Klettern, bei der Nahrungsaufnahme, beim Amplexus) ausgesetzt sind. Primär ist hierbei die generelle Potenz der Wirbeltierepidermis zur Hornbildung vorauszusetzen, die sekundär unter der Selektionswirkung der erwähnten Milieubedingungen zur Differenzierung der verschiedenartigen Horngebilde führte.

Hier nun stellt sich vom vergleichend-anatomischen Standpunkt aus das reizvolle Problem einer Neuüberprüfung des Homologiebegriffes. Nach der klassischen Auffassung der Homologie (OWEN), für welche als Kriterium die gleiche Lagebeziehung von Organen zum typischen Ganzen (Bauplan) gilt, kann kein Zweifel darüber bestehen, dass die Krallen von *Euproctus* z. B. jenen bei *Onychodactylus* oder *Siren* homolog zu setzen sind. Sie sind aber in diesem Sinne auch homolog den Krallen von *Xenopus*, ja sogar allgemein den Krallen von Sauropsiden und Mammaliern. Hier schon wird es aber evident, dass homolog im rein morphologischen Sinne nur die Grundlage, das Stratum corneum der Epidermis, sein kann; denn offensichtlich erfolgte die Krallenbildung bei Amphibien und den anderen Tetrapoden unabhängig voneinander, also konvergent. Dies ist sogar auch für *Euproctus* und *Onychodactylus* wahrscheinlich, da sie ja zwei verschiedenen Familien der Urodelen angehören. Noch deutlicher werden diese gegensätzlichen Beziehungen bei der Beurteilung der Hornkiefer der Kaulquappen und des Armmolches, die ihrer gleichen Lage nach als homologe morphologische Bildungen zu bezeichnen wären, nach ihrer Entwicklungs-

weise jedoch ganz sicher konvergente und voneinander unabhängige Anpassungen darstellen. Damit ist aber deutlich gesagt, dass zur Erfassung der tatsächlichen Beziehungen unbedingt das Moment der Evolution der Organe zu berücksichtigen ist.

Es kann hier nicht des Näheren auf die verschiedenen, sich z. T. ganz widersprechenden Ansichten über den Homologiebegriff eingetreten werden (cf. BALTZER, O. HERTWIG, KÄLIN, NAEF, PETER, SPEMANN u. a. m.). Es soll hier lediglich darauf hingewiesen werden, dass ohne eine phyletische Interpretation der Homologiebegriff im Organismischen seine reale Bedeutung vollständig verliert. Mit der rein formal-morphologischen Definierung der Homologie gelangen wir wohl zur Aufstellung ideeller typischer Baupläne, über deren tatsächliches Zustandekommen jedoch nichts ausgesagt werden kann. Dagegen kann die kausale Analyse der ontogenetischen Bildungsvorgänge zu einer vertieften Klärung der Homologiebeziehungen führen (cf. BALTZER), vorausgesetzt, dass nicht durch unnatürliche Versuchsanordnungen ganz anormale und in der Natur nicht vorkommende Entwicklungsabläufe provoziert werden. Die Bedeutung der Umwegbildungen und der rudimentären Anlagen während der Ontogenese ist allerdings durch das entwicklungsphysiologische Experiment nicht festzustellen. So kann z. B. das Experiment nicht erklären, weshalb bei der entwicklungsphysiologischen Differenzierung nicht immer der kürzeste Weg eingeschlagen wird. Auch ist kein Zweifel darüber möglich, dass das embryonal in Erscheinung tretende Rudiment dem vollentwickelten Organ einer verwandten Form homolog sein muss. Ein Organismus ist in allen seinen Eigenschaften nicht mehr nur als dreidimensionaler Raumkörper erfassbar, an welchem die Homologien in rein geometrischen Lagebeziehungen festzustellen sind. Als vierdimensionaler Zeitkörper ist seine Adultgestalt vielmehr ein historisches Gebilde. Die zeitliche Abfolge der während der individuellen Entwicklung aufeinanderfolgenden Embryonalstadien bedingt seine fertige Gestaltung allerdings nicht derart, dass eine Homologie allein nur auf die Entstehung aus den gleichen Primordien, Organisations- und Induktionssystemen bezogen werden könnte. Vielmehr ist die Zeitfolge und besondere Gestaltung der ontogenetischen Durchgangsstadien *a priori* bestimmt durch den Genotypus, der in seiner rückläufigen Keimbahn die Ontogenesen der sämtlichen Vorfahren des Keims umfasst und während ungeheuren Zeiträumen die

*Schema der Homologie- und Analogiebeziehungen erläutert am Beispiel der Hornendifferenzierungen der Amphibienhaut und der Flügelbildungen der Tetrapoden*

Grundlage Kombiath	Zeitfaktoren phyletische Vorgänge	in der Ontogenese	Auswirkung in den Enddifferenzierungen
<p>I. HOMOGENE (identische Erbfaktoren, gleichartige Entwicklungs- potenzen)</p>	<p><i>Umweltbedingungen Mutation und Selektion</i> 1. Bei sich gleich bleibenden Umweltbedingungen  und Anpassung an ver- schiedene Funktionen</p> <p>2. Bei sich verändernden Umweltbedingungen  und Anpassung an eine stetige Funktion.</p>	<p><i>Homodynamie</i> (gleiche Entwicklung) überwiegend spezifische Lagebeziehungen</p> <p>überwiegend generelle Lagebeziehungen.</p> <p><i>Heterodynamie</i> (verschiedene Entwicklung) aus primär gleichen Lage- beziehungen</p> <p>aus sekundär veränderten Lagebeziehungen.</p>	<p>Beispiele: (Flügelbildungen)  <i>Homologie</i> (Pentadaktyle Tetra- podenextremität)</p> <p><i>Homonomie</i> (Vorder-Hinterextremität, Brustschwien, Horn- zähne und -kiefer)</p> <p><i>Divergenz</i> (desgl. mit Bezug auf die verschiedene spezifische Differenzierung dieser Gebilde).</p> <p><i>Konvergenz</i> (desgl. bei verschiedenen Formen: <i>Euproctos-Ve-</i> <i>nojos</i>-krallen, Urodelen- Anurenbrustschwien, Kauquappen-Arminolch- hornkiefer)</p>
<p>II. HETEROGENE (ungleiche Erbfak- toren, verschie- denartige Ent- wicklungspoten- zen)</p>	<p>1. Bei gleichbleibenden Um- weltbedingungen und An- passung an verschiedene Funktionen.</p> <p>2. Bei sich verändernden Umweltbedingungen und Anpassung an eine gleiche Funktion.</p>	<p><i>Xenodynamie</i> (verschiedenartige Entwicklung) ganz verschiedene Lagebe- ziehungen sekundär ähnlich verlaufende Lagebeziehungen.</p>	<p>nicht vergleichbare Differenzierungen</p> <p><i>Analogie</i> (Keratin-Chitinbildungen) (Tetrapodenflügel- Insektflügel)</p>

Wandlungen erfuhr, welche sich stammesgeschichtlich in seiner phyletischen Entwicklungsreihe manifestieren.

Dass ein Gebilde eines Organismus dem entsprechenden eines anderen homolog sei, setzt nicht in allen Fällen eine gleiche Lagebeziehung zum Ganzen voraus. Die räumlichen Beziehungen können sehr oft, z. B. beim Funktionswechsel, verändert werden und trotzdem bleibt die Homologie bestehen, wenn eine gleiche Entwicklung, ontogenetisch und phylogenetisch, vorhanden ist. Es kann auch primär, namentlich in der Ontogenese, Gleichheit der Entwicklung (Homodynamie nach BALTZER) bestehen und sekundär Divergenz eintreten, die unter Umständen die ursprüngliche Homologie vollständig verwischt. Dass jeder Organismus eine stammesgeschichtliche Entwicklung durchlaufen hat, ist eine Erkenntnis, an deren Realität heute kein Biologe mehr zweifelt. Es ist deswegen nicht einzusehen, weshalb die zur Tatsache erhärtete Deszendenztheorie nicht als Kriterium zur Beurteilung von Homologien und Analogien herangezogen werden kann, und weshalb man sich der Erkenntnis verschliessen soll, dass wirkliche Homologie nur auf Grund einer gemeinschaftlichen Abstammung vorhanden sein kann.

Im umstehenden Schema ist versucht worden am Beispiel der hornigen Differenzierungen der Amphibienhaut, welchem zum Vergleich das klassische Beispiel der Flügelbildungen gegenübergestellt wurde, die verschiedenen Homologie- und Analogiebeziehungen darzustellen, welche sich aus der Veränderung und Realisierung der Anlagepotenzen im Laufe der phyletischen und ontogenetischen Entwicklung ergeben können.

#### LITERATUR

1946. ANGEL, F. *Faune de France*. 45. Reptiles et Amphibiens. Paris.  
 1947. — *Vie et mœurs des Amphibiens*. Payot, Paris.  
 1950. BALTZER, F. *Entwicklungsphysiologische Betrachtungen über Probleme der Homologie und Evolution*. Rev. suisse Zool. 57.  
 1952. — *Experimentelle Beiträge zur Frage der Homologie*. Experimentia, VIII.  
 1895. BEDRIAGA, J. v. 4. *Mitteilung über die Larven der Molche*. 13. Molge aspera Dugès. Zool. Anz. XVIII.  
 1882. BOULENGER, G. A. *Catalogue of the Batrachia gradientia s. caudata and Batrachia apoda in the Collections of the British Museum*. 2nd edition.

1829. CUVIER. *Le Règne animal*. II. 2<sup>e</sup> éd.
1923. DESPAX, R. *Contribution à l'étude anatomique et biologique des Batraciens Urodèles du groupe des Euproctes et spécialement de l'Euprocte des Pyrénées*. Thèse. Toulouse.
1906. HERTWIG, O. *Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere*. Jena.
1941. KÄLIN, J. *Ganzheitliche Morphologie und Homologie*. Freiburg.
1945. — *Die Homologie als Ausdruck ganzheitlicher Baupläne von Typen*. Bull. Soc. Fribourg. Sc. Nat. XXXVII.
1931. NAEF, A. *Die Gestalt als Begriff und Idee*. In: *Handbuch d. vergl. Anatomie d. Wirbeltiere*, Bd. 1.
1931. NOBLE, G. K. *The Biology of the Amphibia*. New York and London.
1866. OWEN, R. *On the anatomy of the vertebrates*. London.
1922. PETER, K. *Über den Begriff der Homologie und seine Anwendung in der Embryologie*. Biol. Zentralbl. 42.
1912. SCHREIBER, E. *Herpetologia europaea*. 2. Aufl. Jena.
1915. SPEMANN, H. *Zur Geschichte und Kritik des Begriffes der Homologie*. Die Kultur der Gegenwart. 3. Teil, Abtlg. 4, Bd. 1.
1902. WOLTERSTORFF, W. *Die Tritonen der Untergattung Euproctus Gené und ihr Gefangenleben nebst einem Überblick der Urodelen der südwestlichen paläarktischen Region*. Stuttgart.
1926. — *Über Triton crocatus Cope*. Zool. Anz. LXVII.

---

N<sup>o</sup> 17. **Edw. Flückiger**,<sup>1</sup> Basel. — Untersuchungen über die Temperaturregulation der Ratten bei Sauerstoffmangel. (Mit 4 Abbildungen.)

(Aus dem Physiologischen Institut der Universität Basel.)

Im Jahre 1813 beschrieb LEGALLOIS, dass bei einem Luftdruck von 300 mm Hg die Körpertemperatur von Katzen, Kaninchen und Meerschweinchen um 2-7° C sinkt (4). Seither wurden diese Beobachtungen von verschiedenen Seiten bestätigt (Literatur bei (1)) und auf andere Tierarten, inklusive Ratte, ausgedehnt. Alle diese Beobachter vermerkten aber mit einer Ausnahme nur die Tatsache der Senkung; einzig SUNDSTRÖM und

---

<sup>1</sup> Stipendiat der Stiftung für biologisch-medizinische Stipendien.

MICHAELS (6) sahen, dass diese Temperatursenkung nach einigen Tagen Aufenthalt bei vermindertem Druck wieder verschwindet. VERZÁR und Mitarbeiter, welche sich mit der Funktion der Thyreoidea bei Sauerstoffmangel befassten, konnten die Restitution der Körpertemperatur ebenfalls finden (7); dies gab den Anstoss zu den Untersuchungen, über die im Folgenden zu berichten ist.

#### METHODEN

Die Ratten kommen mit Futter und Wasser versehen in einen 125 l messenden Kessel, der mit Hilfe einer Wasserstrahlpumpe auf 350 mm Hg ausgepumpt und gleichzeitig mit 4—4.5 l Luft pro Minute durchspült wird. Der Druckabfall erfolgt in 15—20 Minuten. Der Druck bleibt auf  $\pm 10$  mm Hg und die Temperatur auf  $\pm 1.5^\circ$  C konstant. Die zu besprechenden Versuche wurden bei  $22^\circ$  C durchgeführt. Zur Messung der Körpertemperatur müssen die Tiere auf Normaldruck gebracht und aus dem Kessel genommen werden, was einen Unterbruch des Sauerstoffmangels von etwa 15 Minuten verursacht; wie aus der Reproduzierbarkeit der Resultate hervorgeht, hat dies keinen merklichen Einfluss auf den Verlauf des Versuchs. Die Temperaturmessung erfolgt mit einem Quecksilberthermometer, 3 cm tief im Rectum. Kontrollversuche bei Atmosphärendruck und einem Luft-Stickstoffgemisch, sowie Temperaturmessung mit einem Thermoelement ergaben analoge Resultate wie mit der oben beschriebenen Methodik.

#### RESULTATE

1. Mit dem Absinken des Druckes beginnt die Körpertemperatur normaler Ratten zu sinken. Das Absinken erfolgt in den ersten 2 Stunden am schnellsten, in den folgenden Stunden langsamer. Zwischen der 4. und 6. Stunde erreicht die Körpertemperatur ein Minimum, das  $3-6^\circ$  C unter der Ausgangstemperatur liegt. Hierauf steigt die Körpertemperatur wieder an, doch wird die Ausgangstemperatur in der Regel erst nach etwa 4 Tagen erreicht. Ist die Restitution der Körpertemperatur erfolgt, so bleibt diese in den folgenden Tagen innerhalb einer Schwankungsbreite von etwa  $0.5^\circ$  C konstant. Die Ratten haben sich an den verminderten Sauerstoffdruck adaptiert.

In Fig. 1) ist das beschriebene Verhalten an 4 männlichen, 2 Monate alten Ratten bei 350 mm Hg und 22° C dargestellt. Nach 5 St. Unterdruck betrug die mittlere Senkung der Körpertemperatur 4.5° C, nach 24 St. 2.1° C. Die Restitution erfolgte in 4—5 Tagen.

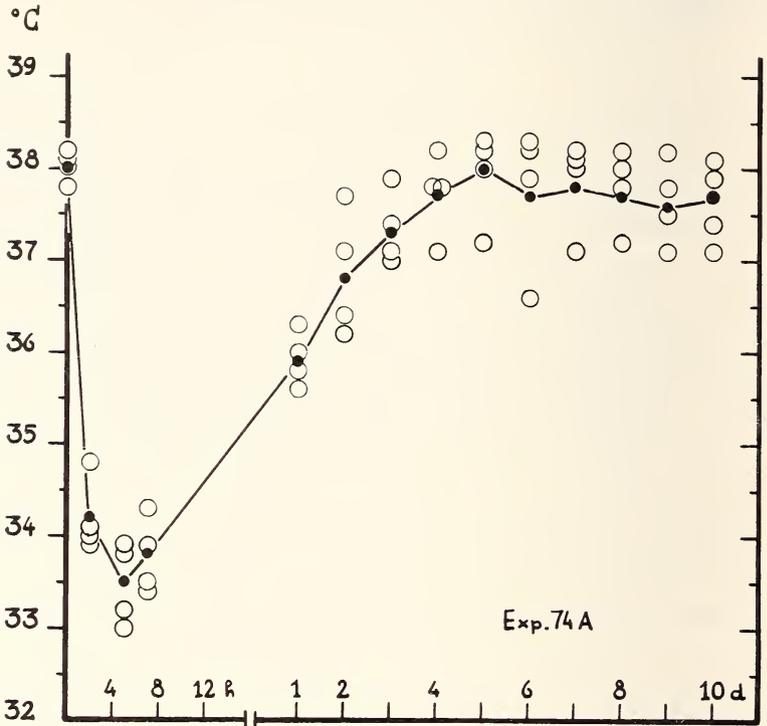


ABB. 1.

Senkung und Restitution der Körpertemperatur von 4 männlichen, 2 Monate alten Ratten bei 350 mm Hg.

Offene Kreise ... Einzelwerte.

Gefüllte Kreise, mit Linie verbunden ... Mittelwerts-Kurve.

Ordinate ... Rektaltemperatur, Abszisse ... Zeit.

2. Bringt man Ratten, die an 350 mm Hg adaptiert sind, wieder auf Normaldruck, so kann man feststellen, wie die Körpertemperatur innert etwa einer Viertelstunde anfängt zu steigen; sie steigt innerhalb 30—60 Minuten um etwa 1—1.5° C über die Ausgangslage, um hierauf wieder abzusinken. In der Regel ist nach etwa 3 St. die normale Körpertemperatur wieder hergestellt. Bringt man

noch nicht adaptierte Tiere auf Normaldruck, so ist nur ein Ansteigen der Körpertemperatur bis auf Normaltemperatur festzustellen. In Fig. 2) ist die Steigerung der Körpertemperatur über die Normalhöhe an den 4 Ratten aus Fig. 1) nach 10 Tagen Aufenthalt bei 350 mm Hg demonstriert. Die Steigerung der Körpertemperatur betrug 30 Min. nach Rückkehr auf 730 mm Hg im Mittel  $1.1^{\circ}\text{C}$ ; nach 2.5 St. war die Normaltemperatur wieder erreicht.

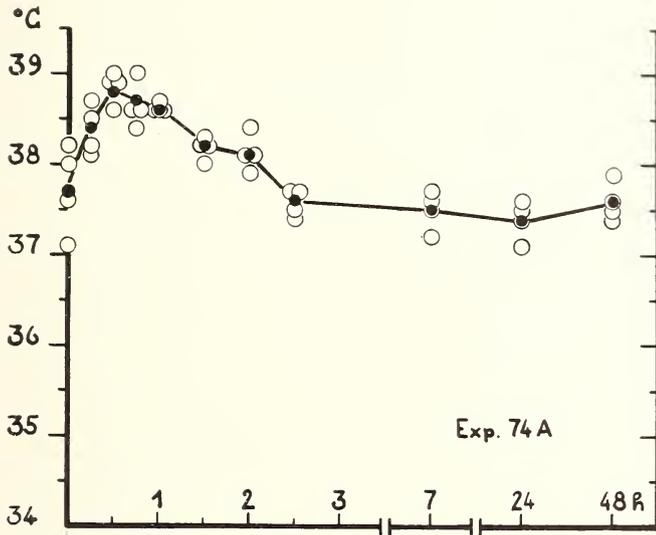


ABB. 2.

Verlauf der Körpertemperatur der Tiere aus Abb. 1 nach Rückkehr von 350 mm Hg auf 730 mm Hg.  
Mittelwerts-Kurve mit Einzelwerten (offene Kreise).

3. Hält man adaptierte Ratten während 1, 2 oder mehr Tagen bei 730 mm Hg und bringt sie hierauf wieder auf 350 mm Hg, dann wird die nun eintretende Temperatursenkung geringer sein und die Restitution kürzere Zeit beanspruchen als während des ersten Aufenthaltes im Unterdruck. Die Ratten müssen also während der ersten Unterdruckperiode etwas erworben haben, das ihnen gestattet bei einem erneuten Aufenthalt bei 350 mm Hg ihre Körpertemperatur besser zu regulieren. Wir nennen diese Erscheinung „überdauernde Adaptation“.

Wie von Flückiger und Verzár beschrieben (2), ist diese überdauernde Adaptation stärker ausgeprägt, je länger der erste Aufent-

halt im Unterdruck dauert; ebenso werden die Senkung der Körpertemperatur und die zur Restitution benötigte Zeit mit länger werdendem Zwischenaufenthalt bei Normaldruck grösser. Bei einer Adaptationszeit von 14 Tagen ist die überdauernde Adaptation

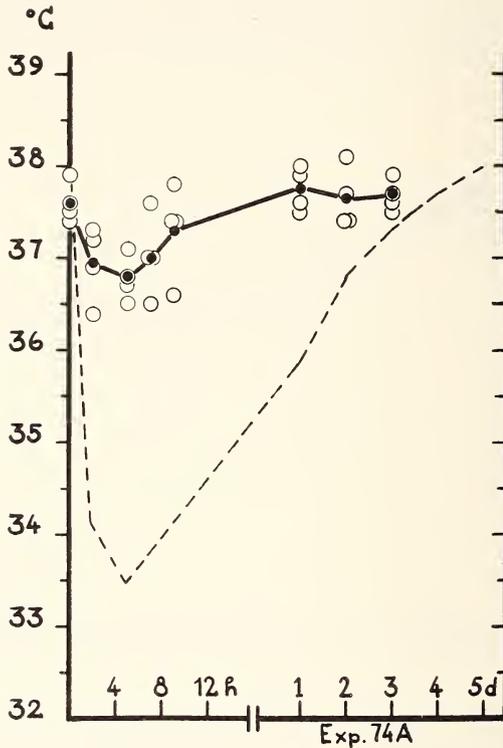


ABB. 3.

Senkung und Restitution der Körpertemperatur der Ratten von Abb. 1 bei ihrem 2. Aufenthalt bei 350 mm Hg, nach 48 stündigem Zwischenaufenthalt bei 730 mm Hg.

Mittelwertskurve mit Einzelwerten (offene Kreise).

Gestrichelte Kurve ... Mittelwertskurve der Abb. 1.

nach 9 Tagen bei Normaldruck nur noch schwach, bei 15 Tagen adaptierten nach 15 Tagen nicht mehr nachweisbar.

In Fig. 3) ist diese Erscheinung an denselben Ratten wie in Fig. 1) und 2) gezeigt. Nach 10 Tagen Adaptation an 350 mm Hg wurden sie für 48 St. bei 730 mm Hg gehalten und hierauf wieder auf 350 mm Hg gebracht. Die Senkung betrug nach 5 St. im Mittel  $0.8^{\circ}\text{C}$  gegenüber  $4.5^{\circ}\text{C}$  während der ersten Unterdruck-

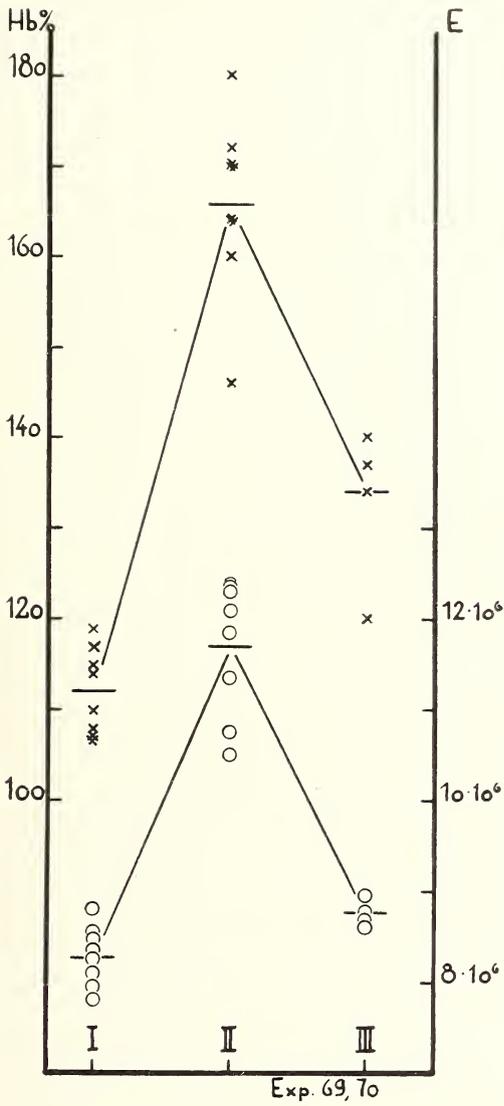


ABB. 4.

Haemoglobin- und Erythrocyten-Werte von männlichen Ratten vor (I) und nach 14 Tagen bei 350 mm Hg (II), sowie 15 Tage nach Rückkehr auf Normaldruck (III).

Linke Ordinate und obere Kurve ... Haemoglobin.  
 Rechte Ordinate und untere Kurve ... Erythrocyten.

periode. Die Restitution erfolgte in 24 St. gegenüber 4—5 Tage in der ersten Unterdruckperiode.

4. Die Erscheinung der überdauernden Adaptation kann schwerlich durch den Anstieg des Bluthaemoglobin bei Aufenthalt unter reduziertem Sauerstoffdruck verursacht sein. Auch LUFT (5) kommt in Bezug auf die beim Menschen nach längerem Hochgebirgsaufenthalt beobachtete Höhenfestigkeitssteigerung zu diesem Ergebnis.

In Fig. 4) sind Haemoglobin- und Erythrocytenwerte von normalen männlichen Ratten vor dem Evakuieren, (Kolonne I), nach 15 Tagen bei 350 mm Hg (Kolonne II) und 14 Tage nach Rückkehr auf Normaldruck (Kolonne III) dargestellt. Wie aus der Abbildung hervorgeht, ist die Zahl der Erythrocyten und der Haemoglobingehalt des Blutes 14 Tage nach Abschluss des Aufenthaltes bei 350 mm Hg fast normal.

5. Die Senkung und Restitution der Körpertemperatur ist nicht durch eine verspätet einsetzende Regulation der Wärmeabgabe bedingt. Durch Untersuchungen von KNOPPERS (3) ist wahrscheinlich gemacht worden, dass der nackte und sehr stark durchblutete Rattenschwanz eine grosse Bedeutung für die physikalische Wärmeregulation dieser Tiere hat. Eigene Beobachtungen an 8 schwanzamputierten Ratten ergaben aber, dass bei diesen Tieren eine mindestens eben so grosse Senkung der Körpertemperatur bei 350 mm Hg zu beobachten ist, wie bei normalen Tieren.

6. Um die Bedeutung der innersekretorischen Drüsen für die Temperaturregulation bei Sauerstoffmangel abzuklären, wurden Untersuchungen an thyreoidektomierten und adrenaletomierten Ratten durchgeführt.

Wie schon an anderer Stelle berichtet wurde (1), vollzieht sich Senkung wie Restitution bei thyreopriven ganz analog wie bei normalen Tieren. Der einzige Unterschied zwischen beiden Gruppen besteht darin, dass der Temperaturverlauf der thyreoidektomierten Ratten entsprechend ihrem geringerem Stoffwechsel auf einem tieferen Niveau verläuft. Anders verhält es sich bei adrenaletomierten Ratten; diese zeigen bei 350 mm Hg nur ein Absinken der Körpertemperatur, sie können nicht restituieren und sterben. Dasselbe geschieht mit adrenaletomierten Ratten, die mit 1% NaCl im Trinkwasser in gutem Zustand erhalten werden.

Verabreicht man jedoch adrenaletomierten Ratten DCA (Desoxycorticosteronacetat Percorten Ciba), dann vermögen sie wieder zu restituieren; die Restitution ist aber auf die Dauer nicht vollständig. Verabfolgt man ein Gemisch von DCA und Cortison, dann verhalten sich die Ratten wie normale Tiere: Senkung und Restitution erfolgen in normalen Zeiten und die Tiere zeigen ebenfalls eine überdauernde Adaptation. Als Beispiel seien die Resultate eines typischen Versuches angegeben: 5 männliche Ratten wurden adrenaletomiert und täglich mit 1.5 mg DCA und 0.5 mg Cortison (Ciba) behandelt. 11 Tage nach der Operation wurden sie auf 350 mm Hg gebracht. Die maximale Senkung der Körpertemperatur betrug im Mittel  $3.6^{\circ}\text{C}$  ( $3.1$  bis  $5.0^{\circ}\text{C}$ ); nach 96 h war die Ausgangstemperatur von  $37.6^{\circ}\text{C}$  wieder erreicht. Nach 120 St. wurden sie für 48 St. auf Normaldruck gebracht und hierauf wieder dem Unterdruck ausgesetzt. In dieser 2. Unterdruckperiode betrug die Senkung der Körpertemperatur im Mittel  $0.8^{\circ}\text{C}$  ( $0$  bis  $2.2^{\circ}\text{C}$ ). Die Normaltemperatur war nach 24 St. restituiert.

#### ZUSAMMENFASSUNG

Bringt man Ratten auf einen Druck von 350 mm Hg, dann sinkt ihre Körpertemperatur während 4—6 St. um mehrere Grade ab. In dieser Zeit muss eine Umstellung der Stoffwechselregulation erfolgen, welche es dem Tier gestattet, trotz Weiterbestehens des Sauerstoffmangels, dieselbe Wärmemenge zu produzieren, wie unter normalen Sauerstoffbedingungen, denn nach dieser Zeit steigt die Körpertemperatur wieder an, um nach etwa 4 Tagen wieder restituiert zu sein. Die Ratte ist dann an den Sauerstoffmangel adaptiert. Die notwendige Umstellung erfolgt sicher nicht über eine Aktivierung der Schilddrüse, und sie erfolgt nur in Anwesenheit von Nebennierenrinden-Hormonen. Die Adaptation an den verminderten Sauerstoffdruck führt bei Eintritt normaler Sauerstoffverhältnisse zu einer kurzfristigen Erhöhung der Körpertemperatur über die Normaltemperatur.

Die erworbene Adaptation an verminderten Sauerstoffdruck verschwindet nicht sofort nach Rückkehr auf Normaldruck, sondern sie verliert sich nur langsam.

## LITERATUR

- 1) 1952. FLÜCKIGER, E. und VERZÁR, F. *Helv. Physiol. Acta*, *10*, 349.
- 2) 1953. ———— *Helv. Physiol. Acta*, *11*, 67.
- 3) 1942. KNOPPERS, A. Th. *Arch. Néerland. Physiol.* *26*, 364.
- 4) 1813. LEGALLOIS, C. *Deuxième mémoire sur la chaleur animale.*
- 5) 1941. LUFT, U. C. *Die Höhenanpassung.* *Erg. Physiol.* *44*, 256.
- 6) 1942. SUNDSTROEM, E. S. und MICHAELS, G., *Memoirs Univ. Calif.* *12*, 1.
- 7) 1952. VERZÁR, F., SAILER, E. und VIDOVIĆ, V. J. *Endocrin.* *8*, 308.

Nº 18. **F. E. Lehmann**, Bern. — Konkurrenz- und Schwel-  
leneffekte bei der Realisierung von Körper- und  
Organgestalten.

(Aus der Abteilung für Zoophysologie des zoologischen Instituts der  
Universität Bern.)

1. KÖRPER- UND ORGANGESTALTEN ALS AUSDRUCK INTEGRATIVER  
ENTWICKLUNGSPHYSIOLOGISCHER PROZESSE

Eine der augenfälligsten Eigenschaften tierischer Gestalten ist ihre morphogenetische Geschlossenheit. Bei einfacheren Formen wie dem Coelenteraten *Hydra* stellt sich der ganze Organismus als ein einheitliches Gebilde dar, das nach Verlust von Körperteilen ohne Schwierigkeit das verloren Gegangene ersetzt und die typische Gestalt wieder herstellt. Analog verhalten sich bei Amphibien komplexe Organe, wie die Hinterextremität von *Xenopus*. Als Ganzes repräsentiert das Bein eine typische Gestalt, deren Inneres von einem komplizierten Gefüge von Muskeln, Skelett, Gefäßen und Nerven erfüllt ist. In der Entwicklung oder in der Regeneration verhält sich dieses reich gegliederte Gebilde ebenfalls wie ein einheitliches System. Somit bedeutet in diesen Fällen die Bezeichnung des *Hydrakörpers* oder des Amphibienbeines mit „Ganzheit“ keine inhaltsleere Phrase, sondern sie hat einen entwicklungsphysiologisch begründeten Inhalt. Die Entwicklung des ganzen *Hydrakörpers* oder der ganzen Hinterextremität hat integrativen

Charakter, denn die verschiedenen Teilprozesse sind so zusammengeschlossen, dass sie zur typischen Körper- oder Organgestalt führen. In solchen Fällen ist also die Endform der Körper- oder Organgestalt als Realisation von integrierten entwicklungsphysiologischen Prozessen zu betrachten.

Für den Entwicklungsphysiologen stellt sich die Frage, welcher Natur die Prozesse sind, die bei der Bildung einheitlicher Gestalten beteiligt sind. In der letzten Zeit haben sich Ergebnisse auf verschiedenen Gebieten eingestellt, die Hinweise auf das Spiel integrierter Formbildungsprozesse geben und zwar auf dem Gebiete der Entwicklungsphysiologie wie auf dem Gebiete der Genetik. In allen Fällen ging es darum, durch experimentelle Eingriffe die Ausformung von Körper- und Organgestalten zu verändern.

## 2. REALISATIONSSTUFEN VON ORGANGESTALTEN ALS AUSDRUCK VON SCHWELLENREAKTIONEN

Jede operative, chemische oder genetische Einwirkung auf die Entwicklung einer Organ- oder Körpergestalt produziert eine Gruppe von Formen von einer gewissen Variationsbreite, die sich um ein bestimmtes Mittel gruppiert, d. h. die Einwirkung hat statistischen oder stochastischen Charakter. Das erreichte, von der Norm abweichende Muster oder besser dessen morphologische Variationsbreite ist stets das Endglied eines mehr oder weniger abnormen Entwicklungsvorganges, einer Anormogenese. Die Erfahrung zeigt, dass ein morphogenetisches System auf einen Eingriff häufig nicht mit einer genau kontinuierlichen Variabilität reagiert, sondern die auftretenden Formen lassen sich häufig wenigen Klassen zuordnen, die alle einer Reihe angehören (LEHMANN, ANDRES 1948). Eine solche deutlich gestufte Variabilität bezeichnet GRÜNEBERG (1952) als „quasi-kontinuierlich“. Vielfach beginnt eine Reihe mit Formen, die der reich gegliederten Normalgestalt nahe stehen und führt über einige Zwischenstufen zu sehr wenig gegliederten Typen oder zu völligem Ausfall. In den verschiedenen Klassen einer Reihe erscheint dasselbe morphogenetische System in verschiedenen Ausprägungen oder Realisationsstufen. Wir können generell sagen, dass eine operative, chemische oder genetische

Einwirkung auf ein morphogenetisches System eine Serie von Realisationsstufen mit charakteristischer Streuung erzeugt. Methodisch in ihrer Stärke variierte Einwirkungen rufen systematische Verschiebungen in Art und Häufigkeit der Realisationsstufen hervor. Diese Regel bildet eine wesentliche Grundlage entwicklungsphysiologischer Analyse der Bildung von Organ- oder Körpergestalten.

Besonders deutlich treten überall dort Realisationsstufen auf, wo die Musterbildung in einer Phase vor sich geht, in der das betreffende System nicht wesentlich wächst wie bei der Entwicklung der Pluteuslarve der Echinodermen, des Gehirns, des Labyrinthes oder der Extremität der Amphibienkeime. GRÜNEBERG hat 1952 eine Reihe von „quasi-kontinuierlichen“ genetisch bedingten Realisationsstufen von Zähnen und Skeletteilen der Maus dargestellt.

BRETSCHER und TSCHUMI (1951) sowie TSCHUMI (1953) haben für die Beinanlage von *Xenopus*, DETTELBACH für den regenerierenden *Xenopus*-schwanz wahrscheinlich gemacht, dass das Auftreten von deutlich geschiedenen Realisationsstufen ein Hinweis auf das Vorliegen von entwicklungsphysiologischen Schwellenreaktionen in der betreffenden Anlage ist. Unterschreiten die Zehenanlagen in der Beinpalette oder das Chordablastem im regenerierenden Schwanz eine bestimmte Minimalgrösse, so können sie sich später nicht weiter entwickeln und der betreffende Musterteil fällt später in der Organ- bzw. Körpergestalt völlig aus. Die Kleinheit einer zum Ausfall bestimmten Anlage ist zugleich ein Index für ein niedriges entwicklungsphysiologisches Potential. Viele Befunde lassen nämlich vermuten, dass zwischen Blastengrösse und Potentialhöhe einer Anlage eine Korrelation besteht. Verallgemeinert man die Feststellung über die Bedeutung der Minimalgrösse für das Schicksal von Musterteilen, so wird man überall dort, wo scharf gestufte Realisationstypen vorliegen, nach dem Vorliegen von Schwellenphänomenen bei Musterteilen forschen können. Zu analogen Schlussfolgerungen gelangt GRÜNEBERG für genetisch bedingte Fälle (1952, S. 106 ff). Als Ursache des „Schwellenphänomens“ in der Ontogenese kann vermutet werden, dass es für die Entwicklung mancher

Musterteile nur wenige, deutliche getrennte Potentialstufen gibt, die besonders stabil und deshalb besonders wahrscheinlich sind: das normogenetische Potential, einige wenige Zwischenstufen und das Potential der Minimalgrösse, bei dessen Unterschreitung keine Entwicklung mehr möglich ist (s. a. LEHMANN 1945).

Keine ausgesprochenen Schwellenreaktionen sind zu erwarten bei Morphogenesen, die eine allmähliche Musterbildung vollziehen in Verbindung mit starken Wachstumsvorgängen. Ein sehr instruktives Beispiel dafür ist die Regeneration von *Tubularia* oder *Hydra*. Hier erfolgt, wie frühere Arbeiten, insbesondere die Untersuchungen von TARDENT (1953) zeigen, die Regeneration durch einen innig verschmolzenen Verband von bereits differenzierten und dauernd zuwandernden noch embryonalen Zellen. Im Falle der *Hydra* liegt somit in keiner Phase ein echtes embryonales Blastem vor. Es mag wohl mit diesem Umstand zusammenhängen, dass bei der regenerierenden *Hydra* Schwelleneffekte im Ganzen wenig deutlich sind.

### 3. ROLLE VON KONKURRENZEFFEKTEN BEI DER GLIEDERUNG VON KÖRPER- UND ORGANGESTALTEN

Schweleneffekte, die wir kurz erörtert haben, sind bei manchen Vorgängen aufs engste mit Konkurrenzeffekten verknüpft. Wir sprechen dann von Konkurrenzeffekten, wenn zwei Bildungszentren, die miteinander in engem physiologischen Kontakt stehen, sich entweder gegenseitig hemmen oder schliesslich in ein Verhältnis der Dominanz und Subordination treten, wobei der eine Partner sich zu Ungunsten des anderen stark vergrössert und unter Umständen die Entwicklung des kleineren Partners völlig unterdrückt. SPIEGELMAN (1945) hat mit Hilfe mathematischer Formulierungen die Theorie quantitativ entwickelt, dass solche Partner um Aufbauaterial konkurrieren. Er hat dabei vor allem an lebenswichtige Metaboliten gedacht. In unserem Berner Kreis hat sich SPIEGELMAN's Frage schon bald in dem Sinne gewandelt, dass wir untersuchten, ob nicht nur um Metaboliten, sondern auch um Bildungszellen konkurriert werde. Diese Vermutung ist von TARDENT für die Regeneration des Körpers der Coelenteraten *Hydra* und *Tubularia*, von TSCHUMI für die Entwicklung des Zehenmusters des *Xenopus*beines bestätigt worden. Schon früher

hatte FILATOW gefunden, dass Ohrblasen und Beinknospen um mesodermale Zellen des *Tritonkeimes* konkurrieren können.

Eine regenerierende Körperzone von *Hydra* oder *Tubularia* verbraucht nach den quantitativen Feststellungen von TARDENT (1953) in der Tat interstitielle Zellen und zwar so stark, dass dadurch der normale Verteilungsgradient der I-Zellen vorübergehend aufgehoben wird. Es ist also ein Regenerationsbereich ein physiologisch wirksames Anziehungszentrum für Ersatzzellen, ähnlich wie dies WOLFF und DUBOIS für die Turbellarien gezeigt haben. Die Befunde von TARDENT lassen auch für die von CHILD, BARTH und anderen erhobenen Befunde an *Tubularia* vermuten, dass hier ebenfalls um I-Zellen konkurriert wird, insbesondere in den Fällen, wo kurze Stammstücke an beiden Enden Hydranthen regenerieren. Für diese Fälle wurde auch nachgewiesen, dass die Partner, denen durch Entwicklungsvorsprung und Massenzuwachs eine Potentialerhöhung ermöglicht wird, über den später kommenden Partner stärker dominieren und ihn in manchen Fällen gänzlich unterdrücken.

Ähnliches konnte TSCHUMI (1953) für die Zehenbildung bei *Xenopus* zeigen. Schon angelegte Zehenanlagen, die die Minimalgröße nicht erreichen, werden durch die früher angelegten und im Potential überlegenen Zehenstrahlen gezwungen, ihre Zellen an den dominanten Nachbarn abzugeben.

Diese Beispiele zeigen, dass innerhalb eines morphogenetisch integrierten Systems Konkurrenzeffekte auftreten, wobei der dominante Partner umso wirksamer ist, je höher sein Potential gegenüber dem schwächeren Partner ist. In den hier angeführten Fällen scheint es sich in erster Linie um Konkurrenz um embryonale Zellen zu handeln. Aber das scheint nicht der einzige Modus des Konkurrenzphänomens zu sein. Konkurrenz kann sich auch, wie bei Pflanzen durch Hemmwirkungen, vermutlich stofflicher Art, geltend machen; so bei der Hemmung der Beinanlagen in der Kiemenregion bei Urodelen (WILDE 1952). Ferner gibt es Fälle, wo heteroplastische Anlagen von Amphibien um die Metaboliten des Blutes konkurrieren (HARRISON, TWITTY und de LANNEY). Somit kann aus dem Auftreten eines Konkurrenzphänomens allein nicht auf die Natur der beteiligten Faktoren geschlossen werden. Jedenfalls spielen Konkurrenzeffekte bei der Musterentwicklung in den Körper- und Organgestalten eine wesentliche Rolle.

## SUMMARY

In cases, where body or organ forms are developed by integration of morphogenetic processes, two principal effects may be important. 1. *A threshold effect*, which can be statistically derived from the occurrence of typically graded realisation stages of the respective body or organ form. In these cases *the minimal size* of an anlage blastema acts as main factor indicating a threshold of the developmental potential of this anlage. The threshold phenomenon has been demonstrated by BRETSCHER and TSCHUMI (1951) for the development of the toes of *Xenopus* and by GRÜNEBERG (1952) for skeletal forms of the mouse.

2. *Competition effects* can be found between parts of a morphogenetic system, which are physiologically connected and compete about the same material (SPIEGELMAN 1945). The greater the morphogenetic activity of such a partial region is, the greater is its dominance over the weaker regions. It has been shown by TARDENT for *Hydra* and *Tubularia*, by TSCHUMI for the hind limb toes of *Xenopus* that there exists competition about embryonic cells. In other cases there occurs also competition about metabolites, or direct inhibitory action on the weaker partner.

## LITERATUR

1948. ANDRES, G. *Realisationsgrade bei der Entwicklung des Amphibienlabyrinths*. Arch. Jul. Klaus-Stiftg. 23, 562-568.
1952. BRETSCHER, A. und TSCHUMI, P. *Gestufte Reduktion von chemisch behandelten Xenopus-Beinen*. Rev. Suisse Zool. 58, 391-398.
1952. DETTELBACH, H. R. *Histostatic and cytostatic effects of some Amino Ketones upon Tail Regeneration in Xenopus Larvae*. Rev. Suisse Zool. 59, 339-398.
1930. FILATOW, D. *Die Beeinflussung der Extremitätenanlage von Anuren durch in ihrer Nähe angebrachte Transplantate*. W. Roux' Arch. 121, 272-287.
1952. GRÜNEBERG, H. *Genetical studies on the skeleton of the mouse*. J. Gen. 51, 95-114.
1948. LEHMANN, F. E. *Realisationsstufen in der Organogenese als entwicklungsphysiologisches und genetisches Problem*. Arch. Jul. Klaus-Stiftg. 23, 568-573.
1945. — *Einführung in die physiologische Embryologie*. Birkhäuser Basel 1945.

1945. SPIEGELMAN, S. *Physiological competition as a regulatory mechanism in morphogenesis*. Quart. Rev. Biol. 20, 121-146.
1952. TARDENT, P. *Über Anordnung und Eigenschaften der interstitiellen Zellen bei Hydra und Tubularia*. Rev. Suisse Zool. 59, 247-253.
1953. ——— *Axiale Verteilungsgradienten der interstitiellen Zellen bei Hydra und Tubularia und ihre Bedeutung für die Regeneration*. Diss. Bern.
1953. TSCHUMI, P. *Ontogenetische Realisationsstufen der Extremitäten bei Xenopus und die Interpretation phylogenetischer Strahlenreduktionen*. Rev. Suisse Zool. 60, 496-506.
1952. WILDE, Ch. E. *Studies on the organogenesis of the Urodele limb bud*. J. exp. Zool. 119, 65-91.

---

N<sup>o</sup> 19. **P. Tschumi**, Bern. — *Ontogenetische Realisationsstufen der Extremitäten bei Xenopus und die Interpretation phylogenetischer Strahlenreduktionen bei Wirbeltieren*. (Mit 4 Textabbildungen.)

(Aus der Zoophysiologischen Abteilung des Zoologischen Instituts Bern.)

Bei der Evolution der Tetrapodenextremitäten wurden sehr oft einzelne Strahlen verstärkt, andere dagegen verkleinert, rudimentär oder vollständig rückgebildet. Über die genetischen und vor allem entwicklungsphysiologischen Grundlagen dieser nicht immer leicht zu interpretierenden Umkonstruktionen könnten die folgenden Beobachtungen Aufschluss geben:

#### 1. EXPERIMENTELLE STRAHLENREDUKTIONEN

Durch Behandlung blastematischer Hinterbeinknospen von *Xenopus*-Larven mit einer antimittotischen und zelletalen Substanz, einem Chloraethyl-Amin, konnte ich Extremitäten erzeugen, bei welchen Zehen miteinander verwachsen waren, oder denen eine,

zwei oder mehr Zehen fehlten. Weitere Extremitäten waren bis auf proximalste Abschnitte oder sogar total reduziert<sup>1</sup>.

Die Zehen fallen mit zunehmender Reduktion der Extremität in einer bestimmten Reihenfolge sukzessive aus. Im allgemeinen fehlt ein Strahl umso eher, je später er normogenetisch angelegt wird. Die zuletzt entstehende I. Zehe hat z. B. eindeutig die grösste Ausfallhäufigkeit und ist ausnahmslos die erste Zehe, welche rückgebildet wird. Längenmessungen an Strahlen reduzierter Extremitäten ergaben ferner, dass die Zehen nicht beliebig verkürzt sein können. Sie sind mit grösster Wahrscheinlichkeit entweder normal oder nur wenig verkürzt oder dann ganz reduziert. Auf mehr als 60—50% der normalen Länge verkümmerte Strahlen sind sehr selten. Diese Stufung in der Zehenreduktion (siehe BRETSCHER u. TSCHUMI 1951) bedingt nun eine Reihe wohldefinierter Realisationsstufen (LEHMANN, 1948, 1953) der ganzen Extremität (5-Zeher, 4-Zeher, 3-Zeher usw.) und damit im Zusammenhang das seltene Vorkommen von Übergangsformen.

Das Verfolgen der Entwicklung behandelter Extremitäten zeigte nun, dass sich oft wie bei der normalen Entwicklung 5 Zehenanlagen herausbilden. Die letzten Anlagen entwickeln sich aber im Gegensatz zur Normalentwicklung nicht zu einem vollwertigen Strahl. Entweder nähert sich die Anlage des I. Strahls seinem Nachbarn und verschmilzt oder verwächst mit diesem, wodurch, je nach dem Grad der Verwachsung, syndaktyle und 4-zehige Beine entstehen, oder die Anlage bleibt in ihrer Entwicklung stehen und bildet nur ein kleines, unscheinbares Rudiment einer Zehe, oder endlich wird eine Anlage, vermutlich durch Abwanderung ihrer Zellen nach stärker wachsenden Strahlen, vollständig wieder rückgebildet (Abb. 1). Behandelte Extremitäten gliedern sich somit in den meisten Fällen sichtbar normal auf. Das Muster wird erst sekundär durch Verschmelzung, Hemmung oder Rückbildung von Anlagen abgeändert.

Diese Reduktionsvorgänge sind kein spezifischer Effekt der von mir verwendeten Substanz. Dies ergab sich sowohl aus der Untersuchung behandelter Gliedmassen sowie aus der Tatsache, dass Extremitäten mit reduzierter Zehenzahl sich auch nach Behandlung

---

<sup>1</sup> Eine ausführliche Beschreibung dieser Versuche wird demnächst in der *Revue Suisse de Zoologie* veröffentlicht werden. Für die Belege der hier nur kurz angedeuteten Ergebnisse sei auf diese ausführliche Publikation verwiesen.

mit einem ganz andern antimittotischen Stoff, dem Colchicin (LEHMANN 1946, BRETSCHER 1947, 1949), und überhaupt nach verschiedensten experimentellen Eingriffen an Extremitätenanlagen oder an ganzen Embryonen entwickeln. Die Zehenausfälle sind, wie frühere Arbeiten vermuten liessen (GUYÉNOT & SCHOTTÉ, 1923, HAMBURGER 1925, METTETAL 1939, BRETSCHER 1947, 1949 u. a),

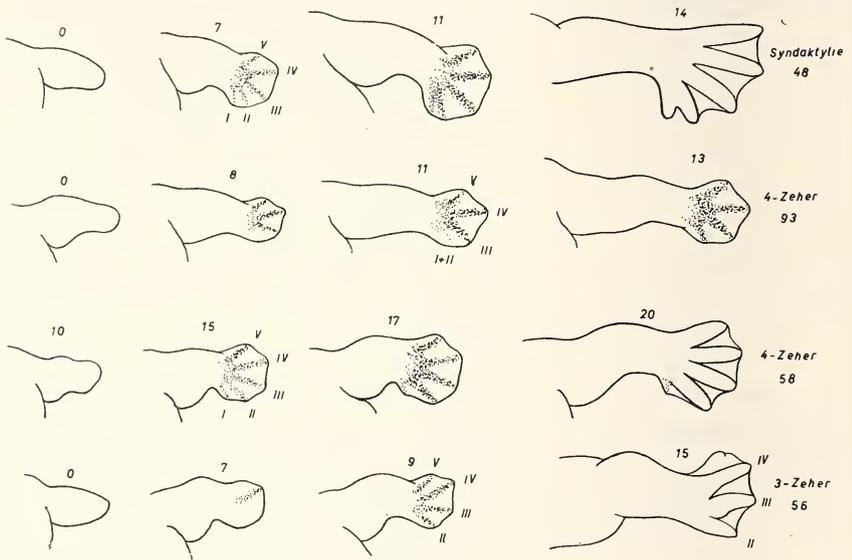


ABB. 1.

Die Entwicklung syndaktyler, 4-zehiger und 3-zehiger Beine durch Verschmelzung, Hemmung und Rückbildung von Zehenanlagen. (Zahlen oben an den Beinen: Tage nach der Behandlung.)

und wie ich durch Bestimmungen der Blastemmasse zur Zeit der Musterbildung nachweisen konnte, lediglich die Folge einer persistierenden Verkleinerung des Extremitätenblastems. Diese wird in unserem Falle durch die vorübergehende Mitosehemmung sowie durch Vernichtung zahlreicher Zellen verursacht und bleibt nach dem Abklingen der spezifischen Behandlungseffekte bis zur Zeit der Strahlendifferenzierung bestehen.

Die Verkleinerung der Extremitätenknospe hat keine harmonische Verkleinerung der ganzen Extremität zur Folge, und zwar aus folgenden Gründen: Die ersten der normalerweise in bestimmter

Reihenfolge auftretenden Zehenanlagen (III-V) entstehen nämlich nicht in gleicher Masse verkleinert wie das Blastem, sondern nachweisbar in nahezu normaler Grösse. Sie sind somit bei ihrer Entstehung, die in einem Zusammenscharen von Mesenchymzellen besteht, relativ zu gross und beanspruchen vom kleinen Blastem relativ zu viele Zellen. Dadurch werden die Blastembereiche der später entstehenden Anlagen (I und II) verkleinert. Diese entstehen mit Verspätung, zu klein und zu nahe beisammen. Der Entwicklungsvorsprung aber, den die ersten Anlagen dadurch gewinnen, erhöht ihren Bedarf an Zellen, vielleicht auch die Stärke von ihnen ausgehender spezifischer Hemmwirkungen, und damit ihre Dominanz noch weiter, und die Folge davon ist eine noch vermehrte konkurrenzbedingte Beeinträchtigung der letzten und randständigen Anlagen.

Der Ausfall bestimmter Strahlen erweist sich somit als ein Effekt der Konkurrenz (SPIEGELMAN 1945) der verschiedenen relativ zu gross entstehenden Anlagen um ein Substrat, welches mengenmässig reduziert ist. Die bei dieser Konkurrenz massgebenden Faktoren sind die Verkleinerung des Blastems, beziehungsweise der Entwicklungsvorsprung bestimmter Anlagen über andere, die Reihenfolge, in der sich die Anlagen herausbilden, und endlich ihre Lage im Blastem. Die Rudimentierung oder Rückbildung von Strahlen kann somit grundsätzlich durch die Konkurrenz von Nachbaranlagen bedingt sein.

## 2. PHYLOGENETISCHE STRAHLENREDUKTIONEN UND IHRE INTERPRETATION

Die Vermutung ist naheliegend, dass auch phylogenetische Rudimentierungen und Reduktionen von Zehen oder Fingern ein Effekt der Konkurrenz von Nachbarstrahlen sein könnten. Dies haben namentlich schon RENSCH (1943, 1947) und BRETSCHER (1947) für wahrscheinlich gehalten. Diese Annahme wird durch die folgenden Beziehungen der experimentellen konkurrenzbedingten Reduktionen zu phylogenetischen bzw. ontogenetischen Rückbildungen erhärtet:

1. Dass eine Verringerung der Blastemmasse auch für phylogenetische Zehenreduktionen, dies in Verbindung

mit einer Reduktion der ganzen Extremität, verantwortlich sein kann, zeigen Untersuchungen von SEWERTZOFF (1931): Bei Embryonen schlangenähnlicher Saurier ist, bei entsprechenden Entwicklungsstadien, die Gliedmassenknope relativ umso kleiner, je stärker die Extremität und damit die Zahl der Strahlen reduziert ist. Während sich aus der grossen Vorderbeinknope von *Ascalabotes fascicularis* eine 5-strahlige Extremität entwickelt, wird die kleinere Anlage von *Seps chalcides* eine nur 3-strahlige Gliedmasse

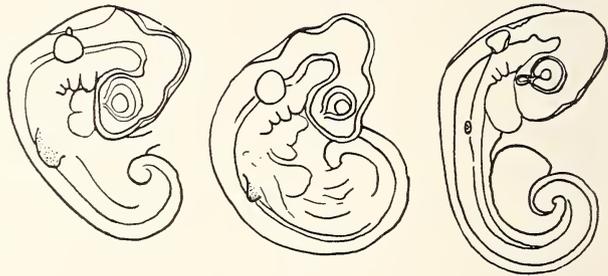


ABB. 2.

Embryonen von *Ascalabotes fascicularis* — *Seps chalcides* — *Ophiosaurus apus* im gleichen Entwicklungsstadium und mit verschiedenen grossen Vorderbeinknospen (punktiert). Umgezeichnet nach SEWERTZOFF 1931.

bilden. Aus der sehr kleinen Anlage bei *Ophiosaurus apus* wird endlich nur das Rudiment eines Stylopodiums entstehen (Abb. 2).

Die fortschreitende Reduktion der ganzen Extremität ist bei diesen Typen mit einer sukzessiven Abnahme der Zehenzahl verbunden. Ferner fallen bei der stammesgeschichtlichen Verkümmern der Extremitäten dieser sowie anderer Typen in der Regel zuerst die distalen Elemente aus, also Teile, die, wie schon MEHNERT (1897, zit. in SEWERTZOFF 1931), SEWERTZOFF (1931) und RENSCH (1947) feststellten, sich in der Ontogenese zuletzt differenzieren. Auch dieser Sachverhalt stimmt mit den experimentellen Ergebnissen überein.

2. Auf Grund meiner Ergebnisse ist es wahrscheinlich, dass die selektive Förderung bestimmter Strahlen ein Auskonkurrenzieren von Nachbarstrahlen zur Folge haben kann: Die Reduktion der Blastemmasse kommt ja einer Bevorzugung der zuerst und relativ zu gross entstehenden Anlagen gleich. Tatsächlich ist die stärkere Entwicklung einzelner Strahlen in der Phylogenese regel-

mässig von einer Abschwächung, Rudimentierung oder Totalreduktion der Nachbarstrahlen begleitet.<sup>1</sup>

Als Beispiele (siehe Abb. 3) mögen hier genannt werden die Extremitäten der Pferde und der fossilen Protherotheren Südamerikas, bei welchen mit der mächtigen Entwicklung eines einzigen Strahles die fast totale Reduktion der übrigen Strahlen einherging. Analoge verschiedengradige Reduktionen seitlicher bei mächtiger Entwicklung mittlerer Strahlen finden sich unter anderen auch bei Artiodactylen, Ameisenfressern, Gürteltieren und Faultieren. Umgekehrt zeigen die Pinnipedia eine Reduktion der mittleren Strahlen bei Verstärkung der als Flossenstützen dienenden Randstrahlen. Bei zahlreichen Extremitäten fossiler und rezenter Reptilien sowie im Flügel der Vögel verkümmerten bei Verstärkung der praeaxialen die postaxialen Strahlen oder wurden rudimentär (STEINER 1922). Endlich ist bei zahlreichen Marsupialiern die starke Entwicklung der Zehen V und vor allem IV mit einer Verkümmern der übrigen und namentlich mit der Syndaktylie der Strahlen II und III verbunden. Hier besteht möglicherweise ebenfalls eine Beziehung zu der im Experiment häufigen Verwachsung von Strahlen.

3. Zugunsten der Annahme, dass bei phylogenetischen Strahlenreduktionen ähnliche Faktoren wirksam waren wie bei der experimentellen Erzeugung von Realisationsstufen, spricht vor allem auch die embryonale Entwicklung von normalerweise reduzierten Extremitäten. Bei diesen werden Strahlen und andere Teile, die im adulten Zustande fehlen, rudimentär oder mit Nachbarelementen verwachsen sind, frühembryonal sehr oft noch gleich angelegt wie andere Anlagen. Sie bleiben dann in der Entwicklung zurück, verschmelzen mit andern Elementen oder werden vollständig wieder rückgebildet.

Solche vorübergehende Anlagen lassen sich bei verschiedensten Typen nachweisen: So treten beispielsweise bei allen Tetrapoden mehr Hand- oder Fusswurzelemente auf, als im adulten Zustande

---

<sup>1</sup> Rensch schreibt diese Erscheinung einer „Materialkompensation“ zu. Da jedoch bei der physiologischen Konkurrenz unter anderem auch mit Hemmwirkungen mittels spezifischer Substanzen gerechnet werden muss, sollte dieser Begriff, der auf den sicher häufigsten Endeffekt einer Konkurrenz zurückgeht, mit Vorbehalt angewendet werden.

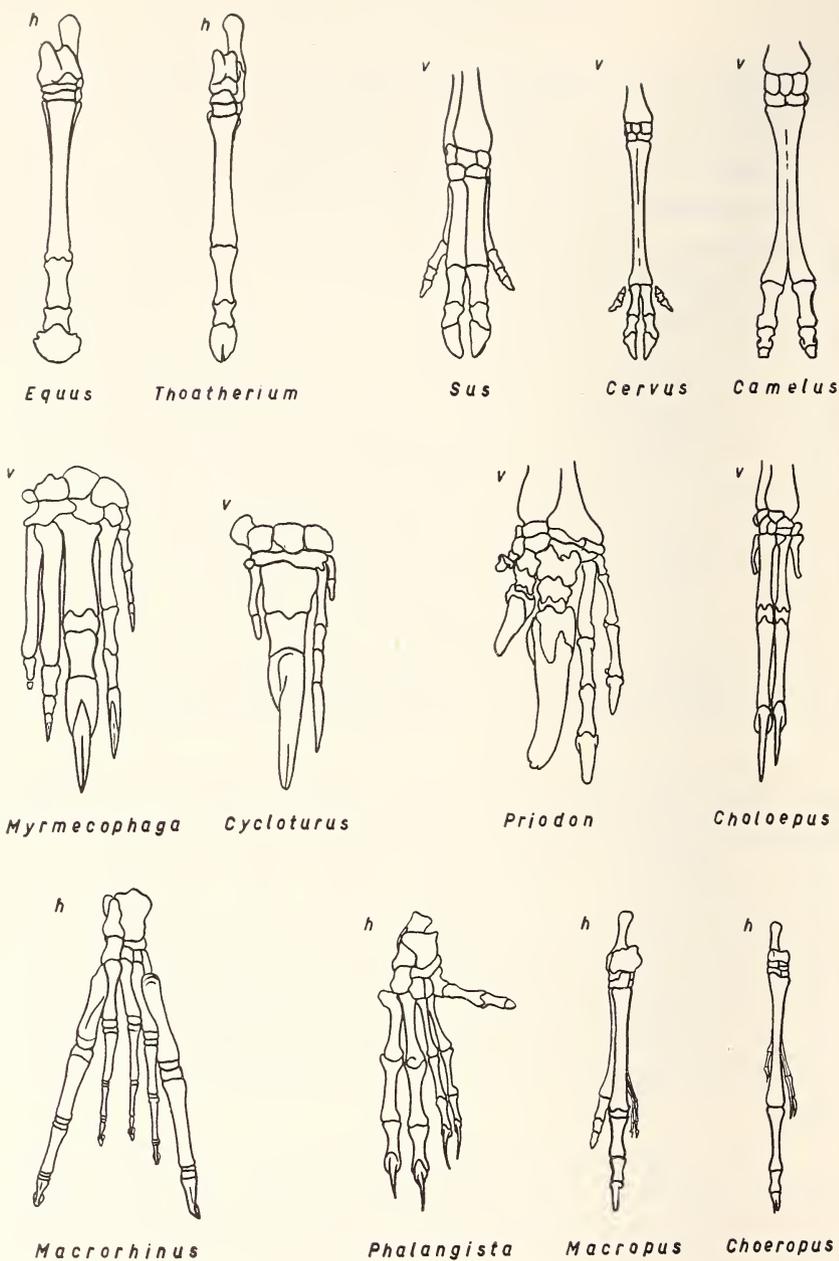


ABB. 3.

Verstärkung einzelner Strahlen bei gleichzeitiger Reduktion von Nachbarstrahlen als vermutlicher Konkurrenzeffekt. *Equus* und *Thoatherium* umgezeichnet nach SIMPSON 1951. Übrige Typen umgezeichnet nach FLOWER 1888. v = vordere, h = hintere Extremität.

vorliegen (siehe STEINER 1922, 1934, 1942; FISCHER 1926; SCHMIDT-EHRENBERG 1942 u. a.). Ebenso wurden vorübergehende Strahlenanlagen deutlich festgestellt etwa bei der Extremitätenentwicklung von Meerschweinchen (PETRI 1935, SCHMIDT-EHRENBERG 1942), bei Rindern (POPOWA 1913, SCHMIDT-EHRENBERG 1942) und Pferden (EWART 1894, KRÖLLING 1934); bei der Entwicklung der reduzierten Extremitäten schlangenähnlicher Saurier (SEWERTZOFF 1931. Abb. 4), der Vorderextremitäten von *Bombinator* und *Amblystoma* (STEINER 1921) sowie der Hinterextremitäten der 4-zehigen *Salamandrella* (SCHMALHAUSEN 1910), bei Vögeln (SIEGLBAUER 1911, STEINER 1922, LUTZ 1942) u. s. w. (siehe auch TSCHUMI, im Druck).

Die Evolution der Gliedmassen erfolgt somit nicht in erster Linie durch Veränderung des primären Anlagenmusters sondern vielmehr durch nachträgliche Modifikation des schon sichtbar angelegten primitiven Bauplanes. Hierin liegt aber wiederum eine auffallende Ähnlichkeit mit dem Entstehungsmodus experimentell erzeugter Extremitäten mit reduzierter Zehenzahl.

Durch die hier angedeuteten Beziehungen zwischen experimentellen und phylogenetischen Strahlenreduktionen gewinnt die Hypothese, dass auch die letzteren eine Folge der während der Morphogenese wirksamen Konkurrenz sind, an Wahrscheinlichkeit, dies um so mehr, als im Experiment durch Auskonkurrenzierung von Zehen oft harmonische und funktionstüchtige Extremitäten entstanden. Die sehr oft mit dem starken Wachstum bestimmter Anlagen einhergehende Hemmung, Rückbildung oder Verschmelzung embryonaler Elemente während der Normalent-

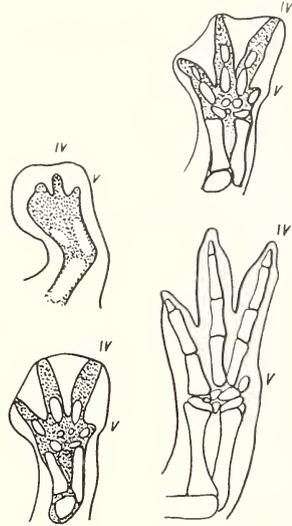


ABB. 4.

Entwicklung der vorderen Extremität von *Seps chalcides*. Die Anlage des V. Strahles bleibt in der Entwicklung zurück und bildet ein kleines Rudiment. Vergl. ABB. 1. Umgezeichnet nach SEWERTZOFF 1931.

wicklung könnte wohl ein Effekt der Konkurrenz sein <sup>1</sup>. Komplexe Abänderungen der Gliedmassengestalt brauchen somit grundsätzlich nicht durch Mutation zahlreicher, jedes einzelne Element betreffender Gene zustande zu kommen. Mutativ bedingte Modifikationen der Entwicklung eines oder weniger Elemente, wie etwa das verfrühte Einsetzen der Differenzierung bestimmter Strahlen, die Erhöhung ihrer Wachstumsrate und, wie wir gesehen haben, in einzelnen Fällen auch eine Verkleinerung des Extremitätenblastems, können an sich schon, dank dem gestalthaften Verhalten der ganzen Organanlage und namentlich der Konkurrenz, eine harmonische, ganzheitliche Umkonstruktion und im besonderen eine Rudimentierung oder Rückbildung von Strahlen zur Folge haben.

#### SUMMARY

If the blastema of a limb-bud is experimentally reduced, legs with syndactylism, rudimentary or missing toes will develop as a result of a competition between the toe-primordia. It seems, therefore, possible that also phylogenetic reductions of toes could be an effect of competition: 1. In some cases they are associated with a reduction in size of the limb bud. 2. The phylogenetic strengthening of singular toes is regularly accompanied by a reduction of neighbouring rays. 3. Limbs with toes normally missing develop in a similar manner as do the experimentally reduced ones: Very often the rays which will be reduced in the adult regress only after the formation of the original number of primordia.

#### LITERATUR

1947. BRETSCHER, A. *Reduktion der Zehenzahl bei Xenopuslarven nach lokaler Colchicinbehandlung*. Rev. Suisse de Zool. Bd. 54, p. 273-279.
1949. — *Die Hinterbeinentwicklung von Xenopus laevis Daud. und ihre Beeinflussung durch Colchicin*. Revue Suisse de Zool. Bd. 56, p. 33-96.

<sup>1</sup> Bei den Amniotenextremitäten muss allerdings mit eventuellen Einflüssen der für die Musterbildung sehr wichtigen Epidermisleiste (siehe SAUNDERS 1948) gerechnet werden.

1951. BRETSCHER, A. & TSCHUMI, P. *Gestufte Reduktion von chemisch behandelten Xenopus-Beinen*. Rev. Suisse de Zool. Bd. 58, p. 391-398.
1894. EWART, J. C. *The second and fourth digits in the horse: their development and subsequent degeneration*. Proc. of the Royal Soc. Edinburgh. Bd. 20, p. 185-191.
1926. FISCHER, E. *Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Carpus und Tarsus der Anuren*. Jahrb. der phil. Fakultät II der Univers. Bern, Bd. 7.
1923. GUYÉNOT, E. & SCHOTTÉ, O. *Relation entre la masse du bourgeon de régénération et la morphologie du régénérat*. C. R. hebd. d. séances et mém. de la Soc. de Biol. et de ses filiales. Paris, Bd. 89, p. 491-493.
1925. HAMBURGER, V. *Über den Einfluss des Nervensystems auf die Entwicklung der Extremitäten von Rana fusca*. Arch. f. Entw. mech. Bd. 105, p. 149-201.
1934. KRÖLLING, O. *Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Metapodien bei den Equiden im Lichte des biogenetischen Grundgesetzes*. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien. Bd. 84, p. 38.
1946. LEHMANN, F. E. *Über die entwicklungsphysiologische Wirkung des Colchicins*. Arch. d. Julius Klaus-Stiftung. Bd. 21, p. 305-307.
1948. — *Realisierungsstufen in der Organogenese als entwicklungsphysiologisches und genetisches Problem*. Arch. d. Julius Klaus-Stiftung. Bd. 23, p. 568-573.
1953. — *Konkurrenz- und Schwelleneffekte bei der Realisierung von Körper- und Organgestalten*. Rev. Suisse Zool. Bd. 60.
1942. LUTZ, H. *Vergleich zwischen Emu-Embryo und entsprechendem Carinatenstadium*. Rev. Suisse de Zool. Bd. 49, p. 299-399.
1939. METTETAL, C. *La régénération des membres chez la salamandre et le Triton*. Arch. d'Anat., d'Histol. et d'Embryol. Bd. 28, p. 1-214.
1935. PETRI, C. *Die Skelettentwicklung beim Meerschwein*. Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. Zürich. Bd. 80, p. 157-240.
1913. POPOWA, N. *Zur Morphologie des Extremitätenskeletts der Artiodactyla Sus und Bos*. Anat. Anz. Bd. 43, p. 279-283.
1943. RENSCH, B. *Die biologischen Beweismittel der Abstammungslehre*. In: Heberer, G.: Die Evolution der Organismen. Jena, Fischer.
1947. — *Neuere Probleme der Abstammungslehre*. Enke, Stuttgart.
1948. SAUNDERS, J. W. *The proximo-distal sequence of origin of the parts of the chick wing and the role of the ectoderm*. J. exp. Zool. Bd. 108, p. 363-404.
1910. SCHMALHAUSEN, J. J. *Die Entwicklung des Extremitätenskeletts von Salamandrella Kayserlingii*. Anat. Anz. Bd. 37, p. 431-446.
1942. SCHMIDT-EHRENBERG, E. C. *Die Embryogenese des Extremitätenskeletts der Säugetiere*. Rev. Suisse de Zool. Bd. 49, p. 33-132.

1931. SEWERTZOFF, A. N. *Studien über die Reduktion der Organe der Wirbeltiere*. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 53, p. 611-700.
1911. SIEGLBAUER, F. *Zur Entwicklung der Vogelextremität*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 97, p. 262-313.
1945. SPIEGELMAN, S. *Physiological competition as a regulatory mechanism in morphogenesis*. Quart. Rev. Biol. Bd. 20. N. 2, p. 121.
1921. STEINER, H. *Hand und Fuss der Amphibien*. Anat. Anz. Bd. 53, p. 513-542.
1922. — *Die ontogenetische und phylogenetische Entwicklung des Vogelflügelskeletts*. Acta Zoologica. Bd. 3, p. 307-360.
1934. — *Über die embryonale Hand- und Fuss-Skelett-Anlage bei den Crocodiliern, sowie über ihre Beziehungen zur Vogelflügelanlage und zur ursprünglichen Tetrapodenextremität*. Rev. Suisse de Zool. Bd. 41, p. 383-396.
1942. — *Der Aufbau des Säugetier-Carpus und -Tarsus nach neueren embryologischen Untersuchungen*. Rev. Suisse de Zool. Bd. 49, p. 217-223.

---

N<sup>o</sup> 20. **E. Hadorn** und **E. Stumm-Zollinger**, Zürich. —  
 Untersuchungen zur biochemischen Auswirkung der Mutation „*letal-translucida*“ (*ltr*) von *Drosophila melanogaster*. (Mit 2 Textabbildungen.)

(Aus dem Zoologisch-vergl. anatomischen Institut der Universität Zürich<sup>1</sup>.)

#### 1. PROBLEMSTELLUNG

Die Mutante *letal-translucida* (1(3)tr; Locus 3; 20,7 ± 0,8) unterscheidet sich vom Wildtyp am augenfälligsten durch eine übermässige Ansammlung von Hämolymphe. In der zweiten Hälfte des Larvenlebens werden dadurch die *ltr*-Homozygoten stark aufgebläht und durchsichtig. Eine genauere Untersuchung (HADORN 1949) der Entwicklungsleistungen zeigte, dass Larven, die das dritte Stadium erreicht haben, sich mit einer Verspätung von

---

<sup>1</sup> Ausgeführt mit Unterstützung der Karl Hescheler-Stiftung.

24 Stunden verpuppen. Ein Teil von ihnen stellt die Entwicklung kurz nach der Verpuppung ein; andere Individuen führen noch eine partielle Metamorphose in Kopf und Thorax durch. Die Letalität setzt sich aber immer mit voller Penetranz durch. Vitale Durchbrenner kommen nicht vor.

GLOOR (1949) hat versucht, allfällige biochemische Auswirkungen des *ltr*-Faktors aufzudecken. Er fand u. a., dass der Anteil der Globuline (am Gesamteiweissgehalt) im Blut der letalen Larven bedeutend tiefer ist, als bei genetisch normalen Tieren. HADORN und MITCHELL (1951) konnten sodann mit papierchromatographischen Methoden feststellen, dass die Hämolymphe der Letalen überraschend reich sein muss an freien Aminosäuren und Polypeptiden. Schliesslich lassen sich nach WUNDERLY und GLOOR (1953) auch im Elektrophoresediagramm einige Unterschiede zwischen den Proteinfractionen von „*ltr*“ und „normal“ nachweisen.

Nach diesen Befunden konnte man annehmen, dass die Mutation sich direkt oder indirekt im Eiweisstoffwechsel auswirkt und dass die beobachtete Letalität eine Folge dieser Stoffwechselstörungen sein kann. Da über biochemische Effekte von Letalfaktoren bisher noch äusserst wenig bekannt ist, schien es uns lohnenswert, weitere Daten über die stoffwechselphysiologische Wirkung der *ltr*-Mutante sicherzustellen. Die vorliegende Arbeit soll Auskunft geben über den absoluten und relativen Gehalt der Mutante an Aminosäuren und Polypeptiden sowie über die für diese Stoffe in der Entwicklung ablaufenden Veränderungen. Direkte Vergleiche mit den Verhältnissen bei genetisch normalen Kontrollen sollten dabei den Grad der Abnormität aufdecken.

## 2. METHODIK

Die von uns angewandte Technik stützt sich vor allem auf die Arbeiten von HADORN und MITCHELL (1951) und BOISSONNAS (1950). Der Letalfaktor (*ltr*) wird in einer balancierten Kombination über einem Inversionschromosom geführt, das die dominanten Markierer *Mé* = *Moiré* und *Sb* = *Stubble* enthält. Nachdem wir festgestellt hatten, dass die Heterozygoten (*ltr/MéSb*) sich in der Menge der freien Aminosäuren und Polypeptide nicht von den Tieren eines Wildstammes (Berlin) unterscheiden, konnten wir die heterozygoten Geschwister (*ltr/MéSb*) als normale Kontrollen verwenden und diese direkt mit den homozygot Letalen (*ltr/ltr*) vergleichen. Kontrollen und letale Larven

wuchsen somit zusammen in den gleichen Zuchtschalen unter gleichen Ernährungsbedingungen auf. Es wurde auf Standardfutter (Mais-Agar-Zucker-Hefe) bei  $25 \pm 0,5^\circ\text{C}$  gezüchtet.

In einer ersten Vergleichsserie (Abb. 1) wurde die Menge der freien Aminosäuren und Popypeptide je pro Larve oder Puppe bestimmt. Die Tiere wurden in destilliertem Wasser gewaschen, mit Filtrierpapier getrocknet und direkt an den Startstellen des Chromatographiepapiers (Whatman Nr. 1) mit einem Glasstabe ausgequetscht. Die Larven wurden vorgängig ca. 40 Sekunden in kochendes Wasser gebracht. Da vor allem die *ltr*-Puppen beim Kochen leicht kollabieren und Substanz verlieren, wurden sie — wie auch die normalen Kontrollpuppen — ungekocht aufgetragen. Wie wir durch spezielle Messungen feststellten, hat übrigens das Kochen an sich keinen Einfluss auf die Quantität der zu bestimmenden Stoffe.

Zur Bestimmung der Konzentration (Abb. 2) wurden je gleiche Mengen ( $2,4 \text{ mm}^3$ ) von Hämolymphe aus geöffneten letalen und normalen Larven mit einer Mikropipette aufgesogen und auf das Papier aufgetragen.

Als Lösungsmittel für die Papierchromatographie (aufsteigend) verwendeten wir wässriges *n*-Propanol (70%). Die entwickelten Chromatogramme wurden luftgetrocknet. Um das adsorbierte atmosphärische  $\text{NH}_3$  völlig zu entfernen, wurde daraufhin das Papier mit methanolischer Kalilauge (1%) besprüht und während 15 Minuten bei  $60 \pm 1^\circ\text{C}$  im gut ventilierten Wärmeschrank getrocknet.

Die freien Aminosäuren und Polypeptide sind jetzt in den Chromatogrammen zwischen der Ausgangsstelle, wo die Substanz aufgetragen wurde und der Front, bis zu welcher das Lösungsmittel aufgestiegen ist, verteilt. Wir haben dann die Papierstreifen, welche die aufgestiegenen Stoffe je einer Larve, Puppe oder Hämolymphe-Probe enthalten, ausgeschnitten. Dabei wurde der Ausgangsfleck, der die Reste der verarbeiteten Larven und Puppen mit den nicht abgewanderten Proteinen enthält, wie auch die unmittelbare Frontzone weggelassen. Die so reduzierten Papierstreifen wurden einzeln in Reagensgläser gebracht, mit 5 cc Ninhydrinreagens übergossen und während genau 20 Minuten im kochenden Wasserbad erwärmt. Als Ninhydrinreagens wurde die im wesentlichen von MOORE und STEIN (1948) angegebene Zusammensetzung mit der von BOISSONNAS (1950) modifizierte Pufferung verwendet: 1 gr Ninhydrin + 100 mg  $\text{SnCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$  gelöst in 100 cc Methylcellosolve + 50 cc *n*-NaOH + 50 cc  $2n\text{-CH}_3\text{COOH}$ .

Vor der Photometrierung wurde der Extrakt mit 5 cc einer wässrigen *n*-Propanollösung (50%) verdünnt. Für die Messungen, die nicht später als 2 Stunden nach der Extraktion und Färbung durchgeführt wurden, benützten wir das Beckman Spektrophotometer Modell DU. Die Extinktion wurde bei  $570 \text{ m}\mu$  bestimmt. Bei dieser Wellenlänge besteht innerhalb weiter Konzentrationsbereiche eine lineare Beziehung zwischen dem Extinktionswert und der Konzentration der Ninhydrin-positiven Stoffe.

Trotz der Behandlung mit KOH war es uns nicht möglich, die  $\text{NH}_4^+$  — Ionen, die auch eine positive Ninhydrinreaktion ergeben, gänzlich aus dem Papier zu entfernen. Zudem enthält das Reagens selbst Spuren dieser Ionen. Es war daher nötig, für jedes Chromatogramm einen Blindwert zu bestimmen, der sich zusammensetzt aus der positiven Farbreaktion des Reagens und der schwach positiven Reaktion des Papiers. Die einzelnen Blindwerte wurden überall von den im Beckman abgelesenen Extinktionswerten abgezogen. Da die im Papier verbleibenden  $\text{NH}_4^+$  — Ionen nicht gleichmässig über den ganzen Bogen verteilt zu sein brauchen, ist überdies der Grad der Papier-Inhomogenität zu berücksichtigen. Diesbezügliche Messungen zeigten, dass unsere Bestimmungen der Extinktion nach Abzug der variierenden Blindwerte maximal mit einem Fehler von  $\pm 0,0125$  belastet sein können. Wir werden im folgenden keine Schlüsse ziehen, die nur auf Grund einer grösseren Bestimmungsgenauigkeit erlaubt wären.

### 3. ERGEBNISSE

#### a) Die Gesamtmenge der freien Aminosäuren und Polypeptide pro Tier.

Die Abbildung 1 fasst alle unsere Messungen zusammen. Jeder Punkt oder Kreis gibt den Extinktionswert der Ninhydrin-positiven Stoffe eines Chromatogrammes an, das mit der Substanz je einer Larve oder Puppe gewonnen wurde.

Bei Larven im Alter von 84 h — von der Eiablage an gerechnet — ist noch kein Unterschied zwischen den letalen (*ltr/ltr*) und den normalen Genotypen (*ltr/MéSb*) festzustellen. Aber schon bei 96 h alten Larven wird eine Differenz manifest, die sich bis zur Verpuppungsreife (120 h) weiter verstärkt. Mit Eintritt der Metamorphose sinkt dann bei den normalen Tieren die Substanzmenge deutlich ab. Wahrscheinlich steigt sie erst bei alten Puppen (96 h) wieder etwas an. Dieser Kurvenverlauf entspricht weitgehend den Feststellungen, die AGRELL (1949) über die Veränderung der Aminosäurekonzentration während der Entwicklung von *Calliphora* machen konnte.

Bei letalen Tieren kommt es nach der Pupariumbildung zu einer weiteren Zunahme der frei wandernden Ninhydrin-positiven Stoffe. Schliesslich enthalten die *ltr/ltr*-Puppen 6 bis 8 mal mehr freie Aminosäuren und Polypeptide als ihre gleichalterigen Zuchtgeschwister. Die Streuung der einzelnen Messwerte ist bei

den letalen Genotypen überall bedeutend grösser als bei den normalen.

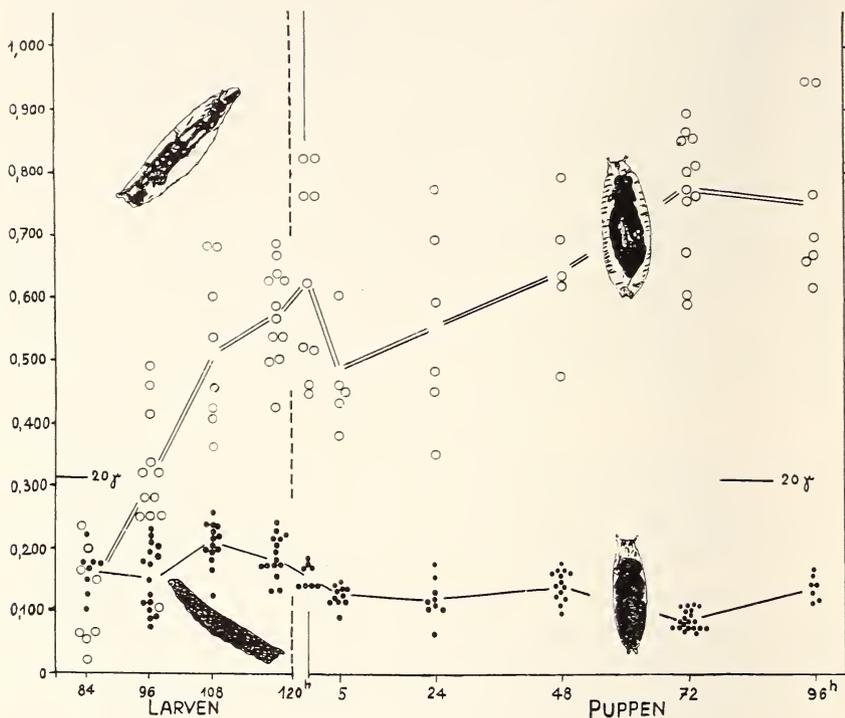


ABB. 1.

Vergleich der Gesamtmenge an Ninhydrin-positiven Stoffen pro Tier für letale (*ltr/ltr*) und normale (*ltr/MéSb*) Larven und Puppen. Ordinate: Extinktionswerte. Abszisse: Entwicklungsstadien mit Altersangabe in Stunden (*h*), für Larven von der Eiablage und für Puppen von der Pupariumbildung an gerechnet. Offene Kreise: Messwerte für letale Einzeltiere. Doppellinie: Verlauf der Mittelwertskurve der Letalen. Punkte: Messwerte für genetisch normale Kontrolltiere. Einfache Linie: Verlauf der normalen Mittelwertskurve. Zum Vergleich ist der Extinktionswert von  $20 \gamma$  Leucin angegeben. Oben: die Habitusbilder einer *ltr/ltr*-Larve und Puppe; unten: die entsprechenden normalen Stadien. Die Bilder sind nach Photographien gezeichnet, die im durchfallenden Licht aufgenommen wurden (vergl. HADORN 1949).

b) Die Konzentration der freien Aminosäuren und Polypeptide in der Hämolymphe.

HADORN und MITCHELL (1951) haben gefunden, dass der Hauptanteil der Ninhydrin-positiven Stoffe, die beim Chromatographieren ganzer Larven oder junger Puppen auf dem Papier

verteilt werden, aus der Hämolymphe stammen. Nun akkumulieren die *ltr/ltr*-Tiere von der Mitte des Larvenlebens an abnorm grosse Quantitäten von Körperflüssigkeit. In der Tabelle 1 sind Frischgewicht, Trockengewicht und Wassermenge vergleichsweise für letale und normale Larven angegeben. Es handelt sich hier um zusammengefasste Mittelwerte, die wir der Arbeit von CHEN (1951) entnehmen; dort sind auch die für unsere Betrachtung belanglosen

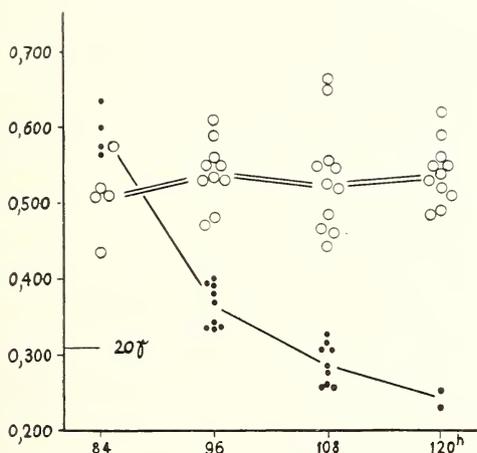


ABB. 2.

Vergleich der Konzentration an Ninhydrin-positiven Stoffen in gleichen Mengen Hämolymphe ( $2,4 \text{ mm}^3$ ) von letalen (offene Kreise) und normalen Larven (kleinere Punkte). Übrige Bezeichnungen wie in Abb. 1.

mittleren Fehler dieser Messdaten angegeben. Da die letalen Larven sich langsamer als die normalen entwickeln (HADORN 1949), haben sie erst mit 120 h ein Stadium erreicht, das dem Entwicklungszustand einer ausgewachsenen Normallarve von 96 h entspricht. Für diese direkt vergleichbaren verpuppungsreifen Stadien ergeben sich keine gesicherten Unterschiede im Trockengewicht, dagegen haben die Letalen ein etwa 2,5 mal höheres Frischgewicht als die Normalen. Dies beruht darauf, dass diese aufgeblähten Larven fast 3 mal mehr Hämolymphe enthalten.

Wir haben jetzt zu prüfen, ob der höhere Gehalt an freien Aminosäuren und Polypeptiden (Abb. 1) in den Letaltieren lediglich durch eine Vermehrung einer Hämolymphe von normaler Konzentration entsteht. Wie die Abbildung 2 zeigt, kommt es bei

normalen Larven während des dritten Stadiums zu einem stetigen und regelmässigen Abfall der Konzentration. Die Hämolymphe verpuppungsreifer Larven (108—120 h) enthält also viel weniger freie Aminosäuren und Polypeptide pro Volumeneinheit als diejenige jüngerer Stadien (84—96 h). Ein völlig anderes Bild ergibt sich für die entsprechenden Entwicklungsstadien letaler Larven. Hier wird einerseits die Menge der Hämolymphe stark vermehrt, andererseits setzt der für Normaltiere charakteristische Konzentrationsabfall nicht ein. Verpuppungsreife Letalarven unterscheiden sich somit in doppelter Hinsicht von normalen Genotypen: Sie enthalten rund dreimal mehr Hämolymphe pro Tier (Tabl. 1) und diese Hämolymphe ist mindestens doppelt so konzentriert für Aminosäuren und Polypeptide wie bei verpuppungsreifen Normallarven (Abb. 2).

TABELLE 1

*Vergleich zwischen letalen Larven (ltr/ltr) und normalen Larven (ltr/MéSb) des gleichen physiologischen Entwicklungsstadiums.*

Frischgewicht, Trockengewicht und Wassermenge nach CHEN (1951)

Pro Larve	letal 120 h	normal 96 h	letal/ normal
Frischgewicht . . . . .	4,30 mg	1,75 mg	2,47
Trockengewicht . . . . .	0,45 mg	0,42 mg	(1,07)
Wassermenge . . . . .	3,85 mg	1,33 mg	2,89
Aminosäuren und Polypeptide . . .	40 $\gamma$ „L“	10 $\gamma$ „L“	4,00
Gesamt-Stickstoff . . . . .	0,042 mg	0,040 mg	(1,05)

Die Quantität der Aminosäuren und Polypeptide ist angegeben durch die Menge von Leucin („L“), die denselben Extinktionswert ergibt. Der Gesamtstickstoff wurde nach Kjeldahl bestimmt. Dort, wo keine signifikanten Unterschiede bestehen, ist die Verhältniszahl „letal: normal“ eingeklammert (letzte Kolonne).

c) *Restitution der Hämolymphe nach Punktieren.*

Werden aufgeblähte Larven der *letal-translucida*-Mutante angestochen, so fliesst die unter Druck stehende Hämolymphe fast völlig aus. Die Tiere schrumpfen dann sehr stark zusammen. Solche punktierte Larven sterben zwar häufig, einzelne aber

können sich erholen und weiterentwickeln. Dabei wird in etwa 24 h die verlorene Hämolymphe wieder weitgehend bis völlig ersetzt, und es kommt erneut zur Aufblähung der Larve. Wir bestimmten nun die Konzentration der Ninhydrin-positiven Stoffe in dieser Ersatzhämolymphe und fanden durchwegs die für *ltr/ltr* typischen, d. h. abnorm hohen Werte. Die neue Hämolymphe ist von der „alten“ nicht zu unterscheiden. Dieses Verhalten zeigt, dass die Mutante offenbar im fortgeschrittenen Stadium nicht fähig ist, eine Hämolymphe von normaler Konzentration zu bilden. Der hohe Gehalt an Aminosäuren und Polypeptiden erscheint vielmehr als ein charakteristisches physiologisches Merkmal dieses Genotypus, das auch unter stark veränderten Bedingungen erhalten bleibt.

#### 4. DISKUSSION DER ERGEBNISSE

Unsere Bestimmungen haben gezeigt, dass der Letalfaktor *ltr* so in den Stoffwechsel eingreift, dass im Körper und namentlich in der Hämolymphe der älteren Larvenstadien und der Puppen abnorm hohe Mengen an freien Aminosäuren und Polypeptiden auftreten. Nun ist andererseits die Trockensubstanz und der Gesamtstickstoff (Tab. 1) bei letalen Genotypen nicht höher als bei genetisch normalen Vergleichstieren. Dies bedeutet, dass der zur Letalität führende Zustand durch eine Verschiebung im Protein-stoffwechsel charakterisiert ist: es ist ein Zuviel an Eiweissbausteinen und ein entsprechendes Zuwenig an Proteinen festzustellen. Es liegt nahe, anzunehmen, dass die Störung deshalb entsteht, weil die Mutante aus genphysiologischen Gründen nicht fähig ist, die Eiweiss-Synthese normal zu vollziehen. Diese Deutung wird gestützt durch die Tatsache, dass normale Larven in der Zeit, die der Verpuppung vorausgeht, intensiv wachsen. Während dieser Zeit, da viel neue Zellsubstanz aufgebaut wird, nimmt die Konzentration der Eiweissbausteine in der Hämolymphe stark ab (Abb. 2). Bei den letalen Genotypen erfolgt in den entsprechenden Entwicklungsphasen zwar auch eine Substanzzunahme. Es werden Trockengewichte und Stickstoffmengen assimiliert, die keineswegs tiefer sind als bei Normaltieren. Das „Wachstum“ beschränkt sich

dabei aber vornehmlich auf die Zunahme an freien Aminosäuren und Polypeptiden. Der Konzentrationsabfall in der Hämolymphe unterbleibt.

Wir haben nun aber noch ein zweites physiologisches Phän des *ltr*-Syndroms zu berücksichtigen: die enorme Vermehrung der Flüssigkeitsmenge der Hämolymphe. Es ist möglich, dass es sich hier um einen sekundär bedingten Pleiotropie-Effekt handelt. Wenn primär der Proteinstoffwechsel betroffen wäre, so könnten die hohen Konzentrationen an osmotisch wirksamen Aminosäuren eine kompensatorische Wasseraufnahme bewirken.

Als zweite Möglichkeit wäre eine primäre Störung der Osmoregulation in Betracht zu ziehen, die etwa durch abnorme Funktion der Malpighischen Gefässe oder des Analorganes (GLOOR und CHEN 1950) bedingt sein könnte. Dann wäre anzunehmen, dass der Organismus der drohenden Verwässerung nur dann entgehen kann, wenn er osmotisch wirksame Stoffe freilässt. Die Aminosäuren und Polypeptide könnten diese Aufgabe erfüllen; sie stünden dann aber nicht mehr für den Eiweissaufbau zur Verfügung oder müssten sogar durch Abbau von Körperproteinen gewonnen werden.

Wir können zur Zeit nicht entscheiden, wie der *ltr*-Faktor primär wirkt, ob eine Störung im Eiweissstoffwechsel den abnormen Wasserhaushalt bedingt oder ob eine defekte Osmoregulation die Anomalie im Proteinstoffwechsel zur Folge hat. Schliesslich wäre es auch möglich, dass beide Phäne direkt und unmittelbar durch die genetische Konstitution verursacht sein könnten.

Wir haben soweit lediglich Angaben über die Gesamtmenge aller Aminosäuren und Polypeptide mitgeteilt. Es wird Aufgabe einer weiteren Arbeit sein, zu untersuchen, ob die verschiedenen Aminosäuren und Polypeptide gleichmässig an der abnormen Vermehrung beteiligt sind, die für die *ltr*-Mutante charakteristisch ist.

## 5. SUMMARY

1. The quantities of ninhydrin-positive substances in the body and the hemolymph of larvae and pupae of the mutant „*lethal-translucida*“ of *Drosophila melanogaster* have been determined through the use of chromatographic and colorimetric methods and

compared with the quantities of these substances in corresponding stages of normal genotypes.

2. It was found that the *ltr*-lethals in late larval and in pupal stages contain 4-8 times more free amino acids and peptides than normal animals of the same physiological age.

3. Lethal larvae accumulate not only about 3 times more hemolymph than the normal controls, but also maintain in their hemolymph a concentration of ninhydrin-positive substances which reaches up to 4 times the value characteristic of normal larvae at the onset of metamorphosis.

4. In spite of the enormous accumulation of free amino acids and peptides no differences in the dry weight and the total nitrogen content between lethal and corresponding normal larvae have been found. Therefore, it is concluded that the lethal factor causes a disturbance in the protein metabolism.

5. The possible causal relations between the abnormal protein metabolism and the high accumulation of water is discussed. It is not yet feasible to decide which of these processes is primarily and which becomes only secondarily affected by the mutant factor.

#### LITERATUR

1949. AGRELL, I. *Occurrence and Metabolism of Free Amino Acids during Insect Metamorphosis*. Act. Phys. Scand. Vol. 18, 247.
1950. BOISSONNAS, R. A. *Dosage colorimétrique des acides aminés séparés par chromatographie sur papier*. Helv. 33, 1975.
1951. CHEN, P. S. *A comparative study of the oxygen consumption in the three lethal mutants „ltr“, „lgl“ and „lme“ of Drosophila melanogaster*. Z. Vererbungslehre 84, 38.
1949. GLOOR, H. *Biochemische Untersuchungen am Letalfaktor „letal-translucida“ (ltr) von Drosophila melanogaster*. Rev. suisse Zool., 56, 281.
1950. GLOOR, H. und CHEN, P. S. *Über ein Analorgan bei Drosophila-Larven*. Rev. suisse Zool., 57, 570.
1949. HADORN, E. *Zur Entwicklungsphysiologie der Mutante „letal-translucida“ (ltr) von Drosophila melanogaster*. Rev. suisse Zool., 56, 271.
1951. HADORN, E. and MITCHELL, H. K. *Properties of mutants of Drosophila melanogaster and changes during development as revealed by paper chromatography*. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 37, 650.

1948. MOORE, S. and STEIN, W. H. *Photometric ninhydrin method for use in the chromatography of amino acids*. J. Biol. Chem. 176, 367.
1953. WUNDERLY, Ch. und GLOOR, H. *Versuche zur Charakterisierung der larvalen Blutproteine normaler und letaler Genotypen von Drosophila mittels Papier-Elektrophorese*. *Protoplasma*, im Druck.

---

N<sup>o</sup> 21. **P. S. Chen**, Zürich. — Die Entwicklung des Ursegmentmaterials von *Bombinator* im Tritonkeim (Transplantationen im Gastrulastadium)<sup>1</sup>.  
(Mit 6 Textabbildungen.)

(Aus dem Zoologisch-vergl. anatomischen Institut der Universität Zürich.)

In einer neulich erschienenen Arbeit hat BALTZER (1952) auf die Schwierigkeit der Homologisierung der Ursegmente von Anuren zu Urodelen hingewiesen. Kurz nach dem Schluss der Neuralwülste besitzen die beiden Amphibientypen bereits deutlich segmentierte Somiten, die im allgemeinen recht ähnlich aussehen. Bei näherer Betrachtung zeigen sich aber sowohl in der Zahl der Somiten als auch in der Grösse des einzelnen Segments starke Unterschiede. Infolgedessen ist eine Homologisierung schwierig, weil eben „die Urodelen mit zahlreichen und die Anuren mit wenigen Segmenten nicht Segment für Segment vergleichbar sind“ (BALTZER 1952). Auf diese Problematik hat schon SPEMANN (1915) hingewiesen.

Trotz der morphologischen Divergenzen können jedoch gemeinsame Faktoren vorhanden sein, die auf die Entwicklung der Somiten in den beiden Amphibienordnungen in ähnlicher Weise einwirken. Um diese Möglichkeit experimentell zu prüfen, müssen wir entwicklungsphysiologische Methoden anwenden, die eine kausale Analyse der Differenzierungsvorgänge ermöglichen. In

---

<sup>1</sup> Ausgeführt mit der Unterstützung der Karl HESCHELER-Stiftung. Herrn Prof. F. BALTZER und Herrn Prof. E. HADORN möchte ich für ihr Interesse und ihre wertvolle Kritik, mit der sie meine Arbeit förderten, meinen herzlichen Dank aussprechen.

xenoplastisch zusammengesetzten Chimären können wir feststellen, ob das Material der beiden Gruppen überhaupt austauschbar ist. Wenn dies der Fall ist, fragen wir uns weiter, auf welche Weise die beiden Partner sich gegenseitig beeinflussen und in welchem Masse die Differenzierung des Implantats durch die arteigenen Faktoren und durch die neue Umgebung des Wirts bedingt ist.

Auch vom histogenetischen Standpunkt aus ist eine eingehende xenoplastische Analyse der Myotomentwicklung wünschenswert. Unsere Erkenntnisse über die Faktoren, die die Entwicklung und Differenzierung der Muskulatur bei den Amphibien kontrollieren, sind wohl noch recht lückenhaft. So bleiben vor allem die Einflüsse der benachbarten Organe auf die Myotomentwicklung unklar und strittig. Es sind zwar schon einige Arbeiten über die Transplantation von Ursegmentmaterial zwischen *Anuren* und *Urodelen* veröffentlicht worden (GEINITZ 1925, MUCHMORE 1952). Da aber alle diese Experimente auf andere Fragestellungen ausgerichtet waren, ergaben sich meistens keine brauchbaren und ausführlichen Auskünfte über die morphogenetischen Beziehungen zwischen dem Implantat und dem Wirt.

Im Bestreben, einen Beitrag zur Lösung der Homologie- und Differenzierungsprobleme zu erbringen, habe ich zahlreiche xenoplastische Transplantationen des Ursegmentmaterials zwischen *Bombinator pachypus* und *Triton alpestris* im Gastrula- und Neurulastadium durchgeführt. Im folgenden werden ausschliesslich die Ergebnisse der „Gastrulaserien“ berücksichtigt und zwar nur die Differenzierung des Bombinatormesoderms im Tritonkeim. Die genaue Beschreibung sowie die Resultate der anderen Versuchsreihen sollen in einer späteren Publikation veröffentlicht werden.

#### EXPERIMENTELLE BEFUNDE

Ein Stück präsumptives Ursegmentmaterial wurde einer frühen mit Nilblausulfat gefärbten Bombinatorgastrula entnommen und an die entsprechende Stelle einer Tritongastrula verpflanzt (Abb. 1). Das Implantat wandert bald nach der Operation in das Innere des Wirts ein und bildet später einen gut erkennbaren längsliegenden blauen Streifen in dem Somitenbereich. In den bestgelungenen Fällen ist die Segmentzahl schon in sehr frühen Stadien erkennbar.

Die Bombinatorursegmente sind eindeutig kürzer, und ihre Anzahl ist in der Region des Transplantats stets grösser als die Zahl der Tritonsegmente in der entsprechenden Strecke auf der Kontrollseite (Abb. 2). Der lebende Embryo zeigt also, dass die Segmentie-

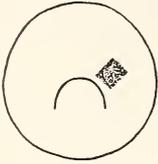


ABB. 1.

Transplantation von präsumptiven Ursegmentmaterial aus früher *Bombinator*-Gastrula an die entsprechende Stelle einer *Triton*-Gastrula (HARRISON 10-11).

rung des Bombinatormesoderms autonom vor sich geht. Diese Tatsache wurde durch die Schnittuntersuchungen bestätigt.

In sämtlichen Fällen ist die Ursegmentdifferenzierung des Implantats weiter vorgeschritten als die des Tritonkeims (Abb. 3). Die Bombinatorzellen enthalten weniger Dotterkörnchen und zeigen

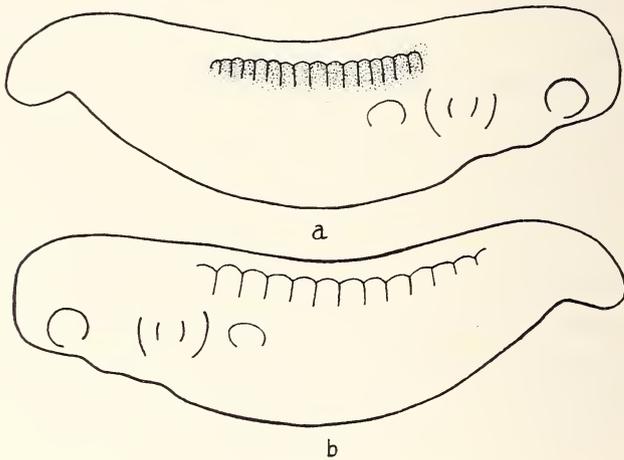


ABB. 2.

*a* und *b*. *Triton*-Larve (HARRISON 29) 4 Tage nach der Operation (Schema wie Abb. 1). *a*) *Bombinator*-Ursegmente (punktiert) auf der operierten Seite; *b*) *Triton*-Ursegmente auf der Kontrollseite. Vergr. 17  $\times$ .

deutlicher differenzierte quergestreifte Fibrillen. Überraschend ist der Befund, dass in den Embryonen, wo das Bombinator- und Tritonmaterial dicht nebeneinander lag, keine einheitlich zusammengesetzten Myotome beobachtet wurden. In einigen Fällen scheinen die *Bombinator*-Muskelfibrillen direkt in die unmittelbar

anschliessenden Muskelfasern von *Triton* überzugehen. Chimärische Myotome, die eine wirkliche Einheit bilden, wurden bis jetzt nie gefunden. Da das Entwicklungstempo des kombinierten Gewebes bei den beiden Formen stark verschieden ist, wird wohl ein echt

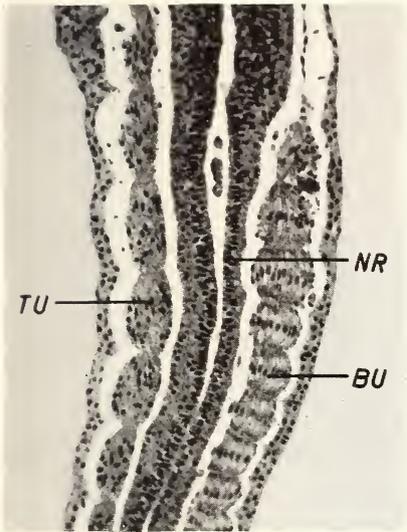


ABB. 3.

Frontalschnitt. *Triton*-Larve (HARRISON 28) 4 Tage nach der Operation (Schema wie Abb. 1). Rechte Seite mit weiter differenzierten *Bombinator*-Ursegmenten (BU) aus implantiertem Material, linke Seite mit *Triton*-Ursegmente (TU) aus Wirtsmaterial. NR = Neuralrohr. Vergr. 55 ×.

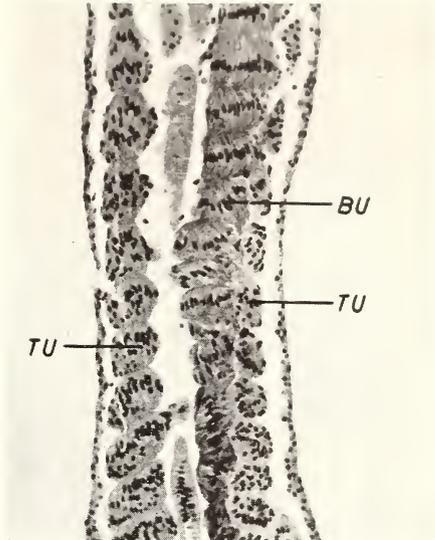


ABB. 4.

Frontalschnitt. *Triton*-Larve (HARRISON 28) 4 Tage nach der Operation (Schema wie Abb. 1). *Bombinator*-(BU) und *Triton*-Ursegmente (TU) dicht nebeneinander, aber keine Verschmelzung (rechts im Bild). Vergr. 50 ×.

chimärischer Organaufbau stark erschwert, wenn nicht verunmöglicht.

In einigen Fällen sind die Bombinatorfasern, anstatt der Wirtsachse parallel zu laufen, unregelmässig in den Tritonkeimen orientiert. Diese Unregelmässigkeit wird stets bei solchen Embryonen angetroffen, wo die Bombinator- und Tritonursegmente zusammen auf derselben Seite auftreten. (Abb. 4.) Falls die Implantate keine normalen Beziehungen zu den benachbarten Organen beibehalten, findet eine Streckung der Fasern nicht statt. Diese befinden sich deswegen in einem ungeordneten Zustand. Eine ähnliche Unregel-

mässigkeit wurde auch von HOLTGRETER (1933) und YAMADA (1940), die sich mit ähnlichen Problemen beschäftigten, beobachtet.

Es wurden auch Fälle beobachtet, wo das verpflanzte Ursegmentmaterial zwischen der Chorda und dem Neuralrohr lag. In solchen Embryonen entwickelt sich das Neuralrohr atypisch und

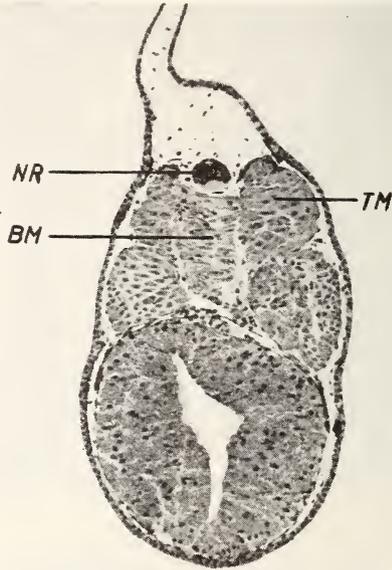


ABB. 5.

Querschnitt. *Triton*-Larve (HARRISON 33) 5 Tage nach der Operation (Schema wie Abb. 1). Neuralrohr (NR) von implantiertem *Bombinator*-Material (BM) unterlagert mit „Basalmassen“-Bildung. TM = *Triton*-Myotom. Vergr. 47  $\times$ .

bildet auf der ventralen Seite eine „Basalmasse“ (Abb. 5), wie sie auch für völlig chordalose Keimbereiche charakteristisch ist. (vergl. LEHMANN 1928).

In 27 von 65 Fällen ist die Formbildung des Medullarrohrs stark *asymmetrisch*. Im Vergleich zu der Kontrollseite ist die Rohrwand auf der operierten Seite verdünnt und verkürzt. Nach LEHMANN (1928) soll die Entwicklung der Neuralplatte von der Menge des unterlagernden Mesoderms abhängig sein. (Siehe auch SUZUKI 1928 und BRUNS 1931). Die mikroskopische Untersuchung sämtlicher Schnitte ergibt, dass die Quantität des eingepflanzten

Bombinatormaterials auf der operierten Seite im allgemeinen gegenüber der des Wirtsmaterials auf der Kontrollseite vermindert ist. Daraus ist zu schliessen, dass eine Verminderung des unterlagernden Somitenmesoderms, gleichgültig ob sie durch den Materialverlust einer einfachen Defektsetzung oder durch den Mangel an eingepflanztem Bombinatormesoderm verursacht ist, stets eine Minderleistung des darüberliegenden Neuralgewebes zur Folge hat.

Auf Grund ihrer Befunde über die gegenseitige Beeinflussung der Neural- und Muskeldifferenzierung, sind DETWILER (1934) und LEHMANN (1927) der Meinung, dass eine enge Korrelation zwischen der Ganglienbildung und der Somitensegmentierung besteht (vgl. ROSIN, 1943). Die Resultate meiner Versuche zeigen, dass diese Regel auch für die Chimären gilt. In allen untersuchten Fällen, wo die Keime weit genug aufgezogen wurden, kam es zu einer asymmetrischen Ausbildung der Spinalganglien auf den beiden Seiten.

Dabei richtet sich die Zahl und Lage der Spinalganglien, die ja alle aus dem Wirtsmaterial entstanden sind, nach der Zahl und Verteilung der Myotome des Bombinatorimplantats. Es wird damit gezeigt, dass der entscheidende Faktor für die Topogenese der Ganglien von den Myotomen ausgeht. In dieser Induktionsbeziehung manifestiert sich eine für *Triton* und *Bombinator* vertretbare, d. h. homodynamische Leistung. Die Bombinatormyotome wurden überdies vom Wirt aus innerviert, und die Larven bewegten sich normal.

Ausserdem hat das Implantat oft Vornierenkanälchen geliefert, die sich nicht immer ortsgemäss, aber meistens doch in der unmittelbaren Nähe der Wirtsvorniere befinden.

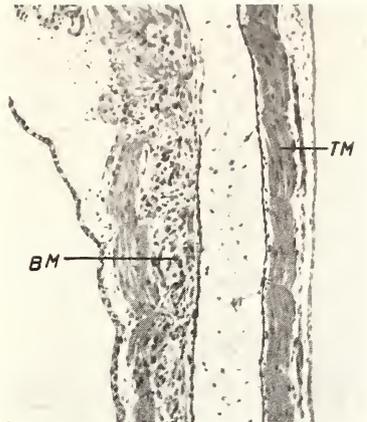


ABB. 6.

Frontalschnitt. *Triton*-Larve (HARRISON 44) 17 Tage nach der Operation (Schema wie Abb. 1). *Bombinator*-Myotome (BM) im degenerierten Zustand (links im Bild zwischen Wirtsmiotomen und Chorda). TM = *Triton*-Myotom. Vergr. 40  $\times$ .

Bei operierten Keimen, die älter als 9 Tage sind, fängt das Implantat an zu degenerieren. Dieser Zerfall erreicht etwa zwei Wochen nach der Operation einen hohen Grad. Die Muskelfasern zeigen ein ungeordnetes Bild, und pyknotische Kerne und Phagozyten werden an der Operationsstelle angehäuft (Abb. 6).

#### SCHLUSSBETRACHTUNG

Das präsumptive Ursegmentmaterial der frühen Bombinator-gastrula, wenn homotop in eine Tritongastrula eingepflanzt, entwickelt sich zum grossen Teil herkunftsgemäss zu Somiten. Die Ergebnisse der vorliegenden Versuche zeigen deutlich, dass ordnungsspezifische Eigenschaften, wie die Somitenzahl und die Segmentgrösse vom Implantat beibehalten wurden. *D a s I m p l a n t a t e n t w i c k e l t s i c h a l s o a u t o n o m .* Für die normale Muskeldifferenzierung der Urodelen scheinen nach Untersuchungen an Isolaten sowohl die Chorda (YAMADA 1940) als auch die Neuralplatte und das Entoderm (MUCHMORE 1951) eine wichtige Rolle zu spielen. Da in den vorliegenden chimärischen Kombinationen meist keine wesentlichen topographischen Störungen auftreten, dürfen wir wohl mit Recht annehmen, dass die gleichen Faktoren auch für die hier im Implantat durchgeführte Somitentwicklung wirksam war. Dies bedeutet dass ein weitgehend ähnliches Entwicklungssystem in der Myotomdifferenzierung bei Anuren und Urodelen vorliegt.

Die vorläufige histologische Untersuchung der Chimären ergibt das folgende: 1. Die geringere Breite des verpflanzten Bombinator-mesoderms hat eine entsprechende Schwächung der Neuraldifferenzierung im darüberliegenden Gewebe zur Folge; 2. Das Neuralrohr, das unmittelbar von der wirtsfremden Bombinator-muskulatur unterlagert ist, weist eine „Basalmassen“-Bildung auf; 3. Es besteht eine Korrelation zwischen der Bildung der Wirtsganglien und der Segmentierung der Bombinator-somiten. Solche Abnormitäten treten aber auch in Urodelenkeimen auf, die durch einfache Defektsetzung oder durch homoplastische Transplantation beeinflusst werden. Daher kann man annehmen, dass der Ersatz von Tritonmaterial durch Bombinator-mesodermin unseren Versuchen keine wesentlichen Änderungen der morphogene-

tischen Vorgänge zur Folge hat, die speziell durch den ordnungsfremden Charakter des implantierten Materials verursacht würden.

Die harmonische Entwicklung der hier untersuchten Chimären zeigt, dass das Anurenmesoderm befähigt ist, sich dem morphogenetischen System eines Urodelenkeims einzupassen. Die induktiven und topogenetischen Systeme, die der Myotomdifferenzierung zugrunde liegen, können daher bei den beiden Amphibienordnungen als *homodynam* im Sinne BALTZERS (1950) bezeichnet werden.

## LITERATUR

1950. BALTZER, F. *Entwicklungsphysiologische Betrachtung über Probleme der Homologie und Evolution*. Rev. suisse Zool. 57, 451.
1952. — *Experimentelle Beiträge zur Frage der Homologie*. Exper. 8, 285.
1931. BRUNS, E. *Experimente über das Regulationsvermögen der Blastula von Triton taeniatus und Bombinator pachypus*. Roux' Arch. 123, 682.
1934. DETWILER, S. R. *An experimental study of spinal nerve segmentation in Amblystoma with reference to the plurisegmental contribution to the brachial plexus*. J. exp. Zool. 67, 395.
1925. GEINITZ, B. *Embryonale Transplantation zwischen Urodelen und Anuren*. Roux' Arch. 106, 357.
1933. HOLTFRETER, J. *Die totale Exogastrulation, eine Selbstablösung des Ektoderms vom Entomesoderm*. Roux' Arch. 129, 667.
1927. LEHMANN, F. E. *Further studies on the morphogenetic role of the somites in the development of the nervous system of amphibians. The arrangement and differentiation of spinal ganglia in Pleurodeles Waltlii*. J. exp. Zool. 49, 93.
1928. — *Die Bedeutung der Unterlagerung für die Entwicklung der Medullarplatte von Triton*. Roux' Arch. 113, .
1951. MUCHMORE, W. B. *Differentiation of the trunk mesoderm in Amblystoma maculatum*. J. exp. Zool. 118, 137.
1943. ROSIN, S. *Experimente zur Entwicklungsphysiologie der Pigmentierung bei Amphibien*. Rev. suisse Zool. 50, 485.
1915. SPEMANN, H. *Zur Geschichte und Kritik des Begriffs der Homologie* (in „Kultur der Gegenwart“, hg. v. P. HINNEBERG, Bd. I. Allgemeine Biologie, B. G. TEUBNER, Leipzig.)
1928. SUZUKI, S. *Defektsversuche an ventralen und lateralen Bezirken der Randzone von Pleurodeleskeimen*. Roux' Arch., 114.
1940. YAMADA, T. *Beeinflussung der Differenzierungsleistung des isolierten Mesoderms vom Molchkeimen durch zugefügtes Chorda- und Neuralmaterial*. Fol. Anat. Jap. 19, 131.

N<sup>o</sup> 22. **M. Lüscher**, Basel. — Kann die Determination durch eine monomolekulare Reaktion ausgelöst werden? (Mit 4 Textabbildungen.)

Eine Kolonie der Termiten *Kaloterme flavicollis* enthält normalerweise immer 2 funktionelle Geschlechtstiere, ein Männchen und ein Weibchen. Wenn man aus einer Kolonie die Geschlechtstiere

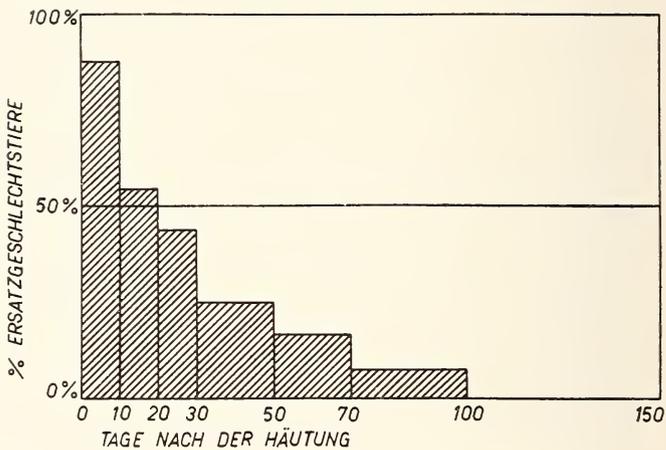


ABB. 1.

Die Kompetenz zur Ersatzgeschlechtstierbildung bei Larven der Termiten *Kaloterme flavicollis* in Beziehung zum Alter seit der letzten Häutung. (Nach LÜSCHER 1952.)

entfernt, so entstehen Ersatzgeschlechtstiere (Abb. 1), und zwar verwandeln sich 87% der Larven, die sich vor 1—10 Tagen, 54% der Larven die sich vor 11—20 Tagen gehäutet haben usw., d. h. die Kompetenz zur Ersatzgeschlechtstierbildung nimmt im Laufe des Häutungsintervalles allmählich ab. Für das einzelne Individuum können wir nicht mit Sicherheit voraussagen, wann es seine Kompetenz verliert. Es kann sie sogleich nach der Häutung oder erst 100 Tage später verlieren. Mit diesem Kommentar ist diese Abbildung bereits publiziert worden (LÜSCHER 1952, Z. vergl. Physiol. 34, 123-141).

Man kann sich nun fragen, was ein solcher Verlauf eines biologischen Vorganges zu bedeuten hat. Es hat sich gezeigt, dass die Kurve einer Exponentialfunktion mit der Formel

$$C = C_0 \cdot e^{-\lambda t}$$

oder  $C\% = 100 \cdot e^{-\lambda t}$  entspricht.

C ist die Zahl oder der Prozentsatz kompetenter Termiten zur Zeit t nach der Häutung. e ist die Basis des natürlichen Logarithmen-

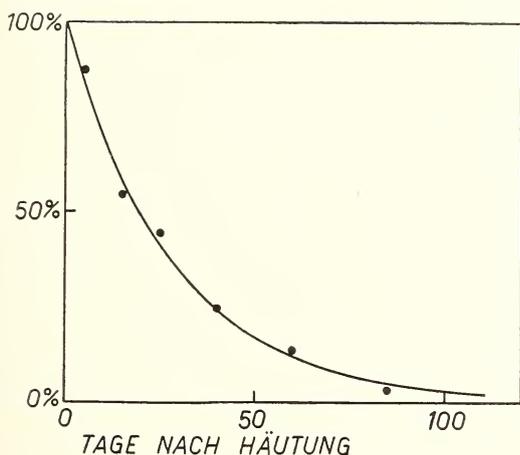


ABB. 2.

Theoretische Exponentialkurve für  $\lambda = 0,0358$ . Die Punkte sind die experimentell gefundenen Werte für die Ersatzgeschlechtstierkompetenz. Diese Werte sind z.T. etwas niedriger als bei Abb. 1, da hier der Prozentsatz der ursprünglich vorhandenen Larven angegeben wird, wogegen in Abb. 1 der Prozentsatz der noch nicht gehäuteten Larven gleichen Alters dargestellt ist.

systems und  $\lambda$  ist eine Konstante, die in unserem Falle bei einer Temperatur von  $27^\circ\text{C}$   $0,0358$  beträgt.

Die Kurve für diese Funktion ist in Abb. 2 dargestellt. Wie bei einem radioaktiven Zerfall lässt sich eine Halbwertszeit angeben, d. h. die Zeit nach welcher 50% der kompetenten Termiten ihre Kompetenz verloren haben. Diese beträgt 19,3 Tage und bleibt während dem ganzen Verlauf konstant. Der Kompetenzverlust beruht also auf einer Zufallsreaktion, die mit bestimmter Wahrscheinlichkeit eintritt, und diese Wahrscheinlichkeit (50% in 19,3 Tagen) bleibt konstant. Es ergibt sich daraus dass der Kom-

petenzverlust durch ein zufällig aber mit bestimmter Wahrscheinlichkeit eintretenden Einzelereignis ausgelöst wird; und als solches kann man an die Reaktion eines einzigen Moleküls (Zerfall oder Synthese) denken. Es besteht also die Möglichkeit, dass der Kompetenzverlust oder die Determination zur Larvenhäutung auf einer monomolekularen Reaktion beruht, bzw. durch eine solche ausgelöst wird.

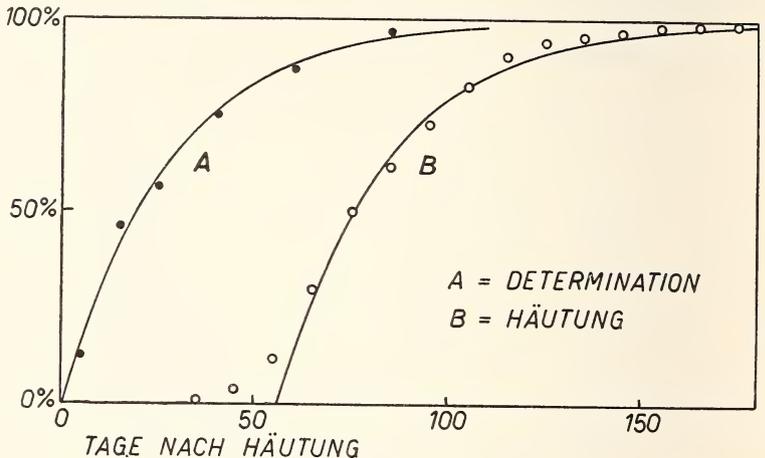


ABB. 3.

Beziehung zwischen Determination und Häutung. Kurve A stellt den Prozentsatz der Individuen dar, die ihre Kompetenz verloren haben (Determination). Kurve B gibt den Prozentsatz der gehäuteten Larven.

Wenn eine Termiten ihre Ersatzgeschlechtstierkompetenz verloren hat, ist sie zu einer weiteren Larvenhäutung determiniert. Wenn wir den Eintritt der Häutung zum Kompetenzverlust in Beziehung setzen, so erhalten wir folgendes Bild (Abb. 3). 56 Tage nachdem ein bestimmter Prozentsatz der Termiten die Kompetenz verloren hat, ist ein gleich hoher Prozentsatz der Termiten gehäutet. Die Zahl der gehäuteten Tiere ergibt deshalb die gleiche Kurve, nur ist diese um 56 Tage verschoben. Wir können daraus schliessen, dass die Determination der Larvenhäutung mit dem Kompetenzverlust erfolgt und dass etwa 56 Tage nach dieser Determination die Häutung eintritt.

Das Häutungsintervall besteht somit aus 2 Perioden: der Periode vor der Determination, die äusserst variabel ist (1— über

100 Tage) und deren Dauer von einem zufällig aber mit bestimmter Wahrscheinlichkeit eintretenden Einzelereignis abhängig ist; und der Periode nach der Determination, deren Dauer relativ konstant ist.

Da bei kompetenten Termiten die Determination zum Ersatzgeschlechtstier durch das Fehlen von Geschlechtstieren in der Kolonie jederzeit ausgelöst werden kann, müssen wir zwei prin-

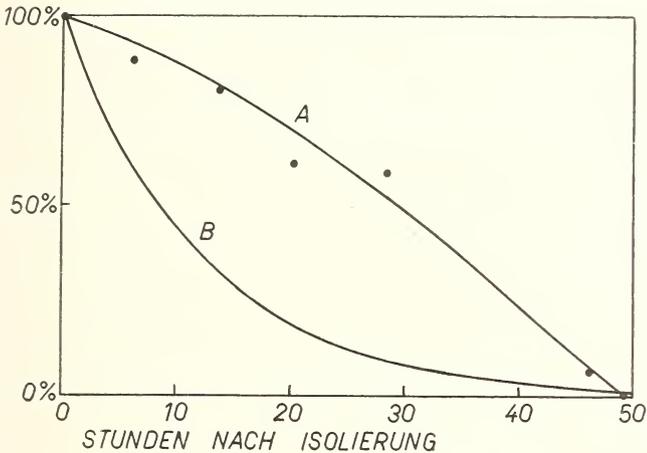


ABB. 4.

HOLTFRETER'S Experimente am Amphibienkeim. Kurve A ergibt sich aus den experimentell gefundenen Werten für die neurale Kompetenz (Prozentsatz der Fälle, in denen Neuralzellen entstanden). Kurve B ist die hypothetische Kurve für die neurale Kompetenz der einzelnen Zellen.

zipiell verschiedene Determinationstypen unterscheiden: 1. die nicht induzierte Determination, die dem Kompetenzverlust gleichzusetzen ist, und die auf einem zufällig aber mit bestimmter Wahrscheinlichkeit eintretenden Einzelereignis, etwa auf einer monomolekularen Reaktion beruht; 2. die induzierte Determination, z. B. die Determination zum Ersatzgeschlechtstier, die bei kompetenten Termiten sofort erfolgt, sofern die Geschlechtstiere aus der Kolonie entfernt werden.

Man kann sich nun fragen, ob nicht der Kompetenzverlust bei andern Differenzierungsvorgängen auf den gleichen Prinzipien beruht, und ich möchte hier kurz auf HOLTFRETER'S Explantations- und Reimplantationsversuche an der Amphibiengastrula eintreten

(HOLTFRETER 1938, Roux'Arch. 138, 163-196). Kurve A in Abb. 4 zeigt die Zahl der Fälle, in denen nach Isolierung und Reimplantation von Gastrulaektoderm aus dem Transplantat Neuralzellen entstanden sind. In HOLTFRETER's Experimenten entstanden nun alle möglichen Zwischenstufen zwischen einer vollständigen Neuralröhre und einigen wenigen Neuralzellen. Für die einzelne Zelle bestehen jedoch wie bei den Termiten nur 2 Möglichkeiten: entweder Differenzierung in eine Neuralzelle, oder keine Differenzierung. Schon nach 5 Std. findet HOLTFRETER in einem sehr hohen Prozentsatz defiziente Bildungen; dies bedeutet dass weniger Zellen zu neuraler Differenzierung induziert werden. Wir müssen deshalb in der Anfangsphase einen steilen Abfall der Kompetenz der einzelnen Zellen erwarten. Andererseits sind aber auch nach 46 Stunden noch einige Zellen kompetent. Infolgedessen dürfen wir für die Kompetenzabnahme der einzelnen Zellen ebenfalls eine Exponentialfunktion erwarten (Kurve B in Abb. 4.) Es könnte also auch der Kompetenzverlust bei der einzelnen Zelle des Amphibienkeims auf ein Zufallereignis, eventuell auf eine monomolekulare Reaktion zurückzuführen sein. Es ist selbstverständlich, dass diese Folgerung einer sorgfältigen experimentellen Überprüfung beim Amphibienkeim bedarf.

---

N<sup>o</sup> 23. **Heinz Lüdtk**e, Freiburg i. Br. — Retinomotorik und Adaptationsvorgänge beim Rückenschwimmer (*Notonecta glauca* L.). (Mit 6 Textabbildungen.)

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Freiburg i. Br.)

Beim Rückenschwimmer setzt sich die Retinula eines jeden Ommas aus sieben Sehzellen zusammen, von denen sechs in drei Paaren (Abb. 1, Sz I-III) eine siebente unpaare umgeben. Jede einzelne Sehzelle besteht aus einem pigmentierten äusseren und einem pigmentfreien inneren Teil. Diesen nenne ich den „Stab“ (St). In der zentral gelegenen, unpaaren Sehzelle hat der Stab Achsenstellung (zSt).

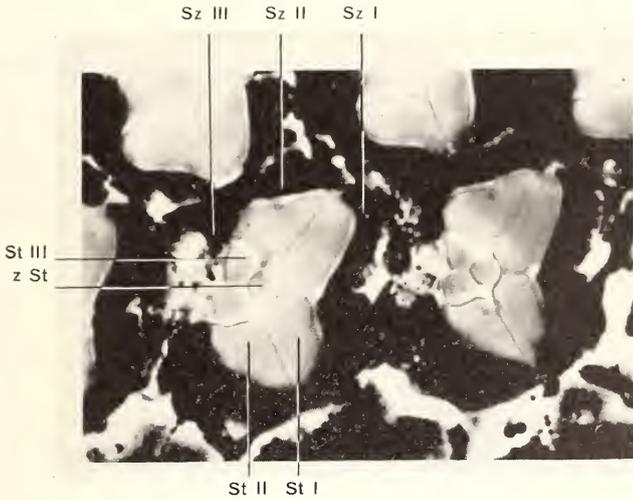


ABB. 1.

Querschnitte durch einige Ommen in Höhe der Sehzellen. Sz I-III Sehzell-paar I-III mit ihrem Stäben I-III; zSt Stab der zentralen Sehzelle. Photo 990: 1.

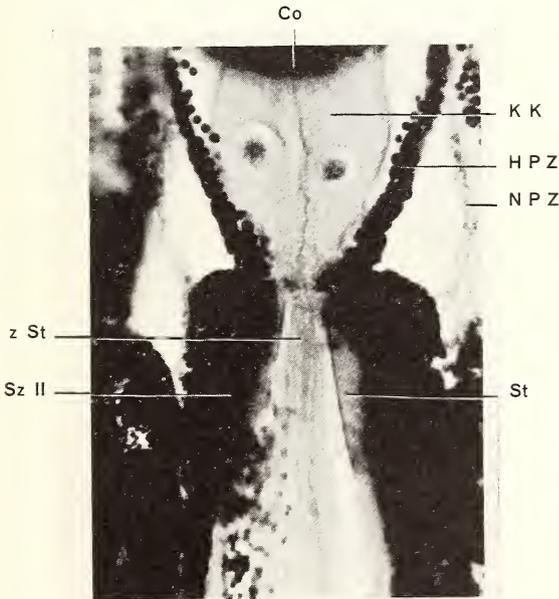


ABB. 2.

Längsschnitt durch ein helladaptiertes Omma. Co. Cornea; HPZ Hauptpigmentzellen; NPZ Nebepigmentzellen; KK Kristallkegel; übrige Bezeichnungen wie in Abb. 1. Photo 990: 1.

Im helladaptierten Auge neigen die Stäbe ihre distalen, leicht verdickten Enden einander zu (Abb. 2). Diese liegen unmittelbar hinter der Spitze des aus vier Zellen zusammengesetzten Kristallkegels (KK). Lichtstrahlen können allein durch die von den beiden Hauptpigmentzellen (HPZ) gebildete, relativ enge Lochblende die Stäbe der Sehzellen erreichen.

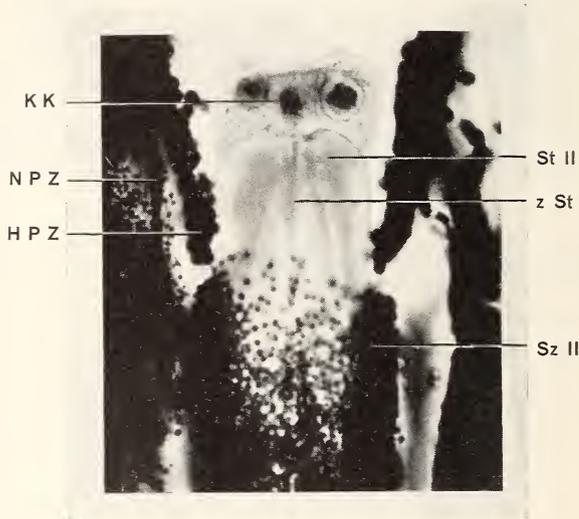


ABB. 3.

Längsschnitt durch ein dunkeladaptiertes Omma. Bezeichnungen wie in Abb.1-2. Photo 990: 1.

Im dunkeladaptierten Auge verlängern sich die Stäbe und schieben sich mit ihren distalen Enden zwischen die Zellen des Kristallkegels (Abb. 3). Die pigmentierten Sehzellteile bleiben der Länge nach unverändert, sie rücken lediglich etwas auseinander. In den Stabverlängerungen erkennt man oft eine deutliche Querstreifung, die meist nur die verdickten Stabenden auslöst (Abb. 4, Qu).

Das Ausmass der Stabverlängerungen ist nicht allein abhängig von der Intensität sondern auch von der Qualität des Lichts, ausserdem von der Lage des Einzelommas im Gesamtauge. Die grössten Stabverlängerungen erhält man nach vollständiger Dunkeladaptation (Abb. 5, a). Im Einzelfall kann sie 9/10 der Länge des

Kristallkegels ausmachen. Über die grösste Augenbreite (45 Ommen!) hinweg nimmt der Stabzuwachs vom Augenvorderrand (Abb. 5, med) zur -mitte noch etwas zu, fällt dann aber zum Augenhinterrand (lat) auffallend stark ab. Die hier liegenden Ommen wurden schon während der Embryonalentwicklung ange-

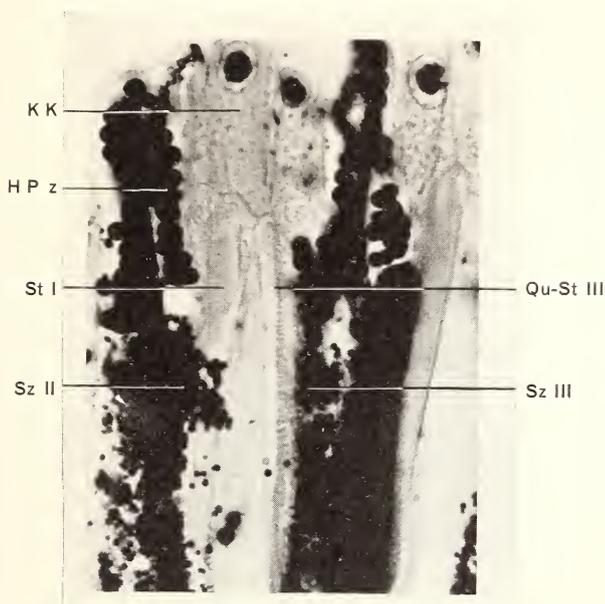


ABB. 4.

Querstreifung im Stab eines dunkeladaptierten Ommas (Qu-St. III); sonstige Bezeichnungen wie in Abb. 1-2. Photo 990: 1.

legt, sie wuchsen von Häutung zu Häutung mit und haben dementsprechend auch den grössten Öffnungswinkel (LÜDTKE 1940). Physiologische Untersuchungen (LÜDTKE 1938) bestätigten ihre relativ grössere Empfindlichkeit. Mit notwendigem Vorbehalt ist demnach das Ausmass der Stabverlängerung als Ausdruck der Lichtempfindlichkeit der Ommen zu werten; je grösser die subjektive Helligkeit des Lichts ist, desto weniger verlängern sich die Stäbe, und umgekehrt. Nach Adaptation in  $\frac{1}{2}$  (b) und 1 Lux (c) hellem Tageslicht bleiben die Stäbe deutlich kürzer als nach vollständiger Dunkeladaptation. Ein Rot (710  $m\mu$ ) von  $\frac{1}{20}$  Lux (d)

erscheint dem Rückenschwimmer dunkler als  $\frac{1}{2}$  Lux-Tageslicht,  $\frac{1}{10}$  Lux-Rot (e) aber heller als 1 Lux-Tageslicht. Das spiegelbildlich symmetrische Auseinanderweichen der Kurven für Gelb (g) und Blau (i) zum hinteren Augenrand lässt u. a. auf den Komplementärcharakter dieser beiden Farben auch für den Rücken-

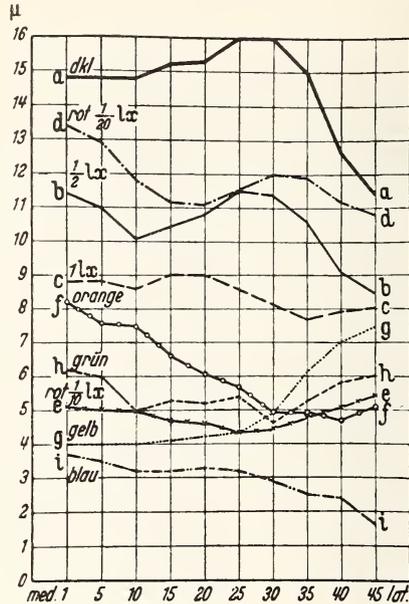


ABB. 5.

Stabverlängerung (Auge quer) bei vollkommener Dunkeladaptation (a), Tageslicht von  $\frac{1}{2}$  (b) und 1 (c) Lux-Intensität, Rot  $\frac{1}{20}$  (d) und  $\frac{1}{10}$  (e) Lux, Orange (f), Gelb  $\frac{1}{10}$  Lux (g), Grün  $\frac{1}{10}$  Lux (h), und Blau  $\frac{1}{10}$  Lux (i). Orange ist energiegleich dem Gelb-Wechsel der Helligkeitswerte beim Übergang vom medialen zum lateralen Augenabschnitt. Messpunkte bei jeder Abszisseneinheit.

schwimmer schliessen. Ähnliches gilt für Grün und Rot, deren entsprechende Kurven für einen ventro-dorsalen Schnitt durch das Auge sich sogar statistisch gesichert überkreuzen. — Auf dem hier untersuchten Querschnitt durch das Auge ist das 30. Omma die Grenze zwischen embryonal angelegten und postembryonal zugewachsenen Ommen (LÜDTKE 1940), und damit nach ROKOHL (1942) aber auch die zwischen farhentüchtigen (embryonalen) und farbenuntüchtigen (postembryonalen) Ommen. Ausserdem ist nun zu

beiden Seiten des 30. Ommas die Rangordnung der nach steigenden Helligkeitswerten geordneten Farben ungleich:

		grösster ----- Helligkeitswert ----- kleinster				
medial	vom 30.omma	Blau	Gelb	Rot	Grün	Orange
lateral		Blau	Orange	Rot	Grün	Gelb

Die Ommen beider Augenteile sind stets aus den gleichen Elementen zusammengesetzt. Die Tatsache physiologisch verschiedener Ommen ist aber nicht zu leugnen.

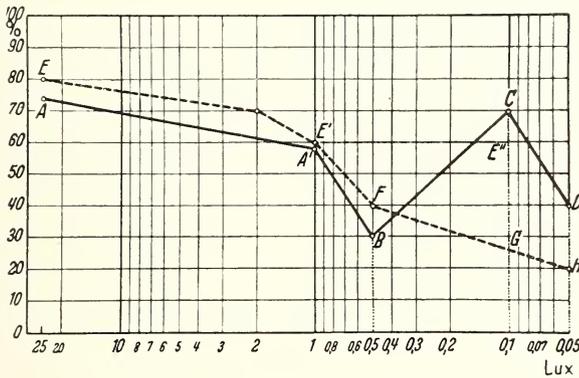


ABB. 6.

Deutungsversuch des Purkinje-Phänomens beim Rückenschwimmer.  
Erklärung im Text.

In optomotorischen Versuchen ermittelte nun Brita RESCH Gleichzäune, deren Farbstreifen für den Rückenschwimmer subjektiv gleichhell den Graustreifen waren. Solche Zäune lösten bei keiner Lichtintensität irgendwelche Mitschwimmreaktionen der Tiere aus, wir nannten sie daher Nullzäune. Unterschieden sich aber z. B. Rot und Grau nur um wenige Helligkeitsgrade, dann schwammen die Tiere bei 25 Lux Gesamtbeleuchtung in 74% aller Einzelversuche mit (Abb. 6, A). Mit zunehmender Verdunkelung des Tageslichts verringerte sich auch die Anzahl der positiven Reaktionen, und sie erreichte für den Rot-Grau-Zaun ein Minimum von 30% bei 0,5 Lux B). Bei noch weiterer Abnahme der Intensität aber erhöhte sich jedoch dieser Prozentsatz wieder

bis zu einem Maximum bei 0,1 Lux (C). Dieses überraschende Phänomen ist nur durch die Annahme zu deuten, dass beim Übergang von 0,5 auf 0,1 Lux der Kontrast zwischen Farbe und Grau grösser geworden sein muss, als er bei 0,5 Lux noch war. Die subjektive Helligkeit des Rot kann nicht ebenso wie die des Grau (EFGH) abgenommen haben. Entweder muss es mit stärkerem Gradient als beim Grau dunkler oder sogar heller geworden sein. Das aber konnten wieder die Messungen an den Stabverlängerungen der Sehzellen entscheiden. Sie waren bei 0,1 Lux-Rot kürzer als bei 1 Lux-Tageslicht (Abb. 5), d. h. ein Rot von der Wellenlänge 710 m $\mu$  ist bei der Intensität 1/10 Lux für den Rückenschwimmer subjektiv heller als ein Tageslicht von 10-facher Intensität. Hier liegt also eine messbare Verschiebung des subjektiven Helligkeitswertes einer Farbe beim Übergang vom „Hell- zum Dämmerungssehen“ vor. Ohne dabei die durch den Bau des Komplexauges gegebenen Besonderheiten zu übersehen, glauben wir, diesen für Insekten erstmalig nachgewiesenen Effekt mit dem bisher nur von Wirbeltieren her bekannten Purkinje-Phänomen vergleichen zu dürfen.

#### LITERATUR

1938. LÜDTKE, H. *Die Bedeutung waagrecht liegender Augenteile für die photomenotaktische Orientierung des Rückenschwimmers.* Z. vergl. Physiol. 26, 162-199.
1940. — *Die embryonale und postembryonale Entwicklung des Auges bei Notonecta glauca.* Z. Morph. u. Ökol. Tiere 37, 1-36.
- RESCH, B. *Untersuchungen über das Farbsehen von Notonecta glauca* (im Druck).
1942. ROKOHL, U. *Über die regionale Verschiedenheit der Farbentüchtigkeit im zusammengesetzten Auge von Notonecta glauca.* Z. vergl. Physiol. 29, 638-676.
-

N<sup>o</sup> 24. **G. Birukow**, Freiburg i. Br. — Photogeomenotaktische Transpositionen bei *Geotrupes silvaticus* Panz. Mit 3 Textabbildungen.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Freiburg i. Br.).

Seit den Arbeiten K. v. FRISCHS wissen wir, dass die heimkehrende Biene ihren Stockgenossinnen eine Weisung für die anzufliegende Trachtquelle erteilt. Im Schwänzellauf der Vortänzerin erfährt die nachtanzende Biene sowohl die Richtung als auch die Entfernung der anzufliegenden Trachtquelle. Auf der waagerechten Fläche (z. B. auf dem Anflugbrettchen vor dem Stock) bedient sich die Vortänzerin des Prinzips der Photomenotaxis nach der Sonne hin. Sah sie beim Flug zur Trachtquelle die Sonne beispielsweise  $40^\circ$  links vor sich, so hält sie auch im Schwänzellauf diesen Winkel zur Sonne ein. Wenn die nachtanzenden Bienen beim Hinflug denselben Winkel einhalten, finden sie auch zum Futterplatz. Auf der senkrechten Wabe im dunklen Stock bedient sich die Vortänzerin einer anderen Methode: sie transponiert den Winkel zur Sonne auf die Richtung der Schwerkraft und zwar nach folgendem Schlüssel: Schwänzelläufe nach oben bedeuten die Richtung zur Sonne, solche nach unten die entgegengesetzte Richtung, Läufe  $60^\circ$  links von der Richtung nach oben sagen an, dass draussen ein Winkel von ebenfalls  $60^\circ$  links von der Sonne zu fliegen ist, Läufe  $120^\circ$  nach rechts, dass ein Kurs  $120^\circ$  rechts von der Sonne einzuhalten ist. Die Biene transponiert also den photomenotaktischen Winkel geomnotaktisch ins Feld der Erdschwere wie auch umgekehrt und benützt dieses Vermögen für die Richtungsweisung. Der biologische Sinn dieser Fähigkeit ist klar: sie steht im Dienste des Mitteilungsvermögens.

Im Laufe eigener, nahezu abgeschlossener Versuche zeigte sich, dass der gewöhnliche Mistkäfer, *Geotrupes silvaticus* Panz., grundsätzlich dasselbe zu leisten vermag. Im Laboratoriumsversuch orientiert er sich auf einer waagerechten, mit grobem Sandpapier bespannten Lauffläche streng photomenotaktisch; im Sinne der sog. Lichtkompassreaktion steuert er relativ zur Lichtquelle einen beliebigen, aber für längere Zeit konstanten Lichtkurs. In diffuser

Beleuchtung ist der Lauf ungerichtet. Auf der senkrechten Lauf-  
fläche orientiert sich der Käfer dabei nach der Schwerkraft; er  
kriecht negativ geotaktisch aufwärts. Stellt man jedoch *während*  
eines photomenotaktisch orientierten Laufes die Lauffläche senk-

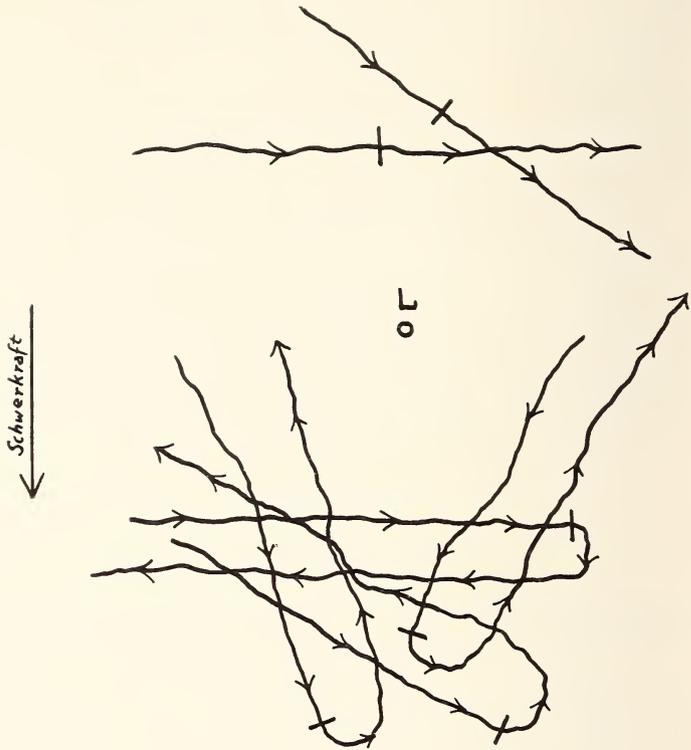


ABB. 1.

Laufspuren eines Mistkäfers, auf der waagerechten Lauffläche nach dem auf  
dieser befestigten Lämpchen (L), auf der senkrechten Fläche nach der  
Schwerkraft. Bei / wird die Lauffläche senkrecht gestellt, das Reizlicht  
ausgeschaltet und diffuse Beleuchtung hergestellt.

recht, schaltet dabei gleichzeitig das Reizlicht aus und diffuse  
Beleuchtung ein, so überträgt der Mistkäfer den photomeno-  
taktischen Winkel von der Richtung des Lichtes auf die der Erd-  
schwere. Dabei kommt es jedoch darauf an, auf welcher Seite des  
Käfers beim photomenotaktischen Lauf das Licht stand und auf  
welcher Seite nunmehr die Schwerkraft angreift (Abb. 1). Stand  
das Reizlicht beispielsweise unter  $90^\circ$  links und greift die Schwer-

kraft nunmehr von *rechts* an, so wendet der Käfer um  $180^\circ$  und kehrt die *linke*, vorher dem Licht zugewandte Seite abwärts (Licht links, Schwerkraft links). Stand das Reizlicht dagegen *rechts*, so läuft er auf der senkrechten Fläche ohne zu wenden weiter (Licht rechts, Schwerkraft rechts). Dasselbe gilt auch für

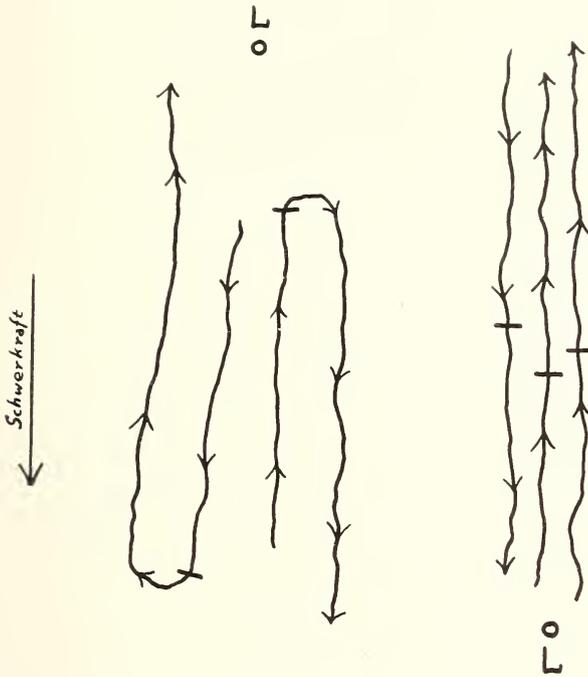


ABB. 2.

Laufspuren eines Mistkäfers, auf der waagerechten Fläche bei photomenotaktischer Orientierung „Licht vorne“ und „Licht hinten“, auf der senkrechten Fläche nach der Schwerkraft. Bei / wird die Lauffläche senkrecht gestellt.

jeden anderen Winkel relativ zur Lichtquelle: der Lichtrichtung schräge von hinten auf der waagerechten Fläche entspricht Schwerezug im *gleichen* Winkel zur *gleichen* Seite ebenfalls von hinten, dem Licht schräge von vorne ein solcher im gleichen Winkel von vorne. Lief der Käfer auf das Licht zu (Abb. 2), so läuft er auf der senkrechten Fläche *abwärts*, lief er vom Licht weg, so *aufwärts*. Die richtenden Licht- und Schwerkraftreize entsprechen also einander gleichsinnig auf den beiden Körperseiten ebenso wie vorne und hinten.

Demnach teilt der Mistkäfer die Fähigkeit, den Lichtkurs ins Feld der Erdschwere zu übertragen grundsätzlich mit der Biene, bei der sie v. FRISCH erstmalig nachwies. Während dort der biologische Sinn leicht einzusehen ist, lässt sich ein solcher hier einstweilen nicht finden. Hätte allerdings der Mistkäfer in der Bienen-

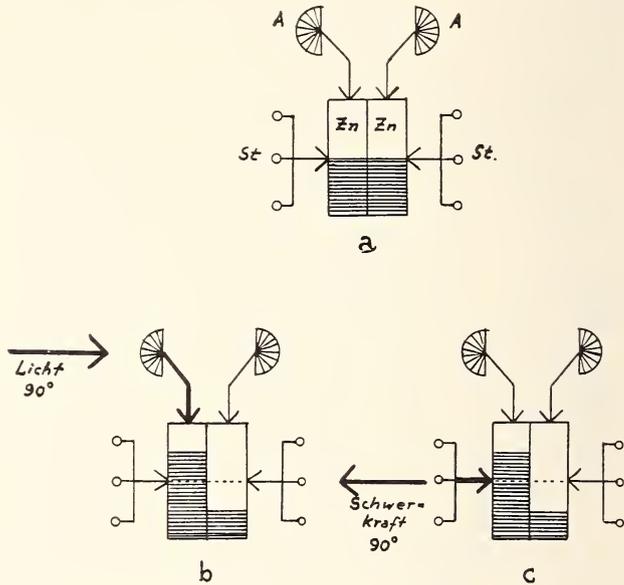


ABB. 3.

Schematische Darstellung der zentralnervösen Erregungsungleichgewichte in den beiden Halbzentren (Zn) des Lagezentrums. a) Erregungsgleichgewicht der vom Auge (A) und von den Statorezeptoren (St) gelieferten Erregungen im menotaktisch unorientierten Zustand. b) Richtungsabhängiges Erregungsungleichgewicht der Halbzentren beim photomenotaktischen Lauf nach dem Licht unter  $90^\circ$  links. c) Dasselbe richtungsabhängige Erregungsungleichgewicht entsteht beim geomenotaktischen Lauf nach der Schwerkraft unter  $90^\circ$  links. Weitere Erläuterungen im Text.

weise etwas mitzuteilen, ja wäre er gar selber eine Biene, so stünde auch ihm ein angeborenes Vermögen zur Verfügung; auch er beherrscht gleichsam dieselbe Sprache wie die Biene, ohne sie freilich, soweit wir wissen, jemals anzuwenden. Auch der zugrundeliegende zentralnervöse Koordinationsapparat, der die komplizierte Orientierungsleistung im Nacheinander von zwei verschiedenen Sinnen schafft, dürfte hier wie dort grundsätzlich der

gleiche sein. Wir haben versucht, seine Wirkungsweise kennen zu lernen und sind dabei zur folgenden modellmässigen Vorstellung gelangt, die sich in weiteren Versuchen als Arbeitshypothese recht gut bewährt hat (Abb. 3). Bei der photogeomenotaktischen Transposition handelt es sich um das Beibehalten *zentralnervöser Erregungsungleichgewichte*, die von Photo- wie von Schwerkraftrezeptoren (bei *Geotrupes* in den Propriozeptoren der Beine) verursacht werden können. Wir nehmen an, dass in den für die Raumorientierung verantwortlichen Zentren, den Lagezentren, deren anatomisch-histologische Beschaffenheit vorerst nicht interessiert, die Erregungsverteilung jeweils von der *Richtung* des orientierenden Aussenreizes (dem „Lokalzeichen“) abhängt. In unorientiertem Zustand ist die von Photo- wie von Statorezeptoren afferent gelieferte Erregungsmenge in den beiden symmetrischen Halbzentren (Zn) des Lagezentrums gleichgross (Abb. 3 a). Dem photomenotaktischen Winkel von beispielsweise  $90^\circ$  links entspricht dagegen eine Verschiebung (Modulation) des zentralen Gleichgewichtes zum gleichseitigen (hier linken) Halbzentrum (Abb. 3 b). Die Erregungsdifferenz der beiden Halbzentren kann je nach der Richtung des Lichtes grösser oder kleiner sein; sie ist von der jeweils maximal gereizten Ommatidiengruppe, auf der das Bild des Lämpchens photomenotaktisch festgehalten wird, abhängig. In derselben Weise schafft auch der einseitige Schwerezug je nach seiner Richtung ein grösseres oder kleineres zentrales Ungleichgewicht (Abb. 3 c). Beim Schwerezug unter  $90^\circ$  nach links ist das zentrale Ungleichgewicht genau so gross wie bei Licht unter  $90^\circ$  ebenfalls von links. Bei der Menotaxis kommt es offenbar gerade auf das Beibehalten solcher zentraler Erregungsungleichgewichte an; so wird an Hand des Schemas das Verhalten des Mistkäfers verständlicher: nach Wegfall des orientierenden Lichtreizes stellt er auf der senkrechten Lauffläche die frühere „zentrale Assymetrie“ wieder her; diese ist dann erreicht, wenn der Schwerezugwinkel mit dem Lichtkurswinkel seitenmässig und grössenmässig übereinstimmt. Beide Sinnesorgane erweisen sich als „parallelgeschaltet“, sie bewirken im Zentrum dieselbe *richtungsabhängige* Erregungsverteilung. Diese Deutung, die sich an ähnliche Vorstellungen, die v. HOLST bei der statischen Orientierung der Fische entwickelte, anschliesst, hat sich bisher gut bewährt. Auf ihre weiteren prüfbareren Konsequenzen kann jedoch im Rahmen dieses Referates nicht mehr eingegangen werden.

Sie bedarf vor allem auch der Nachprüfung mit elektrophysiologischen Methoden, die bereits in Angriff genommen ist.

## LITERATUR

1931. v. BUDDENBROCK, W. *Beiträge zur Lichtkompassorientierung (Menotaxis) der Arthropoden*. Z. f. vergl. Physiol. 15, 597-612.  
 1951. v. FRISCH, K. *Orientierungsvermögen und Sprache der Bienen*. Die Naturwissenschaften 38, 105-112.  
 1950. — *Die Sonne als Kompass im Leben der Bienen*. Experientia, Vol. VI/6, 210-221.  
 1950. v. HOLST, E. *Die Arbeitsweise des Statolithenapparates bei Fischen*. Z. f. vergl. Physiol. 32, 60-120.  
 1950. v. HOLST, E. und MITTELSTAEDT, H. *Das Reafferenzprinzip*. Die Naturwissenschaften 37, 464-476.

N<sup>o</sup> 25. **Etienne Wolff**, Strasbourg. — Les phénomènes d'induction dans la régénération des planaires d'eau douce. (Avec 3 figures dans le texte.)

(Laboratoire de Zoologie et d'Embryologie expérimentale de la Faculté des Sciences de Strasbourg.)

Les recherches dont il est question ici ont été effectuées par deux de mes collaborateurs: Th. LENDER et Ph. SENDEL, pour déterminer les facteurs inducteurs de la différenciation des planaires en régénération. Les phénomènes de la régénération sont-ils déclenchés par des actions inductrices, comme les processus de la morphogénèse normale qui ont été mis en évidence chez les Vertébrés et quelques Invertébrés ?

## I. RECHERCHES SUR LA RÉGÉNÉRATION DU PHARYNX

Les premières recherches sur les phénomènes d'induction et de régénération des planaires ont été effectuées par SANTOS (1929-1931). Elles établissent qu'une tête, greffée dans la région postérieure d'une planaire, induit la formation d'un pharynx supplémentaire aux dépens des tissus de l'hôte. Les recherches de OKADA et SUGINO (1937) ont précisé les conditions de cette induction et montré que le segment prépharyngien suffit à la provoquer.

Les recherches de SENDEL (1951) ont eu d'abord trait aux conditions normales de la régénération du pharynx, en l'absence de tout greffon étranger. Elles ont montré que la zone pharyngienne se suffit à elle-même et régénère spontanément, en l'absence du segment prépharyngien ou de la tête, le pharynx qui a été excisé. Un morceau latéral de la zone pharyngienne, qui normalement ne con-

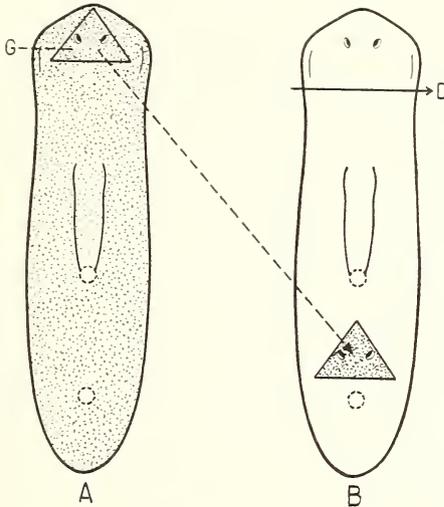


FIG. 1.

Schéma des expériences de SANTOS et SENDEL. Transplantation d'un fragment céphalique comprenant le cerveau C et les yeux dans la région caudale d'une autre planaire B. (D: Niveau de la section pratiquée dans la région antérieure de l'hôte, pour atténuer ses mouvements pendant la cicatrisation du greffon.

tient pas de pharynx, régénère aussi un pharynx. Quelles que soient les conditions d'isolement ou d'association avec les segments voisins, la zone pharyngienne reconstitue toujours en premier lieu son pharynx.

Les recherches de SENDEL (1951) d'une part, de SANTOS (1929), OKADA et SUGINO (1937) d'autre part, paraissent aboutir à des conclusions opposées. Les unes montrent que la régénération du pharynx est sous la dépendance des segments antérieurs, les autres (SENDEL) tendent à prouver que la zone pharyngienne est capable de régénération autonome. Ces deux catégories de recherches sont-elles conciliables ?

SENGEL a repris, en les précisant, les expériences de SANTOS. Une tête d'un individu de *Dugesia lugubris* est greffée dans la région postérieure d'un autre individu de la même espèce (fig. 1). Ainsi que SANTOS l'a observé, un pharynx supplémentaire (fig. 2 a), quelquefois deux pharynx, sont induits dans l'hôte par la présence du greffon. Leur orientation est conforme à l'orientation de la tête

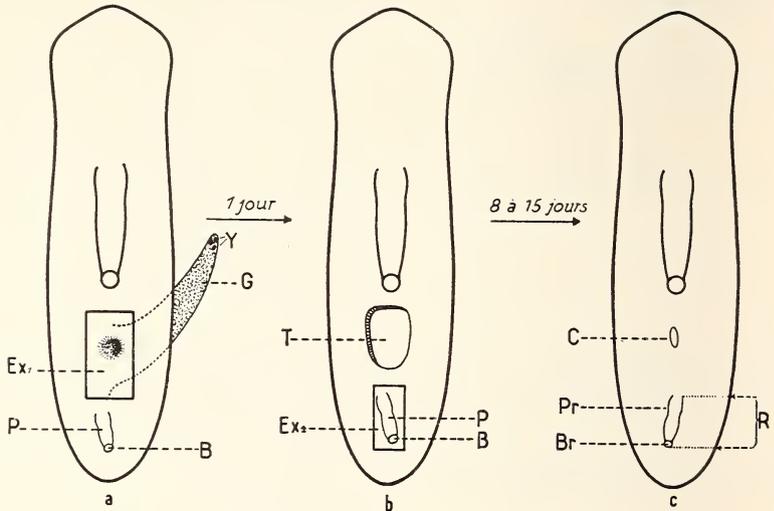


FIG. 2.

Suite et résultats de l'expérience. *a*) Induction d'un pharynx *P* par le greffon *G* dans les tissus de l'hôte. Excision totale ( $Ex_1$ ) du greffon. *b*) Excision du pharynx secondaire induit ( $Ex_2$ ). *c*) Régénération du pharynx secondaire dans la zone pharyngienne induite (*R*).

*B*: bouche; *C*: cicatrisation des tissus de l'hôte, après extirpation totale du greffon;  $Ex_1$ : excision du greffon;  $Ex_2$ : excision du pharynx secondaire; *G*: greffon différencié en région céphalique et prépharyngienne; *P*: pharynx secondaire induit; *Pr*: pharynx secondaire régénéré; *R*: région pharyngienne induite dans l'hôte; *T*: trou, résultat de l'extirpation du greffon; *Y*: yeux du greffon (d'après SENDEL).

transplantée. On procède alors à l'excision complète de tous les tissus du transplant (fig. 2 *b*). Puis on excise le pharynx supplémentaire avec sa gaine (fig. 2 *b*). Sur 28 sujets, 16 ont été complètement débarrassés du greffon, qui n'a pas repoussé. Dans ces seize cas, le pharynx supplémentaire a été régénéré (fig. 2 *c*), en l'absence, par conséquent, de tout tissu étranger à l'hôte. Ces expériences démontrent que *ce n'est pas le pharynx en tant qu'organe spécialisé, qui a été induit par le greffon, mais une nouvelle zone pharyngienne.*

Celle-ci, une fois induite, conserve ses propriétés de régénérer un pharynx d'une manière autonome. Ainsi se trouve résolue l'antinomie apparente entre les résultats de SENDEL et de SANTOS.

On peut dire que les segments antérieurs, greffés dans la région postérieure d'une planaire, ont déterminé une « pharyngisation » d'un certain niveau de l'hôte. On aboutit ainsi à la notion de l'induction, non d'un organe, mais d'une zone ou d'un certain niveau. Il est vraisemblable que les phénomènes de dominance, mis en évidence par l'école de CHILD, s'expriment non seulement par l'inhibition de régions situées le long du gradient de polarité, mais encore par des phénomènes d'induction des régions dominées par les régions dominantes.

## II. RECHERCHES SUR LES PHÉNOMÈNES D'INDUCTION DANS LA RÉGÉNÉRATION DES YEUX

Doit-on penser, à la suite des expériences de SENDEL, que tout phénomène d'induction dans la régénération des planaires consiste en une induction de zone ? N'existe-t-il pas des inductions d'organes spécialisés ? Les recherches de LENDER (1950-1952) ont montré que de tels processus, qui rappellent les inductions dans l'ontogénèse des Vertébrés, se rencontrent aussi dans la régénération des planaires.

J'ai montré, en collaboration avec LENDER (1950), que l'inducteur de la régénération des yeux de la planaire *Polycelis nigra* est localisé dans le cerveau. Celui-ci agit, non pas par l'intermédiaire des connexions nerveuses, mais par l'intermédiaire d'une substance diffusée à distance. Les ocelles excisés ne régénèrent pas, tant que la tête n'a pas régénéré un cerveau. Au cours de recherches systématiques, LENDER a démontré que cette action inductrice du cerveau se manifeste jusqu'à une certaine distance, correspondant au niveau du pharynx, sur la ligne médiane. Un fragment ocellé, privé de ses ocelles, ne régénère pas, s'il est transplanté en arrière du pharynx. Mais il régénère ses yeux, si l'on greffe au voisinage du premier transplant un cerveau supplémentaire de *Polycelis*. L'inducteur exerce son action sur un territoire spécialisé qui correspond au bord ocellé normal d'une planaire. En arrière de ce territoire compétent, l'inducteur ne détermine jamais la régénération d'yeux.

L'induction peut être exercée par un cerveau en nécrose, comme l'ont montré les expériences d'irradiation de ces organes. Elle peut aussi être produite par un inducteur hétérogène, par exemple si l'on greffe un bord ocellé de *Polycelis nigra* sur la planaire *Dugesia lugubris*, au voisinage du cerveau.

De telles expériences rappellent les propriétés des inducteurs des embryons de Vertébrés. On songe en particulier à l'action de la vésicule optique primaire sur la formation d'un cristallin. Mais une différence importante subsiste: dans le cas des planaires, l'inducteur et le tissu compétent ne sont pas situés au voisinage immédiat l'un de l'autre, c'est une action qui s'exerce à distance. Plus encore que chez les Batraciens, de telles conditions paraissent démontrer l'existence d'une substance inductrice dont la nature chimique reste à déterminer.

#### CONCLUSION

Les expériences de LENDER et de SENDEL démontrent que des actions inductrices interviennent dans la régénération des planaires. Dans un cas il s'agit de l'induction d'organes bien caractérisés, dans l'autre il s'agit de l'induction d'une zone postérieure par une zone antérieure. En généralisant d'une manière très schématique, on peut concevoir que toute la différenciation des planaires en régénération dépend de facteurs inducteurs s'enchaînant les uns les autres. La tête, région dominante de la planaire, est capable de s'organiser grâce à une induction venue de la région du cerveau: ainsi se différencient les yeux. Toutes les régions en arrière de la tête se déterminent les unes les autres, de proche en proche, par une succession d'inductions de zones.

La figure 3 montre schématiquement comment on peut concevoir le déterminisme de la régénération, par inductions échelonnées, chez une planaire dont il ne subsiste que la région caudale ou post-pharyngienne. Les résultats concernant l'induction de la zone pharyngienne, établis chez *Dugesia lugubris*, ont été arbitrairement transposés à la planaire *Polycelis nigra*, chez laquelle le rôle inducteur du cerveau sur la régénération des yeux a été démontré. Après amputation de toute la région céphalique et pharyngienne (fig. 3 a), un blastème de régénération se constitue et différencie un cerveau

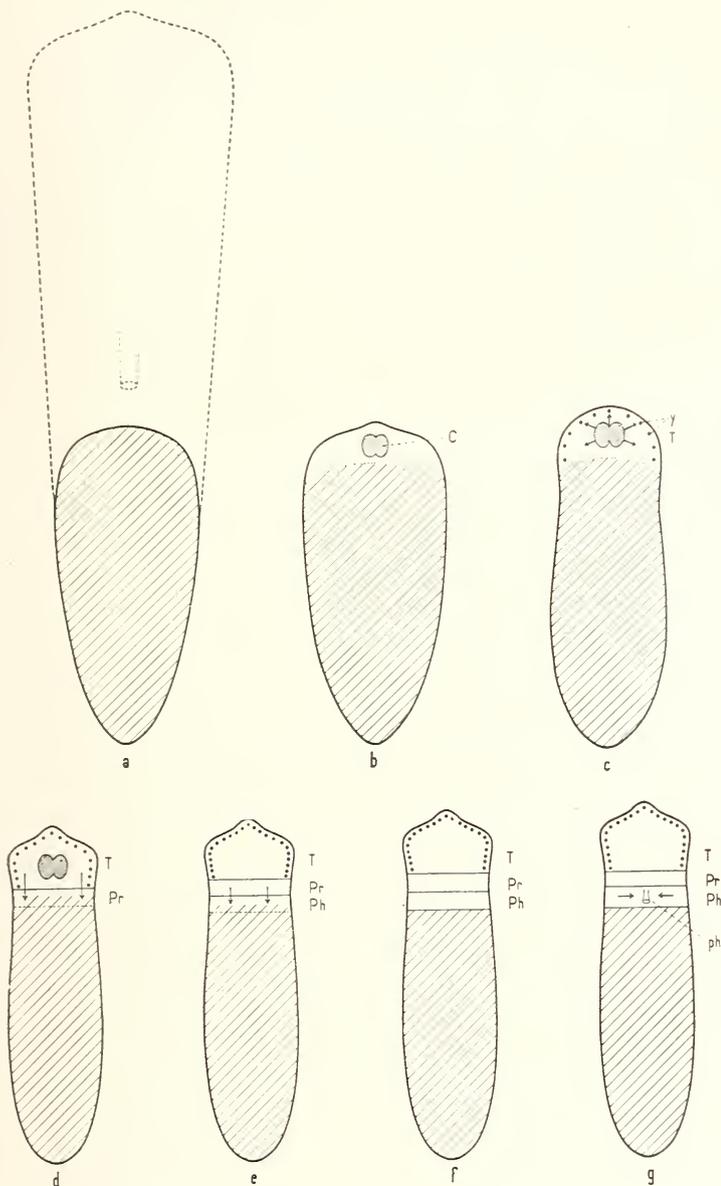


FIG. 3.

Représentation schématique des enchainements d'inductions dans la régénération d'une planaire. Les flèches indiquent les inductions successives. *a)* Isolement de la région caudale. *b)* Régénération du cerveau C dans le blastème. *c)* Induction des yeux Y par le cerveau. Constitution de la région céphalique T. *d)* Induction de la région prépharyngienne Pr. par la tête. *e)* et *f)* Induction de la région pharyngienne Ph. par la région prépharyngienne. *g)* Induction du pharynx ph. par les parties latérales de la région pharyngienne.

(fig. 3 *b*). Celui-ci induit la régénération des yeux (fig. 3 *c*). La région céphalique ainsi constituée induit la régénération de la zone située immédiatement en arrière (zone prépharyngienne) (fig. 3 *d*). La zone prépharyngienne induit à son tour la zone pharyngienne (fig. 3 *e* et *f*). Le pharynx se différencie à l'intérieur de cette zone sous l'influence inductrice des tissus voisins, non différenciés en apparence. Il n'est pas possible de dire, dans l'état actuel de nos connaissances, en quoi une zone pharyngienne ou « pharyngisée » diffère d'une autre zone d'une planaire, ni quels sont les éléments morphologiques qui induisent le pharynx. Peut-être la zone pharyngienne est-elle déterminée physiologiquement et ne diffère-t-elle des autres zones que par la nature des substances morphogènes qu'elle est induite à élaborer.

#### BIBLIOGRAPHIE

1952. LENDER, Th. *Le rôle inducteur du cerveau dans la régénération des yeux d'une planaire d'eau douce*. Bull. Biol., 86, pp. 140-215.
1937. OKADA, Y. K. et SUGINO, H. *Transplantation experiments in Planaria gonocephala Dugès*. Jap. Journ. Zool., 7, pp. 374-429.
1929. SANTOS, F. V. *Studies on transplantation in Planaria*. Biol. Bull. Woods Hole, 57, pp. 188-198.
1931. SANTOS, F. V. *Studies on transplantation in Planaria dorotocephala and Planaria maculata*. Phys. Zool., 4, pp. 111-164.
1951. SENDEL, Ph. *Sur les conditions de la régénération normale du pharynx chez la planaire Dugesia (Euplanaria) lugubris O. Schm.* Bull. Biol., 85, pp. 376-391.
1950. WOLFF, Et. et LENDER, Th. *Sur le rôle organisateur du cerveau dans la régénération des yeux chez une Planaire d'eau douce*. C. R. Acad. Sc., 230, pp. 2238-2239.
-

	Pages
N° 12. M. REIFF. Differenzierungen im ökologischen Verhalten bei Wanderrattenpopulationen. (Mit 2 Abbildungen.) . . . . .	447
N° 13. E. DOTRENS. Contribution à la connaissance du Weissfelchen de l'Untersee. (Genre <i>Coregonus</i> , Salmonid.) (Avec 5 figures dans le texte.) . . . . .	452
N° 14. H.-A. GUÉNIN. Les chromosomes sexuels multiples du <i>Blaps polychresta</i> Forst. (Col. Ténébr.) (Avec 13 figures dans le texte.) . . . . .	462
N° 15. R. MATTHEY. A propos de la polyploidie animale: réponse à un article de C. D. DARLINGTON . . . . .	466
N° 16. H. STEINER und E. STOLL. Die Krallen und Hornpapillen des Pyrenäenmolches, <i>Euproctus asper</i> (Dugès). Ein Beitrag zur Frage des Homologiebegriffes (Beziehungen zwischen Anlagepotenzen und Enddifferenzierungen). (Mit 5 Figuren im Text.) . . . . .	472
N° 17. Edw. FLÜCKIGER. Untersuchungen über die Temperaturregulation der Ratten bei Sauerstoffmangel. (Mit 4 Abbildungen.)	482
N° 18. F. E. LEHMANN. Konkurrenz- und Schwelleneffekte bei der Realisierung von Körper- und Organgestalten . . . . .	490
N° 19. P. TSCHUMI. Ontogenetische Realisationsstufen der Extremitäten bei <i>Xenopus</i> und die Interpretation phylogenetischer Strahlenreduktionen bei Wirbeltieren. (Mit 4 Textabbildungen.) . . . . .	496
N° 20. E. HADORN und E. STUMM-ZOLLINGER. Untersuchungen zur biochemischen Auswirkung der Mutation „ <i>letal-translucida</i> “ ( <i>ltr</i> ) von <i>Drosophila melanogaster</i> . (Mit 2 Textabbildungen.) . . . . .	506
N° 21. P. S. CHEN. Die Entwicklung des Ursegmentmaterials von <i>Bombinator</i> im Tritonkeim (Transplantationen im Gastrulastadium). (Mit 6 Textabbildungen.) . . . . .	516
N° 22. M. LÜSCHER. Kann die Determination durch eine monomolekulare Reaktion ausgelöst werden? (Mit 4 Textabbildungen.) . . . . .	524
N° 23. Heinz LÜDTKE. Retinomotorik und Adaptationsvorgänge beim Rückenschwimmer ( <i>Notonecta glauca</i> L.). Mit 6 Textabbildungen.) . . . . .	528
N° 24. G. BIRUKOW. Photogeomenotaktische Transpositionen bei <i>Geotrupes silvaticus</i> Panz. Mit 3 Textabbildungen . . . . .	535
N° 25. Etienne WOLFF. Les phénomènes d'induction dans la régénération des planaires d'eau douce. (Avec 3 figures dans le texte.) . . . . .	540

PUBLICATIONS  
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez GEORG & Cie, libraires à Genève.

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1.	SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.50
Fasc. 2.	PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	» 12.50
Fasc. 3.	ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	» 40.—
Fasc. 4.	ISOPODES par J. CARL	» 8.—
Fasc. 5.	PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	» 5.50
Fasc. 6.	INFUSOIRES par E. ANDRÉ	» 18.—
Fasc. 7.	OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	» 18.—
Fasc. 8.	COPÉPODES par M. THIÉBAUD	» 18.—
Fasc. 9.	OPILIONS par R. DE LESSERT	» 11.—
Fasc. 10.	SCORPIONS par R. DE LESSERT	» 3.50
Fasc. 11.	ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	» 36.—
Fasc. 12.	DÉCAPODES par J. CARL	» 11.—
Fasc. 13.	ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	» 11.—
Fasc. 14.	GASTÉROTRICHÉS par G. MONTET	» 18.—
Fasc. 15.	AMPHIPODES par J. CARL	» 12.50
Fasc. 16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	» 17.50
Fasc. 17.	CESTODES par O. FUHRMANN	» 30.—
Fasc. 18.	GASTÉROPODES par G. MERMOD	» 55.—

---

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. DE SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte.

Fr. 7.—

---

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

CATALOGUE ILLUSTRÉ  
DE LA COLLECTION LAMARCK  
appartenant au  
MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1<sup>re</sup> partie. — FOSSILES

1 vol. 4<sup>o</sup> avec 117 planches.

Fr. 300.—

# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD

Conservateur de zoologie et malacologie

et

ÉMILE DOTRENS

Conservateur de zoologie des vertébrés  
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.



GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1953

# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 60. En cours de publication.

	Pages
N° 1. Emile GUYÉNOT et Mathilde DANON. Chromosomes et Ovocytes de Batraciens. Etude cytologique et au microscope électronique. Avec les planches 1 à 6, et 67 figures dans le texte . . . . .	1
N° 2. G. MERMOD. Les Types de la Collection Lamarek au Muséum de Genève. Mollusques vivants, IV. Avec 47 figures dans le texte . . . . .	131
N° 3. Jacques DE BEAUMONT. Le genre <i>Olgia</i> Radoszk. ( <i>Hym. Sphecid.</i> ). Avec 14 figures dans le texte . . . . .	205
N° 4. Robert MATTHEY. Les Chromosomes des Muridae. Révision critique et matériaux nouveaux pour servir à l'histoire de l'évolution chromosomique chez ces rongeurs. Avec les planches 1 à 4 groupant 84 microphotographies, 98 figures et 5 schémas dans le texte . . . . .	225
N° 5. M. THIÉBAUD. Les espèces du groupe du <i>Cyclops strenuus</i> constatées en Suisse. Avec 20 figures dans le texte . . . . .	285
N° 6. Vassili KIORTSIS. Potentialités du territoire patte chez le Triton (adultes, larves, embryons). Avec 38 figures dans le texte . . . . .	301
N° 7. M. EISENTRAUT. Der Winterschlaf, eine Problem der Wärme-regulation . . . . .	411
N° 8. E. FAURÉ-FREMIET. L'hypothèse de la sénescence et les cycles de réorganisation nucléaire chez les Ciliés . . . . .	426
N° 9. R. GEIGY. Die genitale Uebertragung der Rückfallfieber-Spirochaete durch die Zecke <i>Ornithodoros moubata</i> . . . . .	438
N° 10. H. HEDIGER. Vorbemerkungen zum Besuch des neuen Elefantenhauses im Basler Zoologischen Garten . . . . .	439
N° 11. Peter BOPP. Zur Abhängigkeit der Inferioritätsreaktionen vom Sexualzyklus bei weiblichen Cynocephalen. Mit 5 Textabbildungen.) . . . . .	441
N° 12. M. REIFF. Differenzierungen im ökologischen Verhalten bei Wanderrattenpopulationen. (Mit 2 Abbildungen.) . . . . .	447
N° 13. E. DOTRENS. Contribution à la connaissance du Weissfelchen de l'Untersee. (Genre <i>Coregonus</i> , Salmonid.) (Avec 5 figures dans le texte.) . . . . .	452

(Voir suite page 3 de la couverture)

## Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 60.—

Union postale Fr. 65.—

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

# L'action de l'urée sur les compétences cérébrogènes et sensorielles de l'ectoblaste<sup>1</sup>

par

**J. GALLERA (Genève)**

(Institut d'Anatomie Pathologique — Lausanne,  
et Institut d'Anatomie — Genève).

Avec 6 figures dans le texte et 2 tableaux.

## 1. INTRODUCTION

L'ectoblaste n'est susceptible de réagir à l'action de l'inducteur que pendant une période bien déterminée et assez brève de son évolution. Cette réceptivité du feuillet externe, limitée dans le temps, a été dénommée, par WADDINGTON (1938) la « compétence ».

Il est important de connaître les modifications progressives de la réactivité de l'ectoblaste, indépendamment de toutes les influences exercées sur lui par son ambiance embryonnaire. A mon avis la seule méthode qui permette d'étudier directement ce problème est celle employée par HOLTFRETER dans ses investigations de 1938. Il a prélevé des fragments d'ectoblaste ventral de jeunes gastrulas de Triton, puis les a cultivés pendant une période plus ou moins longue en solution saline. Ensuite il a greffé ces fragments sur la voûte archentérique d'autres embryons. Cependant, les greffons de HOLTFRETER étaient petits, adhéraient imparfaitement au substratum et étaient placés à côté du foyer central de l'inducteur,

<sup>1</sup> Ce travail a bénéficié d'un subside du Fonds national suisse de la Recherche scientifique.

plus ou moins latéralement par rapport au névraxe des embryons-hôtes. Dans ces conditions les implantats ne sont pas en état de réaliser toutes leurs possibilités évolutives et, par conséquent, les résultats de HOLTFRETER ne sont qu'approximatifs.

Vu l'importance de l'évolution intrinsèque, et dans une large mesure autonome, de l'ectoblaste dans la morphogénèse — importance qui se révèle plus grande qu'on ne l'avait pensé il y a quelques années — j'ai repris l'étude de ce problème dans une publication récente (1952).

Dans ce travail j'avais mis au point un procédé expérimental qui d'une part dégrade le moins possible les possibilités évolutives des explantats ectoblastiques et, d'autre part, les soumet à une action inductrice puissante et permettant la réalisation de structures variées et hautement organisées. Guidé par les résultats d'expériences préliminaires, j'avais adopté la méthode suivante: Les explantats avaient été prélevés sur de jeunes gastrulas, parvenues exactement au stade d'apparition de l'encoche blastoporale. Les germes avaient été coupés un peu obliquement par rapport au plan frontal et les cupules ventrales avaient été unies deux par deux de telle sorte que, leurs bords s'étant soudés presque instantanément, elles formaient des ballons exclusivement ectoblastiques. Ce procédé, introduit pour éviter des altérations dans la structure de la face interne de l'ectoblaste, s'était révélé efficace. A partir des explantats, cultivés pendant un laps de temps plus ou moins long dans la solution saline de HOLTFRETER, de grands greffons avaient été excisés et implantés sur la tête de jeunes neurulas dont l'ectoblaste céphalique avait été enlevé préalablement. Pour des raisons d'ordre pratique, j'avais utilisé comme hôtes des germes au début de la neurulation, car l'opération et la localisation de greffes sont particulièrement faciles à ce stade évolutif. Mes greffons, grâce à leur grande dimension et à cause de leur emplacement, avaient la possibilité de donner du cerveau et les organes des sens correspondant. Si j'ai choisi des inductions céphaliques c'est qu'elles présentent un objet particulièrement favorable pour l'étude des possibilités évolutives inhérentes au feuillet externe. En fait, les structures neurales observées par HOLTFRETER (1945, 1947) dans ses explantats ectoblastiques exposés à l'action de solution saline à tendances cytolytiques révélaient toujours un caractère nettement prosencéphalique, pourvu que leur différenciation fût suffisante. Ces

expériences et plus tard d'autres encore, surtout celles de YAMADA (1950), avaient déjà laissé prévoir que la différenciation acrocéphalique (DALCQ) représente une réaction primaire et dans un sens la plus simple de l'ectoblaste stimulé. Cette idée a été confirmée, semble-t-il définitivement, par les investigations récentes de NIEUWKOOP (1952).

Les résultats de mes recherches décrites plus haut peuvent se résumer comme suit : la diminution des compétences de l'ectoblaste isolé et cultivé *in vitro* est très lente pendant le laps de temps qui correspond à la gastrulation chez les embryons normaux, embryons-témoins. De plus, cette diminution des compétences est d'ordre plus quantitatif que qualitatif et se traduit selon l'âge du greffon par une certaine réduction des dimensions du cerveau et des organes des sens qui y sont induits. Cependant, cette réduction n'est pas égale pour toutes les parties du cerveau, elle frappe particulièrement sa région infundibulaire et la voûte diencéphalique. L'ectoblaste cultivé *in vitro* au-delà de la gastrulation subit une véritable crise évolutive, exactement à l'âge où l'on voit apparaître l'ébauche neurale sur l'embryon normal. A ce moment les greffons perdent brusquement leurs compétences ophtalmogènes et presque simultanément les neurogènes. La capacité de bâtir l'organe olfactif persiste un peu plus longtemps, mais elle s'éteint à son tour et bientôt l'ectoblaste mis en contact avec l'inducteur ne peut fournir que des organes apparaissant plus tardivement dans le développement normal, soit les balanciers et le stomodaeum.

L'analyse de ces résultats m'a suggéré l'idée que la déperdition progressive de la réactivité de l'ectoblaste vieillissant est dans une certaine mesure conditionnée par la diminution progressive de la perméabilité des cellules ectoblastiques. En fait, les substances morphogénétiquement actives, soit provenant de l'inducteur soit synthétisées sous leur influence au sein de l'ectoblaste, s'y répartissent en champ-gradient dont les dimensions et l'organisation dépendent en premier lieu des propriétés intrinsèques de cet ectoblaste lui-même (NIEUWKOOP, 1952). La diffusion de ces substances étant limitée dans mes greffons âgés, leur concentration s'abaisserait brusquement dans le liseré de l'ectoblaste s'étalant en dehors du territoire préchordal le plus riche en substances inductrices. Par conséquent la plaque cérébrale induite correspondrait tout entière à la région antéro-médiane de la plaque cérébrale normale,

ce qui rendrait parfaitement compte du caractère mal proportionné et déficient des ébauches encéphaliques constituées par mes implantats âgés.

Un essai de vérification expérimentale de cette hypothèse de la modification progressive de la perméabilité de l'ectoblaste — tel est le sujet du travail présent.

Je ne vois qu'un seul moyen d'éprouver le bien-fondé de cette hypothèse : augmenter, dans une série d'expériences, la perméabilité cellulaire de greffons ectoblastiques, et la diminuer dans une autre. Réaliser ce projet d'expériences comporte une difficulté majeure, celle de trouver des substances chimiques capables de modifier d'une façon plus ou moins durable la perméabilité cellulaire sans altérer sensiblement d'autres propriétés des greffons. Il y a cependant une action perméabilisante de l'urée sur la couche corticale de la cellule qui est connu de longue date. Récemment encore FAUTREZ (1951) a démontré que l'exposition d'embryons de grenouille rousse à l'action d'une solution d'urée amène une diffusion remarquable de substances organospécifiques, ordinairement très peu diffusibles. Il est particulièrement frappant que la diffusion de ces substances depuis la corde vers les organes voisins entraîne au sein de ceux-ci la constitution de petits groupes de cellules chordalisées. De plus ces anomalies caractéristiques du développement se sont manifestées chez des embryons qui avaient été transportés de la solution d'urée dans l'eau ordinaire plusieurs heures avant l'apparition de l'ébauche chordale. Ceci prouve que les modifications provoquées par l'urée dans la structure interne de cellules embryonnaires sont relativement durables. Par conséquent, l'emploi de l'urée comme agent perméabilisant l'ectoblaste dans mes investigations s'est imposé tout naturellement et, en fait, l'expérimentation a pleinement confirmé mes prévisions.

Mon choix d'un facteur diminuant la perméabilité de l'ectoblaste s'est révélé moins heureux. C'est une notion classique de cytophysiologie qu'un excès d'ions calcium agit sur la couche superficielle de la cellule en diminuant sa perméabilité. Dans notre seconde série d'expériences j'ai exposé les embryons à l'action d'une solution de la même composition qualitative que celle de HOLT-FRETER mais fortement enrichie en chlorure de calcium. Il va de soi que les embryons-porteurs des greffons ont été élevés dans une solution de HOLT-FRETER non modifiée, car si ce n'était le cas il y

aurait eu des modifications parallèles de l'ectoblaste et de l'inducteur. Les prestations des greffons traités préalablement par une solution enrichie en calcium paraissent être moindres que celles des greffons de contrôle, mais la différence est trop faible pour qu'on puisse en tirer des conclusions sûres. Ce résultat incertain et sur lequel nous ne reviendrons pas est, pourtant, facile à expliquer: les effets de l'excès d'ions calcium sur la structure du cortex sont peu durables et s'effacent complètement après le transfert des embryons dans une solution physiologique normale.

\* \* \*

En terminant cette introduction, je me fais un agréable devoir d'exprimer ma reconnaissance à MM. les professeurs J.-L. NICOD et J.-A. BAUMANN pour l'hospitalité qu'ils m'ont libéralement accordé dans leurs laboratoires et pour les excellents moyens de travail qu'ils ont mis à ma disposition. Ma gratitude s'adresse aussi à la Commission du Fonds national suisse, et en particulier à M. le professeur R. Matthey, pour l'obtention de la subvention qui a rendu possible l'exécution de ce travail.

## 2. MATÉRIEL ET TECHNIQUE

De même que dans mes investigations relatées plus haut, toutes les expériences, dont nous allons nous occuper maintenant, ont été faites sur un Urodèle (*Triturus alpestris*). Cependant, la technique opératoire employée dans mes recherches antérieures s'est révélée inapplicable aux essais de culture d'explantats en solution d'urée. Dans une telle solution les bords des cupules ectoblastiques ne se soudent pas, les explantats se ratatinent et se plient irrégulièrement, de nombreuses cellules se détachent de l'ectoblaste et se dispersent sur le fond du récipient. J'ai été donc forcé de recourir à un procédé moins parfait du point de vue théorique, mais le seul correspondant aux conditions expérimentales imposées par le but poursuivi dans cette étude. Ce ne sont pas des explantats ectoblastiques qui ont été cultivés dans une solution contenant de l'urée, mais des embryons entiers. Ce milieu de culture a été composé de solution de HOLTFRETER et d'une solution d'urée à 1%,

de telle sorte que leur mélange contenait cette dernière à raison de 0,75%<sup>1</sup>. Ce mélange était légèrement acide, son pH étant de 6,35.

Les embryons-donneurs sont colorés *in toto* au bleu de Nil et plongés dans notre solution juste au moment de l'apparition de l'encoche blastoporale. Pour faciliter la pénétration de l'urée, la lèvre dorsale du blastopore est excisée et le blastocèle lavé à l'aide d'une fine pipette. Les expériences d'excision de la jeune lèvre blastoporale, récemment reprises méthodiquement par SCHENK (1951), sont suffisamment nombreuses pour qu'on connaisse les effets de cette intervention chirurgicale: une partie des embryons opérés révèlent une régulation complète, les autres sont atteints de microcéphalie plus ou moins grave. Evidemment, dans mes expériences, l'action de l'urée s'ajoute encore à ces effets. En fait, la gastrulation de nos embryons est plus ou moins retardée et une partie d'entre eux sont atteints d'exogastrulation partielle, généralement légère.

Les germes sont cultivés dans notre solution jusqu'au moment de l'apparition du sillon médian chez les embryons-témoins. (Etant donné l'irrégularité du développement de nos embryons-donneurs, leur âge n'a pu être apprécié que selon l'état évolutif moyen atteint par les embryons-témoins, toujours nombreux.) A ce moment les embryons sont opérés. Chaque opération nécessite trois embryons: un hôte (très jeune neurula), un donneur principal (embryon traité par l'urée), un donneur supplémentaire (neurula âgée colorée au rouge neutre). Ces trois embryons sont transportés dans un cristalliseur dont le fond est couvert d'une couche d'agar et qui contient de la solution de HOLTFRETER additionnée d'un sulfamidé (Elkosine Ciba) dans la proportion de 2 pour mille<sup>2</sup>. Tout l'ectoblaste céphalique de l'embryon-hôte est excisé et à sa place sont implantés deux greffons: en avant et jusqu'au niveau de l'extrémité antérieure de la chorde — le greffon principal prélevé

---

<sup>1</sup> Quelques essais de culture de nos embryons en solution d'urée pure à 1% semblent montrer que l'urée à cette concentration diminue déjà sensiblement les possibilités évolutives des greffons qui, transplantés sur la voûte archentérique de jeunes neurulas, perdent toute possibilité de différenciation.

<sup>2</sup> Cette solution est nettement alcaline, son pH étant de 8,9. Cependant ce milieu alcalin n'altère nullement le développement embryonnaire, comme l'a prouvé la pratique de ces quelques dernières années, l'emploi d'Elkosine étant devenu courant en technique embryologique.

de la face ventrale de l'embryon traité par l'urée, plus postérieurement — le greffon supplémentaire — une large bande d'épiblaste ventral de la neurula âgée et colorée en rouge. Cette dernière intervention est réalisée dans le but de séparer le greffon principal et le névraxe de l'hôte par une large zone épiblastique. En fait, l'épiblaste d'une neurula âgée n'est plus capable de changer la direction de sa différenciation.

Pour faciliter l'adhésion des greffons à leur substratum, adhésion toujours difficile quand il s'agit de l'ectoblaste traité préalablement par l'urée, l'embryon opéré est couvert, pendant une demi-heure environ, d'une mince lame de mica. Ensuite, les opérés (porteurs des greffons) sont transportés dans de nouveaux cristallisoirs contenant une solution fraîche de HOLTFRETER additionnée d'Elkosine. Ils y sont élevés de 9 à 14 jours.

Dans une autre série d'expériences où il s'agit de matériel de comparaison et de contrôle, le greffon principal est prélevé à partir d'embryons normaux, non traités par l'urée. Ces greffons sont excisés à partir d'embryons ayant atteint l'un des trois stades évolutifs suivants: jeune gastrula dont le blastopore est en fer à cheval, gastrula munie de blastopore circulaire, très jeune neurula au stade du sillon médian <sup>1</sup>.

Les embryons sont fixés au Zenker acétique. La coloration vitale au bleu de Nil est maintenue dans le matériel fixé grâce au bain de 2 heures dans une solution d'acide phosphoromolybdénique à 1% et par le passage dans les alcools additionnés du même acide. Les coupes sont posées alternativement sur deux lames porte-objets. Les unes sont déparaffinées et montées directement dans le cedax, les autres sont colorées à l'hémalun et le mélange d'éosine et d'orange.

### 3. RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

Il est logique de commencer l'examen de nos expériences par l'analyse des résultats des greffes de l'épiblaste présomptif normal. De plus, c'est une occasion de comparer les résultats des expé-

---

<sup>1</sup> Il va de soi que le choix du stade évolutif des donneurs employés dans notre première série d'expériences a été dicté par l'analyse des résultats de ces expériences de contrôle.

riences, où nous avons prélevé des greffons à partir d'embryons entiers, avec ceux des expériences d'implantations de fragments de l'ectoblaste cultivé *in vitro*.

Depuis longtemps déjà on a remarqué une certaine différence dans le développement de ces deux genres de greffons (greffons prélevés d'embryons et greffons excisés de l'ectoblaste cultivé *in vitro*). En effet, les modifications de la réactivité de l'ectoblaste vieillissant ont été étudiées par de nombreux auteurs et à l'aide de techniques variées. Rappelons seulement les translocations de territoires ectoblastiques effectuées par LEHMANN (1929), les greffes de la lèvre blastoporale sous l'épiblaste ventral des embryons de plus en plus âgés (MACHEMER, 1932) et, enfin, les recherches déjà mentionnées de HOLTFRETER (1938) qui a examiné le développement des greffons provenant de l'ectoblaste cultivé plus ou moins longtemps *in vitro*. Cependant, la comparaison des résultats obtenus par les auteurs cités, vu les différences de techniques employées, ne peut être poussée très loin. Néanmoins, ces résultats suggéraient qu'un fragment quelconque de l'ectoblaste cultivé hors de l'organisme, en solution saline, garderait plus longtemps ses compétences neurogènes que le même matériel laissé en place, dans son ambiance embryonnaire normale. Ce phénomène s'expliquerait aisément. L'ectoblaste isolé de tout contact avec le chordomésoblaste ne produit qu'un amas cellulaire indifférent; toutes les différenciations du feuillet externe, qu'elles soient nerveuses, ganglionnaires, pigmentaires ou épidermiques, sont le résultat de l'action inductrice exercée par le matériel chordomésoblastique sous-jacent. Par conséquent, la direction du développement de l'ectoblaste ventral est déjà plus ou moins orientée au cours de la gastrulation par l'action exercée sur lui par le mésoblaste latéro-ventral. Or, toute orientation implique déjà une certaine limitation. Le grand mérite des investigations de LEHMANN a été de démontrer qu'un greffon ectoblastique (même s'il est prélevé à partir d'un embryon très jeune — d'une gastrula au blastopore circulaire, par exemple), placé dans une nouvelle position, ne rallie que fort progressivement son nouveau mode de développement. C'est particulièrement frappant quand il s'agit de la cytodifférenciation. Autrement dit, l'organe neural formé aux dépens de l'épiblaste présomptif s'ébauche d'une façon atypique et n'acquiert son organisation normale que petit à petit.

Dans mes expériences, contrairement aux travaux cités plus haut, la technique opératoire de même que la localisation des greffons et leurs dimensions ont été toujours identiques.

Les résultats de mes expériences plus anciennes (greffes de l'ectoblaste cultivé *in vitro*) et des actuelles (greffons prélevés d'embryons entiers) sont rapportés globalement sur le tableau 1.

Si l'on compare les résultats des implantations de ces deux sortes des greffons on constate d'une part une analogie parfaite, en ce qui concerne le caractère et l'allure générale de l'épuisement progressif de compétences de l'ectoblaste greffé, et, d'autre part, une différence nette dans le moment de la manifestation de ce phénomène. Dans les deux cas, l'affaiblissement de la réactivité de l'ectoblaste greffé se manifeste par la réduction des dimensions du cerveau, cette réduction frappe tout d'abord et en premier lieu la région infundibulaire et la voûte diencéphalique, d'où suppression précoce de la constitution de l'infundibulum et la non-formation fréquente

de l'épiphyse. Ensuite, on constate une simplification générale de la structure du cerveau dont la subdivision en vésicules cérébrales secondaires devient de moins en moins accentuée. Enfin, les greffons plus âgés ne peuvent constituer que des amas neuraux de caractère indéfini. Un cas typique de ce genre est illustré par nos figures 1 et 2. Ce sont, faits à l'aide de la chambre claire, des dessins de deux coupes transversales de la larve 229. Le greffon, comme le prouve la présence de grains de bleu de Nil sur les coupes-témoins, a constitué l'épiblaste épaissi de la tête, deux balanciers et un cordon neural plein (voir fig. 1). Un peu plus vers l'arrière on trouve un amas

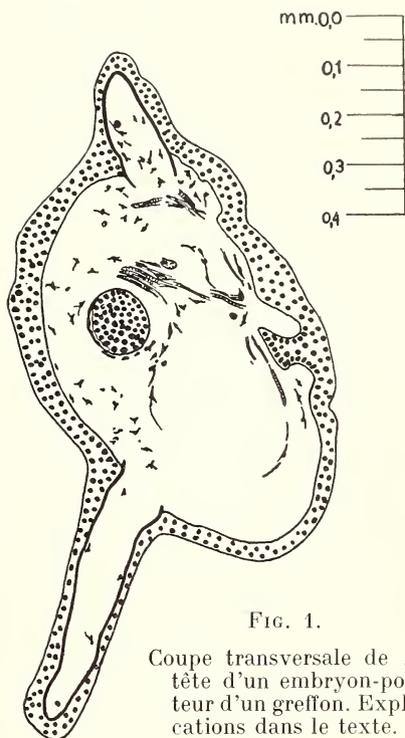


FIG. 1.

Coupe transversale de la tête d'un embryon-porteur d'un greffon. Explications dans le texte.

TABLEAU 4.

	Expériences de 1952 (greffes de l'ectoblaste cultivé <i>in vitro</i> )			Expériences actuelles (Greffons prélevés d'embryons entiers)		
	Stades d'embryons-témoins au moment de l'implantation du greffon)			Stade du donneur au moment du prélèvement du greffon		
	Petit blastopore circulaire	Sillon médian	Liseré pigmenté	Blastopore en fer à cheval	Blastopore circulaire	Sillon médian
<b>Nombre d'embryons opérés:</b>	<b>12</b>	<b>21</b>	<b>8</b>	<b>28</b>	<b>16</b>	<b>20</b>
Structures neurales . . . . .	12 (100%)	16 (76,1%)	4 (50%)	28 (100%)	11 (68,7%)	1 (5%)
Prosencéphale . . . . .	12 (100%)	11 (52,3%)	1 (12,5%)	28 (100%)	9 (56,2%)	
Paraphyse . . . . .	12 (100%)	10 (47,6%)	1 (12,5%)	27 (96,4%)	7 (43,7%)	
Epiphyse . . . . .	5 (41,6%)	3 (14,2%)		16 (57,1%)	4 (25%)	
Infundibulum . . . . .	2 (16,6%)			5 (17,8%)		
Mésencéphale . . . . .	12 (100%)	8 (38%)	1 (12,5%)	27 (96,4%)	9 (56,2%)	
Organe olfactif . . . . .	12 (100%)	17 (80,9%)	3 (37,5%)	28 (100%)	10 (62,5%)	
Organe visuel . . . . .	12 (100%)	11 (52,3%)		28 (100%)	9 (56,2%)	

composé de neuroblastes au centre et d'un manteau névroglie, amas que nous voyons à un plus grand grossissement sur la figure 2. Il est creusé d'une petite cavité excentrique et de sa face ventrale émergent deux exeroissances (ébauches de nerfs ?) dont la gauche contient de nombreux lemnoblastes. (La petite sphérule fortement pigmentée qu'on voit en haut de notre dessin représente un nodule épithélial.)

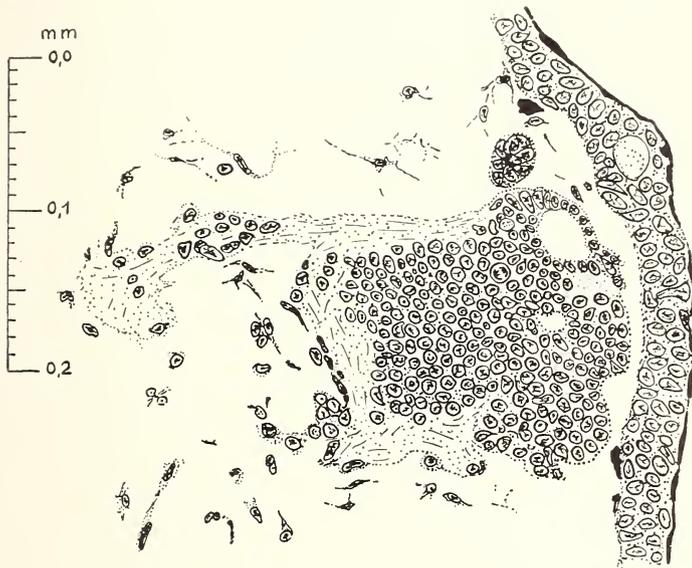


FIG. 2.

Même embryon que sur la figure 1.  
Coupe plus postérieure.

Quant aux organes des sens, les ébauches oculaires sont les premières touchées. Grâce à la réduction progressive de la région infundibulaire du cerveau, les yeux communiquent largement entre eux et avec la cavité cérébrale. Dans les greffons plus âgés ils ne se forment même plus. La capacité de bâtir un organe olfactif persiste au moins aussi longtemps que celle de fournir des structures neurales.

Bien que la nature de la diminution de la réactivité de l'ectoblaste vieillissant soit la même dans nos deux catégories d'expériences, elle se manifeste remarquablement plus tôt dans les greffons prélevés d'embryons entiers que dans les greffons excisés d'ectoblaste cultivé *in vitro*. Pour ces derniers, l'affaiblissement des com-

pétences cérébrogènes et sensorielles est à peine perceptible dans les greffons implantés au moment où les embryons-témoins ont atteint le stade de la gastrula munie d'un blastopore circulaire, tandis que 30% environ des greffons prélevés des embryons du même âge ne peuvent plus bâtir ni un organe neural ni des ébauches oculaires et olfactives. De 20 implantats prélevés d'embryons au début de la neurulation (stade du sillon médian) un seul (larve 229) a pu constituer un rudiment neural; en revanche la plupart des greffons excisés de l'ectoblaste cultivé *in vitro* et ayant atteint cet âge ont encore fourni des structures cérébrales hautement organisées et accompagnées d'organes des sens correspondants.

*Greffes de l'épiblaste ventral des embryons traités par l'urée.*

Tous les implantats sont excisés de la face ventrale des donneurs un peu en arrière de l'ébauche hépatique future. L'opération est faite exactement au moment où chez les témoins débute la neurulation (blastopore en pertuis ou linéaire, sillon médian bien prononcé, liseré pigmenté pas encore formé, plaque neurale pas visible extérieurement). Comme l'ont démontré les expériences décrites plus haut, chez l'embryon normal à ce stade évolutif, l'épiblaste ventral a déjà perdu définitivement ses compétences sensorielles et cérébrogènes. Afin de répondre à l'objection éventuelle que l'état évolutif de nos embryons traités par l'urée ne peut être comparé à celui des embryons normaux du même âge (à cause d'un certain retard de la gastrulation et de l'excision précoce de la lèvre blastoporale), insistons dès à présent sur le fait que l'excision de la lèvre blastoporale porte exclusivement sur le matériel chordomésoblastique dorsal. Donc l'épiblaste prélevé est déjà dans l'embryon doublé de mésoblaste ventral. D'ailleurs, cet ectoblaste est sensiblement plus mince que celui d'une gastrula et de plus l'extensibilité de nos greffons prouve que cet ectoblaste est déjà modifié dans sa structure interne sous l'influence du mésoblaste ventral, ce qui est le seul facteur vraiment important pour l'interprétation exacte des résultats obtenus.

Les résultats individuels de 23 transplantations de ce type sont groupés dans le tableau 2<sup>1</sup>.

---

<sup>1</sup> Les embryons, après avoir été examinés microscopiquement, ont été numérotés à nouveau pour simplifier l'exposé.

TABEAU 21.

Structures fournies par le greffon	Numéro																						
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Proscéphale . . . . .	+	×	×	×	+	×	×	+	+	+	×	+	+	×	+	×	+	+	+	+			
Paraphyse . . . . .	+	×	×	+	+	×	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			
Epiphyse . . . . .	+	×	×	+	+	×	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			
Infundibulum . . . . .	+	×	×	+	+	×	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			
Mésencéphale . . . . .	+	×	×	+	+	×	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			
Placodes olfactives . . . . .	2	2	1	2	3	3	2	2	2	2	1	4	2	2	2	2	2	2	3	1			
fusionnées . . . . .	+	×	+	+	+	+	+	+	+	+	+	×	+	+	+	+	+	×	+	+			
Structures optiques . . . . .	+	×	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			
Yeux séparés . . . . .	+	×	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			
Ebauche commune . . . . .	+	×	+	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×			
Cristallins . . . . .	2		3	2	2		1	6	2	1		3	1	2	1	1	2	2	1				

1 + = présence de l'ébauche.      × = différenciation de l'ébauche.

Ce tableau exige quelques commentaires et tout d'abord en ce qui concerne les yeux. Sous la rubrique « Ebauche commune » j'ai groupé aussi bien les cas où les cupules optiques communiquent directement entre elles que ceux où il ne s'est constitué qu'une seule ébauche mais qui révèle par sa position et structure une nette symétrie bilatérale. Les structures neurales fournies par nos greffons 17 et 20 sont extrêmement simplifiées — le premier greffon n'a formé qu'une petite vésicule, le second n'a donné qu'un simple nodule neural. Cependant, la présence des placodes olfactives dans les deux cas et d'une ébauche oculaire, si imparfaite soit-elle, chez l'embryon 17 permet de reconnaître dans ces structures neurales les rudiments du prosencéphale normal. Il reste à mentionner que les structures énumérées dans le tableau n'englobent pas toutes les prestations de nos greffons. Ceux-ci ont encore donné de l'épiblaste céphalique, des balanciers dont le nombre dépasse fréquemment la norme, et du stomodaeum. Dans quelques cas où les greffons s'étalent plus loin vers l'arrière qu'on ne l'a voulu, ils fournissent du rhombencéphale et des otocystes. Ce qui frappe, enfin, dans notre tableau, c'est la grande variabilité des résultats individuels: quelques-uns des greffons ont constitué du cerveau et des organes des sens hautement évolués, en revanche dans trois cas (21, 22, 23) les implantats n'ont fourni que de l'épiblaste céphalique et des balanciers. Cette variabilité des résultats s'explique surtout par le fait que l'âge des donneurs n'a pu être apprécié qu'approximativement, selon le stade évolutif atteint par les embryons-témoins. Il va de soi que les écarts d'âge de nos greffons doivent être plus ou moins symétriques, autrement dit: certains de ces greffons ont été plus jeunes et d'autres plus âgés qu'on ne l'a voulu. Il nous faut donc considérer comme résultat de base la formation du cerveau de dimensions réduites et de structure simplifiée, sans individualisation des vésicules cérébrales secondaires, et ne comprenant ni infundibulum ni épiphyse. En revanche les placodes olfactives et les yeux sont induits, mais les compétences ophtalmogènes de l'ectoblaste étant déjà diminuées, les cupules optiques sont le plus souvent fusionnées.

Avant d'aborder l'analyse détaillée des structures neurales et sensorielles réalisées dans nos greffons, comparons le résultat global de ces expériences avec celui des transplantations d'ectoblaste du même âge mais excisé d'embryons élevés dans des condi-

tions normales. A cet âge, comme on s'en souvient, les possibilités organoformatrices de l'ectoblaste ventral normal sont déjà presque complètement épuisées. Nos greffons, à l'exception d'un seul (20 expériences) qui a constitué deux nodules neuraux de caractère indéfini, n'ont fourni que de l'épiblaste banal et des balanciers. Au contraire, lorsque nous transplantons de l'ectoblaste traité par l'urée un tel résultat n'est qu'une prestation minimale de cet ectoblaste traité, prestation réalisée dans trois cas seulement. Les vingt autres greffons ont tous fourni au moins un rudiment neural, quelquefois un cerveau hautement organisé, et des placodes olfactives. La plupart de nos greffons ont encore bâti un organe visuel plus ou moins complètement développé. Entre le mode de réaction de l'ectoblaste normal et celui de l'ectoblaste traité par l'urée il y a donc une différence extrêmement nette, dépassant les marges d'erreur possible. Il faut en conclure qu'effectivement l'action de l'urée retarde considérablement la déperdition progressive et inévitable des compétences neurogènes et sensorielles de l'ectoblaste vieillissant.

L'examen microscopique de nos embryons a encore révélé que l'organisation des structures induites dans nos greffons traités par l'urée est tout à fait comparable à celle des structures correspondantes réalisées dans les greffons prélevés soit d'ectoblaste cultivé *in vitro* soit d'embryons entiers. La seule différence réside en ce que les ébauches oculaires constituées par les greffons traités à l'urée sont fréquemment trop volumineuses par rapport au cerveau qui lui, au contraire, est de taille fort réduite. Ceci semble indiquer que dans ces greffons les compétences ophtalmogènes ont été particulièrement bien maintenues. Notons encore que dans un cas (embryon 8) nous avons observé l'apparition inattendue de 6 cristallins. Bien qu'unique cette observation nous paraît significative. En fait, il s'agit ici d'une réaction excessive de l'épiblaste issu de notre greffon à l'action inductrice secondaire provenant de l'ébauche optique.

Le lecteur trouvera dans ma publication antérieure l'analyse détaillée des particularités de l'organisation des structures induites dans l'ectoblaste vieillissant et la discussion de la signification théorique de ces particularités. Dans ce travail ne seront décrits que deux cas: l'expérience 3, où nous avons obtenu la formation de cerveau et d'organes des sens particulièrement évolués, et

l'expérience 8, où le greffon a constitué les six cristallins déjà mentionnés.

La figure 3 montre la reconstruction graphique des structures induites dans le greffon 3, les contours de ces structures étant projetés sur le plan frontal. La figure 4 reproduit la coupe transversale de la tête de notre larve (le niveau de la section étant indiqué par deux flèches sur notre reconstruction).

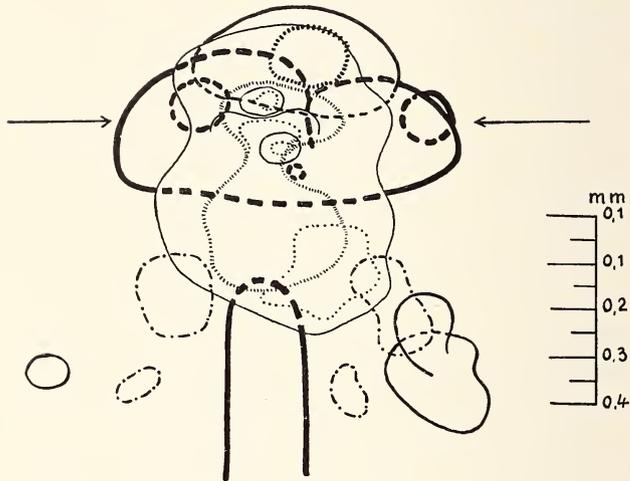


FIG. 3.

Reconstruction graphique des structures induites dans le greffon 3. Les contours de ces structures sont projetés sur le plan frontal. Le complexe cérébro-sensoriel est représenté du côté dorsal, les structures vues par transparence — en traits interrompus. Les contours du cerveau — en traits minces, ceux de la placode olfactive et des otocystes — en traits d'épaisseur moyenne. L'ébauche oculaire et la corde de l'hôte sont représentées par des gros traits, les masses ganglionnaires — par les traits interrompus-pointillés. Les contours des cavités dans les ébauches sont hachurés ou pointillés.

Le greffon, s'étalant plus vers l'arrière que d'ordinaire, a constitué en plus du prosencéphale une bonne partie du rhombencéphale et les deux otocystes, d'ailleurs de taille fort réduite. Le télencéphale rudimentaire est représenté par une très petite vésicule qui communique en avant et en arrière avec le « troisième ventricule ». Les deux ventricules latéraux ne se sont pas individualisés. La parapyse et l'épiphyse sont bien constituées. « Le quatrième ventricule » est de forme à peu près normale, cependant sa voûte est excessivement épaisse et creusée d'une étroite fente (en pointillé

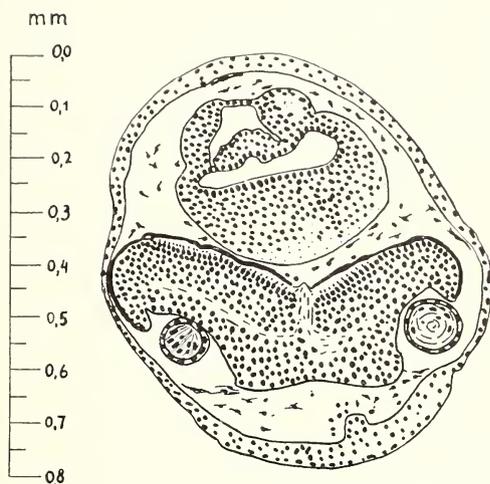


FIG. 4.

Coupe transversale de la tête de la larve 3 pratiquée au niveau indiqué par deux flèches sur la figure précédente.

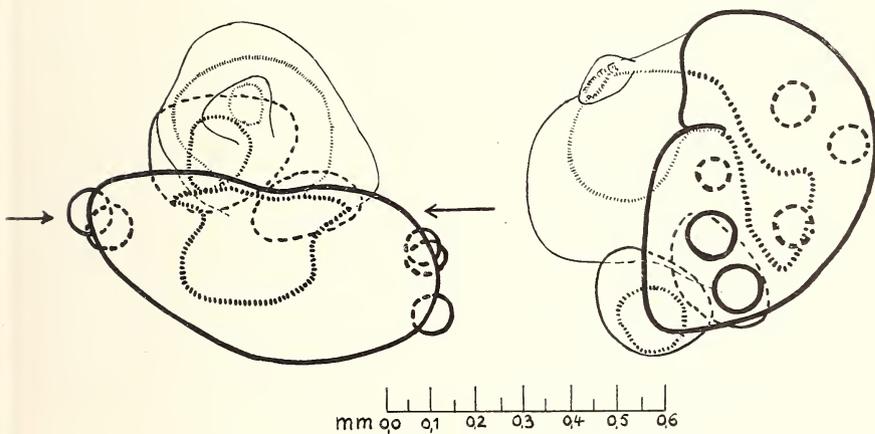


FIG. 5.

Reconstruction graphique des structures induites dans le greffon 8. A gauche — une projection sur le plan frontal, à droite — sur le plan sagittal. Diverses structures sont représentées par les mêmes traits que sur la figure 3.

sur la reconstruction). Il ne s'est formé qu'une seule, mais grande et typique, placode olfactive. Les yeux sont bien développés, cependant les deux rétines sont fusionnées ventralement et reliées au cerveau par un seul pédicule optique. Les cristallins situés dans le creux de deux cupules optiques (voir fig. 4) sont bien organisés; plus caudalement et sous la ligne de fusion des deux rétines se trouve encore un petit nodule d'aspect cristallinien (cristalloïde).

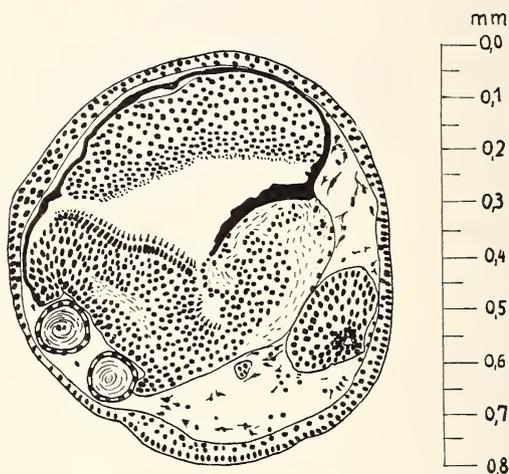


FIG. 6.

Coupe transversale de la tête de la larve 8 pratiquée au niveau indiqué par deux flèches sur la reconstruction.

Il est à remarquer que les dimensions de l'organe visuel sont nettement trop grandes par rapport au prosencéphale (l'étranglement de la cavité centrale du cerveau correspond au mésencéphale).

Les structures induites dans le greffon 8 sont illustrées sur nos figures 5 et 6. La première représente deux reconstructions graphiques (à gauche, les structures reproduites sont projetées sur le plan frontal, à droite sur le plan sagittal). La seconde reproduit une coupe transversale, pratiquée au niveau indiqué par deux flèches sur la reconstruction.

Le cerveau est limité au prosencéphale de taille réduite et de structure simplifiée. Il affecte la forme d'une simple vésicule munie de la paraphyse typique. La paroi de cette vésicule cérébrale se continue directement dans le feuillet visuel de la rétine d'une énorme ébauche oculaire. La cavité centrale de cette ébauche ne

représente qu'un diverticule de la cavité cérébrale. Sur la figure 6 nous voyons à droite et en bas la partie postérieure de la paroi cérébrale. En haut elle est couverte par le feuillet pigmenté de la rétine et à gauche elle se continue dans le feuillet visuel. La rétine ébauche de deux côtés de la tête de la larve deux cupules optiques rudimentaires. Sur la figure 6 nous voyons celle de gauche, elle contient deux cristallins typiques. La position de quatre autres cristallins est indiquée sur la reconstruction. Les deux placodes olfactives sont très inégalement développées; la gauche, située plus en avant, est grande et creusée d'une fossette typique, la droite, plus postérieure, est rudimentaire.

#### 4. CONCLUSIONS

1. Si l'on considère d'une part les structures induites dans des greffons ectoblastiques prélevés d'embryons entiers de plus en plus âgés et d'autre part les structures réalisées dans des greffons excisés de l'ectoblaste cultivé *in vitro*, en solution de HOLTFRETER, il apparait que les compétences neurogènes et sensorielles disparaissent plus rapidement dans l'ectoblaste laissé en place, sur l'embryon entier, que dans l'ectoblaste soustrait dès le début de la gastrulation aux influences provenant d'autres ébauches embryonnaires.

2. Les transplantats prélevés au début de la neurulation d'embryons élevés dans des conditions normales ne peuvent plus construire ni du cerveau ni des organes des sens. Par contre, les greffons du même âge excisés d'embryons cultivés durant toute la gastrulation dans la solution de HOLTFRETER additionnée d'urée sont eux encore capables de bâtir un cerveau plus ou moins bien développé et les organes des sens correspondants. Il faut en conclure que la plus grande réactivité de l'ectoblaste traité par l'urée au stimulus inducteur est due à l'action de l'urée.

3. L'organisation des structures neurales et sensorielles induites dans l'ectoblaste vieillissant, qu'il soit cultivé *in vitro* avant l'implantation, excisé d'embryons normaux ou bien traité par l'urée, n'est pas sensiblement différente. Cependant, les ébauches oculaires induites dans l'ectoblaste traité par l'urée sont souvent nettement trop volumineuses par rapport au prosencéphale constitué par les mêmes greffons.

4. Dans une publication antérieure j'ai avancé quelques arguments en faveur de l'idée que la diminution dans le temps des compétences de l'ectoblaste vieillissant est le résultat d'une diminution progressive de sa perméabilité aux substances inductrices. Etant donné que l'action perméabilisante de l'urée sur la couche corticale de la cellule en général et de la cellule embryonnaire en particulier est connue de longue date, je puis affirmer que les expériences relatées dans ce travail ont pleinement confirmé l'hypothèse émise dans mon travail précédent.

Cependant, loin de moi l'idée que l'évolution intrinsèque du feuillet externe se ramène entièrement à ce phénomène simple. Au contraire, je crois fermement qu'il s'agit ici d'un processus complexe dont je n'aurais saisi qu'une seule manifestation.

#### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1951. FAUTREZ, J. *L'action de l'urée sur le développement embryonnaire de Rana temporaria*. Arch. de Biol. 62, 195.
1952. GALLERA, J. *Inductions céphaliques dans l'ectoblaste vieillissant (Triturus alpestris)*. Roux' Arch. f. Entw. mech. 146, 21.
1938. HOLTFFRETER, J. *Veränderungen der Reaktionsweise im alternden isolierten Gastrulaektoderm*. Roux's Arch. f. Entw. mech. 138, 163.
1944. — *Neural differentiation of ectoderm through exposure to saline solution*. J. Exp. Zool. 95, 307.
1945. — *Neuralization and epidermization of Gastrula ectoderm*. J. Exp. Zool. 98, 161.
1947. — *Neural induction in explants which have passed through a sublethal cytolysis*. J. Exp. Zool. 106, 197.
1929. LEHMANN, F. E. *Die Entwicklung des Anlagenmusters im Ektoderm der Tritongastrula*. Roux' Arch. f. Entw. mech. 117, 312.
1932. MACHEMER, H. *Experimentelle Untersuchungen über die Induktionsleistungen der oberen Urmundlippe in älteren Urodelenkeimen*. Roux' Arch. f. Entw. mech. 126, 391.
1952. NIEUWKOOP, P. D. *Activation and organization of the central nervous system in Amphibians*. J. Exp. Zool. 120, 1.
1951. SCHENK, R. *Über Defektoperationen an der dorsalen Urmundlippe junger Gastrulae von Triton alpestris*. Rev. Suisse de Zool. 58, 529.
1950. YAMADA, T. *Regional differentiation of the isolated ectoderm of the Triturus gastrula induced through a protein extract*. Embryologia. 1, 1.

# Les Entomostracés de la Vieille-Thièle à Meienried et des environs de Bienne

par

**M. THIÉBAUD**

(Bienne)

Avec 53 figures dans le texte.

## TABLE DES MATIÈRES

### *Première partie.*

	Pages
LES ENTOMOSTRACÉS DE LA VIEILLE THIÈLE A MEIENRIED.	
1. Introduction . . . . .	568
2. Cladocères . . . . .	571
3. Copépodes . . . . .	573
4. Ostracodes . . . . .	573
5. Autres crustacés . . . . .	574
6. Remarques sur quelques espèces:	
<i>a)</i> Cladocères . . . . .	574
<i>b)</i> Copépodes . . . . .	585
7. Reproduction des cladocères . . . . .	599
8. Reproduction des copépodes . . . . .	601
9. Fréquence des diverses espèces d'Entomostracés de la Vieille Thièle à Meienried . . . . .	601
10. Caractéristique de la faune entomostracéenne de cette station . . . . .	602

*Deuxième partie.*

## ENTOMOSTRACÉS DES ENVIRONS DE BIENNE.

1. Vieille Aar près de Meienried . . . . .	604
2. Autres stations étudiées . . . . .	605
3. Liste et répartition des espèces trouvées . . . . .	607
4. Faune entomostracéenne des environs de Bienne comparée à celle du canton de Neuchâtel . . . . .	612
Liste des ouvrages cités dans ce travail . . . . .	613

*PREMIÈRE PARTIE*

## 1. INTRODUCTION

**LES ENTOMOSTRACÉS DE LA VIEILLE-THIÈLE  
A MEIENRIED**

Avant la correction des eaux du Jura, la Thièle, à sa sortie du lac de Bienne, faisait de nombreux méandres jusqu'à sa jonction avec l'Aar, à Meienried. Le canal Nidau-Buren a emprunté, en suivant un tracé plus rectiligne, le lit de la rivière, coupant ci et là, quelques-uns des méandres qui, depuis, se sont transformés en prairies marécageuses inondées aux hautes eaux. Cependant, le plus étendu de ces méandres, vers le hameau seelandais de *Meienried*, s'est conservé en se transformant en un étang irrégulier en forme d'arc de cercle, bordé sur sa rive sud d'un assez haut talus de cailloutis de la basse terrasse postglaciaire, située à l'altitude de 435 mètres. Approximativement, sa longueur est de 750 mètres, sa plus grande largeur, vers Meienried, 300 mètres, tandis que vers son extrémité occidentale elle est de 70 mètres. Aux hautes eaux la surface de l'étang est de 8-9 hectares mais aux basses eaux plusieurs îles apparaissent dans la partie la plus large, diminuant notablement la surface de l'eau.

Une riche végétation s'est établie en bordure de l'étang et empiète, d'année en année, sur le domaine des eaux libres. Ce sont des touffes de phragmites, de joncs, des carex de grande taille qui,

par l'enchevêtrement de leurs racines, de leurs rejets et de leurs rhizomes, contribuent à ce comblement. Le niveau de l'eau est du reste très variable, correspondant à celui du canal de l'Aar et de la nappe phréatique de cette grande plaine d'alluvion. En certaines époques, toute la prairie marécageuse qui entoure l'étang est inondée.

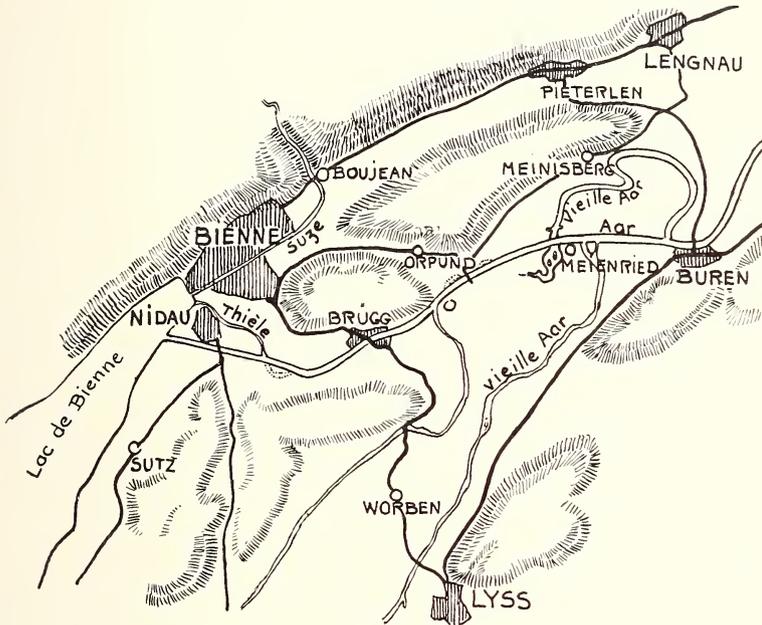


FIG. 1.

Carte de la région Bienna-Büren, montrant le canal Nidau-Büren, la Vieille Aar et la Vieille Thièle.

L'étang communique avec l'Aar par un petit canal situé à son extrémité nord-orientale, vers Meienried. Il y a une vingtaine d'années, en mai, les eaux de ce petit canal se couvraient des fleurs roses, très serrées, de l'*Hottonia palustris*, qu'un curage du fossé a malheureusement fait disparaître. En 1953 cette espèce est réapparue en deux stations de l'étang.

Cette station est des plus intéressantes. Quantité d'oiseaux aquatiques y nichent ou s'y installent temporairement lors des migrations. Dans une forêt voisine se trouve une héronnière très prospère. C'est du reste une réserve cantonale pour les oiseaux.

Au point de vue botanique c'est une des dernières stations suisses de plantes aquatiques encore intactes et où se trouvent bien des raretés. J'y ai constaté les espèces intéressantes suivantes:

a) Dans l'étang même:

*Hippuris vulgaris.*  
*Myriophyllum verticillatum.*  
*Najas minor.*  
 Plusieurs espèces de Potamots.  
*Nuphar luteum.*  
*Nymphaea alba.*  
*Hottonia palustris.*  
*Sagittaria sagittifolia.*  
*Alisma plantago-aquatica.*  
*Scium latifolium.*

*Rumex Hydrolapathum*, belle station sur la rive sud occidentale, avec feuilles de 1 mètre de longueur.

Dans un diverticule vers l'ouest, parmi les Potamots, quelques rares *Sparganium minimum*, dressant au-dessus de l'eau leur petit épi de fleurs blanches. Et partout la grande corolle jaune de *Ranunculus lingua* et celle des *Iris pseudacorus*.

b) Dans la prairie marécageuse:

*Leucojum aestivum*. Cette grande nivéole, qui pousse à l'abri des saules, devenait de plus en plus rare, mais en mai 1952 elle a fleuri abondamment, par centaines de tiges portant de 3 à 6 fleurs. *Lathyrus paluster* est aussi assez abondante. *Achillea ptarmica*, *Rorippa amphibia*, *Epipactis palustris*, *Senecio paludosus*, *Euphorbia palustris* en fortes touffes, *Allium angulosum*, très abondant en juillet, *Orchis palustris*, *Gratiola officinalis*, *Scutellaria galericulata* et, dans les endroits inondés, *Ophioglossum vulgatum*, sont les espèces les plus intéressantes.

Une étude plus complète, due à M. BERGER, instituteur à Bienne et grand connaisseur de la flore aquatique de tout le Seeland, va paraître sous peu. (E. BERGER, *Der Naturschutzgebiet Meienried*.)

Une monographie complète de cette intéressante station devrait être faite sur le modèle de celles qu'a publiées, ces dernières années,

M. G. VON BÜREN, professeur à Berne, sur divers petits lacs du Mittelland bernois, le *Geistsee* et le *Burgäschisee*, entre autres. Les conditions physiques et chimiques du milieu y sont analysées d'une manière très précise. Dans mes recherches, si je me suis borné seulement à l'étude des *Entomostracés*, j'ai cependant constaté la présence de nombreux rotateurs, hydracarines, mollusques et larves d'insectes et je suis convaincu que, dans ces groupes aussi, il y aurait encore d'intéressantes découvertes à faire. Une étude de ce genre aurait en outre l'avantage d'attirer l'attention des autorités responsables qui, lors des travaux préliminaires pour une seconde correction des eaux du Jura, pourraient engager les auteurs des projets à trouver une solution qui permette le maintien, dans son intégrité actuelle, de cette intéressante station qui disparaîtrait si le niveau des eaux venait à être par trop abaissé. C'est une question qui mérite l'appui de la Commission bernoise pour la protection de la nature.

Voici maintenant les résultats que m'ont donné les dix-huit pêches, faites depuis la rive, aux dates suivantes:

9 octobre 1923	13 août 1929	7 avril 1936
19 avril 1924	24 octobre 1929	9 octobre 1936
31 mai 1924	14 juillet 1930	14 avril 1941
13 octobre 1924	9 avril 1931	22 juillet 1942
10 octobre 1928	3 août 1931	20 février 1943
19 avril 1929	15 avril 1933	et 14 janvier 1944

Dans les listes qui suivent les fréquences indiquent dans combien de pêches, sur un total de dix-huit, chaque espèce a été trouvée.

## 2. CLADOCÈRES

	Fréquences
1. <i>Sida crystallina</i> (O. F. M.) . . . . .	7
2. <i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Liévin) . . . . .	3
3. <i>Daphnia pulex</i> (De Geer) . . . . .	1
4. <i>Daphnia longispina</i> var. <i>rosea</i> (Sars) . . . . .	1
5. <i>Daphnia longispina</i> var. <i>leydigi</i> (Hellich) . . . . .	6
6. <i>Scapholeberis mucronata</i> (O. F. M.) . . . . .	8
7. <i>Ceriodaphnia reticulata</i> (Jurine) . . . . .	5

	Fréquences
8. <i>Ceriodaphnia reticulata</i> var. <i>kurzii</i> (Stingelin) . . . . .	2
9. <i>Ceriodaphnia megops</i> (Sars) . . . . .	4
10. <i>Ceriodaphnia pulchella</i> (Sars) . . . . .	4
11. <i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (O. F. M.) . . . . .	4
12. <i>Ceriodaphnia quadrangula</i> var. <i>hamata</i> . . . . .	10
13. <i>Ceriodaphnia laticaudata</i> . P.-E. Müller . . . . .	8
14. <i>Ceriodaphnia rotunda</i> . G. O. Sars . . . . .	1
15. <i>Simocephalus vetulus</i> (O. F. M.) . . . . .	18
16. <i>Simocephalus serrulatus</i> (Koch) . . . . .	1
17. <i>Bosmina longirostris</i> O. F. M. forma <i>cornuta</i> (Jurine)	2
18. <i>Lathonura rectirostris</i> (O. F. M.) . . . . .	8
19. <i>Ilyocryptus sordidus</i> (Liévin) . . . . .	6
20. <i>Ilyocryptus agilis</i> (Kurz) . . . . .	1
21. <i>Eurycercus lamellatus</i> (O. F. M.) . . . . .	11
22. <i>Acroperus harpae</i> Baird . . . . .	16
23. <i>Acroperus harpae</i> var. <i>frigida</i> Ekman . . . . .	1
24. <i>Acroperus angustatus</i> Sars . . . . .	3
25. <i>Alona quadrangularis</i> (O. F. M.) . . . . .	8
26. <i>Alona affinis</i> (Leydig) . . . . .	10
27. <i>Alona costata</i> Sars . . . . .	1
28. <i>Alona tenuicaudis</i> Sars . . . . .	3
29. <i>Alona guttata</i> Sars . . . . .	4
30. <i>Alona guttata</i> var. <i>tuberculata</i> . . . . .	5
31. <i>Alona rectangula</i> Sars . . . . .	9
32. <i>Kurzia latissima</i> (Kurz) . . . . .	3
33. <i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer, S.) . . . . .	14
34. <i>Alonella excisa</i> (Fischer, S.) . . . . .	3
35. <i>Alonella exigua</i> (Lilljebord) . . . . .	8
36. <i>Alonella nana</i> (Baird) . . . . .	11
37. <i>Peracantha truncata</i> (O. F. M.) . . . . .	14
38. <i>Pleuroxus laevis</i> Sars . . . . .	5
39. <i>Pleuroxus trigonellus</i> (O. F. M.) . . . . .	11
40. <i>Pleuroxus aduncus</i> (Jurine) . . . . .	2
41. <i>Pleuroxus uncinatus</i> Baird . . . . .	1
42. <i>Chydorus globosus</i> Baird . . . . .	14
43. <i>Chydorus sphaericus</i> (O. F. M.) . . . . .	14
44. <i>Chydorus ovalis</i> Kurz (?) . . . . .	1
45. <i>Polyphemus pediculus</i> (Linné) . . . . .	1

## 3. COPÉPODES

	Fréquences
1. <i>Eudiaptomus gracilis</i> Sars . . . . .	16
2. <i>Macrocyclus fuscus</i> Jurine . . . . .	17
3. <i>Macrocyclus albidus</i> Jurine . . . . .	17
4. <i>Cyclops (Eucyclops) varius</i> Lilljeborg var. <i>brachyurus</i> et <i>proximus</i> . . . . .	17
5. <i>Cyclops (Eucyclops) denticulatus</i> A. Graeter . . . . .	7
6. <i>Cyclops (Eucyclops) macruroides</i> Lilljeborg . . . . .	2
7. <i>Paracyclops affinis</i> Sars . . . . .	10
8. <i>Paracyclops fimbriatus</i> Fischer . . . . .	2
9. <i>Ectocyclus phaleratus</i> Koch . . . . .	10
10. <i>Cyclops (Mesocyclus) leuckarti</i> Claus f. <i>typica</i> . . . . .	16
11. <i>Cyclops (Thermocyclus) dybowski</i> Lande . . . . .	10
12. <i>Cyclops strenuus</i> Fischer var. <i>landei</i> Kozminski . . . . .	8
13. <i>Cyclops (Megacyclops) viridis</i> Jurine . . . . .	11
14. <i>Cyclops (Megacyclops) gigas</i> Claus . . . . .	1
15. <i>Cyclops (Acanthocyclus) vernalis</i> Fischer . . . . .	12
16. <i>Cyclops (Acanthocyclus) robustus</i> Sars . . . . .	1
17. <i>Cyclops (Diacyclops) bicuspidatus</i> Claus . . . . .	2
18. <i>Cyclops (Microcyclus) bicolor</i> Sars . . . . .	13
19. <i>Cyclops (Microcyclus) rubellus</i> f. <i>minor</i> Lilljeborg . . . . .	1
20. <i>Cyclops (Microcyclus) varicans</i> Sars . . . . .	5
21. <i>Canthocamptus staphilinus</i> Jurine . . . . .	18
22. <i>Canthocamptus staphilinus</i> Jurine var. <i>thallwitzi</i> Kessler . . . . .	2
23. <i>Canthocamptus microstaphilinus</i> Wolf . . . . .	6
24. <i>Canthocamptus (Bryocamptus) minutus</i> Claus . . . . .	2
25. <i>Canthocamptus (Bryocamptus) vejrowski</i> Mrazek . . . . .	4
26. <i>Attheyella crassa</i> Sars . . . . .	1
27. <i>Attheyella (Brehmiella) northumbrica</i> Brady . . . . .	1
28. <i>Argulus foliaceus</i> L. . . . .	1

## 4. OSTRACODES

1. <i>Notodromas monacha</i> O. F. M. . . . .	2
2. <i>Dolerocypris fasciata</i> O. F. M. . . . .	1

	Fréquence
3. <i>Herpetocypris reptans</i> Baird . . . . .	1
4. <i>Cypridopsis vidua</i> O. F. M. . . . .	8
5. <i>Cyclocypris laevis</i> O. F. M. . . . .	5
6. <i>Cypris exculpta</i> Fischer . . . . .	2
7. <i>Cypria ophthalmica</i> Jurine . . . . .	9

## 5. AUTRES CRUSTACÉS

<i>Asellus aquaticus</i> L. . . . .	2
-------------------------------------	---

## 6. REMARQUES SUR QUELQUES ESPÈCES

### a) CLADOCÈRES

*Sida crystallina* O. F. M. Présente dans 7 pêches, de mai à octobre, ♂ en octobre.

*Diaphanosoma brachyurum* Liévin. Espèce d'eau chaude présente dans le littoral seulement dans 3 pêches, de mai à août.

*Daphnia pulex* (De Geer). Trouvé dans une seule pêche, le 9 octobre 1936. Transparente, de couleur rosée. D'après la forme du rostre cette espèce se rapproche beaucoup de *D. pulex* var. *Middendorffiana* (Keilhack) (27), p. 21, fig. 33.

*Daphnia pulex* var. *obtusa* (Kurz). Dans une mare assez profonde à Jobert (1300 m.) sur la chaîne du Chasseral. Front arrondi et proéminent. Rostre court mais aigu (fig. 2). Epine des valves très courte, à peine saillante (fig. 3).

♂ non encore trouvé en Suisse, constaté en octobre 1930 et 1942 (fig. 4). Corps de forme rhomboïdale. Tête sans rostre. Œil grand. 1<sup>re</sup> antenne longue, avec fouet courbé vers l'extrémité, aussi long que la tige. Petite soie latérale sur le bord antérieur et deux soies distales. Un seul appendice abdominal mais très long et garni de petites épines. Postabdomen portant 9 épines. Crochets terminaux avec 2 peignes, le 1<sup>er</sup> ayant 5 épines, le distal 6 épines plus fortes. Une forme larvaire du ♂ présentait des dents nucales et la première antenne, plus trapue que chez le mâle adulte. avait à la place du fouet une grosse dent triangulaire à large base. Couleur des ♀ et des ♂ d'un rouge orange.

Cette variété a été rarement constatée en Suisse.

*Daphnia longispina* O. F. M. C'est une espèce très commune mais très variable et son étude se complique du fait qu'elle présente, surtout dans les lacs, des formes locales sujettes parfois à de fortes variations saisonnières. Dans les étangs il y a des formes plus

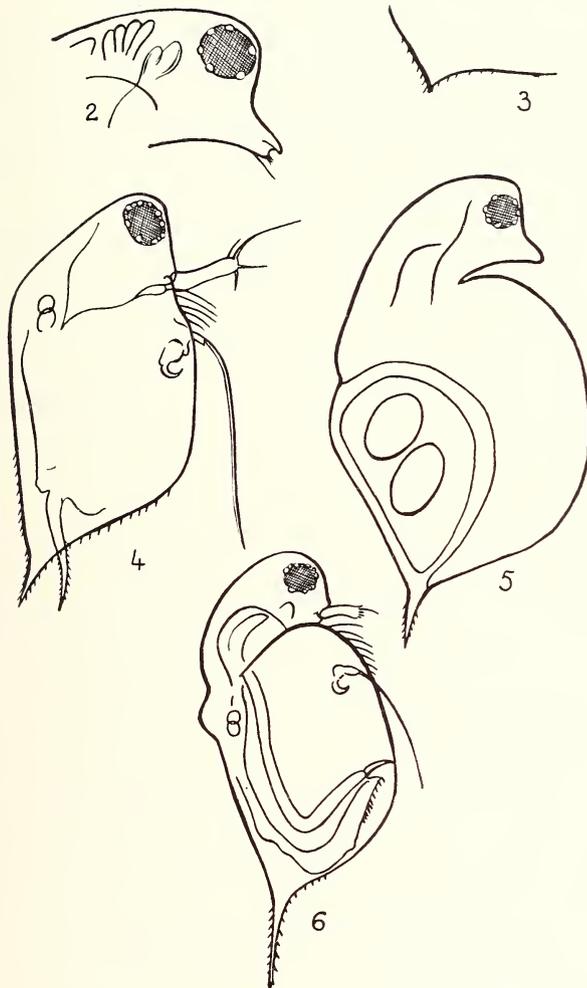


FIG. 2 à 6.

Fig. 2. *Daphnia pulex* var. *obtusa*. Tête et rostre. — Fig. 3. *Daphnia pulex* var. *obtusa*. Epine des valves. — Fig. 4. *Daphnia pulex* var. *obtusa*. ♂. — Fig. 5. *Daphnia longispina* var. *rosea*. ♀ à éphippium. — Fig. 6. *Daphnia longispina* var. *rosea*. ♂.

typiques et plus constantes. J'ai constaté à Meienried la présence de

*D. longispina* var. *rosea* (Sars) que je n'ai trouvé qu'une seule fois, le 7 avril 1936, représenté par des ♀ jeunes avec ovaires remplis d'œufs. Œil grand et très rapproché du front. Postabdomen avec 13 dents (fig. 5).

J'ai retrouvé l'espèce dans la mare de Jobert (1300 m.) en compagnie de *D. pulex obtusa* où, le 20 octobre 1930, dans une eau froide et claire, il y avait des ♀ ovifères, des ♀ à ephippium et des ♂. Tous les exemplaires étaient transparents et d'une couleur rosée. L'épine terminale du postabdomen, brune, avait une rangée de cils très fins sur toute sa longueur.

Epine des valves atteignant à peine le quart de la longueur de la carapace et fixée un peu au-dessus de la ligne médiane. Chez un exemplaire cette épine était déjetée en arrière et semblait être articulée à sa base.

Le ♂ a une forme moins rhomboïdale que celui de *D. pulex*. Bord dorsal séparé de la tête par une petite dépression dans la région de la nuque. Epine de la carapace plus longue que chez la ♀. Rostre obtus. 1<sup>re</sup> antenne plus courte avec un fouet à peine plus long que les bâtonnets sensitifs. Postabdomen portant 10-12 dents. Processus abdominaux seulement ébauchés (fig. 6).

*Daphnia longispina* var. *leydigi* (Hellich) (fig. 7). Remarquable par la forme de la tête, mesurant un quart de la longueur du corps et dont le rostre est très allongé et pointu. Ce rostre forme avec la région frontale un angle obtus bien marqué. L'épine dorsale est située dans l'axe longitudinal du corps et vaut le quart de la longueur de la carapace.

Cette espèce n'était connue que de la région frontière badoise, près de Bâle, où STINGELIN (15) l'a constatée en 1895.

A Meienried, elle est rare et ne se trouve qu'en hiver, où elle est en pleine période sexuée (♀ ovifère avec 12 œufs, le 12 février 1943). Je l'ai encore constatée dans un des étangs de Bonfol, le 17 avril 1946, dans une pêche faite par M. le D<sup>r</sup> GUÉNIAT, directeur de l'École normale, à Porrentruy.

*Scapholeberis mucronata* O. F. M. Trouvé dans 8 pêches, de mai à octobre. En octobre ♂ et ♀ à ephippium.

*Ceriodaphnia reticulata* Jurine. Trouvé dans 5 pêches, à Meienried, de juillet à octobre. ♂ et ♀ à ephippium en octobre.

*Ceriodaphnia reticulata* var. *kurzii* (Stingelin). Cette forme plus petite que le type, à réticulation moins marquée, n'a que 6-8 dents au postabdomen et le crochet terminal porte un peigne latéral de 4 dents seulement. Au Meienriederloch et dans la mare de Jobert (1300 m.), où la variété existe à côté de l'espèce type, j'ai trouvé le ♂, *encore inconnu* (18). En voici la description: Tête ronde. Bord ventral de la tête sans saillie. Œil grand (fig. 8). 1<sup>re</sup> antenne bien développée à article basal plus étroit. Soie préhensile plus de deux fois aussi longue que l'article, articulée vers le milieu de sa longueur. Sur le bord interne, vers l'extrémité de l'article, une ou deux soies, opposées aux bâtonnets sensitifs bien parallèles (fig. 9). Postabdomen assez large, régulièrement arrondi et sans dépression marquée vers le crochet terminal. Celui-ci porte un peigne latéral à 4 dents égales et, sur toute sa longueur, une rangée de fins cils (fig. 10). Le postabdomen porte sur son bord dorsal 8 dents dont les médianes sont les plus longues, suivies de 5 groupes de petites épines. A la base des dents le postabdomen porte aussi des groupes de fines épines. Couleur rosée. Cette variété a été rarement constatée en Suisse. A Meienried et à Jobert, ♂ en octobre.

*Ceriodaphnia megops* (Sars).

Dans 4 pêches, de mai à octobre, ♂ en octobre. La diagnose du ♂ que STINGELIN donne dans son *Catalogue des Phyllopoetes* (1908) est erronée en ce qui concerne la 1<sup>re</sup> antenne dont il dit qu'elle est très caractéristique, à article basal court, muni vers l'extrémité d'une longue soie préhensile coudée. Par contre la description qu'en donne KEILHACK (27) est juste, à savoir: 1<sup>re</sup> antenne dépassant le bord inférieur de la tête. Soie préhensile longue, épaissie à sa base, et élargie en cuillère à son extrémité et terminée par un crochet. C'est ce que j'ai constaté sur un ♂ de Meienried le 13 octobre 1924 (fig. 11).

*Ceriodaphnia pulchella* Sars.

Dans 4 pêches, d'avril à octobre.

*Ceriodaphnia quadrangula* O. F. M.

Dans 4 pêches, d'avril à octobre. ♂ en octobre. Pas très abondante.

*Ceriodaphnia quadrangula* var. *hamata*.

N'était connue que des marais de Brugg et du Burgäschisee. Au Meienriederloch elle est plus commune que l'espèce type et s'est rencontrée dans 10 pêches, d'avril à octobre, ♂ en octobre.

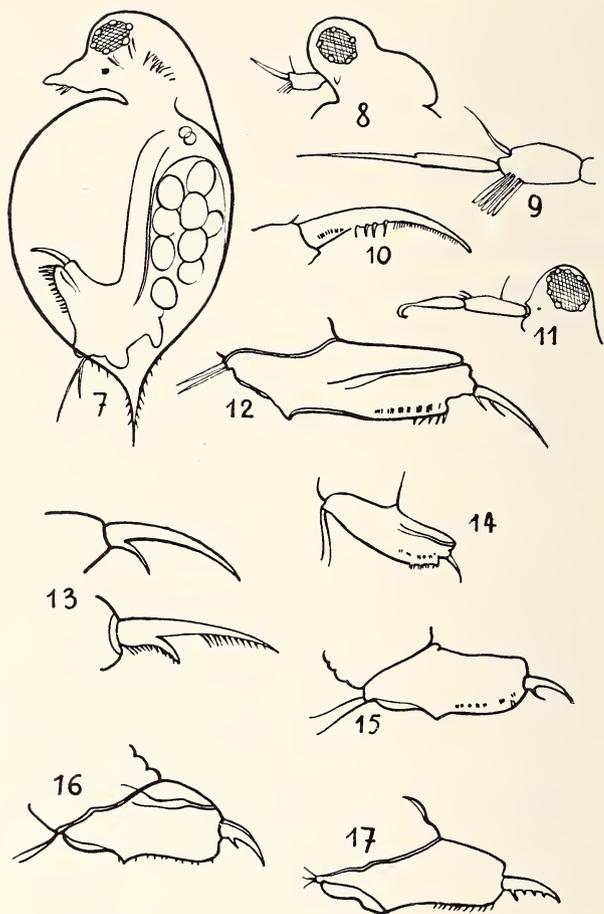


FIG. 7 à 17.

Fig. 7. *Daphnia longispina* var. *leydigi*. ♀ avec œufs. — Fig. 8. *Ceriodaphnia reticulata* var. *kurzii*. Tête du ♂. — Fig. 9. *Ceriodaphnia reticulata* var. *kurzii*. Première antenne du ♂. — Fig. 10. *Ceriodaphnia reticulata* var. *kurzii*. Crochet du postabdomen du ♂. — Fig. 11. *Ceriodaphnia megops*. Tête et première antenne du ♂. — Fig. 12. *Acroperus angustatus*. Postabdomen du ♂. — Fig. 13. *Alona quadrangularis* et *A. affinis*. Crochet terminal du postabdomen. — Fig. 14. *Alona affinis*. Postabdomen du ♂. — Fig. 15. *Alona guttata*. Postabdomen du ♂. — Fig. 16 et 17. *Alona rectangulara*. Postabdomen de deux ♂.

*Ceriodaphnia laticaudata* P. E. Müller.

Dans 8 pêches, d'avril à octobre. ♂ le 31 avril 1924. Réticulation bien marquée. Couleur rougeâtre.

*Ceriodaphnia rotunda* (G. O. Sars).

Trouvé un seul exemplaire de cette rare espèce, au Meienriederloch, le 10 octobre 1936. Tête étroite et arrondie avec front épineux. Bord des valves du côté ventral muni d'épines. Bord dorsal rectiligne se raccordant en formant un angle prolongé en large épine au bord ventral. Postabdomen court et large au bord anal faiblement concave, muni de 6 dents.

*Simocephalus vetulus* (O. F. M.) Schoedler.

C'est le plus fréquent de tous les cladocères du Meienriederloch puisqu'il s'est trouvé dans les 18 pêches effectuées et pendant toute l'année. Mâles rares, constatés seulement en octobre 1924 et octobre 1928.

*Simocephalus serrulatus* (Koch).

Cette espèce, très rare au Meienriederloch, où je n'en ai trouvé que 2 ♀ le 10 octobre 1928 est, par, contre, beaucoup plus fréquente dans la Vieille Aar, à l'est de Meienried, où elle est presque aussi fréquente que *S. vetulus*. La description qu'en donne STINGELIN (16) dans son *Catalogue* étant un peu sommaire je puis la compléter en quelques points.

1<sup>re</sup> antenne large à sa base, en tronc de cône, avec petite soie latérale près de la base; l'antenne est ornée de séries parallèles de spinules. Tige de l'antenne natatoire annelée par l'effet de 7 séries parallèles de spinules qui n'existent pas chez *S. vetulus*. Article basal des 2 branches de l'antenne portant aussi 6 rangées annulaires de spinules, plus fortes vers l'extrémité de l'article. Appendices de l'abdomen avec rangées de fins cils faisant saillie. Postabdomen parsemé de groupes de petites soies vers son extrémité distale. Bord anal avec 5 dents articulées, de grandeur décroissante vers l'incision anale. Ces dents sont ciliées irrégulièrement sur les côtés. Crochet terminal barbelé sur ses deux bords avec rangée de spinules plus fortes vers la base du bord interne.

L'espèce est rare en Suisse où je l'avais aussi trouvée dans la Vieille Thièle, près du Landeron.

*Bosmina longirostris forma cornuta* (Jurine).

Trouvé 2 fois en mai et juillet. Il est probable qu'elle aurait été plus fréquente si j'avais pu explorer les eaux libres plus profondes. Cette remarque est valable pour d'autres espèces pélagiques.

*Lathonoura rectirostris* O. F. M.

C'est le plus fréquent des *Lyncodaphnides*. Il a été constaté dans 8 pêches, d'avril en octobre. Le ♂ n'a été trouvé qu'une seule fois, le 9 octobre 1928. L'espèce n'est jamais abondante.

*Ilyocryptus sordidus* (Liévin).

Cette espèce, vivant dans la vase et toujours recouverte de débris, a été trouvée dans 6 pêches, de juillet en octobre, époque où elle est la plus abondante.

*Ilyocryptus agilis* (Kurz) est beaucoup plus rare. Je n'en ai trouvé qu'un exemplaire, le 22 juillet 1942. En Suisse aussi elle n'a été constatée que dans la région littorale des lacs de Biemme et de Neuchâtel où MONARD l'a pêchée à 30 m. de profondeur.

*Eurycercus lamellatus* O. F. M.

Cette espèce, une des plus grandes du groupe, a été trouvée dans 11 pêches, d'avril à octobre, et en assez grand nombre d'individus.

GENRE ACROPERUS.

LILLJEBORG distinguait les 3 espèces *A. harpae*, *A. neglectus* et *A. angustatus*. On considère actuellement *A. neglectus* comme une variété de *A. harpae*. Pour les deux autres espèces les opinions diffèrent. Certains auteurs n'admettent qu'une espèce, *Ac. harpae*, très polymorphe, présentant d'importantes variations saisonnières reliées les unes aux autres par des formes de passage intermédiaires. Cependant, les ♂ des deux espèces sont assez différents pour permettre une détermination sûre, surtout par la forme de l'abdomen qui est un caractère spécifique important. C'est pourquoi avec

STINGELIN je considère que *Ac. angustatus* est une bonne espèce et non seulement une forme de *Ac. harpae*.

*Ac. harpae* Baird, espèce très commune, s'est trouvée dans 16 pêches, où je n'ai jamais constaté de ♂. En hiver, le 20 février 1943, j'ai trouvé la variété *frigida* Ekman, forme des eaux froides, dont j'avais déjà constaté la présence en hiver dans le lac de Saint-Blaise.

*Acroperus angustatus* Sars, plus rare, n'a été trouvé, en petit nombre d'individus, que dans 3 pêches, en octobre avec ♂, et ♀ à œufs d'hiver.

#### *Alona quadrangularis* et *Alona affinis*.

Ce sont des espèces très voisines, si bien que certains auteurs considèrent *A. affinis* comme une variété de *Al. quadrangularis* (KEILHACK, WEIGOLD). Mais la majorité des auteurs les considèrent, avec raison, comme espèces distinctes. HERR (4) est de cet avis et, analysant les principaux caractères distinctifs il en retient plusieurs qui sont constants :

1° Concernant la grandeur, *Al. affinis* est plus grande, mesurant de 0,83 à 0,92 mm. de longueur, tandis que *Al. quadrangularis* n'a que 0,61-0,65 mm. de long.

2° La couleur, bien qu'assez variable, permet de reconnaître *Al. affinis*, d'un jaune rougeâtre, d'*Al. quadrangularis*, d'un jaune paille plus clair.

3° Quant à la forme de la carapace, chez *Al. affinis*, la plus grande hauteur se trouve au milieu de la longueur tandis que chez *Al. quadrangularis* elle est reportée plus en arrière.

4° Le postabdomen de *Al. affinis* a partout la même largeur et porte de 12 à 14 dents alors que celui de *Al. quadrangularis* est élargi en hache vers l'arrière et porte de 15 à 17 dents.

5° Le crochet terminal et son épine basale sont fortement ciliés chez *Al. affinis* tandis qu'ils sont lisses chez *Al. quadrangularis* (fig. 12).

6° Enfin, les soies natatoires des pattes portent chez *Al. affinis* une petite épine à l'articulation de la soie tandis que chez *Al. quadrangularis* elles sont inernes.

J'ai observé très nettement tous ces caractères distinctifs à Meienried où ces deux espèces cohabitent. *C. affinis* est la plus fré-

quente, je l'ai trouvée dans 10 pêches d'avril en octobre, le ♂ en octobre (fig. 14). *C. quadrangularis* est constaté dans 8 pêches, d'avril en février.

Des autres espèces d'*Alona*, c'est *Al. costata* qui s'est montrée la plus rare car elle n'a été trouvée que dans une pêche, le 9 octobre 1923.

*Al. guttata* et sa forme *tuberculata* ont été trouvées dans 5 pêches d'avril en octobre. Un ♂, le 13 octobre 1924 (fig. 15). (Nouveau pour la Suisse.)

*Alona rectangula* Sars est plus fréquente. Elle s'est trouvée dans 9 pêches, d'avril en octobre, avec ♂ et ♀ à éphippium en octobre. Un des ♂ avait sur le crochet terminal du postabdomen, en plus de l'épine basale, 3 autres dents (fig. 17).

Le 10 octobre 1928 j'ai trouvé dans la Vieille Aar une ♀ avec 2 œufs d'hiver qui correspondait à la var. *richardi* (Stingelin), avec une carapace à stries très distinctes, parallèles au bord dorsal. Œil 3 fois plus grand que la tache pigmentaire et appendice labial très grand atteignant le bord ventral. Cette variété n'avait encore été trouvée en Suisse que dans un étang près de Bâle, en 1895.

*Alona tenuicaudis* Sars est caractérisée surtout par son postabdomen étroit, peu atténué à son extrémité et portant de 12 à 15 dents dont les 3-5 antérieures sont beaucoup plus grandes que les suivantes. L'appendice labial, dont je n'ai pas trouvé de description, est aussi très caractéristique. Il est divisé en deux lobes dont l'antérieur est beaucoup plus grand que le postérieur. Les bords des lobes sont légèrement ondulés (fig. 18).

C'est une espèce rare qu'on ne trouve toujours qu'en un petit nombre d'exemplaires. Je l'ai constatée dans 3 pêches d'août en octobre.

Dans la Vieille Aar, le 9 octobre 1923, il y avait une ♀ avec un gros œuf d'hiver. En Suisse aussi elle n'a été que très rarement signalée.

#### *Kurzia latissima* (Kurz).

Syn.: *Pseudalona latissima* (Kurz) (fig. 19).

Espèce très rare, connue seulement de la Suisse orientale (Klock 1893). STINGELIN l'a constatée dans une mare près de Bâle. Je l'ai trouvée dans 3 pêches, de juillet à octobre. Le ♂ n'a pas encore été trouvé en Suisse.

*Graptoleberis testudinaria* Fischer.

Très fréquente, dans 14 pêches, d'avril en janvier. ♂ et ♀ à éphippium en octobre.

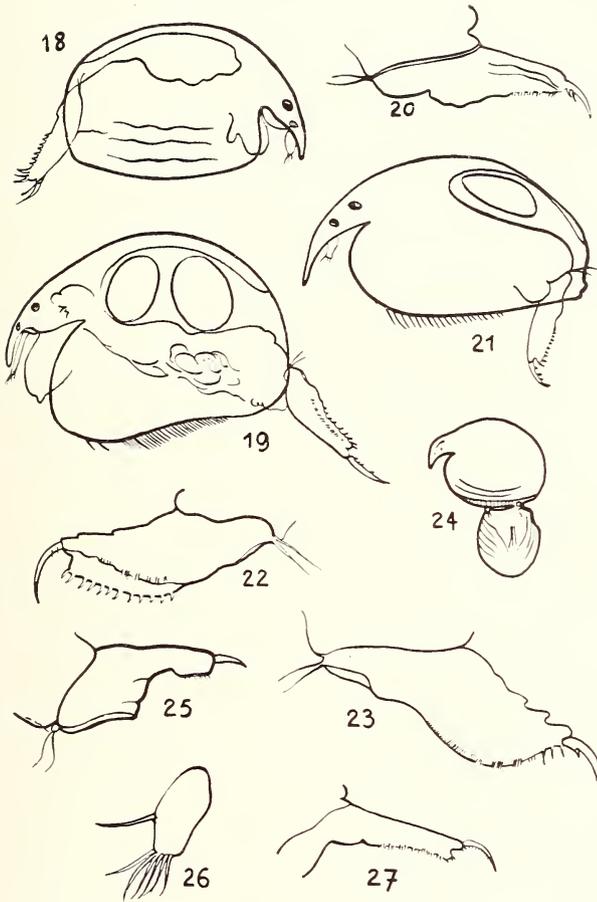


FIG. 18 à 27.

Fig. 18. *Alona tenuicaudis*. ♀ sans œufs. — Fig. 19. *Kurzia latissima*. ♀ avec deux œufs. — Fig. 20. *Alonella exigua*. Postabdomen du ♂. — Fig. 21. *Pleuroxus laevis*. ♀ avec embryon. — Fig. 22. *Pleuroxus trigonellus*. Postabdomen d'une forme larvaire. — Fig. 23. *Pleuroxus uncinatus*. Postabdomen du ♂. — Fig. 24. *Chydorus sphaericus*. ♂ et ♀ en copulation. — Fig. 25. *Chydorus sphaericus*. Postabdomen du ♂. — Fig. 26. *Chydorus alis*. Première antenne de la ♀. — Fig. 27. *Chydorus globosus*. Postabdomen du ♂.

*Alonella excisa* Fischer.

Dans 3 pêches, d'avril en octobre, ♂ et ♀ à éphippium en octobre. Cette espèce est commune dans les petits lacs de grande altitude mais rare dans la plaine.

*Alonella exigua* (Lilljeborg).

Plus fréquente, trouvée dans 8 pêches, d'avril en octobre. En octobre, ♂.

*Alonella nana* (Baird).

C'est le plus petit de nos cladocères; je l'ai constaté dans 11 pêches, d'avril en janvier.

*Peracantha truncata* (O. F. M.)

Constaté dans 14 pêches, d'avril en janvier, ♂ et ♀ à éphippium en octobre.

*Pleuroxus laevis* (Sars)

Espèce rarement signalée en Suisse. Au Meienriederloch je l'ai trouvé dans 5 pêches, d'avril en octobre (fig. 21).

*Pleuroxus trigonellus* (D. F. M.)

C'est l'espèce du genre la plus fréquente à Meienried, trouvée dans 11 pêches, d'avril en octobre. ♂ et ♀ à éphippium en octobre. J'ai trouvé un exemplaire d'un mâle dans sa dernière phase larvaire où le postabdomen avait la forme de celui de la ♀, mais dans lequel on voyait, par transparence, le postabdomen rétréci du ♂ adulte, preuve que les caractères sexuels du ♂ ne sont pas primitifs, mais secondaires (fig. 22).

*Pleuroxus uncinatus* Baird.

Trouvé dans une seule pêche, le 19 avril 1929. J'ai constaté la présence du ♂ dans le lac de Bienne en octobre et novembre (fig. 23).

*Pleuroxus aduncus* (Jurine).

Cette espèce, assez fréquente en Suisse, n'a été trouvée que dans deux pêches, en juillet et en octobre.

*Chydorus sphaericus* O. E. M.

C'est la plus commune et la plus fréquente des espèces de Cladocères. Je l'ai trouvée dans 14 pêches pendant toute l'année; toutefois, sans y constater la présence du ♂.

Les figures 23 et 24 proviennent d'exemplaires trouvés dans la mare de Jobert où, en octobre 1942, il y avait de nombreux couples en copulation. On voit très bien comment le ♂ se fixe au moyen des crochets de la première paire de pattes, au bord ventral de la carapace de la ♀ (fig. 24). Le postabdomen, (fig. 25) très rétréci, peut ensuite pénétrer entre les valves de la carapace de la ♀.

*Chydorus ovalis* Kurz.

C'est une espèce rare que je n'ai trouvée qu'une seule fois, le 9 octobre 1936. La première antenne a une forme caractéristique (fig. 26).

*Chydorus globosus*.

Cette belle et grande espèce, très caractéristique, a été trouvée dans 14 pêches, d'avril en octobre, ♂ en octobre (fig. 27). Sa couleur peut être très foncée.

*Polyphemus pediculus* (Linné).

Cette espèce n'a été constatée que dans une seule pêche, le 31 mai 1924, et en un unique exemplaire. Assez rare en Suisse, je l'avais déjà trouvée dans la Vieille Thièle, près du Landeron.

## b) COPÉPODES.

*Cyclops (Macrocyclops) fuscus* Jurine et *albidus* Jurine

Un caractère distinctif de ces espèces très caractéristiques, sur lequel on n'a pas encore attiré l'attention, est donné par la conformation du dernier segment de l'endopodite de la patte IV.

*C. fuscus*. Cet article est 4 fois plus long que large. Les épines apicales sont peu divergentes et l'externe vaut les cinq neuvièmes de l'interne. Les deux soies pennées externes sont d'à peu près même longueur (fig. 29).

*C. albidus*. L'article est à peine trois fois plus long que large. Les 2 épines apicales sont très divergentes, surtout chez le ♂. L'externe vaut les cinq septièmes de l'interne. Des deux soies

pennées externes la plus apicale est rudimentaire et ne vaut que le tiers de la longueur de l'autre (fig. 28).

Ces deux espèces sont fréquentes et les ♂ et ♀ ovifères existent du printemps à l'automne. Toutes deux ont été trouvées dans 14 pêches dans la Vieille Thièle et se rencontrent aussi dans la Vieille Aar.

*Cyclops (Eucyclops) varius* Lilljeborg.

Fréquent et commun, surtout en ce qui concerne la var. *proximus*. Trouvé dans 17 pêches, ♂ en avril et octobre. Les caractères spécifiques autres que la longueur de la furca, se sont montrés très constants (structure de la patte V, soies furcales et membranes hyalines du dernier segment de l'antenne I (voir THIÉBAUD 19 et 23). Dans une pêche du 18 avril 1929 on trouvait des exemplaires de la variété *brachyura*, avec furca 4, 7 fois plus longue que large et des exemplaires de la var. *proxima* avec furca 6, 5 fois plus longue que large.

*Cyclops (Eucyclops) macruroïdes* Lilljeborg.

C'est, au Meienriederloch, la plus rare des espèces du sous-genre *Eucyclops*. Je ne l'ai récoltée que dans 2 pêches, en octobre 1929 et octobre 1936, où on trouvait des ♂ et des ♀ ovifères. Furca 7,2 fois plus longue que large.

*Cyclops (Eucyclops) denticulatus* A. Graeter.

En complément et rectification de la description que j'ai donnée de cette espèce (THIÉBAUD, 1931, pp. 16-17, pl. I, fig. 3 et 7) je précise les caractères suivants (fig. 30).

Dernier segment thoracique bordé latéralement d'une rangée d'épines bien développées. Dernier segment de l'abdomen ayant à son extrémité distale, ventralement, une rangée d'épines se prolongeant latéralement jusque sur le côté dorsal. Opercule anal bien développé. Soie furcale apicale médiane interne 1,4 fois plus longue que la médiane externe et 3,3 fois plus longue que la furca. Ces deux soies médianes sont pennées sur leur moitié distale et les cils, du côté externe, sont plus épineux et plus espacés que sur le côté interne. Un petit espace sépare, à sa base, la soie furcale externe de la soie médiane et un groupe de petites épines se trouve au-dessus du point d'insertion de la soie externe.

Vieille Thièle d'avril à octobre. Vieille Aar près de Meienried.

*Cyclops (Paracyclops) affinis* Sars.

L'espèce, conforme au type, a été trouvée dans 10 pêches, au Meienriederloch, d'avril en octobre, jamais très abondante (fig. 31). ♂ seulement en avril. Semble être une espèce d'été.

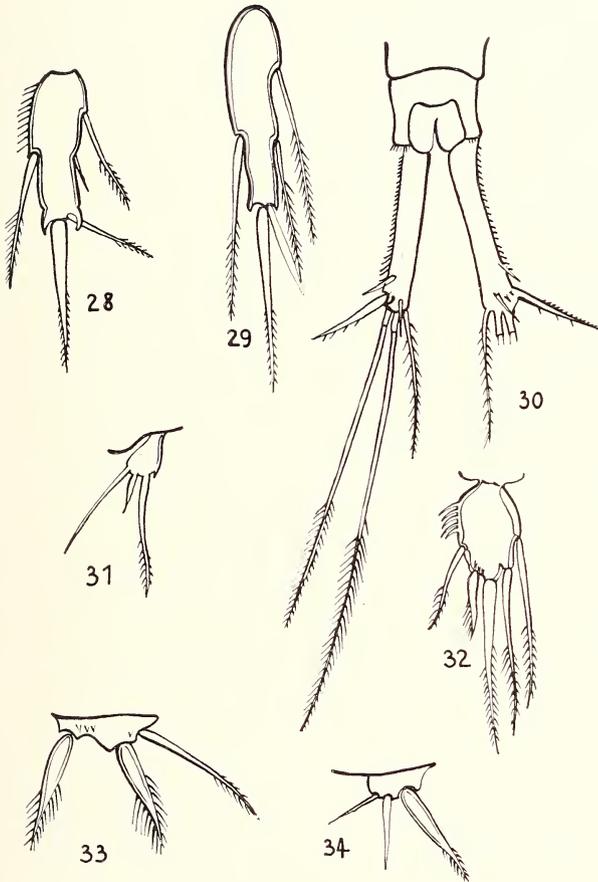


FIG. 28 à 34.

Fig. 28. *Macrocyclus albidus* Dernier article end. patte IV. — Fig. 29. *Macrocyclus fuscus*. Dernier article end. patte IV. — Fig. 30. *Eucyclops denticulatus*. Furca de la ♀ dorsal. — Fig. 31. *Paracyclops affinis*. Patte V de la ♀. — Fig. 32. *Ectocyclops phaleratus*. Dernier article end. patte IV. — Fig. 33. *Ectocyclops phaleratus*. Patte V de la ♀. — Fig. 34. *Ectocyclops phaleratus*. Patte VI du ♂.

*Cyclops (Paracyclops) fimbriatus* Fischer.

Cette espèce semble assez rare dans la Vieille Thièle où je n'en ai trouvé que quelques exemplaires le 31 mai 1924 et le 13 octobre 1924 (♂ et ♀).

*Cyclops (Ectocyclops) phaleratus* Koch.

Trouvé cette intéressante espèce rampante dans 10 pêches, d'avril en octobre. La forme générale du corps, la structure de la furca correspondaient à la forme normale. Comme la patte IV est assez spéciale et peu connue j'en donne ici la description :

Exopodite à 3 articles portant sur le bord interne une rangée régulière de fortes et longues épines; vers la base de l'article, rangée de 6 à 8 fortes dents. Dernier article de l'exopodite 2 fois plus long que large portant deux épines barbelées internes, une épine et une soie apicales et quatre soies pennées externes. Endopodite à trois articles très larges portant sur leur bord externe une série régulière de longues épines un peu arquées. Dernier article un peu plus long que large. Epine apicale interne de 2 à 2,8 fois plus longue que l'épine externe qui porte vers son point d'insertion un groupe de petites épines. Les soies pennées internes et externes, de longueur assez variable, atteignent parfois l'extrémité de l'épine apicale interne (fig. 32).

*Patte V.* Formée d'un seul segment, large et portant trois épines ciliées, divergentes, dont la médiane est la plus courte et l'externe la plus grêle (fig. 33).

*Patte VI du ♂.* Article moins large portant trois soies épineuses dont l'externe est la plus forte (fig. 34).

*Cyclops (Mesocyclops) leuckarti* Claus.

Fréquent dans la Vieille Thièle où je l'ai constaté dans 16 pêches et sous la forme *typica*. ♂ en avril, mai, juillet, octobre.

*Cyclops (Thermocyclops) dybowski* Lande.

Espèce peu répandue en Suisse et que je n'ai trouvée que dans la Vieille Thièle et dans la Vieille Aar.

Corps élancé, abdomen étroit. 1<sup>er</sup> segment abdominal allongé. Le réceptacle séminal, en forme de marteau dont les deux pointes

latérales, arrondies, forment un angle aigu avec la partie longitudinale. Cette dernière a une partie basale chitineuse qui peut s'étendre du quart à plus de la moitié de la longueur. Branches de la furca courtes, trois fois plus longues que larges, assez divergentes. La soie latérale, située au tiers inférieur, est assez longue, ainsi que la soie dorsale. Les soies apicales sont toutes pennées; l'interne vaut 1,6 fois l'externe et la médiane interne, qui est 1,3 fois plus longue que la médiane externe, vaut un peu plus de trois fois la longueur de la furca. Les lamelles conjonctives des pattes I à III ont des expansions latérales demi-circulaires munies de dents reliées par un bord droit. Sur la 4<sup>me</sup> paire de pattes ces expansions sont remplacées par une petite dent. L'article terminal de l'endopodite de la patte IV est trois fois plus long que large; l'épine apicale externe, un peu arquée, vaut les six septièmes de l'épine interne; les deux soies latérales pennées externes, assez longues, dépassent l'extrémité de l'épine apicale interne.

Patte V allongée avec soies peu divergentes, la soie apicale externe de même longueur que l'épine du bord interne, insérée presque à l'extrémité de l'article. La soie latérale du premier article un peu plus courte.

Couleur jaune clair à rosée. Antenne rosée.

♀ portant de 7 à 12 œufs par ovisac. Œufs gris noirs avec centre rouge.

Trouvé dans 10 pêches, ♂ en avril.

Espèce d'été existant au Meienriederloch d'avril en août.

Longueur de la ♀: 0,85 mm.

*Cyclops strenuus* sp. *landei* Kozminski.

Sous-espèce nouvelle pour la Suisse, trouvée au Meienriederloch dans 8 pêches, de janvier à avril. C'est une espèce d'hiver dont la période sexuelle tombe en janvier-février. Je ne l'ai jamais constatée en été. Les espèces du groupe ont été décrites dans une étude spéciale (25).

*Cyclops (Megalocyclops) viridis* Jurine.

Existe de janvier à octobre avec période sexuelle surtout en avril. Trouvé conforme au type dans 11 pêches. Assez abondant (fig. 35 et 36).

*Cyclops (Megacyclops) gigas* Claus.

Pendant longtemps cette bonne espèce a été considérée comme étant une variété ou une forme saisonnière de *C. viridis*. C'est

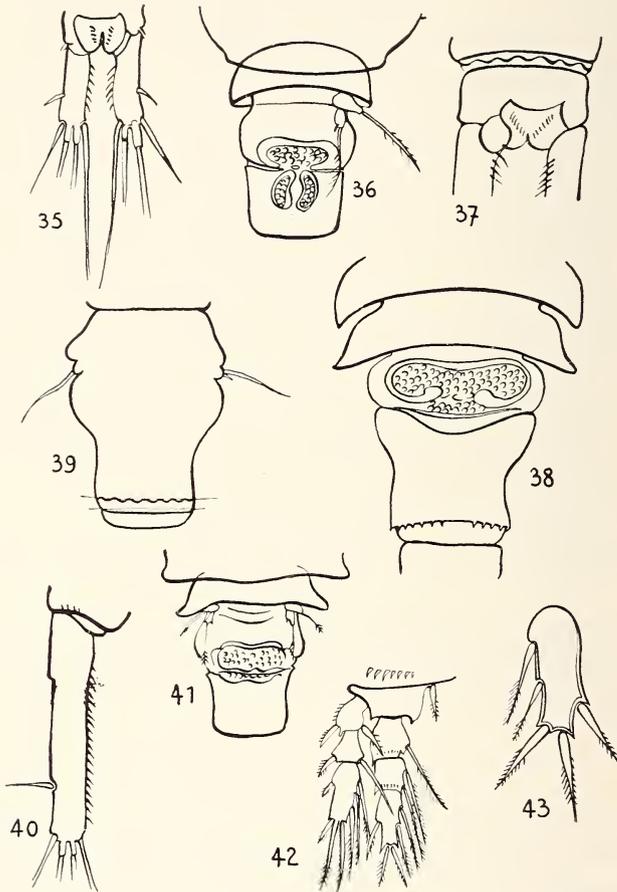


FIG. 35 à 43.

Fig. 35. *Megacyclops viridis*. Furca de la ♀, dorsal. — Fig. 36. *Megacyclops viridis*. Patte V et segment génital de la ♀. — Fig. 37. *Megacyclops gigas*. Dernier segment abdominal et opercule. — Fig. 38. *Megacyclops gigas*. IV<sup>e</sup> et V<sup>e</sup> segment thoracique et segment abdominal. — Fig. 39. *Megacyclops gigas*. Premier segment abdominal de la ♀, vue dorsale. — Fig. 40. *Megacyclops gigas*. Branche de la furca. — Fig. 41. *Cyclops vernalis*. Cinquième segment thoracique et premier segment abdominal. — Fig. 42. *Cyclops vernalis*. Patte IV de la ♀. — Fig. 43. *Cyclops robustus*. Dernier article end. patte IV.

KIEFER (6) qui, le premier, a donné un tableau comparatif des caractères distinctifs des deux espèces, soit :

Branches de la furca longues, 6-7 fois plus longues que larges pour *C. gigas* et seulement 4 fois pour *C. viridis*. Soie latérale au quart inférieur. Les branches sont ciliées sur leur bord interne. Soie furcale interne valant les 170% de l'externe chez *C. gigas* tandis que pour *C. viridis* elle vaut plus de deux fois l'externe. Bords des segments de l'abdomen dentés dorsalement. Opercule anal mieux marqué que chez *C. viridis* (fig. 37).

*Patte IV.* Epines apicales du dernier article de l'endopodite d'à peu près même longueur.

*Patte V.* Du type de *C. viridis*; cependant l'épine latérale du 2<sup>me</sup> article est plus courte et insérée plus bas.

Trouvé seulement un exemplaire, ♀ ovifère, portant des œufs gris avec tache rose.

Cet exemplaire avait un premier segment abdominal bien développé montrant dorsalement, au tiers supérieur de sa longueur, sur les côtés, une invagination où s'insère une VI<sup>e</sup> paire de pattes, formée d'une longue soie accompagnée d'une petite épine (fig. 38 et 39). (Ce caractère se constate d'habitude sur les ♂ seulement.)

#### *Cyclops (Acanthocyclops) vernalis* Fischer.

Cette espèce n'est pas rare au Meienriederloch où je l'ai constatée dans 12 pêches, les ♂ en avril et juillet. Je donne un dessin du réceptacle séminal, de forme ovale, avec une forte bordure chitineuse (fig. 41). La soie apicale externe de la patte V atteint la base du réceptacle séminal. La fig. 42 montre la conformation de la patte IV, du type *bini*. *C. vernalis* présente aussi la tendance, plus accentuée chez *C. robustus*, à une transformation des soies en épines. Selon THALLWITZ (18) la forme de Meienried se rapporterait à *C. vernalis* var. *infesta* Thallwitz. Le ♂ est d'une couleur gris-jaune avec zones bleues aux segments thoraciques. Son antenne préhensile a un 2<sup>me</sup> segment très renflé. La patte VI a trois addenda, une large épine interne, une soie externe de même longueur et une petite soie médiane.

#### *Cyclops (Acanthocyclops) robustus* Sars.

Espèce voisine de *C. vernalis* avec laquelle elle doit avoir été souvent confondue. La différence essentielle se trouve dans la

structure des pattes natatoires qui sont du type « bini » pour *C. vernalis* et du type « terni » pour *C. robustus*.

*C. vernalis* 2. 3. 3. 3. *C. robustus* 3. 4. 4. 4 (nombre des épines que portent les exopodites des 4 paires de pattes natatoires sur leur bord externe).

En outre il existe une forte tendance, chez *Cyclops robustus*, à une transformation des soies pennées ciliées des pattes natatoires en épines barbelées. THALLWITZ (18) a étudié spécialement cette particularité et a établi, suivant le degré de la transformation, diverses variétés. Les exemplaires de Meienried sont proches d'une forme intermédiaire aux variétés *aphanes* et *armata*. Pour la patte V, le dernier segment de l'exopodite porte 2 épines internes, 2 épines apicales, et la plus apicale des 4 soies externes s'est aussi transformée en épine barbelée (fig. 44).

Sur le dernier segment de l'endopodite la transformation est complète, tous les addendés étant des épines barbelées, comme c'est le cas pour la var. *armata* (fig. 43). Voici quelques rapports numériques pour cette espèce :

Branches de la furca 4,3-4,5 fois plus longues que larges (*vernalis* 5,4 fois).

Soie apicale interne de 1,7 à 2 fois plus longue que l'externe.

Soies médianes à peu près de même longueur tandis que chez *C. vernalis* l'interne vaut les trois cinquièmes de l'externe.

Ovisacs avec 50-60 œufs.

Je n'ai trouvé que quelques exemplaires de cette espèce au Meienriederloch, ♀ ovifère portant 50-60 œufs par ovisac.

#### *Cyclops (Diacyclops) bicuspidatus* Claus.

Rare espèce trouvée une seule fois, le 14 janvier 1924, en deux exemplaires ♀ dont une avec 24 œufs par ovisac. Furca aux branches très étroites, 8,5 fois plus longues que larges. Sur le bord externe, un groupe de spinules au tiers supérieur et une soie pennée au dernier tiers. Soies apicales externe et interne courte, l'interne un peu plus longue que l'externe. Soie apicale médiane interne près de deux fois plus longue que la médiane externe. Dernier article de l'endopodite de la patte IV 2,4 fois plus long que large. Epine apicale interne valant des trois quarts de la longueur de l'article et les six septièmes de l'externe. Réceptacle séminal conforme au type.

*Patte V.* Soie latérale du 1<sup>er</sup> article un peu plus courte que la soie apicale du 2<sup>me</sup> segment. L'épine interne 2,5 fois plus courte que la soie apicale est insérée au quart distal de l'article.

♀ ovifère 1,9 mm., couleur grise avec diverticules plus foncés sur le côté dorsal.

#### GROUPE DU MICROCYCLOPS.

Depuis 1931, date de la publication de mon travail sur quelques copépodes de la région de Bienne, j'ai encore trouvé quelques exemplaires des trois espèces du groupe existant à Meienried mais plus spécialement de *C. bicolor*. L'identification de cette espèce ainsi que celle de *C. rubellus f. minor* n'implique aucun doute. Quant à la troisième espèce, que j'attribuais alors, jusqu'à plus ample information, à *C. subaequalis* Kiefer, deux nouveaux exemplaires trouvés m'ont permis de mieux caractériser cette forme qui par sa conformation, semble se rapprocher surtout de *C. varicans* Sars, tout en présentant certains caractères qui l'apparente à *C. subaequalis* Kiefer et à *C. davidi* Chappuis. C'est pourquoi, pour apporter une contribution utile à l'étude de ces petites espèces encore trop peu connues (KIEFER 1929, pages 27 et 47), je donnerai une description précise de la forme de Meienried, spécialement en ce qui concerne la furca, le réceptacle séminal, la V<sup>me</sup> patte et l'endopodite de la IV<sup>e</sup> patte.

#### *Cyclops (Microcyclops) varicans* Sars.

Syn.: *C. (Microcyclops) subaequalis* Kiefer (THIÉBAUD 1931).

Branches de la furca de 3,2-4 fois plus longues que larges, égalant la longueur des deux derniers segments abdominaux (fig. 45). La soie latérale externe, insérée près du tiers distal; soie dorsale fixée assez bas, égalant la soie distale interne. Soie apicale valant de 1,5-2 fois la longueur de la soie apicale externe. La soie apicale moyenne interne 5 fois plus longue que la furca est un peu plus longue que la médiane externe (1,2-1,4 fois) et munie de cils un peu plus gros et espacés du côté externe que sur le bord interne. (Pour *C. rubellus* la ciliation est hétéronome, les soies étant d'abord barbelées, puis ciliées.) Première antenne à 12 articles, dont les articles 3 et 6 sont particulièrement étroits. Patte V à un article

long et étroit 4 fois plus long que large (THIÉBAUD, 1931, fig. 11). portant une soie apicale de 3 à 4 fois plus longue que l'article. Il n'y a pas d'épine minuscule (SARS) sur le bord interne; cependant un exemplaire montrait, à peu près au milieu de ce bord, une incision de la bordure chitineuse, seul indice de la présence de cette

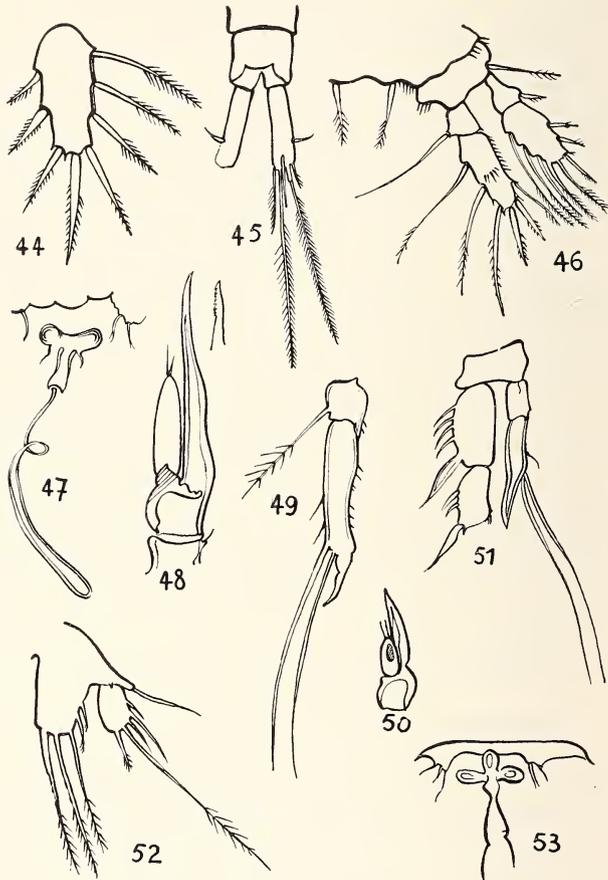


FIG. 44 à 53.

Fig. 44. *Cyclops robustus*. Dernier article exop. patte IV. — Fig. 45. *Microcyclops varicans*. Furca, vue dorsale. — Fig. 46. *Microcyclops varicans*. Patte IV de la ♀. — Fig. 47. *Canthocamptus staphilinus* var. (?). Spermatophore et ornementation génitale. — Fig. 48. *Canthocamptus staphilinus*. Endopodite patte III du ♂. — Fig. 49. *Canthocamptus staphilinus*. Endopodite patte IV du ♂. — Fig. 50. *Canthocamptus microstaphilinus*. Endopodite patte III du ♂. — Fig. 51. *Canthocamptus microstaphilinus*. Patte IV du ♂. — Fig. 52. *Bryocamptus minutus*. Patte V de la ♀ n'ayant que cinq soies au seg. basal. — Fig. 53. *Bryocamptus minutus*. Ornementation génitale.

petite épine. La soie latérale du segment basal, soudé au céphalothorax, sur le côté du 5<sup>me</sup> segment, est un peu plus courte que la soie apicale. Patte IV (fig. 46). Dernier article de l'endopodite 2,5 fois plus long que large; l'épine apicale interne, à peu près de même longueur que l'article, et valant de 1,45 à 1,55 fois la longueur de l'épine apicale externe. Le réceptacle séminal, sur des exemplaires vivants, (voir THIÉBAUD (28), fig. 11) varie un peu d'aspect selon le degré de remplissage par les spermatozoïdes, est de forme triangulaire, la base en haut et la partie supérieure plus développée que l'inférieure.

Longueur de la ♀: de 0,72-0,98 mm. Couleur jaune clair, œil carmin.

Cette forme de Meienried se rapproche de *C. davidi* Chappuis par la longueur de l'article de la patte V mais la soie latérale de cette patte n'est pas si longue (KIEFER, 1932). Mais, par la longueur de l'épine apicale interne du dernier article de l'endopodite de la patte IV elle se rapprocherait de *C. subaequalis* Kiefer. Par contre, par la furca, les soies furcales, la forme du réceptacle séminal (KIEFER, fig. 26 d) l'espèce rappelle *C. varicans* Sars.

Je l'ai trouvée en quelques exemplaires seulement, en avril 1924, 1926 et 1941, et les 13 août 1929 et 3 août 1931. C'est donc une forme d'été. KIEFER insiste aussi sur sa rareté aussi bien dans sa fréquence que dans son abondance. Quant à *C. bicolor* Sars, il est beaucoup plus fréquent. Je l'ai trouvé dans 13 pêches, d'avril à octobre, et chaque fois en plusieurs exemplaires. Pour la description voir THIÉBAUD (18), p. 24 et 25, fig. 12 et 13 de la Pl. I.

*Microcyclops rubellus* Sars forma minor Lilljeborg.

Bibliographie: THIÉBAUD (23), pp. 21-24, pl. I, fig. 8 et 10).  
KIEFER (6), p. 35 et 36, fig. 29, 29 a, 29 b,

Diffère de *M. varicans* par les caractères suivants: Branches de la furca 3 à 3½ fois plus longues que larges. Soie latérale située au tiers inférieur. Soie dorsale presque aussi longue que la soie apicale interne. Cette dernière, 1,3-1,5 fois plus longue que l'externe. Soie apicale médiane interne 5 à 6 fois aussi longue que la furca et 1,3 fois plus longue que la soie médiane externe. Ces deux soies sont pennées, du type hétéronome, lisses sur le premier cinquième puis barbelées, avec 5 à 6 épines assez distantes et enfin ciliées sur

les deux tiers de la longueur. Première antenne à 11 segments, dont les 2<sup>me</sup> et 5<sup>me</sup> sont très étroits. Pattes natatoires à 2 articles. Dernier article de l'endopodite de la patte IV 2 fois plus long que large, cilié sur son bord externe et portant au milieu de sa face externe un groupe de 5 épines divergentes (qui existent aussi chez *C. varicans*). Cet article est de 1,1 à 1,28 fois plus long que l'épine apicale interne, qui vaut 1,45 à 1,6 fois la longueur de l'épine externe.

Patte V à un article très étroit, 4 fois plus long que large, sans spinule latérale ou ébauche de celle-ci, sur le bord interne. Soie apicale 6 fois plus longue que l'article et 1,3 fois aussi longue que la soie latérale. Réceptacle séminal plus nettement délimité que chez *C. varicans*, avec bordure chitineuse hyaline bien marquée. Partie supérieure ovale 2 fois plus large que la partie inférieure presque circulaire (THIÉBAUD, fig. 10). Couleur rosée. Longueur de la ♀: 0,60-0,72 mm. Très rare. Je ne l'ai constatée à Meienried que le 13 août 1929 un ♂ et deux ♀ portant 10 œufs par ovisac, et le 3 août 1931, par un seul exemplaire. N'était encore connue que de la Suède, de l'Angleterre et de l'Allemagne. Selon KIEFER, doit avoir parfois été confondue avec *C. varicans*.

#### *Canthocamptus staphilinus* Jurine.

Dans mon travail de 1931 (18) j'avais étudié la variabilité de cette espèce et étais arrivé à la conclusion qu'elle était, dans la région, en pleine période de variation et que certains caractères, que l'on considérait comme spécifiques, étaient des plus variables. Les observations faites depuis dans les dernières pêches ne font que confirmer cette constatation. Ainsi, la rangée d'épines que porte l'avant-dernier segment de l'abdomen, sur le côté dorsal, peut être continue ou discontinue et cela aussi bien chez *C. staphilinus* que chez *C. microstaphilinus*. En outre, l'ornementation du bord interne du 2<sup>me</sup> article de la patte V de la ♀ n'est pas stable non plus, ce bord étant parfois lisse ou portant un nombre variable (1 à 5) de petites épines (caractère de la var. *neocomensis* selon MONARD (1)). Voici, à titre d'exemple, un tableau des formes que présentent les exemplaires de la pêche du 14 janvier 1944. Cette pêche était riche en exemplaires ♂ et ♀ de *C. staphilinus* et comprenait aussi quelques exemplaires de *C. microstaphilinus* avec le spermatophore à long col.

Les exemplaires de *C. staphilinus* se classaient comme suit :

- 1° Avec rangée dorsale d'épines sur l'avant-dernier segment abdominal discontinue, 14 exemplaires.
- 2° Cette rangée continue mais présentant dans la région médiane des épines plus petites, 4 exemplaires.
- 3. Cette rangée étant discontinue avec lacune médiane plus ou moins large, 4 exemplaires.

En ce qui concerne le bord interne du 2<sup>me</sup> article de la patte V, on trouvait :

1° Ce bord lisse . . . . .	5 exemplaires
2° Ce bord portant 1 épine . . . . .	4 »
3° » » » 2 épines . . . . .	2 »
4° » » » 3 » . . . . .	2 »
5° » » » 4 » . . . . .	2 »
6° » » » 5 » . . . . .	1 »

7° Un exemplaire portait, sur une des pattes, une soie pennée insérée au milieu du bord (caractère de la variété *thallwitzi*), tandis que sur l'autre patte il n'y avait sur ce bord qu'une épine. D'autres cas d'asymétrie se constataient dans le nombre des épines: bord lisse sur une patte, avec une épine sur l'autre ou avec 4 épines d'un côté, 2 de l'autre.

En ce qui concerne la forme du spermatophore ils avaient en général la forme de fourreau de sabre de la var. *neocomensis*. Cependant un exemplaire (fig. 47), au lieu d'avoir un col court en avait un dont la longueur était intermédiaire entre celle du spermatophore de *C. staphilinus* et celle du *C. microstaphilinus* à long col (voir THIÉBAUD (18)).

Pour les ♂ on constatait aussi la même variabilité de la couronne d'épines dorsale de l'avant-dernier segment de l'abdomen. Pour la patte V, dont l'article terminal a 6 addenda, sur un exemplaire la soie pennée interne était longue sur une patte (normal) et courte, plus courte que l'article, sur l'autre. (Cette asymétrie avait déjà été constatée par KESSLER (5), p. 195.)

*C. staphilinus* est le plus abondant des Harpacticides de la station. Il a été trouvé dans 11 pêches en avril et octobre, les ♂ surtout au printemps.

*Canthocamptus microstaphilinus* Wolf.

La diagnose du Catalogue de THIÉBAUD (16) de cette espèce, souvent confondue avec *C. staphilinus*, doit être rectifiée et peut être complétée, en ce qui concerne la description du ♂, mieux connu que la ♀.

1<sup>o</sup> La rangée dorsale d'épines sur l'avant-dernier segment du mâle et de la femelle peut être continue ou discontinue et présenter alors une lacune médiane.

2<sup>o</sup> Endopodite de la patte III du ♂. 2<sup>me</sup> article sans prolongement aigu à son angle distal externe. L'angle distal interne est prolongé en une apophyse pointue assez large à sa base, valant 2,5 fois la longueur de l'article. 3<sup>me</sup> article ovale, de même longueur que le 2<sup>me</sup> et portant, à son extrémité, deux petites soies (fig. 48 et 50). Cet endopodite est beaucoup plus court que chez *C. staphilinus*.

*Patte IV.* Endopodite du ♂. Il a 2 articles et atteint l'extrémité du 2<sup>me</sup> article de l'exopodite. 1<sup>er</sup> article un peu ovale, 2<sup>me</sup> article 1,5 fois plus long que le premier, avec une longue apophyse à l'angle distal externe aussi longue que l'article. Sur le bord interne une fine soie et à l'extrémité 2 longues soies un peu arquées vers l'extérieur et mesurant 4 fois la longueur de l'article (sans l'apophyse) (fig. 51 et 49).

*Patte V.* Diffère de celle du ♂ de *C. staphylinus* par la structure du 2<sup>me</sup> article qui est ovale, plus court, et porte 5 addenda au lieu de 6. (Voir THIÉBAUD (18), pl. II, fig. 8 et 12.)

*C. microstaphilinus* est une forme d'hiver. Je l'ai constatée dans 4 pêches, 2 en avril, 2 en octobre (avec ♂). Selon WOLF et PELOSSE, l'espèce s'enkiste pendant l'été.

*Canthocamptus (Bryocamptus) minutus* Claus.

Trouvé dans 2 pêches, en avril et en juillet, ♀ ovifère portant 12 œufs. Opercule anal armé de 9 dents bifides. Sur un des exemplaires les soies apicales de la furca étaient insérées très haut sur la face ventrale avec un groupe de 3 épines au-dessus du point d'insertion des soies. Angle distal externe de la furca arrondi et un peu saillant. La soie apicale externe manque. La patte V présentait, sur un des exemplaires, une anomalie du segment basal

dont le prolongement basal ne portait que 5 soies au lieu de 6 (fig. 52).

*Canthocamptus (Bryocamptus) Vejdovskyi* Mrazek.

Espèce rare en Suisse. Trouvé dans 4 pêches à Meienried en février, avril et juillet (♀ ovifère avec ovisac à 18 œufs).

*Attheyella (Brehmiella) northumbrica* Brady.

Pas très commune en Suisse où elle a été constatée dans la Vieille Thièle, près du Landeron (20). Trouvé seulement un exemplaire à Meienried, le 19 avril 1929.

## 7. REPRODUCTION DES CLADOCÈRES

Chez les Cladocères il y a alternance de générations parthéno-génétiques et d'une ou plusieurs générations sexuées avec inclusion d'une ou plusieurs périodes de vie ralentie sous forme d'œufs de durée ou d'œufs d'hiver protégés par les restes de la carapace ou par une formation spéciale de celle-ci, l'éphippium. La formation des œufs de durée est corrélative à l'apparition des mâles et représente la période sexuée. Comment se comportent, à cet égard, les espèces du Meienriederloch ? Le plus grand nombre sont des espèces *monocycliques* avec ♀ à éphippium et apparition des ♂ en octobre et longue période de repos hivernale. Il faut en excepter *Daphnia longispina* var. *leydigi*, dont la période sexuée tombe en hiver et dont on trouve les éphippiums en été (juillet 1942). Quelques rares espèces sont *polycycliques*, avec deux périodes sexuées, en mai et en octobre.

Les ♀ à éphippium (♀ E) ou portant des œufs d'hiver, ainsi que, les mâles (♂) ont été constatés pour les espèces suivantes :

### 1° ESPÈCES MONOCYCLIQUES :

1. *Scapholeberis mucronata*. ♂ 20 oct. 1924, 24 oct. 1926.
2. *Simocephalus vetulus*. ♂ 13 oct. 1924, 24 oct. 1926.
3. *Ceriodaphnia reticulata*. 13 oct. 1924, ♂ et ♀ E; 24 oct. 1924, ♂ et ♀ E; 9 oct. 1936, ♂ et ♀ E.
4. *Ceriodaphnia megops*. 13 oct. 1924, ♂ et ♀ E.

5. *Ceriodaphnia quadrangula*. 9 oct. 1923, ♂; 13 oct. 1924, ♀ E; 10 oct. 1929, ♂.
6. *Lathonoura rectirostris*. 20 oct. 1922, ♂.
7. *Acroperus angustatus*. ♂ 13 oct. 1924; 10 oct. 1928; 24 oct. 1929.
8. *Acroperus harpae*. 9 oct. 1936, ♀ avec œufs d'hiver.
9. *Alona affinis*. 24 oct. 1929, ♂.
10. *Alona guttata*, 13 oct. 1924, ♂.
11. *Alona rectangula*. ♂ 20 oct. 1929; 24 oct. 1929; 9 oct. 1936.
12. *Graptoleberis testudinaria*. 13 oct. 1924, ♂ et ♀ E; 20 oct. 1928, ♂.
13. *Alonella exigua*. 13 oct. 1924, ♂ et ♀ E.
14. *Alonella excisa*. 9 oct. 1936, ♂.
15. *Peracantha truncata*. 1<sup>er</sup> oct. 1928, ♂ et ♀ E; 24 oct. 1929, ♂ et ♀ E; 9 oct. 1936, ♂ et ♀ E.
16. *Pleuroxus trigonellus*. ♂ 9 oct. 1923; 17 oct. 1924; 20 oct. 1929; 9 oct. 1936.
17. *Chydorus globosus*. ♂ 9 oct. 1923; 13 oct. 1924; 24 oct. 1929.

2<sup>o</sup> ESPÈCES POLYCYCLIQUES (2 périodes sexuées).

18. *Sida crystallina*. ♂ 21 mai 1924; 9 oct. 1923; 10 oct. 1929; 9 oct. 1936.
19. *Ceriodaphnia quadrangula* var. *hamata*. ♂ 31 mai 1924, ♂ et ♀ E 9 oct. 1929; ♂ 13 oct. 1924; ♂ 10 oct. 1929.

Quant aux autres espèces qui ne figurent pas sur ce tableau, elles ne doivent pas être *acycliques*, c'est-à-dire se reproduire toujours par parthénogénèse comme les *Daphnies* et les *Bosmines* de la région pélagique de nos grands lacs. Elles doivent aussi passer par une période de repos, plus ou moins longue. Il est possible alors que les ♂, souvent très rares, aient échappé aux recherches. En tout cas, le nombre des ♂ trouvés en Suisse a beaucoup augmenté depuis la publication du Catalogue de STINGELIN, en 1908. J'en ai trouvé plusieurs et ai décrit dans ce travail le ♂ de *Ceriodaphnia reticulata* var. *kurzi* Stingelin, encore inconnu. En outre, j'ai donné plusieurs figures représentant le postabdomen, très modifié, du ♂ de plusieurs espèces encore peu connues en Suisse

## 8. REPRODUCTION DES COPÉPODES

La reproduction cyclique, si nette chez les Cladocères, ne se constate pas chez les Copépodes. Beaucoup d'espèces existent pendant toute l'année et les ♂ se rencontrent en toute saison. Toutefois, certaines espèces passent par une période de repos. Des expériences récentes, faites par ROY (13) montrent une forte résistance à la dessiccation des œufs de *Diaptomus castor* et des œufs et des adultes de *Cyclops furcifer*, *C. bisetosus* et *C. bicuspidatus*, espèces typiques des eaux temporaires (hautes eaux des rivières, résurgences temporaires). En outre, on a constaté la formation d'enveloppes protectrices (*Canthocamptus staphilinus*, *Attheyella northumbrica*) autour d'individus adultes ou même la formation de *kystes* à parois épaisses constatée par WOLF pour *Canthocamptus microstaphilinus* et par ROY pour *Attheyella wulmeri*. On a aussi constaté, chez certaines espèces, la formation d'œufs de durée moins nombreux et plus gros.

Je n'ai pu observer aucun de ces faits, du reste très exceptionnels, à Bienne, où la plupart des espèces présentent des ♀ ovifères et des ♂ pendant toute l'année. Cependant *Cyclops strenuus* var. *landei* Kozminski et *Canthocamptus microstaphilinus* Wolf n'existent que pendant la saison froide qui correspond à leur période sexuée. Ces espèces passent donc l'été en période de repos par un des moyens relatés plus haut. Chez certaines espèces les ♂ ont été rarement observés (*Microcyclops bicolor*, en octobre) et même chez *Cyclops phaleratus*, je n'ai pu observer que des ♀. Mais il s'agit là d'espèces peu communes et les ♂ peuvent avoir échappé aux recherches. Cependant ROY (13) a trouvé un cas de reproduction parthénogénétique pour des cultures de *Elaphoidella bidens*, genre où les ♂ sont toujours très rares, voir même inconnus (*spanandrie*).

9. FRÉQUENCE DES ESPÈCES D'ENTOMOSTRACÉS  
DE LA VIEILLE THIÈLE A MEIENRIED

10 Espèces trouvées dans toutes les 18 pêches:

*Simocephalus vetulus*; *Microcyclops leuckarti*.

2° Espèces assez fréquentes, trouvées dans 10 à 17 pêches:

*Acroperus harpae*; *Graptoleberis testudinaria*; *Peracantha truncata*; *Chydorus globosus*; *Chydorus sphaericus*; *Megacyclops albidus*; *Eudiaptomus gracilis*; *Megacyclops fuscus*; *Eucyclops varius*; *Microcyclops bicolor*.

3° Espèces assez rares, trouvées dans 5, 4 et 3 pêches:

*Ceriodaphnia reticulata*; *Ceriodaphnia pulchella*; *Ceriodaphnia quadrangula*; *Alona guttata*; *Diaphanosoma brachyurum*; *Ceriodaphnia megops*; *Ilyocryptus sordidus*; *Acroperus angustatus*; *Alona tenuicaudis* (4 pêches); *Alona excisa*; *Microcyclops varicans*; *Canthocamptus microstaphilinus*.

4° Espèces rares, trouvées dans 2 pêches:

*Bosmina longirostris cornuta*; *Pleuroxus aduncus*; *Daphnia longispina leydigi*; *Paracyclops fimbriatus*; *Eucyclops macruröides*; *Bryocamptus vejdownski*.

5° Espèces très rares, n'ayant été trouvées que dans une pêche:

*Daphnia pulex*; *Simocephalus serrulatus*; *Alona costata*; *Pseudalona latissima*; *Pleuroxus uncinatus*; *Polyphemus pediculus*; *Chydorus ovalis*; *Microcyclops rubellus*; *Attheyella crassa*; *Bryocamptus minutus*; *Brehmiella northumbrica*.

## 10. CARACTÉRISTIQUE DE LA FAUNE ENTOMOSTRACÉENNE

La *Vieille Thièle*, à Meienried, s'est révélée être une des plus riches stations de la Suisse voir même de l'Europe centrale. En prenant pour les comparaisons seulement les *Cladocères* trouvés on arrive aux résultats suivants:

<i>Lac de Saint-Blaise</i> (THIÉBAUD) . . . . .	37 espèces et var.
<i>Burgäschisee</i> (STINGELIN) . . . . .	44 »
<i>Vieille Thièle</i> , près du Landeron . . . . .	26 »
Enfin, dans la faune littorale de grands lacs:	
<i>Lac de Neuchâtel</i> (MAUVAIS) . . . . .	44 espèces
<i>Lac du Bourget</i> (PELOSSE) . . . . .	43 »

Dans la plaine du nord de l'Allemagne, plus riche en Entomostracés que l'Europe centrale, HERR (4) a trouvé dans la province de *Oberlausitz*, dans de grands étangs, au maximum 39 espèces.

Le Meienriederloch, avec ses 45 espèces, vient donc en tête. Ce résultat tient, avant tout, au grand nombre de pêches faites en toutes saisons. En 1926 (22) je n'avais encore trouvé que 32 espèces de Cladocères et 15 espèces de Copépodes alors qu'en 1944 ces résultats s'élevaient, respectivement, à 45 et 27 espèces.

La nécessité de pêches faites aussi en hiver est démontrée par le fait que plusieurs des espèces n'ont été constatées que pendant cette période de l'année. C'est le cas pour :

*Daphnia longispina* var. *leydigi*

*Acroperus harpae* var. *frigida*

*Cyclops strenuus* var. *landei*

*Cyclops bicuspidatus*

et *Canthocamptus microstaphilinus*.

Enfin la station est non seulement riche en espèces dont plusieurs rares mais j'y ai trouvé des formes *nouvelles* pour la Suisse, soit :

*Daphnia longispina* var. *leydigi*

description de *Ceriodaphnia reticulata* var. *kurzi* ♂ encore inconnu

*Alona guttata* ♂

*Megacyclops gigas*

*Acanthocyclops robustus*

et *Cyclops strenuus* var. *landei*.

Il est intéressant, en outre, de comparer les Entomostracés des deux stations de la Vieille Thièle que j'ai étudiées, à Meienried et près du Landeron où, il est vrai, je n'ai fait que 6 pêches seulement. Les 26 espèces trouvées au Landeron existent aussi à Meienried, à l'exception de *Monospilus dispar*, espèce plutôt lacustre. A signaler dans les deux stations la présence des rares *Pleuroxus laevis* et *Simocephalus serrulatus*. Pour les Copépodes il y a aussi concordance des faunes, à l'exception des espèces estivales *Cyclops prasinus* et *C. macurus* qui n'ont pas été trouvées à Meienried. Il serait intéressant d'examiner à nouveau le *Cyclops strenuus* du Landeron pour voir s'il s'agit ici aussi de la var. *landei* (créée en 1928), ce qui est fort probable, vu l'identité des conditions du milieu.

## DEUXIÈME PARTIE

## ENTOMOSTRACÉS DES ENVIRONS DE BIENNE

## 1. VIEILLE AAR, PRÈS DE MEIENRIED

C'est la partie à l'est du hameau de Meienried, vers le confluent de la Vieille Aar avec le canal Nidau-Büren et au sud du canal où je n'ai fait que 3 pêches. Elles montrent cependant la richesse de cette station que je signale à l'attention des zoologistes. L'eau est plus profonde que dans la Vieille Thièle et la faune contient quelques espèces caractéristiques. C'est ainsi que *Simocephalus serrulatus*, si rare dans la Vieille Thièle, y est ici presque aussi fréquent que *Simocephalus vetulus*. Mes pêches n'ayant été faites que depuis la rive, les espèces des eaux libres ne figurent donc pas sur les listes suivantes.

## a) CLADOCÈRES

1. *Sida crystallina*. 10 oct. 1928, ♀ et ♂.
2. *Daphnia longispina* var. *cucullata*. 27 sept. 1936, 1 carapace.
3. *Scapholeberis mucronata*, 10 oct. 1928; 27 sept. 1936.
4. *Ceriodaphnia reticulata*. 27 sept. 1936.
5. *Ceriodaphnia pulchella*. 27 sept. 1936.
6. *Ceriodaphnia quadrangula* var. *hamata*. 10 oct. 1928 et 27 sept. 1936.
7. *Simocephalus vetulus*. 10 oct. 1928, 27 sept. 1936, 4 août 1942.
8. *Simocephalus serrulatus*. 10 oct. 1928, 4 août 1942 (fréquent).
9. *Lathonoura rectirostris*. 27 sept. 1936.
10. *Ilyocryptus sordidus*. 10 oct. 1928.
11. *Acroperus harpae*. 10 oct. 1928.
12. *Acroperus angustatus*. 10 oct. 1928.
13. *Alona affinis*. 10 oct. 1928, 27 sept. 1936.
14. *Alona guttata* f. *tuberculata*. 10 oct. 1928.
15. *Alona rectangula*. 10 oct. 1928 (♀ avec œufs d'hiver).
16. *Alona rectangula* var. *richardi*. 10 oct. 1928.
17. *Alonella exigua*. 10 oct. 1928 (♂ et ♀), 4 août 1942.
18. *Alonella nana*. 10 oct. 1928.

19. *Peracantha truncata*. 10 oct. 1928 (♀ et ♂), 4 août 1942.
20. *Graptoleberis testudinaria*. 10 oct. 1922 (♀ et ♂). 27 sept. 1936 et 4 août 1942.
20. *Pleuroxus aduncus*. 10 oct. 1928.
21. *Pleuroxus laevis*. 10 oct. 1928, 27 sept. 1936.
22. *Chydorus sphaericus*. 10 oct. 1928, 4 août 1942.
23. *Chydorus globosus*. 27 sept. 1936.

b) COPÉPODES.

1. *Eudiaptomus gracilis*. 10 oct. 1928, 27 sept. 1936 (♂ et ♀).
2. *Cyclops (Macrocyclops) fuscus*. 10 oct. 1928, 27 sept. 1936 (♂ et ♀).
3. *Cyclops (Macrocyclops) albidus*. 27 sept. 1936 (♂ et ♀), 4 août 1942.
4. *Cyclops strenuus*. 10 oct. 1928.
5. *Cyclops (Thermocyclops) dybowski*. 27 sept. 1936 (♂ et ♀).
6. *Cyclops (Mesocyclops) leuckarti* f. *typica*. 27 sept. 1936 (♂ et ♀), 4 août 1942 (♂ et ♀).
7. *Cyclops (Acanthocyclops) vernalis*. 10 oct. 1928, 27 sept. 1936.
8. *Cyclops (Acanthocyclops) robustus*. 10 oct. 1942.
9. *Cyclops (Eucyclops) varius*. 27 sept. 1936, 10 oct. 1928.
10. *Cyclops (Eucyclops) denticulatus*. 27 sept. 1936, 4 août 1942.
11. *Cyclops (Eucyclops) macruroides*. 4 août 1942.
12. *Cyclops (Paracyclops) affinis*. 27 sept. 1936 (♂ et ♀), 10 oct. 1928.
13. *Cyclops (Paracyclops) fimbriatus*. 10 oct. 1928, 27 sept. 1936, 4 août 1942.
14. *Microcyclops bicolor*. 4 août 1942.
15. *Canthocamptus staphilinus*. 27 sept. 1936.

2. AUTRES STATIONS ÉTUDIÉES

1. *Canal de l'Aar, de Nidau à Brugg*. Riche végétation de Potamots, *Scirpus*, *Phragmites*, *Carex*, et depuis quelques années plusieurs stations de *Butomus umbellatus*. Quelques pêches faites surtout sur la rive droite, de Nidau aux écluses (THIÉBAUD (25)).

2. *Région littorale du lac de Biemme, vers le port privé des bateaux à louer du Neptune*. Fond vaseux et limoneux. (THIÉBAUD (25).)

3. *Marais de Brügg*. (Intéressante station.) Avec mares et fossés de tourbière et riche flore. Cette station a disparu, le terrain étant utilisé pour les gadoues de Bienne.

4. Petite mare à Bienne, au bout du lac, près du garage de la Société nautique Etoile. A été comblée.

5. Etang à l'extrémité du vallon de *Vauffelin*, alimenté en eau très claire et froide par une source jaillissant dans la prairie voisine.

6. Mare assez profonde avec ceinture de *Carex*, près de la ferme de Jobert, à 1300 mètres sur la chaîne de Chasseral.

7. Pour la faune profonde du lac de Bienne on ne connaît guère que les Ostracodes étudiés par KAUFMANN.

Les tableaux suivants donnent les résultats de mes recherches pendant une période s'étendant de 1910 à 1944. J'ai déjà publié une partie des observations faites dans mes travaux de 1926, 1931 et 1935. (Voir liste bibliographique.)

*Annexe.*

ETANGS DE BONFOL.

Dans les pêches faites le 4 avril 1946 par M. le Dr GUÉNIAT, directeur de l'Ecole normale de Porrentruy, j'ai trouvé les espèces suivantes:

CLADOCÈRES	COPÉPODES
<i>Daphnia longispina</i> var. <i>leydigi</i>	<i>Eucyclos varius</i>
<i>Simocephalus vetulus</i>	<i>Macrocyclops albidus</i>
<i>Acroperus harpae</i>	<i>Mesocyclops leuckarti</i>
<i>Eurycercus lamellatus</i>	<i>Cyclos strenuus</i> ssp. <i>landei</i>
<i>Ilyocryptus sordidus</i>	<i>Cyclops furcifer</i> (1 ♂)
<i>Alona affinis</i>	A. GRAETER (3) a trouvé dans
<i>Alona guttata</i>	un des étangs:
<i>Alona rectangulara</i>	<i>Cyclops insignis</i>
<i>Graptoleberis testudinaria</i>	<i>Diaptomus castor</i>
<i>Alonella nana</i>	<i>Eudiaptomus vulgaris</i>
<i>Chydorus sphaericus</i> (♂ et ♀)	<i>Megacyclops viridis</i>
<i>Rhynchotalona rostrata</i>	<i>Microcyclops varicans</i>
<i>Pleuroxus aduncus</i>	

3. LISTE ET RÉPARTITION DES ESPÈCES TROUVÉES DANS LES DIVERSES STATIONS

1. CLADOCÈRES	Mein-rieder-loch	Vieille Aar	Canal de l'Aar	Thièle à Nidau	Marais de Brügg	Marais à Biemme	Lac de Biemme		Mare à Vauf-felm	Mare à Jobert	Autres stations	Nombre de stations
							Littoral	pélagique				
1. <i>Sida crystallina</i>	+	+	+				+					4
2. <i>»</i> var. <i>limnetica</i>								++				4
3. <i>Diaphanosoma brachyurum</i>	+		+				++					4
4. <i>Lalona setifera</i>	+								++			4
5. <i>Daphnia pulex</i>	+				+					++		3
6. <i>»</i> var. <i>obtusata</i>					+							1
7. <i>»</i> <i>longispina typica</i>					+							1
8. <i>»</i> var. <i>legdigi</i>	++				+							2
9. <i>»</i> var. <i>rosea</i>	++				+							3
10. <i>»</i> <i>hyalina</i>												2
11. <i>»</i> f. <i>lacarmensis</i>			+									2
12. <i>»</i> <i>hyalina</i> f. <i>rectifrons</i>			+									2
13. <i>»</i> <i>»</i> <i>hyalina</i>												1
14. <i>»</i> <i>»</i> f. <i>jurassica</i>												4
15. <i>Scapholeberis mucronata</i>		++	++									4
16. <i>Ceriodaphnia reticulata</i>	++	++				+						3
17. <i>»</i> var. <i>kurzii</i>	++	+			+					+		3
18. <i>»</i> <i>pulexella</i>	++	+			+							2
19. <i>»</i> <i>megops</i>	++	+			+							2
20. <i>»</i> <i>quadranqula</i>	++	+			+							2
21. <i>»</i> var. <i>hamata</i>	++	+			+							3
22. <i>»</i> <i>laticaudata</i>	++				+							2
23. <i>»</i> <i>rotunda</i>	++				++							1
24. <i>»</i> <i>selosa</i>	++				++							1
25. <i>Simoccephalus retusus</i>	++	++	+		+							6
26. <i>»</i> <i>serrulatus</i>	++	++			+							2
27. <i>»</i> <i>expansus</i> var. <i>congener</i>					+							1
28. <i>Bosmina longirostris typica</i>	+											1
29. <i>»</i> var. <i>cornuta</i>												1
30. <i>»</i> <i>longirostris</i> (B. <i>coregoni</i> )												1
31. <i>Lathonoura reclinostris</i>	+	+			+							3
32. <i>Macrobrach laticornis</i>	+											1
33. <i>»</i> <i>lursulicornis</i>	++		++									1
34. <i>Ilyocryptus sordidus</i>	++	+										1
25. <i>»</i> <i>agilis</i>	++											3
36. <i>Eurycecus lamellatus</i>	++		+									3
A reporter	21	10	10		10	4	11	8		4		8

1. CLADOCÈRES	Meienriederloch	Vieille Aar	Canal de l'Aar	Thièle à Nidau	Marais de Brügg	Marais à Bienne	Lac de Biemme		Mare à Vauffelin	Mare à Jobert	Autres stations	Nombre de stations
							littoral	pédagique				
<i>Report</i>	24	10	10		10	4	11	8		4		1
37. <i>Camptocercus rectirostris</i>	+	+	+		+		+					5
38. <i>Acropereus harpae</i>	+											1
39.    » <i>var. frigida</i>	+											2
40.    » <i>angustatus</i>	+											1
41.    » <i>var. neglectus</i>												1
42. <i>Pseudolona latissima</i>												2
43. <i>Atonopsis elongata</i>												2
44. <i>Lepadigia quadrangularis</i>												2
45. <i>Alona affinis</i>												3
46.    » <i>quadrangularis</i>												3
47.    » <i>costata</i>					+							4
48.    » <i>tenuicaudis</i>												4
49.    » <i>guttata</i>												1
50.    » <i>var. tuberculata</i>												3
51.    » <i>rectangula</i>												3
52.    » <i>var. richardi</i>												5
53. <i>Rhynchotalona rostrata</i>												1
54.    » <i>falcata</i>												2
55. <i>Graptoleberis festudinaria</i>												5
56. <i>Alonella excisa</i>												1
57.    » <i>exigua</i>												2
58.    » <i>nana</i>												2
59. <i>Peracanthia truncata</i>												3
60. <i>Pleuroxus laevis</i>												4
61.    » <i>trigonellus</i>												3
62.    » <i>uncinatus</i>												3
63.    » <i>aduncus</i>												3
64. <i>Monospilus dispar</i>												2
65. <i>Chydorus sphaericus</i>												8
66.    » <i>oralis</i>												1
67.    » <i>gibbosus</i>												1
68.    » <i>piger</i>												1
69. <i>Polypheemus peticulus</i>												1
70. <i>Bythotrephes longimanus</i>												1
71. <i>Leptodora hyalina</i>												1
72. ( <i>Chydorus latus</i> )												1
	45	24	28		19	5	27	13	1	5	Lobsigersee (LUTZ)	
							38					



3. COFFÉPODES (suites)	Meierriederloch	Vieille Aar	Canal de l'Aar	Thièle à Nidau	Marais de Brügg	Marais à Bienne	Lac de Bienne		Mare à Vautefelin	Mare à Jobert	Autres stations	Nombre de stations
							littoral	pélagique				
<i>Report</i> . . . . .	17	13	10	7	10	5	11	4	4	5		1
26. <i>Diaecyclops languidus</i> . . . . .					+							2
27. » <i>bicuspidatus</i> . . . . .	+					++						1
28. » <i>bisetosus</i> . . . . .	++				+							2
29. <i>Microcyclops bicolor</i> . . . . .												1
30. » <i>tartarus</i> . . . . .	++											2
31. » <i>rubellus f. minor</i> . . . . .	++				+							1
32. <i>Canthocamptus staphilinus</i> et var. . . . .	++	++		+	+	+	+++			+		8
33. » <i>microstaphilinus</i> . . . . .	++				+							3
34. <i>Bryocamptus minutus</i> . . . . .	++				+							3
35. » <i>vejidowski</i> . . . . .	++				+							2
36. » <i>pigmaeus</i> . . . . .	++				+							3
37. » <i>zschohkei</i> var. <i>tatrensis</i> . . . . .												1
38. » » <i>himalayensis</i> . . . . .												1
39. » » <i>typica</i> . . . . .												1
40. <i>Attheyella crassa</i> . . . . .	+		+				++			+		5
41. <i>Elaphoidella gracilis</i> . . . . .	+											1
42. <i>Brehmiella northumbrica</i> . . . . .	+				++							2
43. <i>Limocamptus echinatus</i> . . . . .												1
44. <i>Paracamptus schmeili</i> . . . . .												1
45. » var. <i>brevisetä</i> . . . . .												1
46. <i>Morarina Poppei</i> . . . . .												1
44. » var. <i>meridionalis</i> . . . . .												1
48. <i>Argulus foliaceus</i> . . . . .	+											1
Total . . . . .	27	15	11	8	18	9	20	4	5	6		
								24				



#### 4. FAUNE ENTOMOSTRACÉENNE DES ENVIRONS DE BIENNE COMPARÉE A CELLE DU CANTON DE NEUCHÂTEL

Il est possible d'établir une comparaison entre la faune de ces deux régions voisines, puisqu'en 1908 (20) j'avais établi la liste des Entomostracés du canton de Neuchâtel que je complète en tenant compte des espèces trouvées par MAUVAIS (10), MONARD (11), E. GRAETER et CHAPPUIS.

	Neuchâtel	Env. de Bienne
Cladocères . . . . .	68 espèces	72 espèces
Copépodes . . . . .	42 »	48 »
Ostracodes . . . . .	28 »	21 »
	138 espèces	141 espèces

HERR (4) donne, pour l'Allemagne du Nord, 77 espèces de Cladocères et 69 pour la Bohême.

Il est probable qu'une recherche attentive permettra de trouver aussi à Neuchâtel les *C. gigas* et *robustus* confondus avec d'autres espèces.

Il n'en reste pas moins que la région biennoise se montre des plus riches, bien que le lac de Bienne n'ait pas encore été exploré systématiquement. La faune littorale n'a été étudiée que vers Bienne alors que des golfes situés près de l'île Saint-Pierre ou de Cerlier doivent renfermer bien des espèces encore ignorées. La faune profonde aussi, à part quelques pêches de KAUFMANN pour les Ostracodes, est pour ainsi dire inconnue. La Vieille Aar, dans la boucle qu'elle fait entre Meienried et Büren, doit être une station intéressante où on retrouvera les espèces de la Vieille Thièle augmentées de celles des eaux libres de végétation dans ce bassin plus profond.

Parmi les espèces très rares et communes aux deux régions il faut citer *Ceriodaphnia setosa* Matile que j'ai trouvée, en un seul exemplaire, dans les marais de Brügg (station disparue) et que MAUVAIS signale dans un diverticule du lac de Neuchâtel, vers Saint-Blaise, et en un unique exemplaire aussi. La belle espèce,

si vivement colorée de bleu et de violet, *Latona setifera*, trouvée en un seul exemplaire dans le port des bateaux de Neptune, à Bienne, est aussi très rare dans le canton de Neuchâtel où DELACHAUX la cite du lac de Saint-Blaise et MONARD et MAUVAIS du lac de Neuchâtel, toujours en quelques exemplaires seulement. Les tourbières des vallées de la Sagne et de la Brévine renferment plusieurs espèces nordiques, *Streblocerus serricaudatus*, *Acantholeberis rectirostris* et *Arctinocamptus arcticus*, espèces qui pourraient se trouver aussi dans les tourbières des Franches-Montagnes. Enfin, quelques pêches faites par M. le Dr GUÉNIAT, directeur de l'Ecole normale de Porrentruy, dans les étangs de Bonfol, se sont montrées riches en espèces intéressantes. Une monographie de ces étangs, dont la flore est si riche et spéciale, mériterait d'être entreprise.

## AUTEURS CITÉS

1922. CHAPPUIS, P.-A. *Copepoden in Zool. Resultaten der Reise von P. A. Chappuis an der oberen Nil*. Rev. suisse de zoologie. Vol. 29.
1929. — *Die Unterfamilie der Canthocamptinae*. Arch. f. Hydrobiologie. Bd. XX.
1903. GRAETER, A. *Die Copepoden der Umgebung von Basel*. Rev. suisse de Zool. Vol. 11.
1917. HERR, O. *Die Phyllopodenfauna der preussischen Oberlausitz und der benachbarten Gebiete*. Görlitz.
- ..... KEILHACK, L. *Phyllopoda, Blattfüssler*, in Brauers Süßwasserfauna Deutschland. Fischer, Jena.
1913. KESSLER, E. *Über eine Abart von Canthocamptus staphilinus Jurine*. Arch. für Hydrobiologie. Bd. 8.
1927. KIEFER, F. *Beitrag zur Kenntnis der freilebenden Copepoden Ungarns*. Arch. Balaticum.
1933. KOZMINSKI, Z. *Etudes morphométriques et écologiques sur les Cyclopidés du groupe strenuus*. Arch. d'Hydrobiologie et d'Ichthyologie. T. VII. Suwalki.
1934. — *Über die ökologische Verteilung einiger limnetischen Cyclopiden in den Wygriseen*. Verh. I. V. L. 6. Stuttgart.
1928. LOWNDES, A.-G. *The Copepoda of Wicken Fen*. The Nat. Hist. of Wicken Fen, part IV.
1926. MAUVAIS, G. *La faune littorale du lac de Neuchâtel*. Bull. Soc. neuch. Sc. nat. T. LI.
1918. MONARD, A. *Sur la faune profonde du lac de Neuchâtel*. Rev. suisse de Zool. Vol. 26.

1934. PELOSSE, Jean. *Etude sur la faune des Cladocères et des Copépodes de la région moyenne des Alpes françaises*. Lyon, Bosc frères.
1932. ROY, Jean. *Copépodes et Cladocères de l'ouest de la France*. Recherches biologiques et faunistiques sur le plancton d'eau douce des vallées du Loir et de la Sarthe. Gap.
- 1892-97. SCHMEIL, O. *Deutschlands freilebende Süßwasser-Copepoden*. Bibl. Zool. Heft 11, 15, 21.
1895. STINGELIN, Th. *Die Cladoceren der Umgebung von Basel*. Rev. suisse de Zool. T. 3.
1908. — *Phyllopedes*. Fasc. 2 du Catalogue des Invertébrés de la Suisse. Genève.
1920. — *Die Cladoceren der Burgäschisee*. Festschrift für Zschokke, n° 19.
1926. THALLWITZ, J. *Über Varietätenbildung bei Cyclops vernalis Fischer und Cyclops robustus Sars*. Arch. f. Hydrob. Bd. XVII.
- 1908<sup>a</sup>. THIÉBAUD, M. *Contribution à la biologie du lac de Saint-Blaise*. Ann. Biol. lacustre. V. 3. Bruxelles.
- 1908<sup>b</sup>. — *Les Entomostracés du canton de Neuchâtel*. Ann. Biol. lacustre. V. 3. Bruxelles.
1915. — *Copépodes*. Fasc. 8 du Catalogue des Invertébrés de la Suisse. Genève.
1926. — *Sur les Entomostracés de la région de Bienne*. Rev. suisse de Zool. T. 33.
1931. — *Sur quelques Copépodes de la région de Bienne*. Bull. Soc. neuch. Sc. nat. T. 55.
1936. — *Harpacticides muscicoles des Alpes et du Jura*. Bull. Soc. neuch. sc. nat. T. 61.
1953. — *Les espèces du groupe du Cyclops strenuus constatées en Suisse*. Rev. suisse de Zool. T. 60. Genève.
1935. THIÉBAUD, M. et GROSJEAN, P. *Contribution à l'étude de la faune microscopique du lac de Bienne*. Annales biennoises.
-

# L'ovaire de cobaye

(*Etudes statistiques des follicules ovariens*)

## I. L'ovaire gravide

par

**Eugène BUJARD**

Avec 8 figures dans le texte et 2 tableaux.

### TABLE DES MATIÈRES

	Pages
Introduction . . . . .	616
Matériel et technique . . . . .	618
Les follicules de l'ovaire de Cobaye; nombre de follicules contenus dans les deux ovaires . . . . .	621
Croissance et maturation des follicules . . . . .	623
Régression des follicules (follicules pycnotiques) . . . . .	628
Proportion des follicules en croissance et des follicules en régression . . . . .	631
Proportion de chacun des groupes de follicules en croissance:	
1. Follicules de 200 à 300 $\mu$ . . . . .	635
2. Follicules de 325 à 500 $\mu$ . . . . .	638
3. Follicules de 200 à 500 $\mu$ . . . . .	640
4. Follicules de 525 à 1000 $\mu$ et au-dessus . . . . .	642
Remarques générales . . . . .	643
Comparaison des deux ovaires . . . . .	644
Résumé . . . . .	649

## INTRODUCTION

Il peut paraître superflu de reprendre l'histoire de l'ovaire du Cobaye, car cet organe semble bien connu, depuis qu'il a fait l'objet de multiples recherches expérimentales. Toutefois, un examen un peu attentif de la littérature montre que, si cet ovaire a été bien étudié au point de vue qualitatif, il ne l'est qu'imparfaitement au point de vue quantitatif.

Ainsi: quelle est la proportion des follicules en voie de croissance et celle des follicules en voie de dégénérescence, à chaque moment de la vie du Cobaye ? Quelle est la grandeur des follicules et quelle est la proportion des grands, des moyens et des petits follicules aux divers jours du cycle œstral ou de la gravidité ? Les réponses que la littérature donne à ces questions ne sont qu'incomplètes parce qu'elles n'ont pas fait l'objet d'études systématiques. Et pourtant, une connaissance plus exacte de l'évolution des follicules dans l'ovaire du Cobaye permettrait une interprétation plus précise de certains résultats expérimentaux et décèlerait peut-être des erreurs qui ont passé inaperçues.

C'est à la suite d'expériences encore inédites, dont nous n'avons pas pu interpréter les résultats d'une façon satisfaisante, que nous avons entrepris de refaire la description de l'ovaire de Cobaye en nous plaçant au point de vue quantitatif. Ces recherches seront divisées en trois parties:

1. L'ovaire au cours de la gestation;
2. L'ovaire pendant le cycle œstral;
3. L'ovaire chez le jeune Cobaye jusqu'à la maturité sexuelle.

\* \* \*

Avant d'entrer dans le vif du sujet, nous pensons utile de rappeler les grandes lignes de la physiologie sexuelle du Cobaye.

Cet animal présente un cycle œstral de durée variable selon les conditions de milieu, de nourriture et de climat. Ce cycle est oscillant entre 13 et 21 jours, comme cela ressort des études de divers auteurs. Ainsi, STOCKHARD et PAPANICOLAOU (1917 et 1919)

lui attribuent une durée moyenne de 15,73 jours; SELLE (1922) trouve une valeur moyenne très proche de celle-ci, soit 15,87 jours, et un mode de 16 jours; YOUNG, MYERS et DEMPSEY (1933), puis YONNEY (1937) estiment que cette durée varie de 16 jours et une heure à 16 jours et 17 heures. Nous retiendrons le mode de 16 jours établi par SELLE.

La gestation est aussi d'une durée variable: elle est de 61 à 71 jours selon ISHII (1920), avec un mode de 68 jours. BLANDAU et YOUNG (1936 et 1939) estiment aussi que la longueur de la gravité est très variable; d'après leurs données, elle serait de 63 à 72 jours, si on néglige les parturitions prématurées; la courbe construite sur les valeurs de leur deuxième figure (1939) a son sommet au 68<sup>e</sup> jour, ce qui correspond au mode de ISHII. Les diverses indications que l'on peut cueillir dans la littérature rentrent toutes dans les limites ci-dessus: LAMS (1913), 9 semaines (soit 63 jours); PAPANICOLAOU (1923), 67 jours; COURRIER (1945), 68 jours environ; pour ne citer que quelques auteurs. Nous-même, nous avons trouvé une moyenne de 68,67 jours sur 56 gestations dont la durée a été enregistrée. Le Cobaye appartient ainsi à la catégorie des mammifères à cycle œstral court, dont la gestation est un multiple de ce cycle; la gestation du Cobaye correspondrait environ à 4 cycles œstraux.

La femelle de Cobaye possède un rut puerpéral et accepte en général le mâle dans les heures qui suivent la mise bas. Ce rut apparaît entre la première et la dixième heure après la parturition dans les cas extrêmes (BOLING, BLANDAU, WILSON et YOUNG, 1939); mais, le plus souvent, il se produit de deux à quatre heures après la mise bas (LAMS, 1913; ISHII, 1920; SQUIER, 1932).

L'ovulation, qui peut être spontanée chez les femelles séparées du mâle, se ferait de 6 à 10 heures après la copulation (L. LOEB, 1911), soit de 12 à 17 heures après la parturition (LAMS, 1913). STOCKHARD et PAPANICOLAOU (1917) estiment de 2 à 3 heures l'intervalle qui sépare la copulation de l'ovulation qui la suit. ISHII (1920), enfin, fixe la rupture folliculaire 3 à 4 heures après le début du rut puerpéral.

Le moment de la fécondation est mal connu; la littérature ne présente que peu de renseignements sur ce problème difficile. C'est l'étude de H. LAMS (1913) qui est la plus explicite à ce sujet. Si l'on se réfère aux interprétations de cet auteur et aux figures qui

accompagnent son mémoire, on peut établir la chronologie suivante: la pénétration du spermatozoïde dans l'ovule se ferait au plus tôt 10 heures après le coït; la différenciation des pronuclei commencerait vers la 13<sup>e</sup> heure; le premier fuseau de segmentation serait formé vers la 27-28<sup>e</sup> heure et le stade de deux blastomères atteint peu après. Ce sont là les temps les plus courts, mais la succession des phénomènes peut être plus lente chez d'autres Cobayes, chez lesquels le stade de deux blastomères n'est guère réalisé qu'après 48 heures.

La nidation du blastocyte dans l'endomètre de la corne utérine a lieu au début de la 6<sup>e</sup> journée après la copulation (Graf SPEE, 1901). A ce moment le corps jaune a déjà acquis sa structure typique; celle-ci est, en effet, réalisée dès le 5<sup>e</sup> jour (L. LOEB, 1906 et 1911). La durée de l'implantation serait de 6 à 8 heures (SANSON et HELL, 1931; BLANDAU, 1949).

Entre le 25<sup>e</sup> et le 27<sup>e</sup> jour de la gestation se produirait, selon FORD, WEBSTER et YOUNG (1951), une sorte de crise; le contrôle de la gestation passerait à ce moment de l'ovaire au placenta; durant cette période, le vagin s'ouvre chez plus de 45% des femelles observées par ces auteurs.

Les signes de régression du corps jaune deviennent évidents quelques jours plus tard et l'on peut dater l'involution de cette glande à partir du 40<sup>e</sup> jour environ (L. LOEB, 1906 et 1911). Cette involution se poursuit jusqu'à la fin de la gestation; à ce moment, il ne reste plus dans l'ovaire qu'une masse cicatricielle enfermant entre ses travées conjonctives des cellules chargées d'un pigment jaune (Yellow bodies de LOEB, 1911).

## MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Nous avons rassemblé le matériel de notre étude en utilisant la physiologie particulière de la femelle de Cobaye que nous venons de rappeler.

Nous avons donc isolé des couples dont la femelle était proche du terme d'une gestation, afin d'obtenir une fécondation immédiatement après la parturition. Les femelles ont été ensuite sacrifiées de quelques heures après la mise bas jusqu'au 68<sup>e</sup> jour de leur nouvelle gravidité. Notre élevage étant relativement petit, nous

avons réuni, au cours de plusieurs années, 230 femelles de tous âges et à toutes époques de l'année, les unes primipares, les autres multipares; ce mode de faire, qui nous était imposé par les circonstances, avait l'avantage de donner à nos observations le caractère de moyennes, qui pourraient facilement servir de références, pour établir des comparaisons avec des expériences faites sur du matériel non sélectionné, comme c'est le cas le plus souvent.

Sur les 230 femelles que nous avons observées, 56 (soit le 24,3%) n'ont pas été fécondées au moment de leur parturition et n'ont pas pu être utilisées; ce pour cent d'échecs est du même ordre que celui enregistré par ISHII (1920), qui accuse 20-27% d'insuccès dans les copulations après parturition.

Sur les 174 femelles fécondées au moment de leur mise bas, 37 (soit le 21,2%) avaient une grossesse unilatérale, le plus souvent à droite. Parmi ces 174 femelles, nous avons étudié les ovaires de 112 seulement, les autres ayant servi à d'autres fins.

Les deux ovaires de chacune des femelles examinées ont été fixés dans le liquide de Bouin, colorés en masse à l'hématoxyline et à la méthyléosine, selon la méthode que nous utilisons habituellement<sup>1</sup>, puis inclus à la paraffine et coupés en série sous une épaisseur de 10  $\mu$ . Une coupe sur vingt a été dessinée au trait à l'aide de l'appareil d'Edinger, avec un grossissement de trente fois. Chacune de ces esquisses a été complétée par l'analyse microscopique de la coupe correspondante, afin de repérer sur le dessin les follicules en évolution et ceux en régression. Sur les dessins, les deux diamètres principaux de chaque follicule ont été mesurés et leur moyenne a donné la grandeur approximative de chacun de ces follicules.

MYERS, YOUNG et DEMPSEY (1936), DEMPSEY (1937), puis après eux BOLING et HAMILTON (1939) ont essayé de calculer le volume des follicules. Ceux-ci étant rarement sphériques, la formule donnant le volume de la sphère n'était pas applicable; les auteurs ont accepté une formule approximative en remplaçant  $r^3$  par le produit de  $r_1 \times r_2 \times r_3$  pour déterminer ce volume.

Au début de nos recherches, nous avons aussi essayé de mesurer un troisième diamètre afin de pouvoir évaluer le volume folliculaire, mais très vite nous nous sommes rendu compte que les valeurs

---

<sup>1</sup> Eug. BUJARD, *Abrégé de technique microscopique*, 3<sup>e</sup> éd., 1950, p. 54 (Payot, Lausanne).

obtenues de cette façon seraient tout aussi approximatives que les grandeurs représentées simplement par la moyenne de deux diamètres mesurables directement sur les croquis. En effet, la forme des follicules cavitaires est très variée, le plus souvent irrégulière et non pas seulement ovoïde, et cela rend peu précis tout calcul de volume.

Les follicules dont le diamètre moyen était inférieur à 200  $\mu$  ont été négligés dans nos comparaisons. Les follicules en évolution, dont le diamètre moyen était égal ou supérieur à 200  $\mu$ , ont été classés en trois groupes :

1. Les follicules mesurant de 200 à 300  $\mu$ ;
2. »       »       »       » 325 à 500  $\mu$ ;
3. »       »       »       » 525 à 1000  $\mu$  et plus.

Dans chaque ovaire, les numérations suivantes ont été faites :

1. Le nombre des follicules en évolution de chacun des groupes ci-dessus et le nombre total des trois groupes;
2. Le nombre total des follicules en régression.

Les chiffres obtenus pour chacun des ovaires, droit et gauche, ont été additionnés, afin de compenser les différences parfois importantes existant entre les deux ovaires.

Le nombre des follicules appartenant à chacun de ces groupes varie d'une femelle de Cobaye à une autre, dans de très larges limites, du simple au décuple et au-delà, aussi est-il impossible de tirer des indications utiles de l'étude directe de ces chiffres. Pour éliminer cet inconvénient que représente la trop grande variabilité numérique des follicules chez les femelles de Cobayes, le pourcentage de chaque groupe de follicules a été calculé, ainsi que le pourcentage total des follicules en évolution. Ces pourcentages ont permis d'établir des courbes qui expriment la proportion des follicules en évolution ou en régression et, parmi les premiers, la proportion de chacun des groupes.

Les courbes obtenues à partir de ces valeurs sont souvent très proches de paraboles dont les paramètres sont entre eux selon des rapports en général simples; aussi avons-nous remplacé dans les croquis de nos figures les courbes primitives par les courbes schématiques paraboliques. Chaque fois deux courbes ont été établies, l'une correspondant aux valeurs maxima, l'autre aux valeurs

minima; l'espace compris entre les deux courbes représente l'aire des variations individuelles.

L'examen de ces courbes permet de juger avec une approximation très suffisante de l'état fonctionnel de l'ovaire, plus exactement de l'état de ses follicules, à chaque moment de la gestation (ou de l'œstre). Ces courbes constituent ainsi des références commodes qui permettent d'apprécier l'action sur les ovaires de tel ou tel facteur expérimental ou autre.

## LES FOLLICULES DE L'OVAIRE DE COBAYE

L'ovaire de Cobaye appartient au premier type de L. LOEB (1922); cet auteur distingue, en effet, trois types d'ovaires chez les Rongeurs:

1. Celui de la femelle de Cobaye, dans lequel la grande majorité des follicules dégénère avant et au moment de l'ovulation, c'est-à-dire pendant l'œstre. Cette dégénérescence est suivie, durant les prochains jours, de la croissance de petits follicules et de leur cavulation.

2. Celui de la Rate, dans lequel l'ovulation n'est pas précédée, ni accompagnée, d'une dégénérescence aussi générale des follicules: celle-ci reste limitée et peut se produire d'un bout à l'autre du cycle.

3. Celui de la Lapine, enfin, chez laquelle l'ovulation n'est pas spontanée et chez laquelle la dégénérescence folliculaire n'est pas en rapport avec celle-ci.

A chaque moment de la gestation ou du cycle œstral, l'ovaire de Cobaye contient des petits follicules en repos, des follicules cavitaires en voie de croissance et de volumes divers, des follicules en régression, ou follicules pycnotiques, et des corps jaunes; ces derniers appartiennent en général à plusieurs générations, c'est-à-dire à des ovulations successives suivies ou non de gestation.

*Nombre de follicules contenus dans les deux ovaires.* — Le nombre total des follicules contenus dans les deux ovaires varie dans de trop larges limites pour pouvoir servir de base utile à une analyse de leur évolution ou de leur régression. Si l'on additionne le nombre des follicules mesurant plus de 200  $\mu$  de diamètre, repérés dans les deux ovaires de chaque Cobaye, on constate, dans

notre série de 112 Cobayes, que le nombre des follicules en évolution oscille entre 2 et 489, celui des follicules en pycnose entre 0 et 189 et leur total entre 34 et 678.

La répartition numérique des follicules aux différents jours de la gravidité ne révèle rien de bien particulier, si ce n'est peut-être

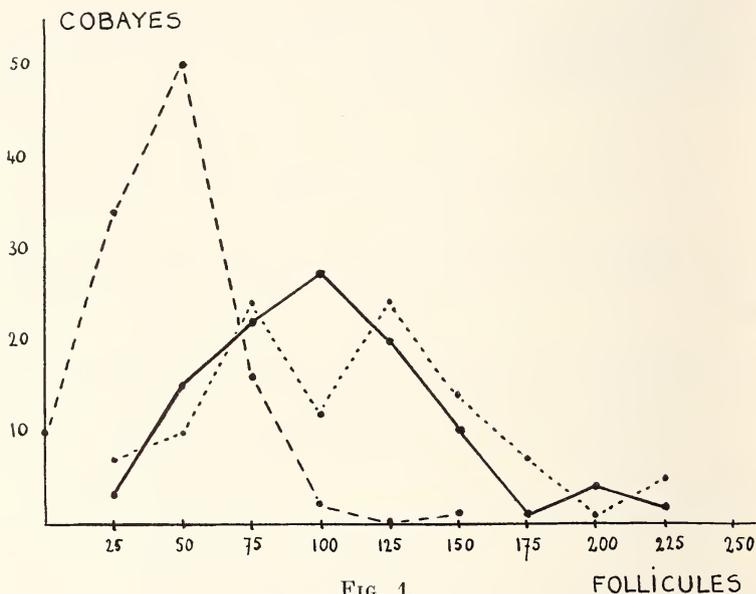


FIG. 1.

*Courbes de fréquence des follicules dans les deux ovaires des Cobayes.*

- follicules en évolution
- follicules en régression
- · · · · somme des follicules en évolution et en régression.

la situation des maximums signalés plus haut. Ces chiffres ont été observés dans notre série d'animaux : chez un Cobaye du 9<sup>e</sup> jour : 389 follicules en croissance, 95 follicules en pycnose, 484 follicules au total ; chez un autre du 18<sup>e</sup> jour : 489 follicules en croissance, 189 follicules en pycnose, 678 follicules au total ; chez un dernier du 36<sup>e</sup> jour : 290 follicules en croissance, 55 follicules en pycnose, 345 follicules au total.

Ces dates, 9<sup>e</sup>, 18<sup>e</sup> et 36<sup>e</sup> jour, correspondent-elles à des phénomènes fortuits n'intéressant qu'un ou deux Cobayes, ou sont-elles la manifestation d'une activité particulière des ovaires ? Nous ne saurions le dire ; notre série de Cobayes n'est pas encore suffisamment nombreuse pour que nous osions nous prononcer.

Nous avons aussi établi les *courbes de fréquence*, c'est-à-dire que nous avons cherché quel est le nombre de follicules le plus fréquemment représenté chez les Cobayes gravides. Dans ce but, nous avons groupé les paires d'ovaires par classes correspondant à la présence d'une somme de 25 follicules dans les deux ovaires, soit les paires d'ovaires contenant de 1 à 25 follicules, de 26 à 50 follicules, etc. Nous avons alors calculé le nombre de Cobayes appartenant à chacune de ces classes. L'examen de ces courbes (fig. 1) montre :

Que pour les follicules en croissance, la fréquence maximum est de 100 follicules dans la paire d'ovaires et que la dispersion de la courbe s'étend de 25 à 175 follicules ;

Que pour les follicules en régression (follicules pycnotiques), la fréquence maximum est de 50 et la dispersion de la courbe de 0 à 100 follicules.

Quant à la courbe de fréquence de la somme des follicules (follicules en ovulation et follicules en régression) contenus dans la paire d'ovaires, elle présente deux maximums correspondant à 75 et à 125 follicules et sa dispersion s'étend de 25 à 200 follicules ; l'existence de deux sommets à cette courbe de fréquence provient sans doute du fait que notre population de Cobayes n'est pas homogène, ce qui se conçoit aisément étant donné les circonstances diverses (saisons, âges, primiparité ou multiparité, etc.) dans lesquelles les animaux ont été sacrifiés.

En résumé, l'analyse du nombre de follicules aux différents jours de la gestation ne permet pas de tirer des conclusions utiles sur l'évolution des ovaires. C'est la raison qui nous a conduit à recourir à l'analyse des pourcentages des diverses catégories de follicules ; dans l'espoir, qui fut satisfait, d'obtenir des résultats plus démonstratifs.

## CROISSANCE ET MATURATION DES FOLLICULES

L'évolution des follicules dans l'ovaire du Cobaye est semblable, au point de vue morphologique, à celle des follicules ovariens chez les Mammifères en général. Nous ne la résumerons que pour noter les dimensions et la chronologie de leurs principaux stades.

Les follicules primordiaux sont formés d'un ovocyte et de quelques cellules folliculaires aplaties. Lorsqu'un certain nombre de ces follicules commencent leur évolution, leurs cellules folliculaires se multiplient et cette prolifération donne naissance à de petits follicules stratifiés comprenant trois à quatre rangées de petites cellules entourant l'ovocyte; ces follicules ont un diamètre moyen de 150 à 200  $\mu$ .

Les cellules folliculeuses commencent alors à s'écarter et permettent à la cavité folliculaire de s'entr'ouvrir; celle-ci est le plus souvent déjà reconnaissable dans des follicules de 250  $\mu$  de diamètre.

Les cellules folliculeuses continuent à proliférer, les mitoses sont plus ou moins nombreuses; la cavité s'élargit et la grandeur des follicules augmente pour atteindre un volume moyen de 800  $\mu$ ; parallèlement, les thèques conjonctives se sont différenciées. Tous les follicules ne semblent pas grandir avec la même rapidité; aussi M. ARON et Cl. ARON (1946) distinguent-ils les follicules à croissance lente, relativement pauvres en mitoses, et les follicules à croissance rapide, riches en divisions cellulaires.

Tandis que les petits follicules étaient sphériques, les gros follicules sont très souvent déformés par compression réciproque.

La prolifération des cellules folliculeuses se ralentit ensuite; les mitoses diminuent et les cellules de la membrane granuleuse changent progressivement d'aspect; leur cytoplasme augmente en quantité, ce qui a pour effet d'écarter les noyaux les uns des autres et d'amorcer une légère dissociation des cellules folliculeuses. Ce sont les signes de la maturation folliculaire, tels qu'ils ont été déjà décrits par RUBASCHKIN (1905), SOBOTTA (1907) ou L. LOEB (1911).

En même temps, le liquide folliculaire donne un coagulum plus abondant et plus éosinophile. Le follicule acquiert les caractères d'un follicule prêt à la rupture, à l'ovulation; son volume a encore augmenté et son diamètre moyen atteint suivant les cas 1000  $\mu$ , 1200 $\mu$  et même 1300  $\mu$  parfois.

\* \* \*

Les premiers jours de la gravidité sont particulièrement favorables à une étude de l'évolution folliculaire; en effet, la mise bas est suivie immédiatement d'un rut puerpéral au cours duquel il se produit une crise pycnotique générale qui détruit tous les follicules

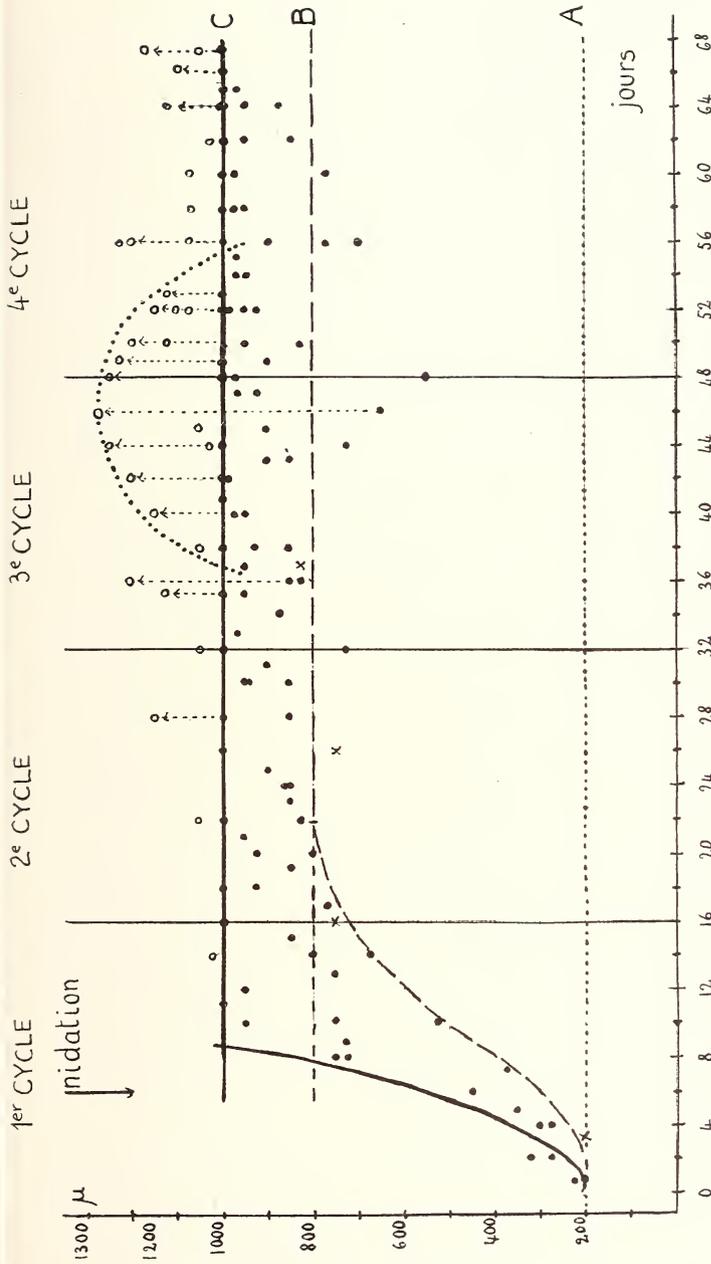


FIG. 2.

Graphique représentant la croissance des follicules au cours de la gestation du Cobaye.

A. Ligne de base correspondant aux petits follicules (diamètre moyen: 200  $\mu$ ).

B. Grandeur maximum des follicules chez certains Cobayes (diamètre moyen: 800  $\mu$ ).

C. Grandeur maximum des follicules chez d'autres Cobayes (diamètre moyen: 1000  $\mu$ ).

Au-dessus de cette ligne: ----- poussées de maturation.

La surface comprise entre A et B contient l'ensemble des follicules petits et moyens observables dans les ovaires.  
La surface comprise entre B et C représente l'aire des variations individuelles de la grandeur maximum des follicules chez les différents Cobayes.

● Le plus grand follicule de chaque Cobaye, ne présentant pas de signe de maturation.

○ Le plus grand follicule de chaque Cobaye, mais avec signes de maturation.

cavitaires, comme l'a décrit L. LOEB (1911) à l'exception de celui ou de ceux qui sont prêts à l'ovulation. Celle-ci a lieu, nous l'avons rappelé dans l'introduction, deux à trois heures après la copulation qui suit très rapidement la parturition.

A la suite de cette destruction massive des follicules par pycnose il ne reste dans l'ovaire de Cobaye, 24 heures après la mise bas, que des follicules primordiaux et des petits follicules stratifiés, mesurant au plus 250  $\mu$  de diamètre; ce sont les seuls qui aient échappé à la crise pycnotique. Cet état dure jusqu'au 2<sup>e</sup> jour, parfois au 4<sup>e</sup> jour, selon les Cobayes; puis, alors que le corps jaune est formé au 5<sup>e</sup> jour, quelques follicules commencent de nouveau à grandir et à se creuser d'une cavité (fig. 2).

Au 7<sup>e</sup> jour, au moment où la nidation de la vésicule blastodermique issue de l'œuf fécondé vient de s'achever, quelques ovaires renferment déjà des follicules cavitaires, d'un diamètre moyen voisin de 500  $\mu$ .

Au 8<sup>e</sup> jour, il n'est pas rare de trouver des follicules de grande dimension mesurant de 750 à 800  $\mu$  et au 11<sup>e</sup> jour certains d'entre eux ont même atteint 1000  $\mu$  de diamètre moyen. Cette croissance folliculaire ne se fait pas avec la même rapidité chez tous les Cobayes; ainsi, au 11<sup>e</sup> jour, chez plusieurs de ceux-ci, le diamètre moyen des follicules ne dépasse pas 700  $\mu$ . Chez les premiers, à croissance folliculaire rapide, il suffit donc de 6 à 8 jours pour que des petits follicules de 200  $\mu$  voient leur diamètre moyen quintupler.

Durant les jours suivants, un certain équilibre tend à s'établir, et à partir du 18<sup>e</sup> jour déjà, c'est-à-dire à la fin de la période qui correspondrait à un premier cycle œstral, le diamètre moyen des plus grands follicules oscille chez la plupart des Cobayes entre 800 et 1000  $\mu$ .

Sur le graphique (fig. 2), la ligne B (800  $\mu$ ) correspond à la grandeur maximum des follicules ovariens chez certains Cobayes et la ligne C (1000  $\mu$ ) à cette grandeur maximum chez d'autres Cobayes. La surface comprise entre les deux lignes B et C représente donc l'aire des fluctuations individuelles.

La croissance des follicules au début de la gestation a aussi été estimée par DEMPSEY (1937), qui a calculé le volume des ovisacs au 8<sup>e</sup>, au 16<sup>e</sup> et au 24<sup>e</sup> jour; cet auteur donne à ces volumes les valeurs suivantes: 243, 426 et  $388 \times 10^6 \mu^3$  pour le volume du plus grand des follicules mesurés ces jours-là. Le calcul montre que ces

volumes correspondent à des diamètres de 775, 925 et 900  $\mu$  environ, c'est-à-dire à des longueurs de même ordre que celles que nous avons observées. Ces trois valeurs peuvent être, en effet, inscrites dans l'aire de fluctuations individuelles de nos séries.

L'équilibre qui s'est établi à partir des 16<sup>e</sup> et 17<sup>e</sup> jours tend à se maintenir jusqu'à la fin de la gestation; il est toutefois rompu de temps en temps par l'apparition de très gros follicules, présentant les signes de la maturation et dont le diamètre moyen est supérieur à 1000  $\mu$ . Celui-ci peut atteindre 1200  $\mu$  et plus, sans qu'aucun de ces follicules n'arrive cependant à la rupture, à l'ovulation. Nous avons trouvé de tels follicules au 28<sup>e</sup> jour, au 35<sup>e</sup> jour et au 36<sup>e</sup>, du 40<sup>e</sup> au 52<sup>e</sup> jour, au 56<sup>e</sup> jour et enfin au 65<sup>e</sup>, au 66<sup>e</sup> jour et au 67<sup>e</sup> jour, soit à la veille du terme de la gestation; cette dernière poussée de maturation prépare vraisemblablement l'ovulation qui se produirait peu après la mise bas prochaine. L. LOEB avait déjà signalé la présence dans l'ovaire de Cobaye de follicules mûrs aux divers moments de la gestation, sans en préciser les jours.

Des observations semblables aux nôtres ont été faites par EVANS et SWEZY (1931); le tableau ci-dessous confronte leurs observations et les nôtres:

Observations de	Présence de gros follicules					
	11 <sup>e</sup> j. —	25 <sup>e</sup> -27 <sup>e</sup> j. 28 <sup>e</sup> j.	35 <sup>e</sup> j. 35 <sup>e</sup> -36 <sup>e</sup> j.	45 <sup>e</sup> -47 <sup>e</sup> j. 40 <sup>e</sup> -53 <sup>e</sup> j.	— 56 <sup>e</sup> j.	— 64 <sup>e</sup> -67 <sup>e</sup> j.
EVANS et SWEZY Personnelles						

Les coïncidences que cette comparaison met en évidence ne paraissent pas dues au hasard; elles semblent révéler, comme nous l'avons dit précédemment (1952), l'existence d'une certaine périodicité dans les poussées de maturation des follicules ovariens au cours de la gestation. En effet, on peut relever, d'une part, que les poussées du 28<sup>e</sup>, du 46<sup>e</sup>, du 66<sup>e</sup> jour sont séparées par des intervalles de 18 et 20 jours, c'est-à-dire par des intervalles équivalant à la durée d'un cycle œstral long? On constate d'autre part, si l'on divise la gestation en quatre cycles fondamentaux, que ces trois poussées sont situées toutes trois près de la fin d'un cycle, soit le 2<sup>e</sup>, le 3<sup>e</sup> et le 4<sup>e</sup>. Tandis que plusieurs de ces poussées de maturation folliculaire sont, pour ainsi dire, épisodiques et ne s'observent que chez un ou deux Cobayes, on peut relever deux

périodes où ces poussées se succèdent presque de jour en jour et intéressent presque tout un groupe de Cobayes; l'une est la période qui va du 40<sup>e</sup> au 53<sup>e</sup> jour, l'autre celle qui s'étend du 64<sup>e</sup> au 68<sup>e</sup> jour, à la fin de la gestation. L'ensemble des follicules en maturation, repérés entre le 40<sup>e</sup> et le 53<sup>e</sup> jour chez différents Cobayes, peut être inscrit dans une courbe dont le sommet correspond au 46<sup>e</sup> jour, avec un follicule dont le diamètre moyen atteint la plus grande dimension que nous ayons observée, 1275  $\mu$ . Le 3<sup>e</sup> cycle de la gestation semble donc être une période critique au cours de laquelle les poussées de maturation folliculaire peuvent se succéder de jour en jour chez les différents Cobayes; c'est le moment où le corps jaune gravide commence sa phase de régression (L. LOEB).

Nous avons donc pensé que nous étions autorisé à conclure (1952), plus nettement que ne l'ont fait EVANS et SWEZY, que les phénomènes périodiques du cycle œstral ne sont pas complètement effacés pendant la gestation du Cobaye.

L'étude statistique du pour-cent des follicules en croissance nous apportera d'autres arguments en faveur de cette conception.

Le Cobaye viendrait se ranger à côté du Rat, chez lequel EVANS et SWEZY (1931) ont déjà pu démontrer que la croissance folliculaire conserve pendant la gestation sa périodicité habituelle de quatre à cinq jours, alors que les autres manifestations de l'œstre sont suspendues.

## RÉGRESSION DES FOLLICULES OVARIQUES (*Follicules pycnotiques*)

L'involution folliculaire peut atteindre les follicules cavitaires à tous les stades de leur développement, elle peut frapper aussi bien les petits follicules que les grands. Nous résumerons brièvement ses principales étapes en examinant les transformations régressives d'un follicule ayant un diamètre moyen, creusé d'une cavité suffisamment large.

L'involution débute par la cessation des mitoses des cellules folliculeuses, puis par l'apparition de quelques noyaux pycnotiques dans la couche la plus interne de la membrane granuleuse bordant la cavité folliculaire. Ces pycnoses deviennent rapidement plus

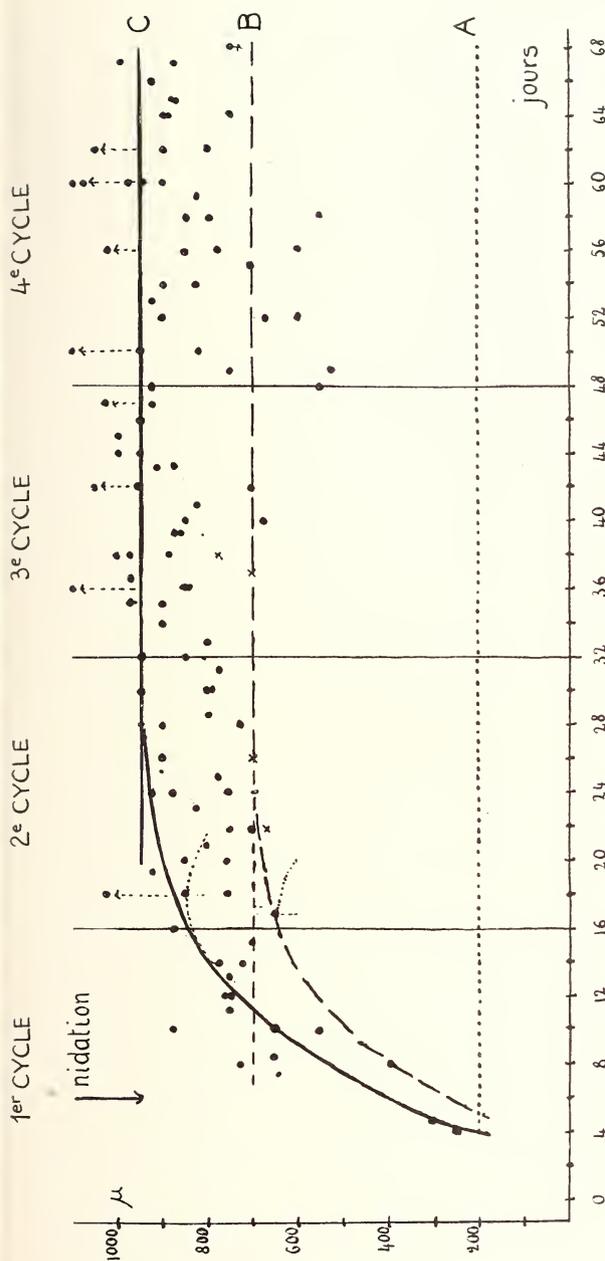


FIG. 3.

Graphique représentant la régression des follicules au cours de la gestation du Cobaye.

- A. Ligne de base correspondant aux petits follicules (diamètre moyen: 200  $\mu$ ).  
 B. Grandeur maximum des follicules pycnotiques chez certains Cobayes (diamètre moyen: 700  $\mu$ ).  
 C. Grandeur maximum des follicules pycnotiques chez d'autres Cobayes (diamètre moyen: 950  $\mu$ ).  
 La surface comprise entre A et B contient l'ensemble des follicules pycnotiques de toutes dimensions observables dans les ovaires.

La surface comprise entre B et C représente l'aire des fluctuations individuelles de la grandeur maximum des follicules pycnotiques chez les différents Cobayes.

● Le plus grand follicule pycnotique de chaque Cobaye.

nombreuses et intéressent bientôt toutes les cellules folliculeuses, qui subissent la cytolysse les unes après les autres; la membrane granuleuse s'amincit ainsi progressivement et finit par disparaître complètement. Les cellules thécales subissent de leur côté un certain degré d'hypertrophie.

Parallèlement à cette crise de pycnose et de lyse frappant les cellules folliculeuses, l'ovocyte lui aussi est lysé, avec ou sans tentatives de cette pseudo-segmentation qui a été décrite chez le Cobaye par L. LOEB (1905).

Au fur et à mesure que la disparition de la membrane granuleuse progresse, le follicule se flétrit, diminue de volume et se réduit petit à petit en un amas de cellules conjonctives thécales, au milieu desquelles on retrouve parfois quelques débris des pycnoses de cellules folliculeuses ou même les restes de l'ovocyte. Cette involution, qui se renouvelle périodiquement dans l'ovaire gravide, est semblable à celle qu'a décrite M. ARON (1932), à la suite d'injection de gonadostimuline à de jeunes Cobayes et qui aboutit à ces nodules thécaux que cet auteur désigne comme *corps jaunes atrésiques* ou *faux corps jaunes*, sans qu'il y ait effectivement lutéinisation des cellules thécales.

\* \* \*

Si nous examinons quelle est la grandeur maximale des follicules pycnotiques à chaque moment de la gestation, nous constatons qu'il y a un certain parallélisme entre ceux-ci et les follicules en croissance, dont nous avons décrit l'évolution.

Au moment de la mise bas, l'ovaire contient de gros follicules à noyaux pycnotiques, ceux-ci disparaissent rapidement et au 4<sup>e</sup> jour l'ovaire ne présente plus que quelques follicules pycnotiques dont le diamètre moyen ne dépasse pas 250  $\mu$ .

Durant les jours suivants, au fur et à mesure que la croissance donne naissance à des follicules de plus en plus grands, un certain nombre de ceux-ci sont frappés de régression, de telle sorte que le diamètre moyen des follicules pycnotiques augmente lui aussi progressivement (fig. 3).

Au 17<sup>e</sup>, 18<sup>e</sup> jour, ce qui correspond à la fin du premier cycle, un certain nombre de ces follicules en régression ont un diamètre moyen qui varie de 650 à 850  $\mu$  suivant les ovaires; quelques jours

après, vers le 28<sup>e</sup> jour, une sorte d'équilibre tend à s'établir, et celui-ci se maintiendra jusqu'à la fin de la gestation.

Sur le graphique, les fluctuations individuelles de la grandeur maximum des follicules pycnotiques sont inscrites pour la plupart entre deux limites, l'une supérieure (C) correspondant à un diamètre moyen de 950  $\mu$ , l'autre inférieure (B) correspondant à un diamètre moyen de 700  $\mu$ ; ces deux limites définissent l'aire de ces fluctuations. Il est à noter, toutefois, qu'à partir du 48<sup>e</sup> jour jusqu'au terme de la gravidité, quelques Cobayes ne présentent que des follicules pycnotiques dont le diamètre moyen est passablement au-dessous de la limite inférieure des fluctuations individuelles les plus fréquentes.

On peut aussi observer parfois des follicules pycnotiques dont le diamètre moyen dépasse la limite supérieure de 950  $\mu$  et peut mesurer jusqu'à 1100  $\mu$ . Ces gros follicules s'observent surtout dans la seconde moitié de la gestation, c'est-à-dire durant les périodes qui correspondraient au 3<sup>e</sup> et au 4<sup>e</sup> cycle de celle-ci. Il est vraisemblable que leur présence est consécutive aux poussées de maturation que nous avons notées à ce même moment; ces gros follicules pycnotiques dériveraient des follicules en croissance, qui ont été frappés de régression avant d'avoir achevé leur maturation.

#### PROPORTION DES FOLLICULES EN CROISSANCE ET DES FOLLICULES EN RÉGRESSION

La simple numération des *follicules en croissance* dans les deux ovaires ne nous a pas donné des résultats comparables vu la trop grande variabilité du nombre des follicules chez les différents Cobayes. Nous avons donc établi la proportion des follicules en croissance par rapport au nombre total des follicules dont le diamètre moyen est supérieur à 200  $\mu$ .

Au lendemain de la parturition, le nombre des follicules cavitaires diminue rapidement, par suite de la crise pycnotique qui frappe les ovaires à ce moment-là. Il en résulte qu'au 4<sup>e</sup> jour de la gestation, comme nous l'avons rappelé plus haut, les ovaires ne contiennent plus que des follicules primordiaux et des petits follicules, mesurant 200 à 300  $\mu$  de diamètre; quelques-uns sont déjà

creusés d'une minuscule cavité. Si l'on ne tient pas compte des follicules primordiaux, la proportion des petits follicules est donc de 100% à ce moment.

Cet état dure de un à trois jours, suivant la rapidité de l'évolution de l'ovaire. A partir du 5<sup>e</sup> ou 6<sup>e</sup> jour, soit à la veille de la nidation du blastocyte qui a lieu au début du 6<sup>e</sup> jour (Graf SPREE, 1901; SNYDER, 1938, etc.), les phénomènes de pycnose réapparaissent; il en résulte que la proportion des follicules en croissance diminue au fur et à mesure que celle des follicules en régression augmente. Ce double phénomène, diminution des follicules en évolution et augmentation des follicules en régression, prend une allure plus ou moins rapide chez différents Cobayes.

La diminution relative des follicules en croissance peut être représentée par deux courbes paraboliques *a* et *b*, délimitant l'aire des variations individuelles du phénomène. La diminution du pourcentage des follicules en croissance ne s'abaisse que rarement au-dessous de 60%. Cette valeur est déjà atteinte le 12<sup>e</sup> jour dans un certain nombre d'ovaires tandis qu'elle ne l'est qu'au 18<sup>e</sup> jour dans d'autres. Ceci semble en relation avec les durées différentes du premier cycle ovarique qui suit la mise bas chez les Cobayes.

Au 16<sup>e</sup> jour environ de la gestation, un 2<sup>e</sup> cycle commence; il s'étend approximativement jusqu'au 32<sup>e</sup> jour et il est suivi d'un 3<sup>e</sup> et d'un 4<sup>e</sup> cycle de même durée, puisque la gestation du Cobaye correspondrait environ à quatre cycles œstraux.

L'évolution des follicules est semblable dans ces trois cycles; au début de chacun d'eux, la proportion des follicules en croissance augmente jusqu'à un maximum situé au milieu du cycle, puis elle diminue jusqu'à la fin de celui-ci. Ce phénomène se répète trois fois, avec cette différence que le pour-cent maximum s'élève de cycle en cycle; il est de 80% entre le 22<sup>e</sup> et le 24<sup>e</sup> jour pour le 2<sup>e</sup> cycle, de 85% le 40<sup>e</sup> jour pour le 3<sup>e</sup> cycle, et de 90% le 58<sup>e</sup> jour pour le 4<sup>e</sup> et dernier cycle. Cette augmentation et cette diminution périodiques des follicules en croissance peuvent être inscrites sous trois courbes paraboliques, dont la dispersion correspond à chacun des trois derniers cycles (*x-x'*, *y-y'* et *z-z'*). Le premier sommet de ces trois courbes, au 24<sup>e</sup> jour, est distant de 18 jours du moment de la nidation et les deux autres sommets se suivent à un intervalle semblable à la durée moyenne des cycles œstraux chez le Cobaye.

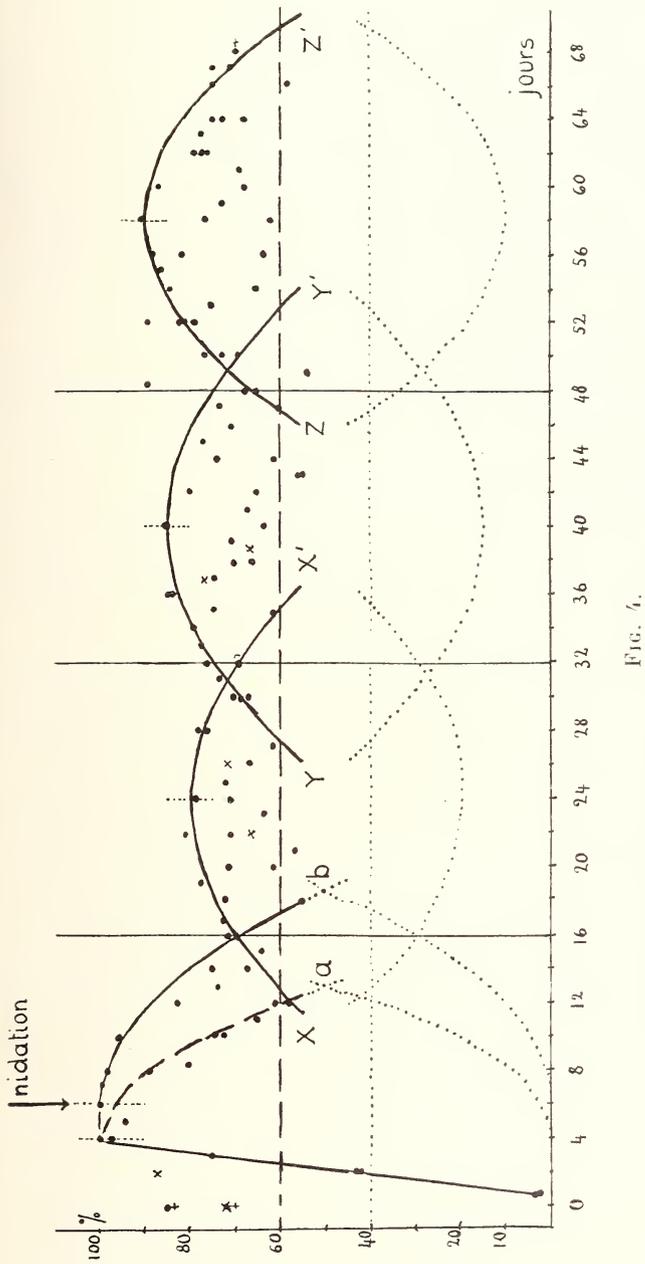
1<sup>er</sup> CYCLE2<sup>e</sup> CYCLE3<sup>e</sup> CYCLE4<sup>e</sup> CYCLE

Fig. 4.

Proportions des follicules en croissance au cours de la gestation du Cobaye.

— Pourcentage minimum (60%) observé chez certains Cobayes.

— Pourcentage maximum observé chez d'autres Cobayes.

Manifestation des quatre cycles fondamentaux de la gestation du Cobaye.

Les surfaces comprises entre ces lignes représentent l'aire des fluctuations individuelles.

Remarque. — En pointillé, les courbes qui sont le reflet des premières donnent le pour-cent des follicules pycnotiques.

● Les deux ovaires ensemble.

× Un seul ovaire.

Tous les ovaires de Cobaye ne présentent pas toutefois une évolution aussi schématique, il y a de nombreuses et larges variations individuelles; ces variations sont comprises (fig. 4), d'une part, entre la ligne de base de 60%, qui est atteinte à la fin du premier cycle et qui est la limite inférieure au-dessous de laquelle le pourcentage des follicules en croissance ne tombe que très rarement et, d'autre part, entre ces trois courbes d'élévation croissante, qui correspondent aux valeurs décrites ci-dessus et qui représentent la limite supérieure des fluctuations observées. Les aires de variabilité individuelle sont donc définies par la ligne droite de base et les trois courbes paraboliques qui la surmontent.

Nous avons vu que les phénomènes de pycnose sont si intenses au moment de la mise bas qu'ils entraînent la disparition totale des follicules en évolution. Ces phénomènes cessent pendant deux à trois jours, puis ils réapparaissent aux 5<sup>e</sup> et 6<sup>e</sup> jours de la gestation et ils deviennent de plus en plus fréquents.

Le nombre des follicules pycnotiques augmente plus ou moins rapidement suivant les ovaires considérés et atteint la proportion de 40% au cours du 1<sup>er</sup> cycle, le 12<sup>e</sup> jour déjà chez quelques Cobayes, le 18<sup>e</sup> jour seulement chez d'autres.

Les courbes représentant le pourcentage des follicules pycnotiques aux divers jours de la gravidité sont le reflet symétrique de celles exprimant la proportion des follicules en croissance et ne nécessitent pas une nouvelle interprétation.

En pratique, l'établissement d'une seule courbe, celle des follicules en croissance, par exemple, est suffisante pour traduire schématiquement l'évolution des follicules dans les ovaires d'une série de Cobayes placés dans des conditions déterminées.

L'étude du pourcentage des follicules en croissance (ou celle des follicules pycnotiques) met donc nettement en évidence les quatre cycles œstraux que comprend la gestation du Cobaye et qui restent habituellement masqués, lorsqu'on s'en tient à une étude purement morphologique de l'ovaire. Ces faits permettent donc de conclure, comme nous l'avons fait en 1952, que durant la gestation du Cobaye, il y a persistance du cycle œstral au niveau de l'ovaire.

PROPORTION DES FOLLICULES EN CROISSANCE  
DANS CHACUN DES GROUPES

L'analyse du pourcentage total des follicules en croissance aux divers jours de la gravidité, ne nous renseigne pas sur l'évolution des follicules au cours de celle-ci. Pour serrer de plus près ce problème, nous avons divisé les follicules cavitaires en trois groupes suivant la grandeur de leur diamètre moyen :

I <sup>er</sup> groupe	Les follicules	mesurant	de 200 à 300 $\mu$ ;	
II <sup>e</sup>	»	»	»	de 325 à 500 $\mu$ ;
III <sup>e</sup>	»	»	»	de 525 à 1000 $\mu$ ou davantage.

Nous avons donc calculé quelle était la proportion de chacun de ces groupes, par rapport au total des follicules des ovaires et nous avons essayé d'exprimer leurs variations plus ou moins périodiques par de nouvelles courbes.

\* \* \*

1. *Proportion des petits follicules, mesurant de 200 à 300  $\mu$  de diamètre moyen (groupe I) (fig. 5).*

Comme nous l'avons rappelé, les petits follicules représentent la totalité, 100%, des follicules ovariens au 4<sup>e</sup> jour de la gestation, abstraction faite des follicules primordiaux plus petits que 200  $\mu$ . Ceci résulte de la crise pycnotique qui suit la mise bas.

Leur proportion s'abaisse rapidement durant les jours suivants, du fait de l'entrée en évolution de follicules de plus en plus nombreux, dont les uns poursuivront leur croissance, tandis que d'autres seront frappés de régression; les pycnoses réapparaissent, en effet, dès le 5<sup>e</sup> ou le 6<sup>e</sup> jour.

Cette diminution proportionnelle du nombre des petits follicules est plus ou moins rapide d'un Cobaye à l'autre; les fluctuations individuelles peuvent être inscrites entre deux courbes paraboliques (*a* et *b*), qui atteignent toutes deux leur point le plus bas au 18<sup>e</sup> jour, à la fin du 1<sup>er</sup> cycle; à ce moment, la proportion des follicules dont le diamètre ne dépasse pas 300  $\mu$  oscille entre 25% et 40%.

Le taux inférieur de 25% se maintient jusqu'au 36<sup>e</sup> jour environ, puis il s'élève progressivement jusqu'à 40% à la fin de la gestation (A).

Les différences individuelles s'inscrivent au-dessus de ce taux de base, sans toutefois présenter les variations cycliques régulières manifestées par l'ensemble des follicules en croissance. A partir du 18<sup>e</sup> jour, la proportion maximum des petits follicules s'élève progressivement jusqu'au taux de 55% qui est atteint au 34<sup>e</sup> jour. Ce taux reste à peu près inchangé jusqu'à la fin de la gestation (B).

Toutefois, on peut noter, dans notre série de Cobayes tout au moins, un léger fléchissement du pourcentage des petits follicules au 45<sup>e</sup> jour, ce qui semblerait l'indication d'une périodicité larvée qui deviendrait reconnaissable pendant le 4<sup>e</sup> cycle. En effet, en analysant d'un peu plus près les fluctuations individuelles que nous avons observées, il paraît possible de reconnaître deux grandes périodes; chacune de ces périodes présente une première phase, durant laquelle le pourcentage des petits follicules en croissance augmente jusqu'à un maximum de 55%, et ensuite une phase pendant laquelle ce pourcentage diminue de nouveau. Ces deux grandes périodes peuvent être inscrites sous deux arcs paraboliques, largement ouverts, qui se coupent au 45<sup>e</sup> jour.

La première de ces courbes ( $x-x'$ ), qui correspond à une première augmentation du taux des petits follicules, a son origine au 20<sup>e</sup> jour et atteint son sommet au 36<sup>e</sup> jour; elle couvre la plus grande partie des 2<sup>e</sup> et 3<sup>e</sup> cycles de la gestation, que rien ne permet de distinguer l'un de l'autre. La seconde augmentation commence en fait pendant le 3<sup>e</sup> cycle; la courbe qui la représente ( $y-y'$ ) s'élève à partir du 36<sup>e</sup> jour environ, croise la première au 45<sup>e</sup> jour, atteint son maximum aux 55-56<sup>e</sup> jours, puis s'abaisse vers la fin de la gestation. Cette courbe s'étend ainsi sur une période un peu plus longue que le 4<sup>e</sup> cycle de la gestation, ce dernier cycle commence à se dessiner d'une façon reconnaissable.

L'écart entre les proportions maximum et minimum, soit l'aire des fluctuations individuelles, tend à se rétrécir vers la fin de la gravidité; il semble qu'il y aurait une certaine tendance à la stabilisation de la proportion des petits follicules dont les diamètres mesurent de 200 à 300  $\mu$ .

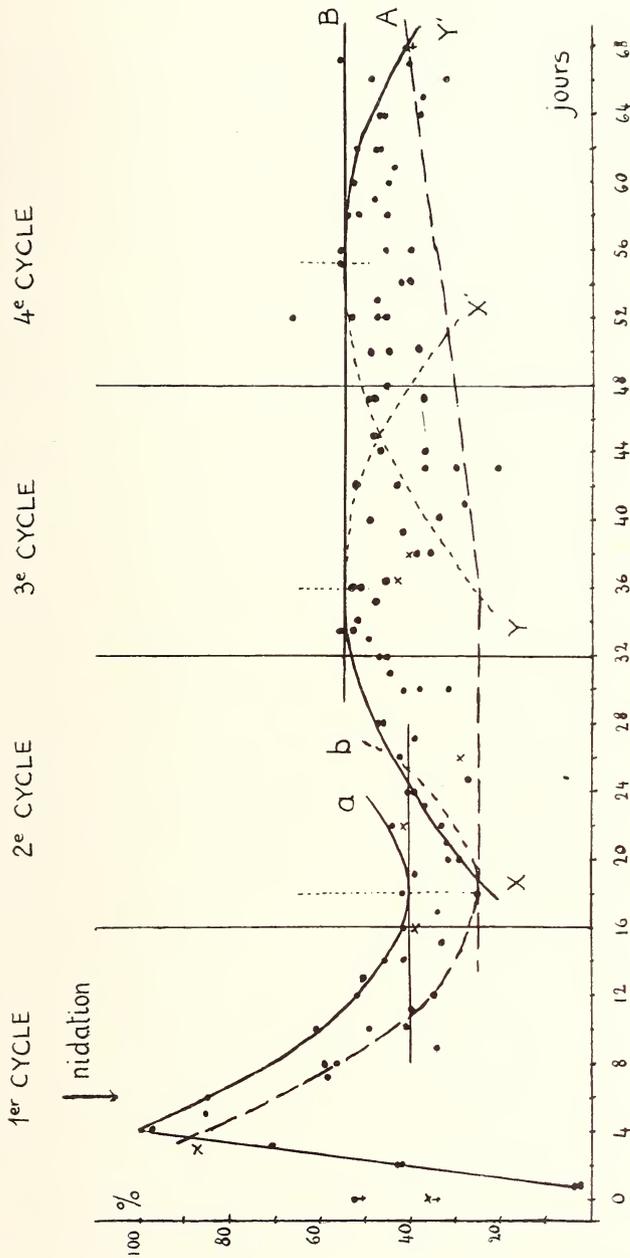


FIG. 5.

Proportion des petits follicules mesurant de 200 à 300  $\mu$  de diamètre moyen (groupe I).

— Pourcentage minimum observé chez certains Cobayes.

- - - Pourcentage maximum observé chez d'autres Cobayes.

Les surfaces comprises entre ces lignes représentent l'aire des fluctuations individuelles. Les arcs *x-x'* et *y-y'* révèlent une certaine périodicité dans ces proportions.

2. *Proportion des follicules cavitaires mesurant de 325 à 500  $\mu$  de diamètre moyen (groupe II) (fig. 6, I).*

L'apparition de follicules dont le diamètre est supérieur à 300  $\mu$  est relativement précoce et présente, semble-t-il, une certaine brusquerie — chez certains Cobayes tout au moins — à la suite de la nidation de la vésicule blastodermique dans la muqueuse utérine (début du 6<sup>e</sup> jour). En effet, du 8<sup>e</sup> au 10<sup>e</sup> jour, on peut trouver jusqu'à 35 à 40% de follicules cavitaires en pleine croissance; le phénomène se calme et entre le 11<sup>e</sup> et le 12<sup>e</sup> jour le pourcentage des follicules du groupe II retombe environ à 10%.

C'est ce taux qui représentera la limite inférieure des variations individuelles durant toute la gestation (A). Cette diminution de la proportion des follicules en croissance coïncide avec la reprise et l'augmentation rapide du nombre des follicules pycnotiques.

La limite supérieure de ces fluctuations présente une allure semblable à celle décrite pour les follicules de moins de 300  $\mu$  de diamètre. La proportion des follicules moyens tend à augmenter du 12<sup>e</sup> au 22<sup>e</sup> jour environ et peut atteindre le taux de 25% qui ne sera guère dépassé jusqu'au 56<sup>e</sup> jour, moment à partir duquel le pourcentage des follicules mesurant de 325 à 500  $\mu$  tend à diminuer (B).

Comme pour les petits follicules, il y a un fléchissement au 45<sup>e</sup> jour dans la proportion des follicules moyens; ce fléchissement est plus marqué pour ceux-là que pour ceux-ci. Grâce à ces alternatives d'augmentation et de diminution du pourcentage des follicules moyens, il est possible de reconnaître deux périodes qui se superposent en partie. Ces deux périodes peuvent être schématisées par plusieurs arcs paraboliques. Au début de la gravidité, il est en effet difficile de représenter par une seule courbe les fluctuations individuelles du pourcentage des follicules moyens. Du 10<sup>e</sup> au 24<sup>e</sup> jour, leur proportion est un peu plus grande que plus tard; cette première augmentation de proportion peut être schématisée par un premier arc ( $a-b$ ), dont l'origine est, au 10<sup>e</sup> jour, au taux de 10%; la courbe s'élève, au 22<sup>e</sup> jour, au taux de 25% et monte, au 24<sup>e</sup> jour, au taux de 30% environ. A partir de ce moment les variations de pourcentage peuvent être circonscrites par un deuxième arc ( $x-x'$ ), qui s'étend du 18<sup>e</sup> au 44<sup>e</sup> jour; son sommet, au 32<sup>e</sup> jour, correspond de nouveau à une proportion de 25% de follicules moyens.

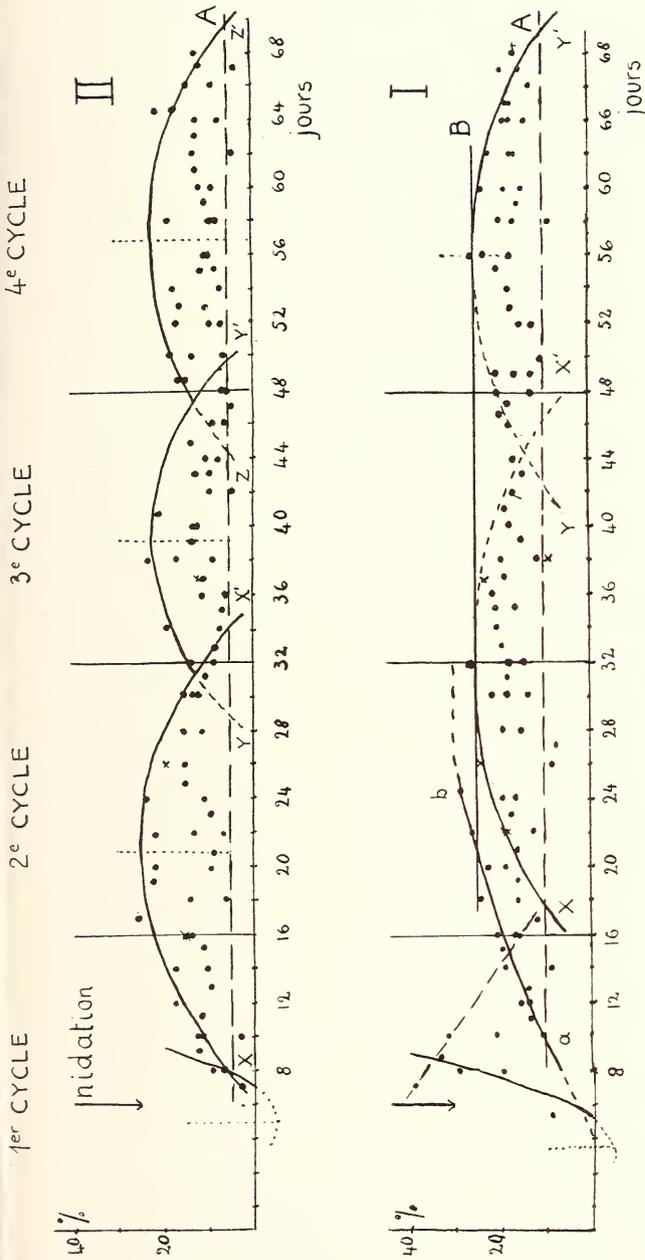


FIG. 6, I.

Proportion des follicules moyens mesurant de 300 à 500  $\mu$  de diamètre moyen (groupe II).

— Pourcentage minimum (10%) observé chez certains Cobayes.

— Pourcentage maximum observé chez d'autres Cobayes.

Les surfaces comprises entre ces lignes représentent l'aire des fluctuations individuelles. Les arcs  $x-x'$  et  $y-y'$  révèlent une certaine périodicité dans ces proportions.

FIG. 6, II.

Proportion des grands follicules mesurant de 525 à 1275  $\mu$  (groupe III).

— Pourcentage minimum (5%) observé chez certains Cobayes.

— Pourcentage maximum observé chez d'autres Cobayes.

Les surfaces comprises entre ces lignes représentent l'aire des fluctuations individuelles. Manifestation incomplète des cycles fondamentaux de la gestation du Cobayé.

Le 4<sup>e</sup> cycle débute aussi par une augmentation passagère des proportions de follicules mesurant de 325 à 500  $\mu$ . Les fluctuations individuelles de cette période peuvent être représentées par un nouvel arc ( $y-y'$ ), qui croise le précédent au 44<sup>e</sup> jour; celui-ci s'élève jusqu'au 56<sup>e</sup> jour, soit jusqu'à une proportion de 25% de follicules moyens, puis il s'abaisse à nouveau à la fin de la gestation.

Ainsi, comme pour les petits follicules, le 4<sup>e</sup> cycle est mieux reconnaissable que les précédents; à la fin de la gravidité, la périodicité œstrale est plus manifeste qu'au début de celle-ci.

\* \* \*

3. *Proportion des follicules mesurant de 200 à 500  $\mu$  de diamètre moyen (groupes I et II) (fig. 7).*

En constatant qu'il y a une grande ressemblance dans l'évolution des follicules petits et moyens, au cours des 2<sup>e</sup>, 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> cycles, on peut se demander s'il ne serait pas suffisant de répartir les follicules en croissance dans deux groupes seulement: les follicules dont le diamètre moyen mesure 200 à 500  $\mu$  et ceux dont le diamètre mesure de 525 à 1000  $\mu$  et davantage, au lieu de les diviser en trois groupes, comme nous l'avons fait. Nous avons donc additionné les groupes I et II et calculé leur pourcentage total.

Les variations individuelles de la proportion totale des follicules de ces deux groupes peuvent être schématisées par des courbes semblables à celles du premier groupe. Seules, les proportions ont changé, puisqu'il s'agit maintenant de la somme des follicules mesurant de 200 à 500  $\mu$ ; ces courbes masquent complètement les courbes qui correspondent aux fluctuations individuelles du groupe II, de telle sorte que la poussée des follicules moyens observables au 8<sup>e</sup> et au 10<sup>e</sup> jour n'est plus reconnaissable.

Le premier cycle n'est plus caractérisé que par la diminution plus ou moins rapide des follicules mesurant moins de 500  $\mu$  de diamètre moyen. Cette diminution peut être exprimée par deux courbes ( $a$  et  $b$ ), qui atteignent toutes deux leur taux le plus bas au 18<sup>e</sup> jour, soit respectivement 40% et 55%.

Le proportion de 40% reste la limite inférieure des variations individuelles jusqu'aux 36-37<sup>e</sup> jours; puis cette limite s'élève peu à peu pour atteindre un pourcentage de 60% à la fin de la gestation (A).

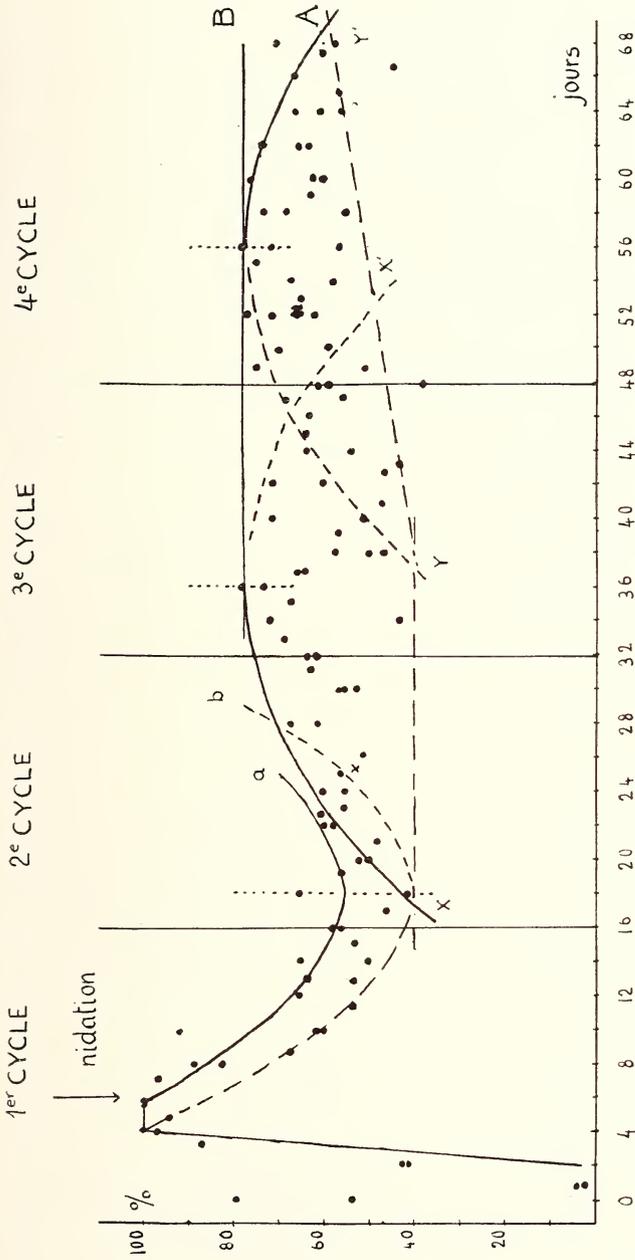


FIG. 7.

Proportion des follicules petits et moyens mesurant de 200 à 500  $\mu$  de diamètre moyen (somme des groupes I et II).

—— Pourcentage minimum observé chez certains Cobayes.

- - - - Pourcentage maximum observé chez d'autres Cobayes.

Les surfaces comprises entre ces lignes représentent l'aire des fluctuations individuelles. Les arcs *x-x'* et *y-y'* révèlent une certaine périodicité dans ces proportions.

Au cours du deuxième cycle, la proportion des follicules mesurant moins de  $500 \mu$  de diamètre moyen augmente progressivement jusqu'au 37<sup>e</sup> jour; ce pourcentage se maintient presque inchangé jusqu'au 58<sup>e</sup> jour (B), puis il s'abaisse vers la fin de la gestation.

Un fléchissement dans le taux de ces follicules au 46<sup>e</sup> jour permet toutefois de reconnaître deux périodes, comme pour les petits follicules de  $200-300 \mu$  et comme pour les follicules moyens de  $325$  à  $500 \mu$ . Ces deux périodes peuvent être exprimées graphiquement par deux arcs. Le premier de ces arcs ( $x-x'$ ) recouvre le 2<sup>e</sup> et le 3<sup>e</sup> cycle; il a son origine au 18<sup>e</sup> jour, s'élève jusqu'au taux de 80%, au 36<sup>e</sup> jour, et croise finalement le second arc, au 46<sup>e</sup> jour; le second arc ( $y-y'$ ) limite les différences individuelles des pourcentages durant le 4<sup>e</sup> cycle, soit à partir du 46<sup>e</sup> jour jusqu'à la fin de la gestation; son sommet correspond aussi au taux de 80% au 56<sup>e</sup> jour.

En conclusion, l'addition des groupes I et II est une simplification, qui ne présente pas d'inconvénient pour l'étude du comportement ovarique au cours des 2<sup>e</sup>, 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> cycles, mais elle a le désavantage de ne pas permettre une analyse précise de l'évolution des follicules au début de la gestation, puisqu'elle cache le début de la croissance des ovisacs moyens.

#### 4. Proportion des gros follicules mesurant de $525-1275 \mu$ de diamètre moyen (groupe III) (fig. 6, II).

Les premiers grands follicules, dont le diamètre moyen dépasse  $500 \mu$ , apparaissent au surlendemain de la nidation, soit le 7<sup>e</sup> jour. A partir de ce moment, leur taux n'est que rarement inférieur à 5%; la ligne correspondant à ce taux représente donc la limite inférieure des variations individuelles de la proportion des gros follicules (A).

La limite supérieure de ces fluctuations manifeste une nette périodicité, rappelant d'une façon générale les 2<sup>e</sup>, 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> cycles œstraux de la gestation; on constate, en effet, trois périodes d'augmentation, puis de diminution du pourcentage des gros follicules.

La première période débute en fait au 8<sup>e</sup> jour et s'étend jusqu'au 34<sup>e</sup> jour; la courbe qui la représente ( $x-x'$ ) recouvre donc la seconde moitié du 1<sup>er</sup> cycle et la totalité du 2<sup>e</sup>; son sommet correspond au 21<sup>e</sup> jour, avec cette réserve que le Cobaye qui a

présenté le taux le plus élevé de gros follicules, soit 25%, est un Cobaye du 17<sup>e</sup> jour.

La deuxième période est limitée au 3<sup>e</sup> cycle; l'arc qui la représente ( $y-y'$ ) a son sommet approximativement au 39<sup>e</sup> jour; la proportion maximum des gros follicules atteinte dans ce groupe n'est que de 23%; elle est donc un peu plus faible que durant le 2<sup>e</sup> cycle; encore faut-il remarquer que peu de Cobayes ont une proportion aussi forte de grands follicules. Ce fait peut être rapproché de cet autre: que durant le 3<sup>e</sup> cycle on peut observer passablement de follicules pycnotiques de grande taille, ce qui diminue d'autant la proportion des ovisacs en croissance.

La troisième période, enfin, correspond au 4<sup>e</sup> et dernier cycle; les fluctuations individuelles de cette période peuvent être enveloppées par une courbe schématique ( $z-z'$ ), dont le sommet serait au 57<sup>e</sup> jour; ce sommet est situé à un taux un peu plus élevé que le pourcentage maximum des gros follicules, soit 18%, que nous avons observé au 54<sup>e</sup> et au 58<sup>e</sup> jour.

En conclusion, pendant la phase de croissance qui précède l'apparition des signes de maturation des follicules, les variations individuelles de leurs proportions semblent soumises à l'action rythmique de l'organisme comme le sont les proportions globales de l'ensemble des follicules en évolution.

#### *Remarques générales*

La comparaison des courbes qui représentent schématiquement les fluctuations individuelles de la proportion des follicules permet d'avoir une vue d'ensemble sur l'évolution des ovaires au cours des quatre cycles de la gravidité.

Il ressort de cette comparaison (fig. 8, IV) que seule l'étude des proportions de l'ensemble des follicules en évolution révèle de façon nette l'existence des quatre cycles œstraux.

Durant la dernière phase de la croissance des ovisacs (follicules de 525 à 1275  $\mu$ ), les 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> cycles sont reconnaissables (fig. 8, III), mais le 1<sup>er</sup> et le 2<sup>e</sup> sont encore en partie confondus. Les cycles œstraux sont, par contre, complètement masqués durant les premières phases de l'évolution des follicules (follicules de 200 à 500  $\mu$ ), sauf le premier qui offre un caractère particulier (fig. 8, I et II).

Ce premier cycle est entièrement occupé par les phénomènes consécutifs à la destruction massive des follicules, qui suit immédiatement la parturition et l'ovulation puerpérale. Durant ce premier cycle, le nombre relatif des follicules en évolution diminue au fur et à mesure que les pycnoses réapparaissent (fig. 8, IV).

Cette diminution de la proportion des petits follicules est particulièrement importante (fig. 8, I), car nombreux sont ceux qui ont grandi et qui ont passé ainsi dans une catégorie supérieure. En effet, au milieu de ce premier cycle, au 6<sup>e</sup> jour, on constate une augmentation brusque, mais de courte durée, des follicules moyens (fig. 8, II) et, au 8<sup>e</sup> jour, celle plus progressive des grands ovisacs (fig. 8, III).

Durant le deuxième cycle, la proportion des follicules moyens et gros continue à s'élever et l'influence du cycle œstral commence à se faire sentir. Quant aux petits follicules, après avoir atteint leur taux le plus bas à la fin du premier cycle, leur proportion augmente au 2<sup>e</sup> cycle (fig. 8, I) malgré la croissance de beaucoup d'entre eux. Cette augmentation ne peut être due qu'à la croissance de très petits follicules primordiaux, dont le diamètre est inférieur à 200  $\mu$  et dont il n'a pas été tenu compte dans cette étude.

Pendant le troisième cycle, la proportion des follicules petits et moyens varie peu (fig. 8, I et II); il existe une sorte d'équilibre entre l'apport nouveau venant des follicules primordiaux et la perte due au passage dans les catégories supérieures. Toutefois, une certaine périodicité peut être décelée dans les variations de leur pourcentage, mais cette périodicité ne correspond pas encore à celle des cycles œstraux. Par contre, les variations individuelles des proportions des grands follicules (fig. 8, III) manifestent déjà nettement cette périodicité d'un cycle œstral.

Enfin, le quatrième cycle est marqué, à partir du 56<sup>e</sup> jour, par une diminution progressive de toutes les catégories de follicules (fig. 8, I, II et III). Il semble qu'à l'approche du terme de la gestation, l'évolution des follicules cavitaires subisse un certain ralentissement.

## COMPARAISON DES DEUX OVAIRES

Dans de nombreuses expériences, il est coutume de prélever un ovaire comme témoin, afin de pouvoir le comparer plus tard avec l'autre ovaire, examiné après que l'animal ait été soumis à

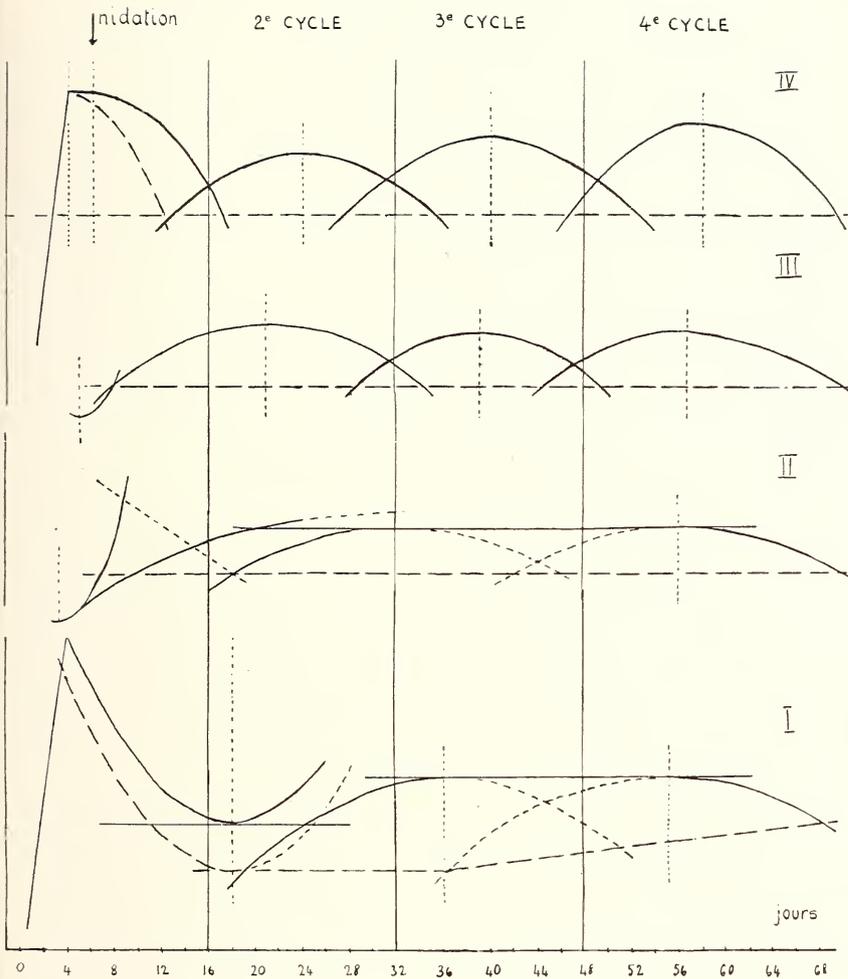


FIG. 8.

*Comparaison des courbes schématiques correspondant aux diverses catégories de follicules.*

- I. Follicules mesurant de 200 à 300  $\mu$  de diamètre moyen.  
(Comparer avec la figure 5.)
- II. Follicules mesurant de 325 à 500  $\mu$  de diamètre moyen.  
(Comparer avec la figure 6, I.)
- III. Follicules mesurant de 525 à 1275  $\mu$  de diamètre moyen.  
(Comparer avec la figure 6, II.)
- IV. Somme des follicules en croissance, soit follicules mesurant de 200 à 1275  $\mu$  de diamètre moyen.  
(Comparer avec la figure 4.)

une action expérimentale (hypophysectomie, injection d'hormones, etc.) de brève durée. Il importe donc, non seulement de connaître l'évolution de l'ovaire telle qu'elle se produit de jour en jour pour ainsi dire, mais encore de se rendre compte du degré de similitude qui peut exister entre les deux ovaires à un moment donné.

L'étude des ovaires de notre série de Cobayes gravides montre qu'il y a souvent une ressemblance très grande entre les deux ovaires, mais qu'il y a aussi des cas assez nombreux où des différences importantes peuvent être enregistrées. Ces différences ressortent de la comparaison, tantôt du nombre total des follicules de chaque ovaire, tantôt de la proportion des follicules en croissance et des follicules en régression, tantôt aussi de la proportion de petits, moyens et grands follicules en croissance.

1. *Nombre des follicules.* — Chez 45% des Cobayes environ, le nombre total des follicules est presque le même dans les deux ovaires, puisque les différences sont de 1 à 10 follicules. Mais dans 40% des Cobayes, la différence s'élève déjà et varie de 10 à 20 follicules. Enfin, dans le 15% des Cobayes restants, les différences du nombre de follicules sont encore supérieures. L'examen du tableau I montre qu'elles peuvent atteindre des chiffres importants: 44 sur un total de 240 (n° 82), 56 sur un total de 154 (n° 68) et 90 sur un total de 484 (n° 76).

Toutefois, ces différences entre le nombre des follicules des deux ovaires ne donnent pas une image exacte de leur degré de ressemblance ou de dissemblance. En effet, nous avons vu que le nombre total des follicules est sujet à de grandes variations; il oscille environ entre 30 et 260, pour la somme des deux ovaires, mais il atteint exceptionnellement 345 (n° 16), 484 (n° 76) et 678 (n° 14) follicules chez trois Cobayes (tableau I). Dans un seul ovaire, il varie entre 10 et 200, mais il s'élève parfois à 342 chez un Cobaye (n° 14).

Les *différences relatives* exprimées en pour-cent mettent mieux en évidence le degré de ressemblance des ovaires; en effet, une différence réelle de 10 follicules sur un total de 100 représente une différence relative de 10%, ce qui est déjà appréciable, tandis qu'elle ne représente que 5% sur un total de 200, ce qui est sans signification. Le calcul des différences relatives dans le nombre total des follicules entre les deux ovaires montre que:

dans 53% des Cobayes, celles-ci oscillent entre 0 et 10%  
 » 39% » » » » 10 et 20%  
 » 4% » » » » 20 et 25%  
 » 14% » » elles sont supérieures à 25%.

Chez les Cobayes donnés en exemple ci-dessus, les différences relatives sont de 18,6 et 18,7% pour les Cobayes 76 et 82, mais de 36,3% pour le Cobaye 68. On peut encore relever dans le tableau I des différences de 23,0% (n° 94), de 26,1% (n° 19), de 31,2% (n° 155), de 34,1% (n° 115) et de 38,1% (n° 6). Une différence relative de plus de 30% dans le nombre des follicules est considérable et montre que la ressemblance entre les deux ovaires peut être très imparfaite chez un certain nombre de Cobayes. Il est à remarquer que ce ne sont pas forcément les animaux dont les ovaires sont les plus riches en follicules qui présentent la plus grande différence entre leurs deux ovaires.

2. *Proportion des follicules en croissance et en pycnose.* — Les différences de pourcentage des follicules en croissance entre les deux ovaires sont en général faibles. Elles oscillent de 0 à 5% chez 43% des Cobayes examinés, de 5 à 10% chez 30% et de 10 à 15% chez 18% d'entre eux. Elles peuvent parfois s'élever au-dessus de 15% ou même au-dessus de 20% chez un petit nombre de Cobayes, ce qui signifie un défaut notable de ressemblance entre les deux organes. On peut relever ainsi dans le tableau II des différences relatives allant de 21,9% à 27,7% chez quatre Cobayes (nos 80, 64, 112 et 114); chez ces quatre Cobayes, le comportement des ovaires est donc nettement différent des deux côtés.

Les mêmes différences relatives se retrouvent pour les follicules pycnotiques, puisqu'il s'agit de pourcentage par rapport au nombre total des follicules.

3. *Proportion des follicules dont le diamètre moyen est inférieur ou égal à 500  $\mu$ .* — D'autres différences peuvent encore être relevées si l'on compare les proportions de follicules en croissance mesurant de 200 à 500  $\mu$  de diamètre moyen. Ces variations sont en général proches de celles que nous avons relevées pour le total des follicules en croissance; en effet, elles oscillent entre 0 et 5% chez le 45%, entre 5 et 10% chez le 34% et entre 10 et 15% chez le 16% des Cobayes de notre série. Chez quelques autres femelles,

TABLEAU I. — *Quelques exemples de discordances entre les deux ovaires quant au nombre total des follicules*

Jours p. p.	N°	Nombre de follicules			Différences	
		Total des deux ovaires	Ovaire droit	Ovaire gauche	Numér.	Relative
3 <sup>e</sup>	112	65	36	29	7	10,0%
4 <sup>e</sup>	19	65	24	41	17	26,1
9 <sup>e</sup>	76	484	197	287	90	18,6
12 <sup>e</sup>	64	110	49	61	12	10,9
13 <sup>e</sup>	114	59	31	28	3	5,1
18 <sup>e</sup>	14	678	342	336	6	0,8
27 <sup>e</sup>	80	73	34	39	5	6,8
31 <sup>e</sup>	184	126	70	56	14	11,1
34 <sup>e</sup>	6	42	29	13	16	38,1
35 <sup>e</sup>	82	240	142	98	44	18,7
36 <sup>e</sup>	16	345	164	181	17	4,9
36 <sup>e</sup>	68	154	105	49	56	36,3
39 <sup>e</sup>	115	82	32	50	28	34,1
40 <sup>e</sup>	5	143	83	60	23	16,7
62 <sup>e</sup>	94	113	70	43	27	23,0
66 <sup>e</sup>	155	128	44	84	40	31,2

TABLEAU II. — *Quelques exemples de discordances entre les deux ovaires quant aux proportions des follicules en croissance*

Jours p. p.	N°	% des follicules de 200-500 $\mu$ diam.			% des follicules de plus de 500 $\mu$ diam.			% totaux des follicules		
		Ov. dr.	Ov. g.	Différ.	Ov. dr.	Ov. g.	Différ.	Ov. dr.	Ov. g.	Différ.
3 <sup>e</sup>	112	86,0	62,0	24,0	—	—	—	86,0	62,0	24,0
4 <sup>e</sup>	19	100,0	100,0	—	—	—	—	100,0	100,0	—
9 <sup>e</sup>	76	69,5	66,5	3,0	13,7	11,8	1,9	83,2	78,3	4,9
12 <sup>e</sup>	64	63,2	40,9	22,3	8,1	6,5	1,6	71,3	47,4	23,9
13 <sup>e</sup>	114	67,7	32,1	35,6	6,4	14,3	7,9	74,1	46,4	27,7
18 <sup>e</sup>	14	68,9	63,3	5,3	4,3	7,7	3,4	72,9	71,0	1,9
27 <sup>e</sup>	80	44,0	51,2	7,2	5,8	20,5	14,7	49,8	71,7	21,9
31 <sup>e</sup>	184	52,9	76,7	23,8	12,8	7,1	5,7	65,7	83,8	18,1
34 <sup>e</sup>	6	41,2	46,1	4,9	20,6	15,3	5,3	61,8	61,4	0,4
35 <sup>e</sup>	82	65,5	71,4	5,9	6,3	7,1	0,8	71,8	78,5	6,7
36 <sup>e</sup>	16	76,1	70,1	6,0	8,5	13,2	4,7	84,6	83,3	1,3
36 <sup>e</sup>	68	82,8	69,3	13,5	5,7	6,1	0,4	88,5	75,4	13,1
39 <sup>e</sup>	115	46,9	64,0	17,1	15,6	12,0	3,6	62,5	76,0	13,5
40 <sup>e</sup>	5	62,9	83,2	20,3	19,2	6,6	12,6	81,8	89,8	8,0
62 <sup>e</sup>	94	68,5	55,8	12,7	12,9	11,6	1,3	81,4	67,4	14,0
66 <sup>e</sup>	155	59,1	36,9	22,2	9,1	16,7	7,6	68,2	53,6	14,6

ces différences sont supérieures à 15% ou même à 20%, comme cela ressort de l'analyse du tableau II (nos 5, 155, 64, 184 et 112) car elles peuvent atteindre jusqu'à 35,6% (no 114).

4. *Proportion des follicules dont le diamètre moyen est supérieur à 500  $\mu$ .* — Dans ce groupe, il peut aussi y avoir des différences importantes entre les deux ovaires; nous relevons simplement les deux chiffres de 12,6% (no 5) et de 14,7% (no 80), ce qui est considérable puisque la proportion maximum de ces gros follicules ne dépasse à aucun moment le 25% du nombre total des follicules.

*En résumé*, l'analyse des tableau I et II montre que l'état fonctionnel des deux ovaires peut présenter des discordances parfois notables, tant en ce qui concerne le nombre total des follicules qu'en ce qui relève des proportions de chacune des catégories de ceux-ci.

Les variations individuelles sont grandes entre les Cobayes; il est rare que les diverses discordances possibles entre les ovaires coïncident chez le même animal. Les ovaires de l'un seront différents quant au nombre total des follicules, ceux de l'autre quant à la proportion des follicules en croissance, ceux du dernier quant à la proportion des follicules de petit et moyen volume ou quant à celle des grands follicules cavitaires.

Ce n'est donc qu'une analyse minutieuse de l'état fonctionnel des ovaires qui permet de décider de leur degré de ressemblance et de tirer des conclusions sur la valeur réelle des modifications attribuables à une intervention expérimentale.

## RÉSUMÉ

L'analyse des ovaires de Cobaye, faite de jour en jour au cours de la gestation, montre que la croissance des follicules n'est pas suspendue pendant cette période. Le Cobaye se comporte comme la plupart des Mammifères; la présence de corps jaunes n'inhibe pas l'évolution des follicules; elle s'oppose seulement à l'achèvement de la maturation et de l'ovulation.

L'étude de la proportion des follicules en croissance, le calcul de leur pourcentage à chacun des jours de la gravidité, permet de retrouver, au niveau de l'ovaire, la manifestation de quatre cycles

œstraux qui correspondent à la durée de la gestation chez le Cobaye.

Au cours de la première phase de la croissance des follicules (follicules de 200 à 500  $\mu$ ), les variations de ce pourcentage quotidien ne semblent pas subir l'influence du rythme œstral; au cours de la seconde phase de cette croissance (follicules de 525 à 1275  $\mu$ ), la périodicité de ces fluctuations devient manifeste, durant les 2<sup>e</sup>, 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> cycles œstraux, tout au moins.

La comparaison des deux ovaires d'un même Cobaye montre qu'il peut exister parfois de grandes différences, quant au nombre de follicules qu'ils contiennent et quant à la proportion des follicules petits, moyens et grands.

#### BIBLIOGRAPHIE

1932. ARON, M. *Modalités diverses de l'évolution des follicules dans l'ovaire du Cobaye soumis à l'action de la gonado-stimuline: faux corps jaunes et pseudo-corps jaunes atrétiques*. C. R. de la Société de biologie, 11, p. 34.
1946. ARON, M. et ARON, Cl. *Modifications évolutives de la thèque en fonction de l'évolution des follicules ovariens chez le Cobaye*. C. R. de la Société de biologie, 140, p. 886.
1949. BLANDAU, R. J. *Observations on implantation of the Guinea pig ovum*. Anatomical Record, 103, p. 19.
1939. BLANDAU, R. J. and YOUNG, W. C. *The effects of delayed fertilization on the development of the Guinea pig ovum*. American Journal of Anatomy, 64, p. 303.
1939. BOLING, J. L. and HAMILTON, J. B. *The effect of synthetic male hormone substance upon follicular growth and ovulation in the Guinea pig*. Anatomical Record, 73, p. 1.
1939. BOLING, J. L., BLANDAU, R. J., WILSON, J. G. and YOUNG, W. C. *Postparturitional heat responses of newborn and adult Guinea pigs. Date on parturition*. Proceedings of the Society for experimental Biology and Medicine, 42, p. 128.
1947. BUJARD, Eug. *L'évolution des follicules ovariens chez le Cobaye gravide*. C. R. de l'Association des Anatomistes; 34<sup>e</sup> réunion, Paris, p. 91.
1952. — *Le cycle œstral n'est pas effacé dans l'ovaire de Cobaye gravide*. Archives d'anatomie, d'histologie et d'embryologie, XXXIV, p. 89.
1945. COURRIER, R. *Endocrinologie de la gestation*. Paris (Masson).

1931. EVANS, H. McL. and SWEZY, O. *Ovogenesis and the normal follicular cycle in adult mammalia*. Memoirs of the University of California, 9, p. 119.
1951. FORD, D. H., WEBSTER, R. C. and YOUNG, W. C. *Rupture of the vaginal closure membrane during pregnancy in the Guinea pig*. Anatomical Record, 109, p. 707.
1920. ISHII, O. *Observations on the sexual cycle of the Guinea pig*. Biological Bulletin, XXXVIII, p. 237.
1913. LAMS, H. *Etudes de l'œuf de Cobaye aux premiers stades de l'embryogénèse*. Archives de biologie, XXVIII, p. 229.
1906. LOEB, L. *The formation of the corpus luteum in the Guinea pig*. Journal of American Medical Association.
1911. — *The cyclic changes in the ovary of the Guinea pig*. Journal of morphology, 22, p. 37.
1922. — *Types of mammalia ovary*. Proceedings of the Society of experimental Biology and Medicine, 20, p. 446.
1936. MYERS, H. J., YOUNG, W. C. and DEMPSEY, E. M. *Graafian follicle development throughout the reproductive cycle in the Guinea pig, with especial reference to changes during oestrus (sexual receptivity)*. Anatomical Record, 65, p. 380.
1923. PAPANICOLAOU, G. N. *Oestrus in mammals from a comparative point of view*. The American Journal of Anatomy, 32, p. 285.
1905. RUBASCHKIN, W. *Über die Reifungs- und Befruchtungsprozesse des Meerschweincheneies*. Anatomische Hefte, 29, 507.
1931. SANSON, G. S. and HILL, J. P. *Observations on the structure and mode of implantation of the blastocyst of Cavia*. Transactions of the Zoological Society of London, XXI, pars III, p. 295.
1922. SELLE, R. M. *Changes in the vaginal epithelium of the Guinea pig during the œstrum cycle*. The American Journal of Anatomy, 30, p. 429.
1938. SNYDER, F. F. *Factors concerned in the duration of pregnancy*. Physiological Review, XVIII, p. 578.
1907. SOBOTTA, J. *Über die Bildung des Corpus luteum beim Meerschweinchen*. Anatomische Hefte, 32, s. 89.
1901. SPEE, F., Graf von. *Die Implantation des Meerschweincheneies in die Uteruswand*. Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie, III, s. 130.
1932. SQUIER, R. R. *The living egg and early stages of its development in the Guinea pig*. Contributions of Embryology, XXIII (n° 137), p. 225.
1917. STOCKHARD, Ch. R. and PAPANICOLAOU, G. N. *The existence of a typical œstrus cycle in the Guinea pig, with a study of its histological and physiological changes*. The American Journal of Anatomy, 22, p. 225.

1919. STOCKHARD, Ch. R. and PAPANICOLAOU, G. N. *The vaginal closure membrane, copulation and the vaginal plug in the Guinea pig, with further considerations of the œstrus rythme.* Biological Bulletin, XXXVII, p. 223.
1937. YOUNG, W. C. *The vaginal smear picture, sexual receptivity and the time of ovulation in the Guinea pig.* Anatomical Record, 67, p. 305.
1936. YOUNG, W. C. and BLANDAU, R. J. *Ovum age and the course of gestation in the Guinea pig.* Science, N. S. LXXXIV, p. 270.
1933. YOUNG, W. C., MYERS, H. S. and DEMPSEY, E. W. *Some data from a concludated anatomical, physiological and behavioristic study of the reproductive cycle in the female Guinea pig.* The american Journal of Physiology, 105, p. 393.
-

# Form und Entstehung des Zeichnungsmusters dunenjunger Flusseeschwalben (*Sterna hirundo*)

von

**H. L. HOFFMANN**

Basel.

Mit 16 Textabbildungen und 4 Tabellen.

## EINLEITUNG.

Das Zeichnungsmuster der Tiere hat stets die Zoologen in besonderem Masse zu spekulativen Betrachtungen angeregt. Deshalb ist es wohl gut, den Standpunkt zu definieren, von dem aus diese Arbeit begonnen wurde. Er ist bestimmt von der Überzeugung, dass das Muster, wie jedes Organ, seine eigene, in gewissen Grenzen selbständige und unabhängige Entstehung, Form und Funktion habe.

Es ist nicht nötig, seine Funktionen alle aufzuzählen. In letzter Zeit wurde, mit fortschreitender Entwicklung der Tierpsychologie, besonders die Bedeutung als Auslöser arteigener Verhaltensweisen betont. Für manche Bildungen, die vorher als unwichtig für die Erhaltung der Art galten, ist eine klar definierbare Funktion entdeckt worden. Ein Auslöser darf aber, damit er spezifisch wirken kann, nicht zu leicht zu verwechseln sein (LORENZ 1945, TINBERGEN 1951). Diese Forderung macht die grosse Mannigfaltigkeit der Zeichnungen verständlich. Jedoch genügt sie kaum, um die ganze, oft komplizierte Gestalt der Muster zu deuten. Andere Organe können, bis zu einem gewissen Grade, mit Maschinen verglichen werden, deren Struktur bis in alle Einzelheiten auf ihre spezifische Leistung abgestimmt ist. Drüsen können nur zur

Sekretion dienen, Muskeln zur Kontraktion, Linsenaugen zur Abbildung der Umgebung. Aus ihrem Bau kann auf ihre Funktion geschlossen werden. Der Bau der Zeichnungsmuster zeigt zwar, dass sie im Dienst einer optischen Funktion stehen. Ob sie aber etwa Auslöser von arteigenen Verhaltensweisen sind, oder gar welcher Art die Reaktionen sind, die von ihnen ausgelöst werden, geht aus ihrer Form nicht hervor, und erst recht nicht aus ihrer feineren Struktur. Auch geht ihre Gestalt in der Differenzierung wohl viel weiter, als es zur Unverwechselbarkeit von Nutzen ist. Weiter zeigen bei höheren Tieren die Muster andere morphologische Gesetzmässigkeiten als bei niedrigen (PORTMANN 1948). Diese und andere Erwägungen führen dazu, den Zeichnungen ausser den heute bekannten Funktionen noch einen „morphologischen Wert“ beizumessen, über dessen Bedeutung noch kaum etwas ausgesagt werden kann.

In der folgenden Arbeit bleibt die Funktion des Musters unberücksichtigt. Zuerst soll seine Form beschrieben werden. Dann wird die Entstehung untersucht. Auch an ihr wird deutlich, dass die Zeichnung einem vollwertigen Organ gleicht. Sie ist nicht einfach das Nebenprodukt von Entwicklungsgängen, deren eigentlicher Sinn die Bildung anderer Organe ist. Besonders neuere Untersuchungen amerikanischer Zoologen über die Bildung der Federstrukturen (LILLIE, WANG u. a.) und über die Rolle der Chromatophoren bei der Bildung der Zeichnung (WILLIER, RAWLES u. a.) haben gezeigt, dass sehr komplizierte und selbständige, von den anderen Entwicklungsvorgängen im Tierkörper weitgehend unabhängige Mechanismen an der Musterbildung beteiligt sind. Es kann eine Wechselwirkung zwischen 2 verschiedenen Arten von Vorgängen beobachtet werden: Einmal solchen, die für den ganzen Organismus eine Bedeutung haben und deren Resultate deshalb nur bei Mitberücksichtigung der Ontogenese verstanden werden können, und dann wieder andern, die eine spezielle Bedeutung für das Muster haben und deren Ablauf deshalb nur vom Bau des fertigen Musters aus ganz verstanden werden kann. Es soll vor allem versucht werden, die Kenntnis dieser Wechselwirkung etwas zu fördern.

Die Untersuchungen wurden an einer Serie von 176 Embryonen durchgeführt, die alle Stadien vom 4. Bruttag bis zum Schlüpftag enthielt. Alle Eier stammten aus einer Brutkolonie in der Camargue

(Südfrankreich). Die Embryonen wurden zum Teil direkt in der Kolonie, zum Teil nach Entwicklung im Brutapparat fixiert.

Die Arbeit entstand unter der Leitung von Prof. Portmann, dem ich an dieser Stelle für seine Anregungen, seine Geduld und Verständnis danken möchte.

## A. DIE FORM DES MUSTERS.

Vor der Betrachtung seiner Entstehungsweise soll das fertige Muster möglichst genau beschrieben werden.

### I. DIE ELEMENTE DES MUSTERS UND IHRE LOKALISATION.

#### a) *Die beiden Pigmente.*

Makroskopisch lassen sich 2 Pigmenttypen erkennen, die an der Bildung des Musters der dunenjungen Flusseeschwalbe beteiligt sind: 1. ein ganz dunkles, fast schwarzes Pigment, das hier Eumelanin genannt sei und 2. ein helles, gelbbraunliches, das mit Phaeomelanin bezeichnet werden soll. Mit den Namen Eumelanin und Phaeomelanin soll gar nichts über die chemische Struktur oder über die Entstehungs- und Ablagerungsweise ausgesagt werden. Die Benennungen werden nur eingeführt, um Bezeichnungen für die beiden Melanine zu erhalten, die von blossem Auge und bei geringer Vergrößerung fast stets sehr deutlich voneinander unterschieden werden können und beinahe immer ohne Übergang scharf voneinander abgegrenzt sind.

#### b) *Die Lokalisation der Pigmente auf der Körperoberfläche.*

Beide Melanine sind fast nur in die Federn eingelagert, die Haut bleibt sehr pigmentarm.

Das Phaeomelanin ist ziemlich gleichmässig über die Dunen der dorsalen Partien ausgebreitet. An den Kopf- und Körperseiten hellt es sich ventralwärts immer mehr auf und fehlt schliesslich im mittleren Teil von Brust und Bauch vollständig.

Von diesem Gefälle machen eine Ausnahme:

1. Die Scheiteldunen, die viel heller sind als die Anlagen am Rücken, 2. Die Federn am Unterarm, die zum Teil beinahe so

dunkel sind wie die Rückendunen. Dunkle Färbung des Phaeomelanins kann aber entweder durch einen starken Federquerschnitt oder durch eine dichte Einlagerung von Pigment zustande kommen. So sind z. B. am Handrücken die dort dünneren Dunen wesentlich



ABB. 1.

Das Phaeomelanin ist nicht, wie auf der Abb., gleichförmig dunkel, sondern es hellt sich ventralwärts auf und fehlt auf der Ventralseite vollständig.

heller als die dicken im Gebiete der Handschwingen und ersten Decken. Den grössten Querschnitt haben die Dunen am Schwanz und Rücken, dann an Hand, Becken, Schenkel, Unterschwanzdecken und Unterarm. Am dünnsten sind die Federn hingegen an Kopf und Hals. Die Scheiteldunen, deren Helligkeit der Feststellung eines dorso-ventralen Gradienten zu widersprechen scheint, sind also besonders dünn, die dunklen Anlagen des Unterarms hingegen besonders dick. Es wird also wohl tatsächlich dorsal das Phaeomelanin am dichtesten eingelagert, gegen ventral hin allmählich immer

dünn. Dafür spricht auch, dass z. B. die Dunen am Schenkel und die Unterschwanzdecken, obwohl sie einen starken Querschnitt haben, nur bleich gefärbt sind.

Das Eumelanin hingegen überdeckt nicht grössere Flächen, sondern kommt nur in kleineren Flecken oder Streifen vor, die auf der Dorsalseite ziemlich dicht liegen, lateral spärlicher werden und ventral überhaupt fehlen. Diese Flecken bilden das eigentliche Zeichnungsmuster auf einem von Phaeomelanin getönten Hintergrund. Sie sind gleichmässig dicht schwarzbraun und scharf gegen den Hintergrund abgegrenzt (Abb. 1).

An der Kehle kommt noch ein anderer Pigmenttyp vor. Er ist grauschwarz, deutlich heller als die dorsalen Eumelaninflecken, über die ganze Kehle ausgebreitet und wird gegen ihren Rand zu allmählich heller. Auch die lateralen Partien von Brust und Bauch sind in dieser Weise gefärbt, allerdings etwas weniger dunkel.

c) *Die Lokalisation der Pigmente in den einzelnen Dunen.*

Eumelanin und Phaeomelanin sind in die einzelnen Federn, je nach ihrer Lage am Körper, verschieden verteilt. Es gibt haupt-

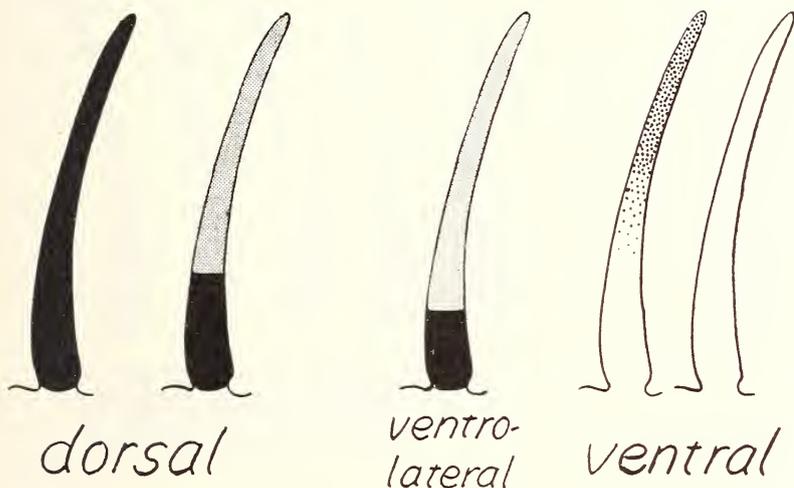


ABB. 2.

sächlich 4 Färbungstypen von Dunen, die durch ihre besondere Verteilung auf der Oberfläche des Vogels das Zeichnungsmuster aufbauen (Abb. 2).

1. Dorsal: a) In den dunkeln Flecken der Dorsalpartie und der Körperseiten sind die Dunen in ihrer ganzen Länge gleichmässig, fast schwarz, pigmentiert.  
b) in den hellen Feldern der Dorsalseite enthalten sie hingegen Phaeomelanin. Nur ihre Basis ist von Eumelanin geschwärzt.
2. Ventral: a) In der medianen Partie der Ventralseite kommen nur völlig pigmentfreie Anlagen vor.

b) An der Kehle haben alle Federn ein grauschwarzes Melanin eingelagert, das in ihren apicalen Teilen dichter liegt als in den basalen.

3. Lateral: Auf der Seite finden sich von dorsal nach ventral gleitende Übergänge von Typ 1. b) zu 2. a). Gegen ventral nimmt die Intensität des Phaeomelanins und die Länge der basalen Eumelaninpartie immer mehr ab. Schliesslich kommen



ABB. 3.

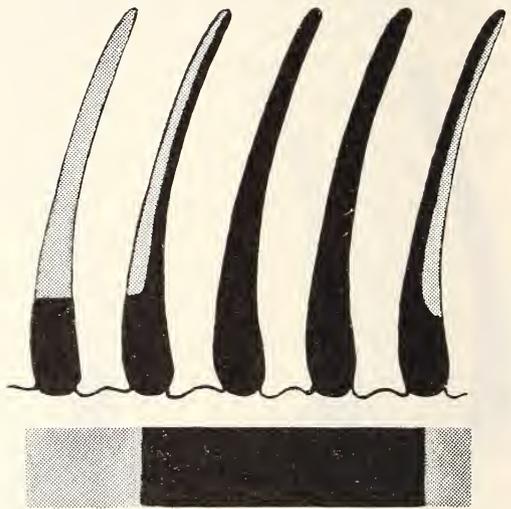


ABB. 4.

dort auch Dunen vor, die ähnlich wie an der Kehle basal sehr pigmentarm sind und gegen apikal ein grau zeigen, das in der Dunkelheit zwischen Phaeo- und Eumelaninfarbe liegt.

Ausser diesen Typen kann man dorsal und lateral vereinzelt noch etwas abweichend gefärbte Dunen sehen (Abb. 3). Auf der einen Seite sind diese in ihrer ganzen Länge fast schwarz (Typ 1 a), auf der anderen sind sie braungelb mit schwarzer Basis (Typ 1 b). Untersucht man genauer, wo solche Dunen zu finden sind, dann zeigt sich, dass stets auf der schwarzen Seite als Nachbar eine schwarze Feder folgt, auf der braunen jedoch eine braune (Abb. 4).

Die einzelne Federanlage ist also nicht ein Element des Zeichnungsmusters wie etwa ein einfarbiges Mosaiksteinchen das Element eines

Mosaiks ist. Wollte man das Dunenkleid mit einem gemusterten Stoff vergleichen, dann hätte es kein gewobenes, sondern ein gedrucktes Muster. Wie beim Stoff die Fäden sind beim Gefieder die Dunen die Träger des Musters.

Beim gewobenen Stoff ist die Farbe eine primäre Eigenschaft der einzelnen Fäden und durch die besondere Art, in der diese zusammen-treten, wird das Muster gebildet. Beim bedruckten Stoff hingegen ist die Anordnung der Stränge für das Muster ohne Bedeutung, es wird erst durch den Stempel geprägt, wenn das Gewebe bereits fertig ist. Die einzelnen Fäden werden, ohne irgendeine Beziehung zu ihrer Struktur, in Partien verschiedener Färbung geteilt. Ähnlich kann man sich die Zusammensetzung des Musters der dunenjungen Flusseeschwalben vorstellen.

Die Haut ist, gleichsam wie von einem Stempel, in Bezirke unterteilt, die dunkles, und in solche, die helles Pigment bilden. Ihre Lage steht in keiner Beziehung zur Anordnung der Dunen. Die Grenzen können zwischen zwei Dunen hindurch verlaufen, dann sind die benachbarten Anlagen auf der einen Seite ganz dunkel, auf der andern ganz hell. Sie können aber auch mitten durch eine Feder hindurchziehen, die dann in Längsteile verschiedener Färbung zerfällt (Abb. 4).

Der Vergleich mit dem bedruckten Stoff darf allerdings nur morphologisch für das fertige Muster vorbehaltlos angewandt werden, nicht für seine Entstehung. Die Zeichnung wird ja nicht wie durch einen Stempel von aussen auf das fertige Dunenkleid aufgeprägt, sondern sie entsteht gleichzeitig mit seinem Wachstum und wird durch völlig unbekannte Faktoren determiniert, die irgendwo im Embryo ihren Ursprung haben müssen, im gleichen Organismus also, aus dem auch die ebenfalls unbekanntenen Faktoren stammen, die die Anordnung der Dunen bestimmen.

## II. DIE FORM DES MUSTERS UND IHRE INDIVIDUELLE VARIABILITÄT.

Die dunkeln Flecken auf dem phaeomelaningetönten Hintergrund bilden das eigentliche Zeichnungsmuster. Sie sind am Rücken besonders deutlich, gegen ventral werden sie weniger scharf gezeichnet. Die folgenden Untersuchungen beziehen sich deshalb nur auf die Dorsalseite. Die Variationen und Abstufungen der Phaeomelanintönung werden in ihnen nicht berücksichtigt.

Schon beim ersten Anblick fällt die starke individuelle Variabilität des Zeichnungsmusters dunenjunger Flusseeschwalben auf. Sie ist so gross, dass man zunächst an der Existenz eines Artmusters von differenzierter Gestalt zweifeln möchte, von dem sich alle individuellen Varianten ableiten lassen. Man zweifelt daran, andere gemeinsame Züge als etwa Fleckung und Streifung erkennen zu können und gelangt damit nicht über die unbestimmten Ausdrücke hinaus, die in den Handbüchern bei der Beschreibung der Dunenjungungen angewandt werden.

Um weiter zu kommen, mussten die individuellen Zeichnungsmuster einer grösseren Anzahl von Exemplaren möglichst genau und unter sich vergleichbar aufgezeichnet werden. Hiezu wurde der Umriss eines Flusseeschwalbenembryos, der sich zwei Tage vor dem Schlüpfen befand, in ausgestreckter Dorsalansicht abgebildet (Abb. 5).

In diese Figur wurde die dorsale Medianlinie des Vogels eingetragen, die bei den Embryonen ziemlich leicht zu verfolgen ist, weil sie die Symmetrieachse der Federfluren ist. Links und rechts von ihr wurden je durch die vierte und achte Federanlage jeder Querreihe weitere Längslinien über den ganzen Körper gezogen. Auf der Medianen wurden dann einige markante, bei allen Individuen ziemlich gut bestimmbare Punkte eingetragen:

1. Der Federansatz am Oberschnabel,
2. Die am längsten nackt bleibende Stelle am Hinterkopf bei der Vereinigung von Scheitel- und vorderem Rückenzenrum (= früherer Scheitelfleck).
3. Die hinterste Federanlage des vorderen, unpaaren Teiles des vorderen Rückenzentrums, bei dessen Spaltungsstelle.
4. Die cranialste Federanlage des hinteren Rückenzentrums.
5. Die caudalste Anlage des hinteren Rückenzentrums.

Von jedem dieser Punkte aus wurde dann weiter auf der Medianen jede siebente Federanlage nach caudal markiert. Von allen so gewonnenen Stellen auf der Medianen wurde nach beiden Seiten die zugehörige Querfederreihe bis an den Rand des Umrisses verfolgt. Überall, wo beim Ziehen einer Hilfslinie die Federanlagen oder Anlagenreihen nicht mehr sicher abgezählt werden konnten, wurde der Strich bis zum nächsten sicheren Punkt gezogen oder in der gleichen Richtung weitergeführt. (Bei Grenzen von zwei Zentren z.B. ist die Anordnung gestört.)

So ergab sich ein genereller Umriss, gegliedert durch eine Art von Koordinatensystem, in das bei verschiedenen Individuen die

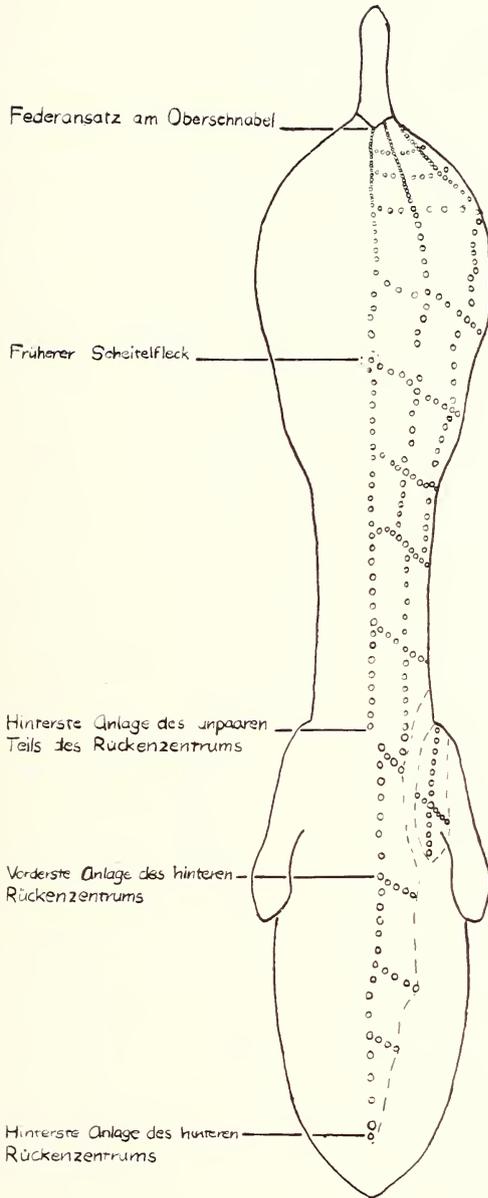


ABB. 5.

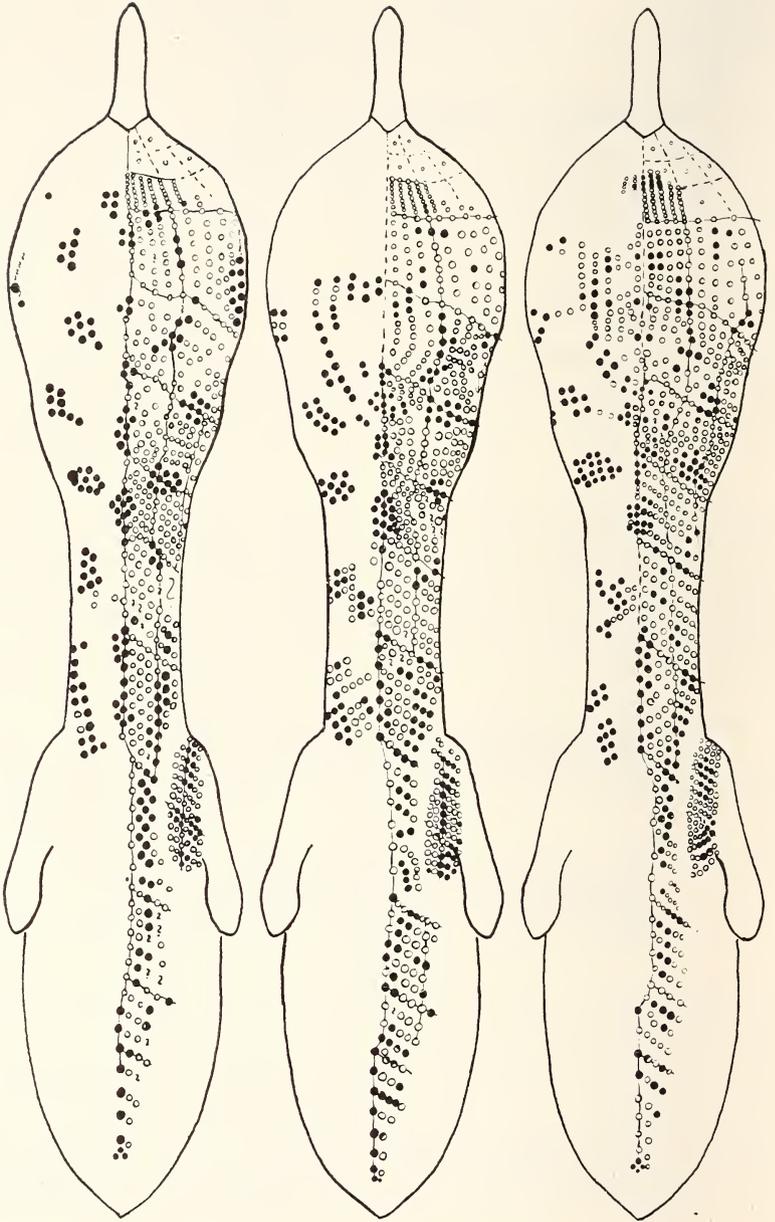


ABB. 6.

entsprechenden Federanlagen ungefähr an die gleiche Stelle eingetragen werden können. In solche Schablonen wurden nun die Muster der einzelnen Embryonen eingetragen, indem jeweils für eine dunkle Dune (Typ 1 a) ein ●, für eine helle (Typ 1 b) ein ○ aufgezeichnet wurde.

Abbildung 6 zeigt einige, auf diese Art wiedergegebene Zeichnungsmuster, die nun alle vergleichbare Proportionen haben. Dadurch, dass jede einzelne Federanlage abgebildet ist, wird aber das Bild etwas unübersichtlich. Als nächster Schritt wurden deshalb die Zeichnungen durchgepaust, dabei aber an Stelle der einzelnen Dunen jeweils die ganzen, mit schwarzen Federn besetzten Hautpartien schwarz eingetragen, die andern weiss gelassen (Abb. 7).

Die neuen Bilder sind nun viel übersichtlicher. Will man sie vergleichen, dann fällt wieder zunächst die grosse Variabilität auf. Bei näheren Zusehen scheinen sich zwar gemeinsame Flecken und Fleckensysteme zu zeigen. Jedoch gerät man in Schwierigkeiten, wenn man sie bei ganzen Serien identifizieren will. Es wurde deshalb ein Hilfsmittel angewandt, um zu prüfen, ob einzelne Fleckengruppen oder ein ganzes Musterbild in einer grösseren Serie von Embryonen zu verfolgen sind: Die letzten Zeichnungen wurden auf durchsichtiges Papier gepaust und die schwarzen Partien ausgeschnitten. Es entstanden Scherenschnitte, bei denen die dunkeln Flecke die Fenster sind. Diese Scherenschnitte wurden nun so übereinandergelegt, dass sich die Körperumrisse der Schablonen deckten. Dann wurde das ganze Bündel auf ein photographisches Papier gelegt und belichtet. Die Partien, die bei allen Individuen schwarze Federn tragen, wurden geschwärzt, die, welche bei den meisten hell sind, blieben auch im Abzug hell. Die dazwischen liegenden Bezirke zeigten einen gleitenden Übergang von dunkel zu hell, je nachdem sie bei vielen oder nur bei wenigen Individuen Eumelanin enthielten.

Abbildung 8 zeigt zuerst das Resultat zweier verschiedener Sechsergruppen, Abbildung 9 dasjenige einer Zwölfergruppe. Je mehr Individuen zugrundegelegt werden, desto deutlicher tritt ein bestimmtes, ziemlich einfaches Muster hervor.

Auf Abbildung 10 ist dieses aus den Abzügen herausgezeichnet. Für diese Zeichnung wurde aus Abbildung 9 alles schwarz übertragen, was bei mindestens der Hälfte der Individuen dunkel war. Dann wurden die Flecken etwas vergrössert.

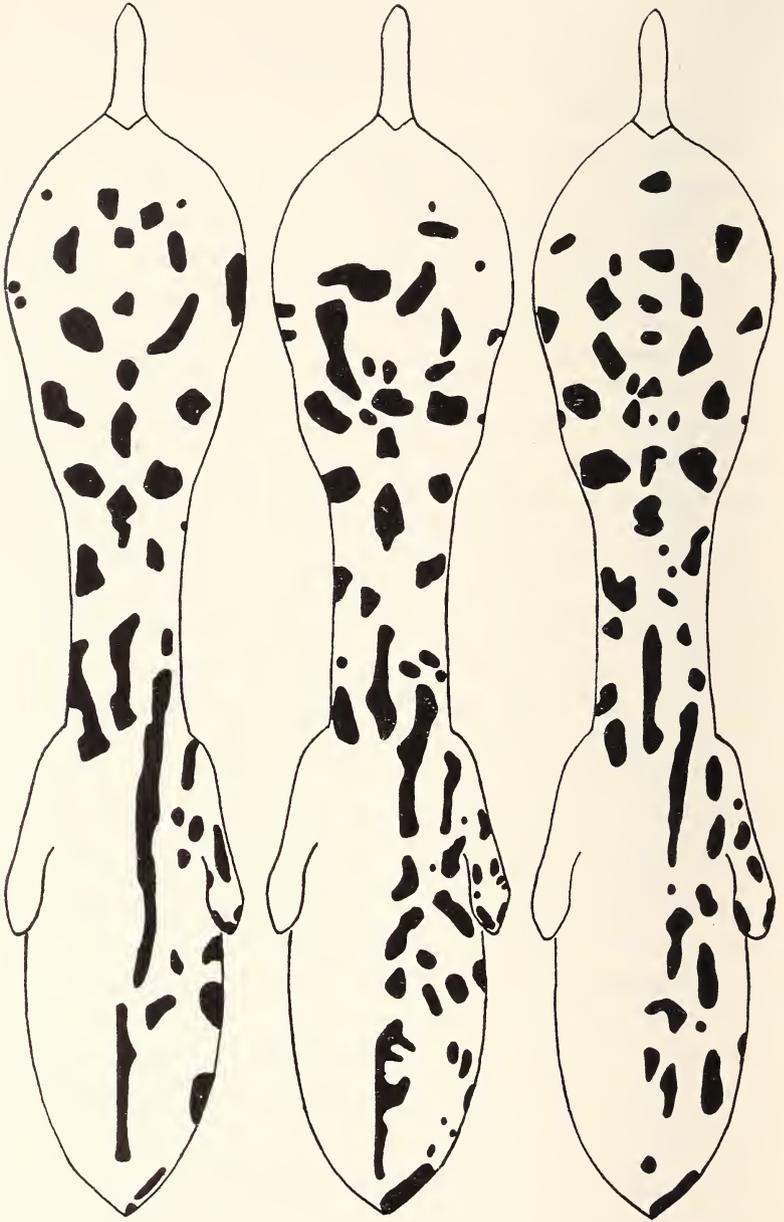


ABB. 7.



ABB. 8.



Abb. 9 und 10.

Es ist zu beachten, dass dieser Konstruktion nur zwölf Embryonen zugrunde liegen. Um ihre Richtigkeit zu sichern, müssen noch weitere Exemplare untersucht werden.

Was ist nun die Bedeutung dieses Superpositionsmusters ?

Ist es etwa ein Durchschnittsmuster, ein Mittelwert, der in grossen Populationen am wahrscheinlichsten von allen Zeichnungen entsteht ? Oder ist es ein zentrales Grundmuster, das alle wesentlichen Züge enthält und von dem sich alle andern als Variationen ableiten lassen ?



ABB. 11.

Oder kann es vielleicht sogar als phylogenetisches „Urmuster“, als Vorläufer aller individuellen Muster interpretiert werden ? Eine kleine Überlegung soll auf einfache Weise zeigen, dass alle diese Vermutungen falsch sind: Man kann sich ein sehr einfaches Muster vorstellen, das im wesentlichen aus zwei Längsstreifen auf einem rechteckigen Felde besteht.

Die Lage der Streifen variiert beliebig, sie bleiben nur stets parallel zur Längsachse des Rechtecks. Abbildung 11 zeigt einige Varianten dieses Musters. Behandelt man sie, zusammen mit vielen weiteren Varianten, nach der hier benützten Methode, dann erhält man einen einzigen, zentralen Längsstreifen als Muster (Abb. 12). Wenn nämlich die Lage der Längsstreifen wirklich beliebig variiert, dann besteht für einzelnen Punkt im Rechteck desto mehr Wahrscheinlichkeit, in einen schwarzen Streifen zu geraten, je näher er der Medianebene liegt. Und doch kann kaum angezweifelt werden, dass die Zweistreifigkeit eine der wesentlichsten Eigenschaften der Ausgangsmuster ist und eine der wenigen, die bei allen Varianten vorhanden ist. Ein „zentrales Grundmuster“ oder ein „wahrscheinlichstes Mittelwertsmuster“ müsste sicher zweistreifig sein.

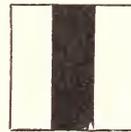


ABB. 12.

Die Superpositionsmethode kann also zu einer Zeichnung führen, in der wesentliche gemeinsame Eigenschaften fehlen, die allen Einzelmustern zukommen. Dafür kann sie zu anderen Merkmalen führen, die in keiner der einzelnen Varianten zu erkennen sind. Dies kann auch direkt am Beispiel der Flusseeschwalbe gezeigt

werden. Das Superpositionsmuster hat auf der rechten Hälfte der Dorsalseite 23 Flecken. Bei allen Einzelzeichnungen aber, die als Unterlage dienten, variiert die Fleckenzahl zwischen 32 und 49. Auch das am schwächsten gegliederte Einzelmuster ist also bedeutend fleckenreicher als die Zeichnung, die auf Grund der Analyse entstand.

Nach diesen Vorbehalten verbleibt dem Superpositionsmuster folgende Bedeutung:

1. Es liefert den Nachweis, dass die einzelnen Dunen, je nach der Lage, die sie am Körper einnehmen, mit significant verschiedener Wahrscheinlichkeit Eumelanin einlagern.

Das heisst, dass das Muster nicht beliebig variabel ist, sondern dass die Variation gewissen Gesetzmässigkeiten folgt, die allerdings nicht für jedes einzelne Individuum zu gelten brauchen, sondern nur an grösseren Gruppen eindeutig festgestellt werden können.

2. Durch die Superpositionsmethode wird ein spezifisches Abbild dieser Gesetzmässigkeiten gegeben. Es sagt zwar nichts aus über ihre Art, aber es gibt die Möglichkeit zu einem objektiven Vergleich mit Gesetzmässigkeiten, die andere Muster beherrschen.

3. Wenn auch seine Form nicht als ein „zentrales Grundmuster“ bezeichnet werden darf, so zeigt doch das Superpositionsmuster eine sichere Beziehung und nahe Verwandtschaft zur Gestalt der Mehrzahl der Einzelmuster.

4. Es weist auch die Symmetrie der ganzen Zeichnung zur dorsalen Medianlinie nach. An den einzelnen Individuen konnte eine solche Symmetrie zwar annähernd, aber nicht mit Sicherheit erkannt werden.

In dieser Arbeit wurde die Superpositionsmethode entwickelt, um festzustellen, ob die Variabilität des Dunenkleidmusters beliebig oder durch Gesetzmässigkeiten gerichtet ist. Sie führte zum Nachweis solcher Gesetzmässigkeiten. Daneben eröffnet sie aber auch die Möglichkeit, Dunenkleidmuster verschiedener Arten und Gattungen in Bezug auf gewisse Gesetzmässigkeiten zu vergleichen. Dadurch kann sie vielleicht für systematische Untersuchungen nützlich sein.

## B. ENTSTEHUNG DES MUSTERS.

Das Zeichnungsmuster ist zur Hauptsache das Resultat von 3 Entwicklungsvorgängen, nämlich der Entstehung der Federanlagen und zweier sukzessiver Pigmentschübe:

1. Etwa am 9. Bruttag werden die ersten Federanlagen an Schwanz und Rücken sichtbar. Am 14. Bruttag sind alle Fluren beinahe in ihrer definitiven Ausdehnung besetzt. Es entstehen zwar auch noch später neue Dunen der 1. Folge, aber wohl nicht mehr sehr viele (GERBER 1939).

2. Bereits am 12. Tag wird im Schwanzzentrum das erste Pigment in die Spitze der ca. 1 mm langen Federanlagen eingelagert. Am 15.—16. enthalten alle Dunen der dunklen Flecke des Zeichnungsmusters Eumelanin.

3. Nach 15½ Embryonaltagen wird in den ersten der bisher hell gebliebenen Dunen im Nackengebiet schwarzes Pigment gebildet. Dieser Umschlag breitet sich über den Körper aus und vom 18. Bruttag an schliesslich wird in allen Dunen ausser den medianventralen Eumelanin sichtbar. Zu Beginn der Wendung sind aber die Dunen schon ziemlich lang und ihre Spitzenteile verhornt. Deshalb wird nur die Basis der braunen Federn geschwärzt.

Abweichend von diesem Geschehen verläuft die Pigmenteinlagerung an der Kehle.

In der Einleitung wurde die Ansicht ausgesprochen, dass das Zeichnungsmuster ein eigentliches Organ des Tieres sei, das auch seine eigene, in gewissen Grenzen unabhängige Entstehung habe. Um etwas Näheres über diese Selbständigkeit zu erfahren, wurde geprüft, wie weit die Pigmenteinlagerung von der Entwicklung der Federanlagen, also der Träger des Musters, abhängig ist und wie weit sie eigenen Gesetzmässigkeiten folgt, die sich in Wachstum und Differenzierung der Federanlagen nicht ausdrücken.

Zu diesem Zweck wurde zunächst an ganzen Embryonen mit der Lupe die Ausbreitung der ersten Pigmenteinlagerung und des zweiten Pigmentschubs untersucht. Sodann wurde dieser Verlauf histologisch verfolgt und schliesslich wurde die Länge der

Federanlagen und ihr Wachstum in Beziehung zu den Pigmentierungsvorgängen gemessen.

### I. ALLGEMEINER VERLAUF DER PIGMENTBILDUNG.

#### a) *Die Einlagerung von Pigment in die Spitzen der Federanlagen.*

Zwischen dem 12. und 13. Bruttag wird das erste Pigment an den Spitzen einiger Federanlagen des Schwanz- und des hinteren Rückenentrums sichtbar.

Am folgenden Tage schon kann man Eumelanin auch hintereinander im vorderen Rückenzentrum, im Schulterzentrum, im Beckenzentrum und am Ellbogen feststellen. Gleichzeitig tritt ausserhalb von dieser „Rückenzone“ ein zweiter, paariger Ausbreitungsherd am Scheitel auf. In den beiden nächsten Tagen breiten sich beide Herde aus, vereinigen sich zuletzt in der Gegend des Scheitelflecks und es sind nun alle späteren Flecken des Zeichnungsmusters pigmentiert.

Die Ausbreitung dieses Spitzenpigments verläuft ganz ähnlich wie 2 Tage früher die Ausbreitung der Federanlagen verlief. Auch diese begann am caudalen Körperrande. Auch bei ihr entstand später ein zweites, paariges Ausbreitungszentrum am Scheitel und der Vorgang schloss mit der Verschmelzung beider Zentren beim Scheitelfleck. Der einzige deutliche Unterschied zwischen den beiden Vorgängen besteht darin, dass die ersten Federanlagen von Vorderrücken- und Beckenzentrum schon ganz zu Beginn, gleichzeitig mit denjenigen von Schwanz- und Hinterrückenzentrum auftreten, während sie ihr Pigment erst bedeutend später erhalten, vor allem im Beckenzentrum.

Die Ausbreitung des Phaeomelanins folgt ziemlich genau derjenigen des Spitzenpigments, mit kaum einem halben Tag Rückstand. Da das Phaeomelanin, solange es noch sehr hell ist, kaum erkannt werden kann, ist dieser Rückstand vielleicht eine Täuschung.

#### b) *Der zweite Pigmentschub am 15.—18. Bruttag.*

Nach 15½ Embryonaltagen beginnt der Umschlag in der Pigmentierung, der dazu führt, dass nun in alle Anlagen ausser in der Mitte der Ventralseite Eumelanin eingelagert wird.

Dieser Schub setzt nicht am ganzen Vogel zugleich ein, sondern er beginnt an gewissen Zentren und breitet sich von dort

aus. Das erste Zentrum befindet sich aber nicht, wie für die Federanlagenbildung und das Ausscheiden des Spitzenpigments, am caudalen Körperende, sondern im Gebiete des Nackens, im vorderen Abschnitt des vorderen Rückenentrums.

Dort geschieht der Umschlag etwa 15½—16 Tage nach Brutbeginn. Schon etwa einen halben Tag später beginnen auch die ersten braunen Dunen im Scheitelzentrum, im hinteren Rückenzentrum, im Becken- und Schulterzentrum an ihrer Basis Eumelanin einzulagern. Im Laufe des folgenden Tages verschmelzen dann allmählich diese Inseln und auf der ganzen Dorsalseite erhalten nun alle Dunen an ihrer Basis Eumelanin. Nur an den lateralen Partien (an den Grenzen gegen das ventrale Weiss) und an den Extremitäten dauert es noch etwas länger, bis sich der Umschlag überall vollzogen hat.

Auch beim zweiten Pigmentschub gehen also wie beim ersten die Zentren der medianen Rückenlinie den lateralen voran. Nur beginnt der erste Schub in den hinteren medianen Zentren, während der zweite Schub in weiter vorne gelegenen beginnt, die unterdessen einen Teil ihres Wachstumsrückstandes aufgeholt haben.

## II. HISTOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN.

An Längsschnitten durch Federanlagen einer Serie von Embryonen sich folgender Stadien wurde die Pigmentbildung im vorderen Rückenzentrum, an der Kehle und an der Brust verfolgt. Die Serie beginnt mit Embryonen die kurz vor der ersten Pigmentbildung stehen und endet mit solchen, die fast völlig verhornte Dunen tragen. Besonders zahlreich wurden Federkeime mit eben beginnender Melanineinlagerung geschnitten, am Rücken auch die Anlagen, bei denen der zweite Pigmentschub eben sichtbar wird.

Die Pigmentbildung und -Einlagerung nimmt in den 3 untersuchten Regionen zunächst denselben Verlauf:

Wachstum und Differenzierung der Dunenanlagen spielen sich so ab, wie sie Watterson (1942) von Hühnchen schildert. Die Melanoblasten konnten in frühen Stadien nicht erkannt werden. Erst unmittelbar vor Beginn der Pigmenteinlagerung zeichnen sich einige Zellen durch grosse, runde Kerne mit 1—2 grossen Nukleolen aus. Die Kerne sind von einem kleinen Hofe umgeben, der sich mit Haemalaun schwächer anfärbt als das umgebende

Plasma und in dem vorderhand noch keine Struktur sichtbar ist. Er vergrössert sich rasch und wird granulös. Auch zeigen sich in ihm meist bald einzelne braune Stäbchen. Diese Zellen sind also die Melanophoren. Ihre eben beschriebene Umwandlung geschieht meist in den mittleren Schichten der Epidermis, aber nun setzen sie sich in ihrer basalsten Zellage fest. Von ihr aus senden sie das Pigment in alle Teile der Epidermis bis unter die Federscheide.

Unmittelbar vor Beginn ihrer Tätigkeit teilen sich die Melanoblasten sehr lebhaft. Allerdings sind sie dann in den Präparaten noch nicht sicher anzusprechen, auch ist es möglich, dass einige der Mitosefiguren, die Melanoblasten zugeschrieben wurden, eigentlich von anderen Zellen stammen. Aber auch nach Beginn der Pigmentausscheidung sind anfangs noch viele Chromatophoren in Mitose zu sehen.

Soweit geht die Pigmenteinlagerung in allen untersuchten Anlagen gleich vor sich. Die nun folgende Beschreibung gilt für den Vorderrücken. Sie ist typisch für alle dorsalen Partien und die Extremitäten. Die Sonderverhältnisse an Kehle und Brust werden in Abschnitt V dieses Teiles geschildert.

Etwa am 13½—14. Brutttag sind hier die Melanoblasten zu erkennen. Aber gleich schon wird ein Unterschied zwischen den Anlagen der dunklen Musterflecken und denjenigen der hellen Partien des Rückens deutlich.

#### 1. Anlagen der dunklen Flecken.

Sobald die ersten Pigmentzellen kenntlich werden, werden auch schon die ersten Melaninstäbchen in den Höfen und zwischen den umgebenden Zellen sichtbar. Wahrscheinlich sind sie alle in Ausläufern der Melanophoren, doch liess sich das nicht mit Sicherheit feststellen. Die Stäbchen werden rasch zahlreicher und sind bald, wohl stets noch in Ausläufern, in allen Schichten der Epidermis bis unter der äusseren Scheide zu sehen. Sie sind ziemlich schmal, etwa 2  $\mu$  lang und dunkelbraun. Vom ersten Auftreten an haben sie ihre typische Form, Grösse und Farbe.

#### 2. Anlagen der hellen Partien.

Gleichzeitig wie in den dunklen Flecken werden auch hier die Melanoblasten sichtbar, bilden ihre Höfe, verlagern sich in die basalen Zellschichten und erhalten ihre Granula. Auch werden sie

etwa gleich zahlreich wie in den eumelaningefärbten Federn. Aber die ersten Pigmentkörner erscheinen erst etwa  $\frac{1}{2}$  Tag später. Auch werden sie meist nicht zuerst nur in den Höfen, sondern schon gleichzeitig in den äussern Epidermislagen, weitab von den Kernen sichtbar. Es ist nicht zu erkennen, ob sie sich dort in Ausläufern der Chromatophoren befinden. Die Körnchen sind dünner, kürzer und heller gefärbt als die Eumelaninstäbchen. Sie treten in den Höfen nur sehr spärlich auf und werden auch in ihrer Umgebung nicht zahlreich. Einzig in den äussersten Zellagen unter der Epidermis werden sie in grösseren Mengen angehäuft.

In dieser Art verläuft die Einlagerung bis etwa zum 16. Bruttag. Dann tritt der zweite Pigmentschub ein. Von einem bestimmten Niveau der Federanlage an treten in den Höfen aller Melanophoren und überall im umgebenden Gewebe plötzlich zahlreiche, typische Eumelaninstäbchen auf und keine Phaeomelaninkörnchen mehr. Von dieser Stelle an verhält sich also der ganze Federkeim genau so wie in den Musterflecken. Die Grenze ist sehr scharf zwischen 2 Pigmentzellen gelegt. Alle distalen Melanophoren, die bereits mit der Pigmentbildung begonnen hatten, bilden weiter Phaeomelaninstäbchen, der Eumelaninschub erfasst nur die Pigmentzellen, die noch vor Beginn der Pigmentbildung standen.

Die für die Folgenden Ausführungen wichtigsten histologischen Befunde sollen noch einmal zusammengefasst werden:

1. Die Melanoblasten konnten erst bei Beginn der Pigmentbildung erkannt werden. Sie machen zu dieser Zeit eine charakteristische Verwandlung durch.

2. An der Epidermis, in der sie sich befinden, konnten weder bei Beginn der Melanineinlagerung, noch beim zweiten Pigmentschub Veränderungen festgestellt werden. Sie durchläuft in pigmentierten und unpigmentierten Anlagen die gleiche sichtbare Differenzierung.

3. Das Melanin wird in Form von Stäbchen in alle Teile der Epidermis der pigmentierten Federanlagen eingelagert. Nur die äussere Federscheide bleibt frei.

4. Phaeomelanin- und Eumelaninstäbchen zeigen Unterschiede in Grösse, Form und Dunkelheit. Zudem sind sie etwas verschieden im Gewebe verteilt.

5. Eine Pigmentzelle bildet wohl, von Anfang bis Ende ihrer Tätigkeit nur Stäbchen von einem Typus.

6. An der Kehle und an der Ventralseite kommen Sonderverhältnisse vor, die in Abschnitt V dieses Teiles geschildert werden.

### III. LÄNGE UND WACHSTUM DER FEDERANLAGEN IN DEN KRITISCHEN ZEITEN DER PIGMENTBILDUNG.

Die entscheidenden Geschehnisse für die Musterbildung sind der Beginn des ersten und des zweiten Pigmentschubs und die darauffolgenden Perioden der Melanineinlagerung. Es müssen die Federanlagen von Stadien dieser Zeiten genauer untersucht werden, wenn man etwas darüber erfahren will, wie die Bildung von Pigment ausgelöst wird und damit das Muster zustande kommt. Die histologischen Untersuchungen gaben bisher darüber noch keinen Aufschluss. Es soll deshalb untersucht werden, ob der äussere Differenzierungszustand einer Federanlage oder ihr Wachstumsverlauf irgend eine Beziehung zum Beginn des ersten und zweiten Pigmentschubs zeigen. Als Mass der äusseren Differenzierung der Federanlage wurde ihre Länge gewählt.

Beziehungen zwischen Wachstumsgeschwindigkeit und Pigmenteinlagerung wurden bei Hühnern wiederholt nachgewiesen (JUN 1937 u. a.). In den untersuchten Fällen wurde stets bei rascherem Wachstum mehr Pigment eingelagert als bei langsamem.

#### a) *Absolute Länge.*

Die Ausbreitung des ersten Pigmentes verläuft ähnlich der etwa drei Tage früher erfolgten Ausbreitung der Federanlagen. Die Vermutung liegt deshalb nahe, dass die Federanlagen an den Orten der Musterflecken mit der Pigmenteinlagerung beginnen, sobald sie eine bestimmte Länge erreicht haben. Auch der spätere Pigmentierungsumschlag könnte bei einem bestimmten äusseren Differenzierungsgrad der Federanlagen eintreten, wenn nämlich in der Zwischenzeit die Dunen im Kopf und Nackengebiet rascher wachsen als weiter caudal.

Um diese Vermutung zu prüfen, wurde die Länge der Federanlagen im Moment der ersten Pigmenteinlagerung und im Moment des zweiten Pigmentschubs bei 20 Embryonen in 24 verschiedenen Federreihen aus fast allen Fluren gemessen. Die Resultate dieser



ABB. 13.

Länge der Federanlagen im Moment der ersten Pigmenteinlagerung.

Aus allen Messungen von Federanlagen einer Querreihe im Moment der ersten Pigmenteinlagerung wurde der Durchschnittswert berechnet. Die Durchschnittslänge jeder Reihe wurde als vertikale Säule auf eine horizontale Projektion des Umrisses des Embryos aufgezeichnet.

1 cm der Säulen = 0,275 mm.

- |               |  |
|---------------|--|
| A             | Reihe des Vorderrücken-zentrums an dessen Gabelungsstelle.               |
| B, C, D       | 3 Reihen des hinteren Rücken-zentrums, von vorne nach hinten.            |
| E             | Mittlere Reihe des Schulter-zentrums.                                    |
| F, G, H, I, K | 5 Reihen des Scheitel-zentrums, von vorn nach hinten.                    |
| L, M, N       | 3 „ des Nackens, „ „ „ „   |
| O             | Steuerfedern.  |
| O II          | 2. Reihe der Unterschwan-zdecken.  |
| P             | 4. Handschwinge und zugehörige Deckenreihe.                              |
| Q             | 1. Armschwinge „ „ „   |
| R             | 6. „ „ „ „   |
| S             | 11. „ „ „ „  |
| S III         | Schulterfittichfeder mit zugehöriger Deckenreihe.                        |
| T             | Verbindende Reihe in Lücke zwischen hinterem Rücken- und Becken-zentrum. |
| U             | Becken-zentrum, mittlere Querreihe.                                      |
| V             | „ „ „ Längsreihe.  |
| W             | Schenkel-zentrum.  |
| X             | Kehle, Querreihe am Schnabelwinkel.                                      |
| Y             | „ „ auf Ohrhöhe.   |
| Z             | Brust, Querreihe auf Schulterhöhe.                                       |

Messungen sind auf Abb. 13 und 14 graphisch dargestellt. Es fällt sogleich auf, dass weder die erste Pigmenteinlagerung, noch der zweite Pigmentschub einfach eintreten, sobald die Federanlagen eine bestimmte, für alle Fluren etwa gleiche Länge erreicht haben.

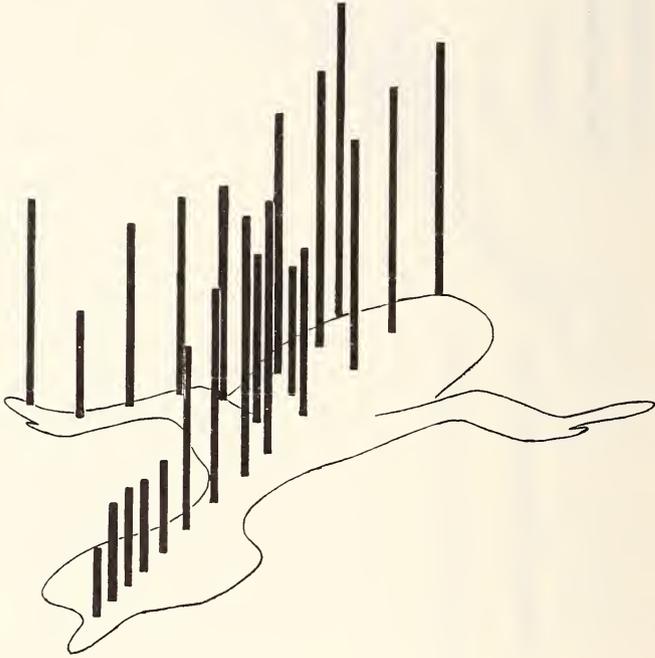


ABB. 14.

Länge der Federanlagen im Moment des 2. Pigmentschubs.

Erklärungen s. Abb. 13. 1 cm = 2,75 mm.

#### Die erste Pigmenteinlagerung:

Sie beginnt, je nach der Körperregion, in Federanlagen von 0,07—0,83 mm Länge. Am kürzesten sind die Papillen bei diesem Beginn im Scheitelgebiet, sehr kurz auch am Ellbogen; am längsten sind sie an der Hand, am Schnabel, Becken und Schwanz; eine intermediäre Länge von ca 0,2—0,55 mm haben sie an Nacken, Rücken, Schulter und Unterarm.

In der zeitlichen Reihenfolge wird also zuerst Pigment eingelagert in intermediäre oder schon ziemlich lange Dunenanlagen

(Schwanz, Rücken), dann in ganz kurze, intermediäre oder schon ziemlich lange (Scheitel, Ellbogen, Schulter, Nacken, Unterarm, Becken) und zuletzt in die allerlängsten, die gleichzeitig von den Ursprungszentren weg am weitesten peripher gelegen sind (Schenkel und Hand).

Der zweite Pigmentschub:

Er beginnt, je nach Körperregion, in Federanlagen von 2,0 bis 9,2 mm Länge.

Die kürzesten Papillen trifft auch er am Scheitel, die längsten am Schenkel, Becken, Schwanz und Vorderrücken. In einer intermediären Länge werden sie an Hinterrücken, Schultern und Flügeln erfasst.

Anders als bei der ersten Pigmenteinlagerung sind die Längenverhältnisse also nur am Flügel und Vorderrücken. An der Hand und am Unterarm, deren Federn in der Zwischenzeit ziemlich langsam gewachsen sind, kommt es schon in relativ kürzeren Anlagen zum Umschlag, am Ellbogen und Vorderrücken dagegen in relativ längeren, die in der Zwischenzeit ziemlich rasch gewachsen sind.

Auch der zweite Pigmentschub beginnt bei eher langen Anlagen (Nacken), greift dann auf die kurzen und auf etwas peripherer gelegene eher lange und intermediäre über (Rücken, Schulter, Scheitel, Becken, Arm, Schwanz) und erreicht zuletzt die allerlängsten Anlagen und einige intermediäre, die zusammen die periphersten sind. (Unterschwanzdecken, Schenkel, Hand).

#### b) *Relative Länge.*

Die soeben besprochenen Messungen haben gezeigt, dass weder der erste noch der zweite Pigmentschub einfach eintreten, sobald die Federanlagen eine bestimmte absolute Länge erreicht haben. Es wäre aber möglich, dass die beiden Vorgänge bei einer bestimmten, zum endgültigen Dunenmass proportionalen Länge eintreten. Eine solche relative Länge ist vielleicht das richtigere Mass für den Differenzierungsgrad der Anlage.

Um diese Möglichkeit zu prüfen, wurde bei zehn schlüpfbereiten Embryonen die Länge der völlig verhornten Dunen in den gleichen Reihen wie bei den früheren Untersuchungen gemessen.

Tabelle 1 gibt an, wieviel Prozent ihrer definitiven Länge die Dunen in den verschiedenen Reihen beim ersten und zweiten Pigmentschub erreicht haben. Auf Abb. 15 ist die Länge der Dunen beim ersten und zweiten Pigmentschub, verglichen mit ihrer definitiven Länge, graphisch dargestellt.

Zur Zeit des ersten Pigmentschubs haben die Federanlagen 0,7—10,3 % ihrer definitiven Länge erreicht. Die Reihenfolge ihrer relativen Längen gleicht der Reihenfolge ihrer

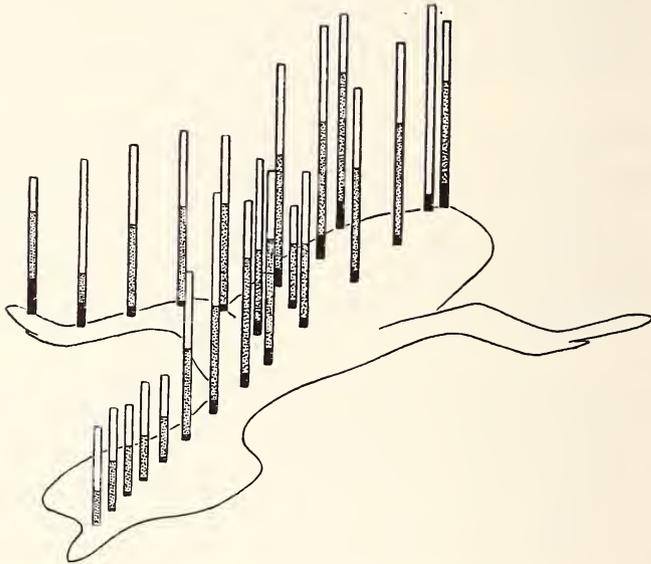


Abb. 15.

Länge der Federanlagen im Momente des ersten und des 2. Pigmentschubs und ihre definitive Länge.

schwarz = Länge beim ersten Pigmentschub.  
schwarz + punktiert = Länge beim zweiten Pigmentschub.  
ganze Säule = Länge der fertig verhornten Dune.

Weitere Erklärungen s. Abb. 13. 1 cm = 5,5 mm.

absoluten Längen. Die Pigmenteinlagerung beginnt also in den relativ und absolut intermediären oder ziemlich langen Dunenanlagen von Schwanz und Rücken und geht dann auf die ganz kurzen von Scheitel und Ellbogen, die intermediären von Schulter, Nacken und Unterarm und die bereits ziemlich langen des Beckens über. Erst zuletzt gelangt sie zu den relativ und absolut längsten an Hand und Schenkel.

Beim zweiten Pigmentschub haben die Federanlagen, je nach Körperregion, bereits 31,8—75 % ihrer definitiven Länge erreicht. Auch hier gleichen sich die Reihenfolgen der absoluten und relativen Längen, wenn auch nicht so stark wie beim ersten Pigmentschub. Der Umschlag beginnt also bei den relativ und absolut intermediären bis ziemlich langen Anlagen des Nackengebietes, setzt sich dann fort in den kurzen von Scheitel und distalem Unterarm, den intermediären von Schulter, Rücken und Arm und den langen des Beckens und erreicht zuletzt die relativ und absolut intermediären und langen von Unterschwanzdecken, Schenkel und Hand.

TABELLE 1.

*Länge der Federanlagen bei Eintritt des ersten Pigmentschubs in Prozenten ihrer definitiven Länge.*

Anlagenreihe (s. Abb. 13)	% der definitiven Länge beim 1. Schub	% der definitiven Länge beim 2. Schub	Definitive Länge in mm
F . . . . .		34,6	5,85
G . . . . .	1,2	48,1	6,07
H . . . . .	1,6	54,2	5,40
I . . . . .	1,3	46,2	5,85
K . . . . .	2,3	52,2	5,18
L . . . . .	0,7	54,5	9,90
M . . . . .	2,6	48,3	13,05
N . . . . .	3,1	69,4	11,02
A . . . . .	3,2	64,7	11,47
B . . . . .	2,3	53,7	9,22
C . . . . .	2,4	58,8	11,47
D . . . . .	1,9	60,4	11,92
O . . . . .	5,0		11,02
O <sub>11</sub> . . . . .	3,3	51,9	12,12
E . . . . .	2,8	47,8	10,35
P . . . . .	10,3	75,0	8,10
Q . . . . .	5,9	31,8	9,90
R . . . . .	2,5	53,3	10,12
S . . . . .	1,1	56,5	10,35
S <sub>111</sub> . . . . .	1,5	60,9	10,35
T . . . . .	3,0	63,0	6,07
U . . . . .	3,0	58,6	13,05
V . . . . .	4,1	59,0	13,72
W . . . . .	5,0	73,2	12,60
X . . . . .	9,7		7,65
Y . . . . .	8,6		9,90
Z . . . . .			12,38



c) *Wachstum.*

An einer Serie von 44 Embryonen aus sechs Altersstadien vom Beginn der ersten Pigmenteinlagerung bis zum Schlüpftag wurde die Länge der Dunen in den bisher untersuchten Anlagereihen gemessen. Aus den erhaltenen Zahlen wurde die Durchschnittslänge der Federn jeder Reihe in jedem Altersstadium errechnet. Aus den resultierenden sechs Werten kann für jede Anlagereihe eine summarische Wachstumskurve aufgezeichnet werden. Tabelle 2 enthält die Zusammenstellung der Durchschnittslängen der Anlagenreihen in jedem Altersstadium, Abb. 16 einige bezeichnende Wachstumskurven.

Es ist jedoch zu berücksichtigen, dass nur wenige der benützten Embryonen genau datiert waren. Bei den meisten wurden die Federanlagen gemessen und mit den Anlagen von sicher datierten Stadien verglichen. Nach diesem Vergleich wurde ihr Alter bestimmt. Der errechnete Wachstumsverlauf und die Wachstumsgeschwindigkeit haben also keine absolute Gültigkeit. Sinkt oder steigt die Kurve von einem Stadium zum nächsten, dann heisst das nicht sicher, dass auch die Wachstumsgeschwindigkeit sinkt oder steigt. Vielleicht ist nur die Datierung des Stadiums falsch und es müsste eigentlich im Koordinatensystem weiter links oder rechts stehen. Da aber alle Reihen bei der gleichen Embryonenserie gemessen wurden, darf das Wachstum der verschiedenen Reihen untereinander verglichen werden.

Verhältnisse von Wachstumsgeschwindigkeiten zueinander sind also nur bei Gleichzeitigkeit richtig. Aber auch zur Bestimmung der Wachstumsphase, in die die Schübe fallen, dürfen nicht einfach die Formen der Kurven im Moment der Schübe verglichen werden, sondern es muss ein Umweg gewählt werden. Der Verlauf des Wachstums bei den verschiedenen Anlagenreihen muss verglichen werden. Dann wird geprüft, ob die Unterschiede des Wachstumsverlaufs bei den verschiedenen Reihen Beziehungen zeigen zu den Unterschieden in den Pigmentierungsvorgängen. So kann gefunden werden, ob die Pigmentschübe bei allen Reihen in derselben, charakteristischen Wachstumsphase eintreten.

1. *Wachstumsgeschwindigkeit.*

Da die Wachstumsgeschwindigkeit verschiedener Anlagenreihen nur bei Gleichzeitigkeit verglichen werden darf, kann nur eine Auswahl von Anlagenreihen berücksichtigt werden, die vom ersten oder zweiten Schub gleichzeitig getroffen werden.

1. Schub: Die Reihen an Vorderrücken, Nacken, Scheitel und Becken erhalten den 1. Schub etwa gleichzeitig. Die Dunen

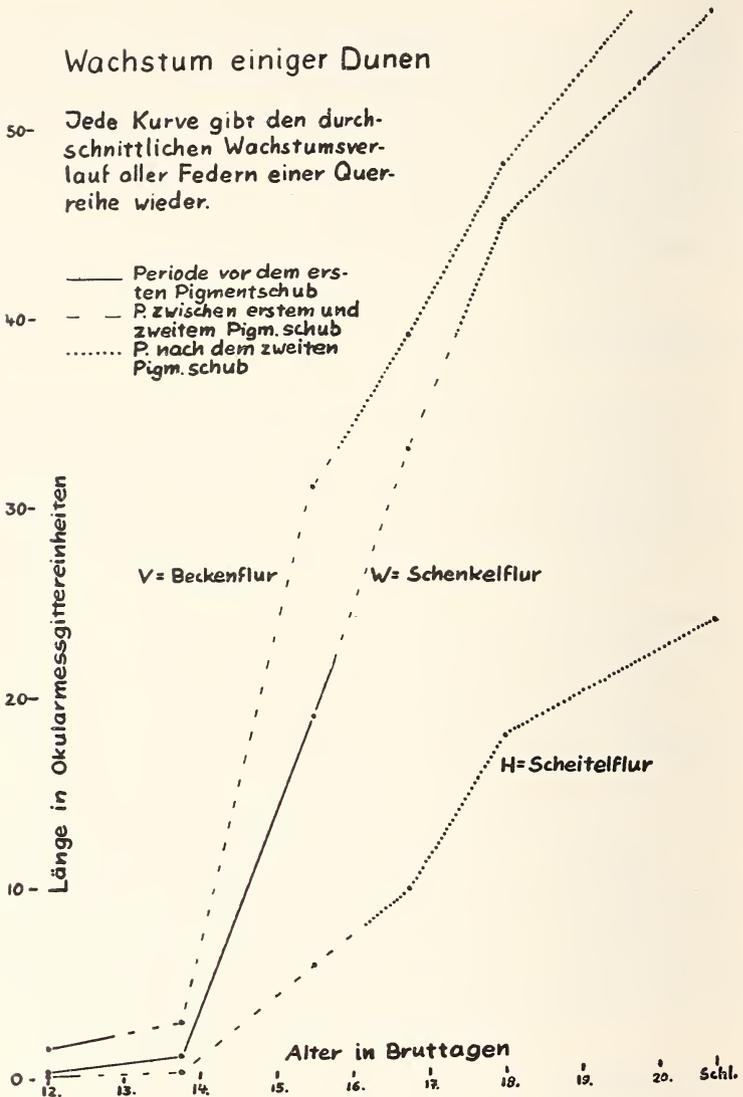


ABB. 16.

wachsen zu dieser Zeit am Scheitel noch sehr langsam, am Nacken etwa 2—3 mal und am Becken und Vorderrücken sogar etwa 3—10 mal rascher.

2. Schub: An Scheitel, Nacken, Rücken, Schultern, Ellbogen-Becken und Schwanz trifft der zweite Schub etwa gleich, zeitig ein. Das Wachstum verläuft zu dieser Zeit am Scheitel relativ langsam, an Ellbogen, Schulter, Schwanz und Becken etwa 1—2 mal so rasch und am Vorderrücken und Nacken schliesslich  $2\frac{1}{2}$  mal.

Weder der erste noch der zweite Pigmentschub treffen also die Anlagen bei einer bestimmten, für alle Reihen gültigen Wachstumsgeschwindigkeit.

## 2. *Wachstumsverlauf.*

Für den Wachstumsverlauf können drei Gruppen von Federanlagen unterschieden werden:  $\alpha$ ) Früh auftretende, die ihr raschestes Wachstum bereits am 14.—15. Embryonaltag haben. Es sind dies die Dunen am Schwanz, am Becken und am Rücken, also der caudalen Körperpartie.  $\beta$ ) Spät auftretende, die erst am 17.—18. Bruttag ihr raschestes Wachstum erreichen. Das sind die Federn des Scheitels, der Kehle und des Spitzenteiles der Vorderextremität.  $\gamma$ ) Intermediäre mit etwa gleichmässigem ziemlich raschem Wachstum vom 14.—18. Bruttag. Sie liegen an Rücken, Schulter, Brust, vorderer und hinterer Extremität.

Natürlich gibt es Übergänge von der mittleren Gruppe zu den beiden Extremen, jedoch sind diese voneinander sehr verschieden. Am 15.—16. Tage haben die Anlagen der Gruppe  $\alpha$  bereits 5—7 mm (= 45—55% ihrer definitiven Länge) erreicht, die der Gruppe  $\beta$  erst 0,7—2 mm (= 12—27%) und die der Gruppe  $\gamma$  2,5—4,3 mm (= 24—37%). Auch am  $16\frac{1}{2}$ —17. Bruttag haben die Dunen von  $\beta$  erst 1,4—3,6 mm (= 23—41%) erreicht, sind also immer noch relativ und absolut kürzer als die der Gruppe  $\alpha$  vor etwa 30 Stunden.

Sind nun Zusammenhänge zwischen diesen Verschiedenheiten im Wachstumsverlauf und den Verschiedenheiten im zeitlichen Auftreten der Pigmentschübe zu finden? Durchschnittlich werden die frühwachsenden Anlagen der Gruppe  $\alpha$  von den beiden Pigmentschüben früher erreicht als die Papillen der Gruppe  $\beta$ . Aber die Anlagen der beiden Gruppen werden nicht in entsprechenden Phasen ihres Wachstumsverlaufs getroffen. So kann zum Beispiel die erste Pigmenteinlagerung schon bei Anlagen eintreten, die noch sehr langsam wachsen (Scheitel), bei solchen, die gerade mit dem raschen

Wachstum beginnen (Rücken, Schulter usw.) oder schliesslich bei solchen, die schon fast zwei Tage im raschesten Wachstum sind (Schenkel). Auch der zweite Pigmentschub kann noch vor Beginn des raschen Wachstums (Scheitel), oder  $\frac{1}{2}$  bis 2 Tage nach seinem Beginn (Arm, Schulter, Vorderrücken, Becken, Schenkel) eintreten.

Die Beobachtung, dass die Pigmentschübe durchschnittlich die Anlagen der früher wachsenden Gruppe  $\alpha$  vor denen der spät wachsenden Gruppe  $\beta$  erreichen, lässt sich also auf die schon früher gemachte Feststellung reduzieren, dass längere Anlagen von den Pigmentierungsvorgängen durchschnittlich früher erfasst werden als kürzere. Aufschlussreicher ist ein Vergleich zwischen den einzelnen Fluren in jeder Gruppe. In Gruppe  $\alpha$ ) erhalten die Dunen an Schwanz und Hinterrücken ihr erstes Pigment schon in einer früheren, langsameren Wachstumsphase als am Becken, in Gruppe  $\beta$ ) haben die Scheiteldunen den gleichen Vorsprung gegenüber den Anlagen von Kehle und Hand und in Gruppe  $\gamma$ ) schliesslich sind die Rücken- und Schulterdunen den Papillen von Brust und Extremitäten voraus. Beim zweiten Pigmentschub sind die Verhältnisse ziemlich ähnlich.

Es gehen also das erste Auftreten der Federanlagen und ihr Wachstum nach einem caudo-rostralen Gefälle vor sich, während der erste und zweite Pigmentschub mit dorso-ventralem Gefälle ablaufen.

#### IV. DAS DORSALE ZENTRUM.

Die wichtigsten Ergebnisse der Messungen von Länge und Wachstum der Dunen sind:

1. Der Zeitpunkt, in dem der erste und zweite Pigmentschub in den Dunenanlagen auftreten, ist weitgehend unabhängig von deren Länge, Wachstumsgeschwindigkeit und Wachstumsverlauf.
2. Die Pigmentschübe zeigen sich zuerst eher in längeren, meist erst später in kürzeren Anlagen.
3. Von dieser Folge gibt es aber zahlreiche Abweichungen. Die auffälligsten unter ihnen sind:

Die Dunen des Scheitelgebietes, in denen, obwohl sie die kürzesten am ganzen Vogel sind, erster und zweiter Pigmentschub schon früh erscheinen.

Die Dunen der Unterschwanzdecken, der Schenkel und der Brust, die, obschon sie zu den längsten gehören, von den beiden Pigmentschüben zuletzt erreicht werden.

Diese Ausnahmen zeigen, zusammen mit anderen, weniger deutlichen Abweichungen, dass in den dorsal-medianen Zentren die Pigmentbildung schon bei kürzeren Anlagen beginnt als lateral.

Der Zeitpunkt, in dem die Pigmentschübe eine Federanlage erfassen, hängt also sowohl von ihrer Lage am Körper ab, als auch von ihrer Länge im Moment der Schübe.

Der Anstoss zur Pigmentbildung breitet sich wie eine Welle von einem Zentrum her über den Körper des Embryos aus. Wenn eine Federanlage von ihm erreicht wird, dann reagiert sie mit Pigmentbildung umso rascher, je länger sie ist.

Das Zentrum liegt in der Mitte der Dorsalseite und zwar erstreckt es sich wahrscheinlich vom Scheitel oder Nacken bis zum mittleren Rücken oder sogar in die Beckengegend. Die beiden Schübe gehen wohl vom gleichen Zentrum aus. Die Verschiedenheiten in ihrer Ausbreitung können darauf zurückgeführt werden, dass die Federanlagen der cranialen Körperregionen in der Zwischenzeit einen Teil ihres Wachstumsrückstandes aufgeholt haben. Das Zentrum hat wohl sogar noch eine grössere Bedeutung: Es liegt in der Gegend der früheren Neuralleisten, von denen her ja zu Beginn der Embryogenese die Melanoblasten überall eingewandert sind. Weiter ist auch in der Rückenmitte das Phaeomelanin am dichtesten. Mit steigender Entfernung wird es blasser (siehe S. 655). Schliesslich sei ganz besonders betont, dass nur auf der Dorsalseite, also in der Umgebung des Zentrums ein eigentliches Muster besteht, das gegen die Übergangszonen zu völlig verwischt wird.

Es ist also möglich, dass sich in der Gegend des Rückenmarks ein Zentrum befindet, das ganz allgemein für die Pigmentierung und Musterbildung eine grosse Bedeutung hat.

Dieses Zentrum würde nur auf die Pigmentierung, nicht aber auf die Bildung und das Wachstum der Federanlagen eine Wirkung ausüben. Die Federanlagen zeigen sich ja zuerst caudal, wachsen dann in den mehr caudal gelegenen Zentren am raschesten und werden auch dort am längsten (Becken). Auch die zweite und dritte Federfolge erscheinen zuerst in mehr caudalen Körperabschnitten (GERBER 1939).

Die Messungen liefern also einen Hinweis dafür, dass die Pigmentierung und das Wachstum der Federanlagen zwei verschiedenen, voneinander weitgehend unabhängigen Systemen angehören.

#### V. DIE BESONDEREN ENTWICKLUNGEN AN KEHLE UND BRUST.

Die Pigmentierung der Kehlegegend weicht, wie schon im ersten Teile erwähnt wurde, wesentlich von der des restlichen Körpers ab. Die Dunen sind dunkelgrau, nicht so satt schwarz wie in den Musterflecken des Rückens. Schon mit der Binokularvergrößerung löst sich die Farbe oft in schwarze Körnchen, Streifen und Netze auf hellerem Hintergrund auf und nur bei wenigen Embryonen ist an den dunklen Stellen der Kehle der Mittelteil der Federn so stark pigmentiert, dass das Schwarz wie in den dunklen Rückendunen auch im Binokular noch als ununterbrochene Fläche erscheint.

An der Kehle werden die ersten Melanoblasten nach  $14\frac{1}{2}$  Bruttagen sichtbar, etwa  $\frac{1}{2}$  Tag später auch die ersten Pigmentstäbchen, die sowohl in den Höfen als auch im umgebenden Gewebe (in Ausläufern der Melanophoren?) abgelegt werden. Die Pigmentbildung beginnt also später als in allen dorsalen Zentren, aber etwas früher als an der Hand und am Schenkel. Die Dunen sind dann durchschnittlich 0,8 mm lang, also länger als dorsal, aber kürzer als an der Hand. Der Ort, an dem zuerst Pigment eingelagert wird, liegt seitlich, etwa 2—3 Federreihen ventral vom Schnabelwinkel, nur wenig hinter ihm. Dieser Ort trägt auch später die dunkelsten verhornten Kehldunen, zusammen mit der Kehlmittle. Fast gleichzeitig mit dieser ersten Einlagerung erscheint Pigment an der Halsseitenübergangszone etwa halbwegs zwischen Ohr und Schulter, kurz darauf auch am Unteraugenstreif und hinter dem Ohr, etwas später in der Mitte der Kehle. Bei etwa  $16\frac{1}{2}$ -tägigen Embryonen schliesslich sind alle Lücken geschlossen und es wird an allen später pigmentierten Orten Melanin eingelagert.

Entsprechend dem späten Einlagerungsbeginn treten auch die ersten Körnchen viel weiter apikal in den Anlagen auf als am Rücken. Zum Teil sind es typische Eumelaninstäbchen, daneben sind aber auch Gruppen von kleineren Partikeln zu sehen, die jedoch wohl grösser als die Phaeomelaninteilchen am Rücken sind. Es konnte nicht mit Sicherheit ermittelt werden, ob sie zu einem

der beiden beschriebenen Typen gehören oder ob es sich um einen weiteren Typ oder eine Zwischenform handelt. Jedenfalls haben alle Stäbchen von Anfang an ihre typische Gestalt und Grösse. Auch scheint jeder einzelne Melanophor nur Körnchen gleicher Grösse zu bilden.

An der Basis sind die Kehldunen in viel grösserer Ausdehnung pigmentfrei als die Rückendunen und nur ganz allmählich geht diese weisse Zone in den pigmentierten Mittelteil der Federn über. Diese Dunenfärbung erstreckt sich über eine Region, die vorne von den Hornteilen des Unterschnabels abgegrenzt wird, seitlich von der Verbindungslinie zwischen Schnabelwinkel und Ohr und die caudal etwas über die Höhe des Kiefergelenkes reicht.

Ausserhalb dieser Region sind aber die Federn nicht gleich nach der Art der Rückendunen gefärbt, sondern es gibt eine Übergangzone, in der die Dunen heller sind als an der Kehle, histologisch aber sehr ähnlich aussehen. Dieser Übergangsgürtel erstreckt sich auf jeder Seite von der dorsalen Schnabelwurzel über die Zügelgegend zum Ohr und von dort beidseits des Halsseitenrains bis zur Schulter. Ähnliche Federn sind auch an der Hand, am Schenkel, zwischen Becken- und Bauchflur, am Unterschwanz und bei einigen Embryonen an den Brustseiten unter den Flügeln zu finden. Sie stehen also nicht nur zwischen Rücken- und Kehldunen, sondern auch zwischen den pigmentierten dorsalen Regionen und der pigmentfreien Unterseite. Die caudale Abgrenzung des dunklen Kehllatzes gegen das ventrale Weiss ist ziemlich schroff.

An der Brust müssen wieder 2 Typen von Anlagen unterschieden werden:

1. Die lateralen Dunen, die sich in der Uebergangzone zwischen dorsaler und ventraler Pigmentierung befinden.

In ihnen werden die Melanoblasten etwa am 14 $\frac{1}{2}$ .—15. Bruttag sichtbar,  $\frac{1}{2}$ —1 Tag später die ersten Pigmentkörnchen. Alles spielt sich genau gleich ab wie an der Kehle. Auch an der Brust entstehen Epidermispatrien mit typischen Eumelaninstäbchen neben solchen mit kleineren Körnchen. Nur sind die einzelnen dunklen und hellen Flecke meist ausgedehnter als an der Kehle.

2. Die medialen Dunen in der Nähe der Brustmitte.

In ihnen werden weder Pigment noch Melanophoren sichtbar. In der Übergangzone zwischen seitlichen und medialen Brustdunen

befinden sich einige Anlagen, die nur sehrwenige Melanophoren enthalten.

### C. PROBLEME UND AUSBLICK

In der vorliegenden Arbeit wurden unter anderem einige Vorgänge beschrieben, die zur Bildung des Musters führen und in einer engen Beziehung zu einem Zentrum stehen, das in der Rückenmitte liegt. Vergleicht man diese Resultate mit den heutigen Kenntnissen über Federbildung und Pigmenteinlagerung, dann ergeben sich einige Probleme und Hypothesen, die in diesem Kapitel dargelegt werden sollen. Einige der Hypothesen wurden ersten Prüfungen unterzogen, die aber nicht genügen, um die Vermutungen zu bestätigen oder zu widerlegen. Sie sollen nur jeweils zeigen, ob sich eine ernsthafte Untersuchung überhaupt lohnen würde.

Zunächst sei noch einmal zusammengefasst, was in den vorigen Kapiteln über das dorsale Zentrum und die mit ihm verbundenen Vorgänge geschrieben wurde:

1. Von ihm her breiten sich die Melanophoren über die ganze Körperfläche aus und lassen nur die Mitte der Ventralseite frei.
2. In seiner Umgebung beginnen der erste und der zweite Pigment Schub. Mit steigender Entfernung treten sie später ein.
3. In seiner Nähe ist die Phaeomelaninpigmentierung am intensivsten, gegen ventral zu fällt sie ab. An Brust und Bauch tritt überhaupt kein Pigment auf.
4. In seiner Umgebung sind dunkle und helle Musterpartien scharf getrennt. Gegen ventral verschmelzen sie. Histologisch lässt sich beim Zentrum in den dunklen Teilen nur Eumelanin, in den hellen nur Phaeomelanin nachweisen. In der mehr ventralen Zone des verschmelzenden Musters sind überall Phaeomelanin neben Eumelanin und vielleicht auch Zwischenstufen zwischen den beiden Pigmenten zu finden.
5. Das Zentrum hat nur für Pigmentierung und Musterbildung Gültigkeit, nicht für die Bildung der Federanlagen.

Diese Feststellungen sagen aus, dass gewisse Vorgänge und Zustände der Musterbildung in einer örtlichen Beziehung zu einem dorsalen Zentrum stehen. Sie sagen, mit Ausnahme von Punkt 1, nichts darüber aus, ob diese Beziehungen ursächlich sind, ob tat-

sächlich vom Zentrum irgendwelche Einflüsse auf die Musterbildung ausgehen.

Dieser Zusammenfassung sei kurz das heutige Wissen über Pigmenteinlagerung und Musterbildung gegenübergestellt. In den letzten beiden Jahrzehnten wurde es bedeutend erweitert, besonders durch Arbeiten amerikanischer Forscher (Lillie, Willier u.a.).

Nach ihnen wird alles Melanin von Pigmentzellen gebildet, die in der Neuralleiste entstehen und schon sehr früh embryonal aus ihr auswandern. Sie gelangen noch undifferenziert in alle Körperregionen, in denen später Melanin eingelagert wird. An Experimenten an verschiedenen Hühnerrassen konnte gezeigt werden, dass dann in den einzelnen Federanlagen das Muster durch das Zusammenwirken von 4 Elementen entsteht:

1. der dermalen Federpapille,
2. der Epidermis,
3. der Melanophoren, und
4. von Faktoren, die von aussen dieses 3-teilige System beeinflussen.

Die einzelnen Elemente haben ganz bestimmte Funktionen:

1. Die dermale Federpapille induziert die Federbildung und bestimmt die dorso-ventrale Symmetrie und die Orientierung der Anlage.
2. Die Epidermis bestimmt die artmässige und lokale Ausbildung der Federform. Sie steht unter dem Einfluss der Cutispapille, denn diese bestimmt ja Zeit und Ort der Federbildung und die Orientierung der Anlage.
3. Die Melanophoren bestimmen die arttypische Pigmentierung. Für einen Genotyp sind sie alle isotopent. Sie haben aber verschiedene Differenzierungsmöglichkeiten, die sie je nach den Einflüssen aus der sie umgebenden Epidermis verwirklichen. Ein wichtiger Epidermiseinfluss ist zum Beispiel die Wachstumsgeschwindigkeit. Wenn sie sich verändert, dann verändert sich auch die Pigmentbildung.
4. Die „äusseren“ Faktoren können verschiedener Art sein:
  - a) Hormone können die Differenzierungsrichtung der Melanophoren verändern. Die Schwelle und die Zeit die erforderlich ist, bis ein Hormon wirkt, sind aber je nach Flur, Feder oder

Federteil verschieden. Die Epidermis modifiziert also die Hormonwirkung auf die Pigmentzellen lokal in verschiedener Weise (WILLIER 1942).

- b) Auch nervöse Einflüsse können das Muster modifizieren (CARIDROIT 1947).
- c) Stoffwechselstörungen und Mangelercheinungen verändern manchmal die Pigmentbildung.
- d) Über weitere äussere Faktoren konnte nichts gefunden werden.

Es soll nun geprüft werden, ob diese neueren Kenntnisse etwas zur Interpretation der bei den Seeschwalben gefundenen Verhältnisse beitragen können.

a) *Wanderung der Melanoblasten, Rolle der Neuralleiste.*

Die Neuralleiste, die Quelle der Pigmentzellen, liegt im beschriebenen Zentrum. Damit ist dessen Bedeutung für die erste Phase der Musterbildung klar. Es bleibt offen, ob auch die spätern auf das Zentrum ausgerichteten Vorgänge mit der Neuralleiste etwas zu tun haben.

b) *Erster und zweiter Pigmentschub.*

Die Zeit, die von der Einwanderung eines Melanoblasten bis zum Beginn seiner Pigmentbildung verstreicht, ist keine feste, für die Pigmentzelle typische Grösse. Nach allen Untersuchungen an Amphibien und Vögeln ist sie vollständig abhängig vom umgebenden Gewebe. Das bedeutet, dass die Ausbreitungsrichtung des ersten und zweiten Pigmentschubs nicht einfach eine Folge der Einwanderung der Melanophoren vom Zentrum sein kann, sondern tatsächlich auf eine neue Wirkung hin geschieht.

TWITTY und BODENSTEIN (1944) beobachteten, dass bei Amphibienlarven die Differenzierung der Melanophoren cranial und dorsal beginnt und mit dem Entwicklungsgradienten der umgebenden Gewebe parallel verläuft. Bei den Seeschwalben beginnt die Differenzierung der Pigmentzellen ebenfalls dorsal und eher cranial, jedoch geht sie nicht mit Entstehung und Wachstum der Federanlagen zusammen, denn diese beginnen an ganz andern Orten und nehmen einen andern Verlauf. Dies scheint zunächst auf einen



prinzipiellen Unterschied gegenüber den Amphibien hinzuweisen. Es braucht aber durchaus nicht daraus geschlossen zu werden, dass die Seeschwalbenpigmentzellen für den Zeitpunkt ihrer Wandlung eine gewisse Unabhängigkeit von der umgebenden Epidermis besitzen. Die Differenzierung der Epidermis braucht nicht mit der Federanlagenbildung, die eine Wirkung der Cutis ist, parallel zu verlaufen. Sie kann bei gewissen Dunen schon sehr bald nach dem Auftreten der Höcker in sehr kurzen Papillen weit fortgeschritten, bei andern dagegen noch viel später in schon ziemlich langen Anlagen noch zurückgeblieben sein. Für die Prüfung dieser Annahme sind zu wenig Präparate vorhanden, doch sollen einige Messungen wenigstens zeigen, ob sie einer ersten Vorkontrolle standhält. Gemessen wurde die Dicke der Epidermis als Mass ihrer Differenzierung in Anlagen aus der Rücken-, Brust- und Kehlfur einer kleinen Serie von Embryonen, die etwa am Beginn der Pigmenteinlagerung stehen. Der Epidermisdicke wurde jeweils gegenübergestellt die Entfernung der basalsten erkennbaren Melanophoren und Melaninkörnchen von der Federinsertion.

Tabelle 3 zeigt, dass am Rücken schon die jungen, kurzen Anlagen von etwa 0,2—0,4 mm Länge 0,12 mm von ihrer Basis entfernt einen Epidermisüberzug von 25—30  $\mu$  Dicke haben. Melanin und Melanophoren sind bei ihnen schon sehr basal zu sehen. Bei allen Kehl- und Brustdunen unter 0,6 mm Länge ist hingegen die Epidermis an der gleichen Stelle höchstens 20  $\mu$  stark, also ungefähr noch gleich dünn wie an den Hautpartien zwischen den Federn. Diese Dunen enthalten erst viel weiter apical erkennbare Pigmentzellen und Pigment. Der Unterschied zwischen den Rückendunen einerseits und den Brust- und Kehldunen andererseits scheint zwar sehr deutlich, ist aber wegen der kleinen Anzahl von Messungen nicht significant.

Die längeren Dunen, in denen schon seit einiger Zeit Pigment gebildet wurde, haben in den drei Fluren eine ungefähr gleich mächtige Epidermis.

Es scheint also, dass tatsächlich am Rücken, wo schon in sehr kurzen Papillen Melanin eingelagert wird, sich die Epidermis nach dem Auftreten der ersten Höcker rasch verdickt, während sie an Brust und Kehle, wo die Pigmentbildung erst in längeren Anlagen einsetzt, erst viel später stärker zu werden beginnt. Das würde wohl heissen, dass überall, wo die Cutis die Bildung einer Feder

induziert, das Längenwachstum der Epidermis sogleich beginnt, ihre Differenzierung aber einem von dorso-cranial nach ventro-caudal verlaufenden Gradienten folgt. Dieser wäre die Ursache für die Ausbreitungsrichtung des ersten Pigmentschubs.

Einige Tage nach dem ersten wird der zweite Pigmentschub sichtbar. Er breitet sich über den ganzen Körper in ungefähr der gleichen Richtung aus wie der erste und trifft Anlagen, die in Struktur und Entwicklungszustand nicht von den Keimen unterschieden werden konnten, in die schon bisher Eumelanin eingelagert wurde. Es bleibt noch unbekannt, ob er durch einen Impuls ausgelöst wird, der ausserhalb der Federanlage entsteht (Hormone, Nerven usw.) oder durch Faktoren, die in ihr selbst lokalisiert sind. Ebenso könnte seine Ausbreitungsrichtung eine Folge früherer Vorgänge sein oder durch eine neue Wirkung verursacht werden, die in Beziehung zum dorsalen Zentrum steht.

e) **Aufhellung der Melaninpartien gegen ventral. Pigmentlosigkeit der Ventralseite.**

Es liegt nahe, zu vermuten, die zunehmende Aufhellung der Phaeomelaninpartien gegen ventral und schliesslich die völlige Pigmentlosigkeit von Brust und Bauch, hänge zusammen mit der zunehmenden Entfernung von der Neuralleiste, dem Herkunftsort der Chromatophoren. Nach TWITTY (1944) führt die gegenseitige Abstossung der Melanoblasten zu ihrer Wanderung. Diese muss also zu einer regelmässigen Verteilung über den ganzen Körper führen. Die Zellen kommen aber nur langsam vorwärts und ihre Beweglichkeit hält nur kurze Zeit an, dann treten sie in die Epidermis ein und bleiben dort am Platze (WATTERSON 1942). In der kurzen Wanderperiode gelangen sie vielleicht nicht bis zur Mitte der Ventralseite und das könnte der Grund dafür sein, dass dort die Dunen pigmentfrei bleiben.

Die Federanlagen der Hand und des Schenkels enthalten Melanin, trotzdem sie z.T. weiter von der Neuralleiste entfernt sind als die Brust- und Bauchfedern. Zur Zeit der Pigmentzellenwanderung bestehen aber die Extremitäten noch aus sehr kleinen Stummeln, deren Spitzen dem Rücken näher liegen als die ventrale Körpermitte und deshalb wohl auch vor dieser von der Melanoblasten erreicht werden.

Wenn die Fortbewegung der Chromatophoren tatsächlich aufhört, bevor sie zu einer regelmässigen Verteilung geführt hat, dann

bleibt aber nicht nur die Ventralseite frei, sondern die Dichte der Pigmentzellen muss gegen die Unterseite hin kontinuierlich abnehmen. Dieses Gefälle könnte dann bestehen bleiben oder durch die Mitosen die der Melaninbildung vorangehen, ausgeglichen werden. Die letzte Kolonne der Tabelle 4<sup>1</sup> zeigt, dass die wenigen untersuchten Brustfedern in einem bestimmten Abschnitt bei erster Prüfung tatsächlich weniger Melanophoren enthalten als die Rückenanlagen.

TABELLE 4.

*Anzahl der Melanophoren und Stärke der Epidermis in Anlagen von Rücken, Brust und Kehle.*

Masse wie bei Tabelle 3 genommen. Anzahl der Melanophoren = Durchschnitt aus 10 Zählungen der Längsschnitte, die die Anlage am zentralsten trafen.

Körperregion und Nummer des Embryos	Länge der Anlage	Querschnitt der Anlage bei						Anzahl der Melano- phoren 800-960 $\mu$ von der Follikel- basis
		400		800		3200		
		$\mu$ von der Follikelbasis						
		ganze Anlage	Epi- dermis	ganze Anlage	Epi- dermis	ganze Anlage	Epi- dermis	
Rücken								
96 II 2	2400++	152	52	152	52			11
107 II 2	4000++	200	56	200	60	88	36	13
111 II 1		212	68	224	64	112	36	12
122 II 4		184	64	200	64	112	32	11
Brust:								
105 2		176	60	184	76			10
114 2		192	60	184	60	120	40	7
121 1		192	56	184	56	100	32	8
139 2		168	52	172	60	148	40	3 *
Kehle:								
95		120	40	112	40			5
104 1		176	60	120	44			8
2		176	64	144	48			10
146		148	48	144	48			3 *

\* In Verhornung, Melanophoren am Degenerieren.

<sup>1</sup> Alle Messungen und Zählungen der Tabelle 4 wurden an nur wenigen Embryonen durchgeführt. Sie sind nur als erste Hinweise, nicht als Material zu einer eigentlichen Prüfung der behandelten Fragen zu bewerten.

Sowohl das Fehlen von Pigment auf der Ventralseite, als auch das dorso-ventrale Gefälle der Phaeomelaninintensität könnten also Folgen der Geschwindigkeit und der Dauer der Wanderung der Melanoblasten sein.

In den Flügeln allerdings, die nach der Festsetzung der Melanophoren am meisten wachsen, ist die Phaeomelaninpigmentierung intensiv. In ihnen müssen wohl zahlreichere Mitosen als in anderen Regionen den Rückstand in der Melanoblastenzahl ausgleichen.

An Brust und Kehle sind absolut deutlich weniger Melanophoren, trotzdem die Epidermis an der Brust etwa gleich stark und an der Kehle nur wenig schwächer ist als am Rücken.

#### d) Bildung des Zeichnungsmusters.

Die Bildung von Eumelanin und Phaeomelanin, ihr Erscheinen in zwei Schüben und das dorso-ventrale Gefälle der Phaeomelaninintensität führen wohl zu einer charakteristischen vom Rücken zur Unterseite gestuften Färbung, aber noch nicht zu einem Zeichnungsmuster. Erst dadurch, dass der erste Schub der Pigmentbildung je nach Ort zu zwei verschiedenen Resultaten führt, kommt das Muster zustande. Die lokale Alternative der Melaninproduktion beim ersten Pigmentschub verdient also grösste Beachtung.

#### 1) Histologische Unterschiede zwischen hellem und dunklem Musterelement und ihre Entstehung:

Aus neueren experimentellen Arbeiten amerikanischer Zoologen ist zu sehen, dass Hell-Dunkelmuster auf zwei prinzipiell verschiedene Arten entstehen können.

α) Musterbildung durch lokal wechselnde Dichte der Pigmentzellen. Bei den Larven verschiedener Amphibien wurde festgestellt, dass sich die Melanoblasten, die nach der Wanderung wahrscheinlich regelmässig verteilt sind, später wieder neu gruppieren. An einigen Stellen führt das zu Anhäufungen, den dunklen Partien des Musters. Die Form der Neugruppierung und damit das Zeichnungsmuster wird zum Teil durch die Chromatophoren selbst, zum Teil durch das umgebende Gewebe (z. B. Somiten) bestimmt. Alle Pigmentzellen bilden dann auf gleiche Weise Melanin und die dunklen und hellen Musterpartien sind einfach ein Ausdruck für die Dichte der Melanophoren. Sie sind nicht scharf getrennt, sondern gehen in allmählichem Gefälle ineinander über.

Auch bei adulten Amphibien geht die Musterbildung wohl vor allem nach dieser Art vor sich. Etwas abweichend verläuft sie bei *Triturus torosus*. Bei ihm häufen sich schon gleich bei der ersten Wanderung die Melanoblasten am Dotterrand (TWITTY 1936 und TWITTY u. BODENSTEIN 1936).

β) Musterbildung durch lokal wechselnde Differenzierungsrichtung der Pigmentzellen.

Bei Hühnern kommt eine andere Art der Musterbildung vor. Bei der Wanderung verteilen sich die Melanoblasten, dann gruppieren sie sich wohl nicht mehr um, sondern nehmen, je nach der Epidermisstelle, in die sie gelangt sind, eine andere Differenzierungsrichtung.

WILLIER (1948 u. a.) nimmt an, dass die ursprünglich isopotenten Melanoblasten jeder Art sich in eine beschränkte Zahl von verschiedenen, spezifischen Typen differenzieren können, je nach den Einflüssen die sie aus der Umgebung erhalten.

Zwei solche Typen sind z. B. bei New-Hampshire Red-Hühnern die schwarz- und die rotbildenden Melanophoren. Bei Barred Plymouth Rock-Hühnern gibt es einen Pigmentzellentypus, der die Bänderung verursacht.

Die Form des Zeichnungsmusters hängt also ab:

- von der Feldereinteilung der Epidermis;
- von Einflüssen die im Hinblick auf die Federanlagen, von aussen kommen (Hormonen, Nerven usw.), und
- von den Chromatophoren, die spezifisch auf die Einflüsse aus der Umgebung reagieren.

Die Epidermiseinteilung kann mit einem Gerüst verglichen werden oder einer Form, in die die Pigmentzellen und die „äusseren“ Einflüsse das besondere Material liefern.

Die Determination der Epidermis in verschiedene Felder erfolgt schon sehr früh, lange vor der ersten Anlagenbildung, bei Hühnchen schon vor der Ankunft der Melanophoren (Flügel ca 80. Brutstunde). Flügelstummel, die gerade vor der Einwanderung der Pigmentzellen transplantiert wurden, bildeten später Federn von herkunftsgemässer Form und Anordnung. Wurde die Transplantation unmittelbar nach Ankunft der Chromatoblasten vorgenommen, dann entwickelte sich auch das Zeichnungsmuster herkunftsgemäss (WILLIER 1948, RAWLES 1944 u.a.).

Bei der dunenjungen Flusseeschwalbe, wie übrigens wohl bei allen Vögeln, geschieht die Musterbildung zweifellos nach der zweiten der beschriebenen Arten. Auch hier sind in den dunklen und in den hellen Partien Melanophoren vorhanden, nur nehmen sie in beiden eine andere Differenzierungsrichtung (s. S. 672/673). Ob aber auch die weiteren Vorgänge prinzipiell gleich verlaufen wie sie sich nach der Annahme WILLIERS bei Hühnern abspielen, müsste noch untersucht werden. Vor allem muss die Frage vorläufig offen bleiben, ob die Epidermis auch bei dunenjungen Seeschwalben sehr früh in ihre Felder determiniert wird oder ob die Form des Musters durch spätere, vielleicht erst bei der Pigmentbildung einwirkende Geschehnisse zustande kommt. Es zeigen sich nämlich bei näherem Vergleich recht bedeutende Unterschiede zwischen den Verhältnissen bei Seeschwalben und bei Hühnern:

Bei den in der Literatur geschilderten Hühnerzeichnungsmustern, an denen zwei Typen von Melanophoren beteiligt sind, handelt es sich ausschliesslich um Konturfederkleider. Parallel mit den Pigmentierungsunterschieden laufen stets auch Strukturunterschiede der Federn und feststellbare physiologische Verschiedenheiten (z. B. Wachstumsgeschwindigkeit). Die Grenzen zwischen den Melanintypen sind zwar oft scharf, jedoch kommen in der Regel in den einzelnen Federn beide Typen vor, zu einem gesetzmässigen Muster zusammengefügt, das sich meist von Feder zu Feder, einem Gradientensystem folgend, allmählich verändert. Die einzelne Feder ist ein Musterelement, das sich in Variationen wiederholt. Alle diese Verhältnisse sind bei dunenjungen Seeschwalben wesentlich anders. In der Struktur und den messbaren physiologischen Eigenschaften (Wachstumsgeschwindigkeit, Differenzierungsablauf usw.) benachbarter dunkler und heller Federanlagen konnten keinerlei Unterschiede gefunden werden. Die Grenzen zwischen phaeomelanin- und eumelaningefärbten Federn sind scharf und können auch auf irgendeine Weise längs durch Federn verlaufen, ohne Beziehung zu ihrer Struktur. Die einzelne Feder ist, unabhängig von ihrer Form, dunkel, hell oder in eine helle und eine dunkle Längspartie gespalten. Aus ihrer Färbung kann ihre Lage nicht bestimmt werden. Die Dune steckt in keinem Gradientensystem, das ihre sichere Einordnung zwischen den andern Federn erkennen liesse. Die Faktoren, die für die Form des Musters verantwortlich sind, müssen also sehr spezifisch nur auf

die Pigmentierung wirken, es können nicht die gleichen sein, die auch die Form der Federn bestimmen. Bei den Hühnern dagegen wirken die musterbildenden Faktoren wohl parallel damit auch auf Form und Struktur der Federn.

Diese Unterschiede gelten wohl eher zwischen Dunenkleid- und Konturgefiedermuster als zwischen Seeschwalben- und Hühnerzeichnungen. Was für dunenjunge Seeschwalben charakteristisch ist, mag also auch bei dunenjungen Hühnchen gelten, sofern sie überhaupt ein Zeichnungsmuster haben. Vielleicht gilt für einige Arten auch das Gleiche für das Konturgefieder.

Jedenfalls zeigen aber die geschilderten Verschiedenheiten, dass das Muster einer dunenjungen Flusseeschwalbe wesentlich anders als das eines Huhns im Konturgefieder aufgebaut ist. Man muss deshalb auch mit Unterschieden in der Determination und den bei der Entstehung wirkenden Faktoren rechnen.

Es bestehen zwei Gründe für einen Verdacht, dass bei Dunenjungen die Musterdetermination nicht gleichzeitig mit der Determination der Flurenanordnung erfolgt:

1. Die zuweilen beobachtete, aber noch ungenügend geprüfte Verschiebung der Symmetrie des Musters gegenüber der Symmetrie der Federanordnung. Bei gleichzeitiger Determination wäre wohl anzunehmen, dass auch die beiden Symmetrieachsen zusammenfallen.
2. Die zahlenmässige Verhältnis der Mustergrenzen, die zwischen zwei Dunen hindurchverlaufen zu denjenigen, die eine Dune durchschneiden. Bei ihrem ersten Auftreten erscheinen die Federanlagenreihen zuerst als ganze Leisten, die sich dann in Höcker unterteilen. Diese liegen dichtgedrängt und nehmen fast die ganze Hautfläche der Flur ein, während die Zwischenräume nur aus sehr schmalen Furchen bestehen. Nun rücken aber die Höcker immer mehr auseinander und noch vor Beginn der ersten Pigmenteinlagerung nehmen die Zwischenräume in den Fluren einen viel grösseren Platz ein als der Grundriss der Anlagen. Geschieht die Determination der Musterbezirke schon sehr früh wie die der Federanordnung, dann ist anzunehmen, dass die meisten Grenzen durch die Federanlagen hindurchverlaufen und nur wenige durch die Zwischenräume, die ja in frühen Stadien sehr eng sind. In Wirklichkeit ist aber das Gegenteil der Fall und der Verdacht ist deshalb begründet, dass die Determination des Musters erst erfolgt, wenn die Anlagen bereits auseinandergerückt sind. Diese Überlegung ist allerdings nur richtig, wenn die Vergrösserung der Zwischenräume durch Mitosen in der eigenen Epidermis erfolgt und nicht durch Übertritt eines Teils der

Anlagenepidermis auf die Zwischenräume. Da beim Federwachstum die Hauptmitosenzone in einem Ring ganz an der Basis der Anlage liegt, scheint diese Voraussetzung gegeben.

2) Das dorso-ventrale Gefälle in der Ausprägung des Musters:

Bisher wurde nur das Muster der Dorsalseite berücksichtigt, das klar in helle Felder und dunkle Flecke unterteilt ist, die auf die Haut projiziert werden können.

Es wurde aber schon in früheren Abschnitten erwähnt, dass gegen ventral das Muster nicht so scharf gezeichnet ist. Hier sind die meisten Federanlagen gefleckt. Auf histologischen Schnitten sieht man nebeneinander einzelne Zellen oder Gruppen von Phaeomelanophoren oder Eumelanophoren. Die Eumelaninkörnchen haben die gleiche Grösse, Form und Anordnung wie am Rücken, sie werden aber von den einzelnen Zellen wohl nicht so zahlreich gebildet. Die Phaeomelaninkörnchen sind in ihrer Anordnung typisch, erscheinen aber grösser<sup>1</sup> als am Rücken und wohl auch etwas weniger zahlreich.

Es könnte sich um Übergangsformen zwischen den kleinen und den grossen Pigmentstäbchen handeln, die am Rücken beide nur in reiner Form gebildet werden. Mit den angewandten Mitteln ist das aber nicht sicher zu erkennen und es bleiben drei Möglichkeiten der Interpretation offen:

1. Es gibt zwei prinzipiell verschiedene Typen von Melanophoren und Pigmentstäbchen ohne Zwischenformen. Die beiden Arten haben aber eine beträchtliche Variationsbreite, die besonders gegen ventral zum Ausdruck kommt.
2. Die beiden scharf getrennten Typen am Rücken sind nur Extreme einer einzigen Art von Pigmentbildung. Weiter ventral zeigen sich Übergänge zwischen diesen Extremen.
3. Es gibt drei prinzipiell verschiedene Typen von Melanophoren und Pigmentstäbchen, von denen der eine einer Zwischenform zwischen den beiden andern gleicht und nur ventral vorkommt.

Dorsal wachsen also über einem bestimmten Hautbezirk während des ersten Pigmentschubs Federteile, die entweder ausschliesslich grosse, dunkle oder nur kleine, helle Pigmentstäbchen

<sup>1</sup> Bei den wenigen untersuchten Brustanlagen waren die Phaeomelaninkörnchen deutlich grösser als bei allen beobachteten Rückenanlagen. Da sie aber nicht von den gleichen Individuen stammten wie die Rückendunen, handelt es sich vielleicht nicht um einen regionalen sondern um einen individuellen Unterschied.

von geringer Variabilität enthalten. Gegen ventral hingegen entstehen über einem Hautfleck neben- und nacheinander Federteile mit grossen, dunklen und kleinen, hellen Pigmentstäbchen, die zudem noch eine grössere Variabilität zeigen. Die Art der Musterbildung, die auf Seite 697/698 als charakteristisch für dunenjunge Seeschwalben im Unterschied zu Hühnern bezeichnet wurde, trifft also für die ventraleren Partien nicht zu und man könnte deshalb versucht sein, die geschilderten Unterschiede für unwesentlich zu halten. Die frühere Beschreibung für die Seeschwalben gilt aber überall dort wirklich, wo ein eigentliches Zeichnungsmuster vorhanden ist. In den ventrolateralen Regionen entstehen zwar bei Seeschwalben, wie bei Hühnern am ganzen Körper, über gleichen Hautpartien beieinander helle und dunkle, variable Flecken, bei Hühnern sind sie aber einem strengen Gradientensystem untergeordnet, das das Muster bestimmt, während sie bei Seeschwalben chaotisch verteilt sind. Deshalb entsteht bei diesen hier auch keine eigentliche Musterzeichnung mehr, sondern eine ungemusterte Übergangszone zu den pigmentfreien Gebieten. Dorsal ist die Haut in scharf abgegrenzte Felder unterteilt, die voneinander wesentlich verschiedene physiologische Bedingungen bieten, die jeweils nur die Bildung von Phaeo- oder von Eumelanin gestatten. In der Übergangszone dagegen herrschen wohl Zwischenbedingungen, die bei geringsten Veränderungen durcheinander Phaeo- und Eumelanin entstehen lassen. Das Gefälle von scharfer Trennung bis zu völliger Durchmischung von hellem und dunklem Pigment nimmt von dem dorsalen Zentrum seinen Ausgang, das auch die Melanoblasten liefert und das bei der Ausbreitung der Pigment-schübe manifest wird. Es bleibt noch unbekannt, ob irgendeine direkte Beziehung zwischen den verschiedenen Vorgängen und Zuständen besteht, die auf dieses Zentrum ausgerichtet sind.

#### e) Die grauen Dunen der Kehle.

Während an Brust und Bauch die Dunen der Ventralseite weiss bleiben, sind sie an der Kehle pigmentiert.

Weiter oben wurde die Vermutung ausgesprochen, dass die Melanophoren in der kurzen Zeit ihrer Wanderung die Ventralseite des Körpers nicht erreichten. Da an der Hals- und Kehlgegend der 4—6 tägige Embryo einen wesentlich kleineren Querschnitt hat als an Brust und Bauch, können die Melanophoren rascher bis auf die

Unterseite gelangen. Vorläufig darf also wohl an der Hypothese festgehalten werden, dass die Pigmentlosigkeit gewisser Teile der Ventralseite mancher dunenjunger Vögel direkt zusammenhängt mit der Geschwindigkeit und Dauer der Melanoblastenwanderung. Erste Prüfungen an Lachmöven und Kiebitzen widersprechen dieser Vermutung nicht.

Die Verwandtschaft von Kehlfärbung und Pigmentierung der ventrolateralen Übergangszone, die auch bei den histologischen Untersuchungen deutlich wurde, führt zur Vermutung, dass auch sie in einem Bereich liegt, in dem die musterbildenden Faktoren nicht mehr so stark wirken wie dorsal und dass dadurch die Vermischung der Phaeo- und Eumelanophoren zustande kommt, die zur grauen Farbe führt.

#### f) Die Bedeutung des dorsalen Zentrums.

Aus den Erwägungen der letzten Abschnitte ergeben sich einige Zusammenhänge zwischen den Vorgängen und Zuständen, die auf das dorsale Zentrum ausgerichtet sind:

1. Wahrscheinlich hängt die Pigmentlosigkeit der Ventralseite und das dorso-ventrale Gefälle der Intensität des Phaeomelanins direkt mit der Herkunft der Chromatophoren aus der Neuralleiste zusammen.
2. Weiter hängt wohl die Ausbreitungsrichtung des ersten Pigmentschubs vom Differenzierungsgradienten der Federepidermis ab, der auch beim dorsalen Zentrum seinen Ausgang nimmt.
3. Zwischen dem Gefälle der Musterausprägung, der Ausbreitungsrichtung des zweiten Pigmentschubs und den unter 1. und 2. geschilderten Verhältnissen wurden keine weiteren Beziehungen gefunden.

Alle geschilderten Vorgänge, die sich nach dem dorsalen Zentrum richten, zeigen eine deutliche finale Beziehung: Die Bildung des Zeichnungsmusters und der Struktur des Gefieders. Ob sie auch in engeren kausalen Beziehungen zueinander stehen, bleibt, abgesehen von den wenigen, eben aufgezählten Beispielen, vorläufig noch unbekannt.

Gerade die eigentlich musterbildenden Vorgänge, die Trennung in helle und dunkle Flecken und ihr dorso-ventrales Gefälle scheinen sehr unabhängig von den andern Geschehnissen der Pigmentein-

lagerung zu sein. Sie können kaum als Begleiterscheinungen anderer embryonaler Entwicklungsvorgänge verstanden werden, sondern nur im Hinblick auf das fertige Muster und betonen damit dessen Eigenwert.

Pigmentierung, Musterbildung und Federdifferenzierung stehen unter dem Einfluss des dorso-ventralen Gradienten, die Entstehung der Federanlagen hingegen folgt einem caudo-cranialen Gefälle. Zeichnungsmuster und Federstruktur werden von Epidermis und Chromatophoren bestimmt, während der Anstoss zur Federbildung von der Cutis kommt (s. Seite 689). Das dorsale Zentrum hat also nur für Epidermis und Pigmentzellen eine Bedeutung, die Cutis hingegen folgt anderen Gradienten. Die relative Unabhängigkeit des Zeichnungsmusters von der Federbildung und -anordnung hängt also zusammen mit der relativen entwicklungsphysiologischen Selbständigkeit der beiden Keimblätter in der Haut.

#### D. ZUSAMMENFASSUNG.

Das Zeichnungsmuster der dunenjungen Flusseeschwalben besteht aus dunkelbraunen Flecken auf einem hellbraunen Hintergrund. Es bedeckt nur die dorsalen und lateralen Partien des Vogels, Brust- und Bauchmitte bleiben pigmentfrei.

Fast nur die Federn enthalten Pigmente, und zwar ausschliesslich Melanine. Die dunklen Flecke enthalten Eumelanin, die hellen Federpartien Phaeomelanin.

Im dorsalem, gemusterten Teil des Gefieders kommen Dunen von nur zwei verschiedenen Färbungstypen vor: Vollständig dunkle Federn in den Musterflecken und phaeomelaninpigmentierte mit einem dunklen basalen Abschnitt in den hellen Feldern.

An der Kehle und in den Übergangszonen zwischen den dorsalen, gemusterten Regionen und der pigmentlosen Ventralseite gibt es nur dunkle Dunen, die aber wesentlich heller sind als die dunklen Rückendunen und zum Teil unregelmässig gefleckt.

Das Zeichnungsmuster steht in keinem festen Zusammenhang mit der Anordnung der Federfluren und der einzelnen Dunen. Die Grenzen zwischen dunklen Flecken und hellen Feldern können mitten durch einzelne Federanlagen verlaufen und sie so in helle und dunkle Längsteile scheiden.

Die Anzahl der Flecken und ihre Anordnung variieren sehr stark bei den einzelnen Embryonen. Es konnte aber ein Grundmuster gefunden werden, von dem sich die Zeichnungen der einzelnen Dunenjungen ableiten lassen. Ob es sich bei ihm um das Grundmuster der Art oder einer grösseren systematischen Kategorie handelt, wurde noch nicht untersucht.

Die Zeichnung der Dorsalseite entsteht in drei Entwicklungsphasen:

- a) Bildung von Federanlagen: Sie beginnt am 9. Bruttag am Schwanz und breitet sich dann gegen cranial und ventral aus.
- b) Erster Pigmentschub: Er wird am 12. Tag am Schwanz und Hinterrücken erstmals sichtbar und breitet sich dann auch gegen cranial und ventral aus. Während seiner Dauer wird am Rücken in die dunklen Flecken Eumelanin, in die hellen Phaeomelanin eingelagert.
- c) Zweiter Pigmentschub: Er zeigt sich zuerst am 15.—16. Tag im Nacken und schreitet dann gegen cranial, caudal und ventral fort. Er hält an bis zum Abschluss des Federwachstums. In der ventro-lateralen Übergangszone und an der Kehle bringt er keine deutlichen Änderungen.

Die Pigmentzellen sind auf Schnitten durch die Federanlagen erst bei Beginn der Melaninbildung zu erkennen. Sie sehen in hellen und in dunklen Federanlagen ähnlich aus und sind auch in beiden etwa gleich angeordnet und gleich zahlreich. Die Eumelanophoren bilden aber grössere, längere und dunklere Pigmentstäbchen, die zudem auch anders angeordnet sind als die Phaeomelaninkörnchen.

Die hellen und dunklen Musterpartien der Dorsalseite enthalten nur Phaeomelanin, bzw. nur Eumelanin. In der Übergangszone zur pigmentlosen Ventralseite und an der Kehle gibt es nebeneinander Eumelanin- und Phaeomelaninkörnchen und dazu noch Stäbchen, die keinem der beiden Typen mit Sicherheit zugeordnet werden konnten.

Wachstumsgeschwindigkeit und Wachstumsverlauf stehen in keiner Beziehung zum Typ des gebildeten Pigments.

Der Moment, in dem das erste Pigment und der zweite Melaninschub in einer Federanlage sichtbar werden, hängt vom Zusammenwirken dreier Faktoren ab:

Je näher die Dune der dorsalen Medianlinie liegt, Je länger sie ist, Je älter der Embryo ist, desto rascher nach ihrem ersten Auftreten erhält die Dune ihr Melanin.

Das Phaeomelanin ist dorsal am dunkelsten. Gegen ventral wird es fortschreitend heller.

Ein Vergleich der Ergebnisse amerikanischer experimenteller Untersuchungen mit den Resultaten der vorliegenden Arbeit ergibt einige Hypothesen, die zum Teil einer ersten Vorprüfung unterzogen wurden:

- 1) Es werden prinzipielle Unterschiede zwischen dem Zeichnungsmuster einerseits der Hühner im Konturgefieder und andererseits der dunenjungen Seeschwalben erörtert. Sie zeigen, dass man vielleicht auch mit Verschiedenheiten in der Determination und den musterbildenden Faktoren rechnen muss.
- 2) Viele Vorgänge und Zustände, die mit der Musterbildung zusammenhängen, sind auf ein dorsales Zentrum ausgerichtet. Zwischen einigen von ihnen existieren wahrscheinlich direkte, causale Beziehungen.
  - a) Mit der Herkunft der Melanoblasten von der Neuralleiste hängen vielleicht das dorso-ventrale Gefälle der Phaeomelaninintensität und die Pigmentlosigkeit der Ventralseite zusammen.
  - b) Mit der Differenzierungsgeschwindigkeit der Federepidermis nach dem ersten Auftreten der Federanlagen hängt wohl die Ausbreitungsrichtung des ersten Pigmentschubs zusammen.
  - c) Für die Schärfe der Zeichnung des Musters und die Ausbreitungsrichtung des zweiten Pigmentschubs konnten keine Zusammenhänge mit den andern erwähnten Vorgängen gefunden werden, die auf das dorsale Zentrum ausgerichtet sind.

Auf das dorsale Zentrum sind nur Epidermis und Melanophoren ausgerichtet, also die eigentlichen struktur- und musterbildenden Komponenten der Haut. Ihre Entwicklung hat von derjenigen anderer Gewebe eine gewisse Unabhängigkeit.

## LITERATUR.

1947. CARIDROIT, F. *Reproduction expérimentale du type de plume de la race Mille-Fleurs chez des poules Leghorn-doré*. C. R. Soc. Biol. Paris 141.
1944. DU SHANE, G. P. *The embryology of vertebrate Pigment cells. II. Birds*. Quart. Rev. Biol. 19.
1939. FRANK, F. *Die Färbung der Vogelfeder durch Pigment und Struktur*. J. Orn. 87.
1939. GERBER, A. *Embryonale und postembryonale Pterylose der Alektoromorphae*. Rev. Suisse Zool. 46.
1948. HENKE, K. *Einfache Grundvorgänge in der tierischen Entwicklung II*. Naturwiss.
1950. HÖRSTADIUS, S. *The Neural Crest*. Oxford.
1937. JUHN, M. *Growth rates of successive feathers from single follicles in the juvenile Brown Leghorn*. Proc. Soc. exp. Biol. 36.
1942. LILLIE, F. R. *On the development of feathers*. Biol. Rev. 17.
1932. — and JUHN, M. *Physiology of development of feathers. I. Growth rate and pattern in the individual feather*. Physiol. Zool. 5.
1935. LORENZ, K. *Der Kumpan in der Umwelt des Vogels*. J. Orn. 83.
1944. NICKERSON, M. *An experimental analysis of barred pattern formation in feathers*. J. Exp. Zool. 95.
1946. — *Relation between black and red melanin in feathers. Conditions modifying the expressions of silver in Silver Campine fowl*. Physiol. Zool. 19.
1948. PORTMANN, A. *Die Tiergestalt*. Basel.
1934. — und GERBER, A. *Das Jugendgefieder von Podiceps und die Entstehung seiner Zeichnung*. Rev. Suisse Zool. 41.
1948. RAWLES, M. *Origin of Melanophores and their Role in development of colour patterns in Vertebrates*. Physiol. Rev. 28.
1951. TINBERGEN, N. *The study of instinct*. Oxford.
1944. TWITTY, V. C. *Chromatophore migration as a response to mutual influences of the developing pigment cells*. J. Exp. Zool. 95.
1945. — *The developmental analysis of specific pigment patterns*. J. Exp. Zool. 99.
1944. — and BODENSTEIN, D. *The effect of temporal and regional differentials on the development of grafted chromatophores*. J. Exp. Zool. 95.
1942. WANG, H. *Morphogenetic role of the dermal component of the papilla and feather-forming capacity of the general follicular epidermis*. Anat. Rec. 84.
1943. — *The morphogenetic function of the epidermal and dermal components of the papilla in feather regeneration*. Physiol. Zool. 16.

1942. WATTERSON, R. L. *The morphogenesis of down feather with special reference to the developmental history of Melanophores.* *Physiol. Zool.* 15.
1942. WILLIER, B. H. *Hormonal control of embryonic differentiation in birds.* Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 10.
1950. ——— *Specialisations in the response of pigment cells to sex hormones as exemplified in the fowl.* *Arch. anat. microsc. et morph. exp.* 29.
1944. ——— and RAWLES, M. E. *Melanophore control of the sexual dimorphism of feather pigmentation pattern in the Barred Plymouth Rock fowl.* *Jale. J. Biol. Med.* 17.
-

N° 14.	H.-A. GUÉNIN. Les chromosomes sexuels multiples du <i>Blaps polychresta</i> Forst. (Col. Ténébr.) (Avec 13 figures dans le texte.) . . . . .	462
N° 15.	R. MATTHEY. A propos de la polypléidie animale: réponse à un article de C. D. DARLINGTON . . . . .	466
N° 16.	H. STEINER und E. STOLL. Die Krallen und Hornpapillen des Pyrenäenmolches, <i>Euproctus asper</i> (Dugès). Ein Beitrag zur Frage des Homologiebegriffes (Beziehungen zwischen Anlagepotenzen und Enddifferenzierungen). (Mit 5 Figuren im Text.) . . . . .	472
N° 17.	Edw. FLÜCKIGER. Untersuchungen über die Temperaturregulation der Ratten bei Sauerstoffmangel. (Mit 4 Abbildungen.)	482
N° 18.	F. E. LEHMANN. Konkurrenz- und Schwelleneffekte bei der Realisierung von Körper- und Organgestalten . . . . .	490
N° 19.	P. TSCHUMI. Ontogenetische Realisationsstufen der Extremitäten bei <i>Xenopus</i> und die Interpretation phylogenetischer Strahlenreduktionen bei Wirbeltieren. (Mit 4 Textabbildungen.) . . . . .	496
N° 20.	E. HADORN und E. STUMM-ZOLLINGER. Untersuchungen zur biochemischen Auswirkung der Mutation „ <i>letal-translucida</i> “ ( <i>ltr</i> ) von <i>Drosophila melanogaster</i> . (Mit 2 Textabbildungen.) . . . . .	506
N° 21.	P. S. CHEN. Die Entwicklung des Ursegmentmaterials von <i>Bombinator</i> im Tritonkeim (Transplantationen im Gastrulastadium). (Mit 6 Textabbildungen.) . . . . .	516
N° 22.	M. LÜSCHER. Kann die Determination durch eine monomolekulare Reaktion ausgelöst werden? (Mit 4 Textabbildungen.) . . . . .	524
N° 23.	Heinz LÜDTKE. Retinomotorik und Adaptationsvorgänge beim Rückenschwimmer ( <i>Notonecta glauca</i> L.). Mit 6 Textabbildungen.) . . . . .	528
N° 24.	G. BIRUKOW. Photogeomenotaktische Transpositionen bei <i>Geotrupes silvaticus</i> Panz. Mit 3 Textabbildungen . . . . .	535
N° 25.	Etienne WOLFF. Les phénomènes d'induction dans la régénération des planaires d'eau douce. (Avec 3 figures dans le texte.) . . . . .	540
N° 26.	J. GALLERA. L'action de l'urée sur les compétences cérébrogènes et sensorielles de l'ectoblaste. (Avec 6 figures dans le texte et 2 tableaux.) . . . . .	547
N° 27.	M. THIÉBAUD. Les Entomostracés de la Vieille-Thièle à Meienried et des environs de Bienne. (Avec 53 figures dans le texte.) . . . . .	567
N° 28.	Eugène BUJARD. L'ovaire de Cobaye. (Etudes statistiques des follicules ovariens.) . . . . .	615
N° 29.	H. L. HOFFMANN. Form und Entstehung des Zeichnungsmusters dunenjunger Flusseeeschwalben ( <i>Sterna hirundo</i> ). (Mit 16 Textabbildungen und 4 Tabellen.) . . . . .	653

PUBLICATIONS  
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez GEORG & Cie, libraires à Genève.

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1. SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.50
Fasc. 2. PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	» 12.50
Fasc. 3. ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	» 40.—
Fasc. 4. ISOPODES par J. CARL	» 8.—
Fasc. 5. PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	» 5.50
Fasc. 6. INFUSOIRES par E. ANDRÉ	» 18.—
Fasc. 7. OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	» 18.—
Fasc. 8. COPÉPODES par M. THIÉBAUD	» 18.—
Fasc. 9. OPILIONS par R. DE LESSERT	» 11.—
Fasc. 10. SCORPIONS par R. DE LESSERT	» 3.50
Fasc. 11. ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	» 36.—
Fasc. 12. DÉCAPODES par J. CARL	» 11.—
Fasc. 13. ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	» 11.—
Fasc. 14. GASTÉROTRICHES par G. MONTET	» 18.—
Fasc. 15. AMPHIPODES par J. CARL	» 12.50
Fasc. 16. HIRUDINÉES, BRANCHIOBELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	» 17.50
Fasc. 17. CESTODES par O. FUHRMANN	» 30.—
Fasc. 18. GASTÉROPODES par G. MERMOD	» 55.—

---

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. DE SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte.

Fr. 7.—

---

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

CATALOGUE ILLUSTRÉ  
DE LA COLLECTION LAMARCK  
appartenant au  
MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1<sup>re</sup> partie. — FOSSILES

1 vol. 4<sup>o</sup> avec 117 planches.

Fr. 300.—





## TABLE

par ordre alphabétique d'auteurs,  
des matières contenues dans les tomes 51 à 60

(1944-1953)

DE LA

## REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

- ABOÏM, A. N. Développement embryonnaire et post-embryonnaire des gonades normales et agamétiques de *Drosophila melanogaster*. Avec 37 figures dans le texte. T. 52 (1945), pp. 53-154.
- AELLEN, V. Un mégachiroptère nouveau: *Epomophorus reii* n. sp. Avec 1 fig. dans le texte. T. 57 (1950), pp. 559-563.
- AEPPLI, E. Die Chromosomenverhältnisse bei *Dendrocoelum infernale* (Steinmann). Ein Beitrag zur Polyploidie im Tierreich. Mit 5 Textabbild. und 2 Tabellen. T. 58 (1951), pp. 511-518.
- ALBONICO, R. Die Farbvarietäten der grossen Wegschnecke, *Arion empiricorum* Fér., und deren Abhängigkeit von den Umweltbedingungen. Mit 20 Textabbild. und 4 Tabellen. T. 55 (1948), pp. 347-425.
- ANDERS, G. L'effet pléiotrope de la mutation « *Lozenge-clawless* » chez *Drosophila melanogaster*. Avec 2 fig. dans le texte. T. 54 (1947), pp. 269-273.
- ANDRÉ, E. Observations sur les Corégones. Avec 1 fig. dans le texte. T. 51 (1944), pp. 281-292.
- ANDRES, G. Experimentelle Erzeugung von Teratomen bei *Xenopus*. Mit 4 Textabbild. T. 57 (1950), pp. 1-12.
- Über die Entwicklung des Anurenlabyrinths in Urodelen (Xenoplastischer Austausch zwischen *Bombinator* und *Triton alpestris*). Mit 4 Textabbild. T. 52 (1945), pp. 400-406.
- Über Induktion und Entwicklung von Kopforganen aus Unkenektoderm im Molch (Epidermis, Plakoden und Derivate der Neuralleiste). Mit 2 Tabellen und 4 Textabbild. T. 53 (1946), pp. 502-510.
- ANDRES, G. und ROTH, H. Die verschiedene Lebensdauer reziproker Transplantate in Molch-Unkenchimären. Mit 4 Textabbild. T. 56 (1949), pp. 298-305.
- AUBERT, J. Le microptérisme chez les Plécoptères (Perlariés). T. 52 (1945), pp. 395-399.
- Notes sur la collection de Plécoptères du Muséum d'Histoire naturelle de Genève (Coll. Pictet). Avec une figure dans le texte. T. 54 (1947), pp. 545-552.
- AVEL, M. Les facteurs de la régénération chez les Annélides. Avec 3 fig. dans le texte. T. 54 (1947), pp. 219-235.
- BAER, J. G. Un Temnocéphale nouveau, *Temnocephala handschini* n. sp. de la Nouvelle-Guinée. Avec 8 fig. dans le texte. T. 52 (1945), pp. 505-512.

REV. SUISSE DE ZOOL., T. 60, 1953.



MAY 17 1954

- BAER, J. G. Phylogénie et cycles évolutifs des Cestodes. Avec 1 fig. et 1 tabl. dans le texte. T. 57 (1950), pp. 553-558.
- Le mâle d'un Phoride commensal des Achatines de la forêt tropicale africaine. (Communication préliminaire.) T. 59 (1952), p. 239.
- Infusoires commensaux d'un Oligochète parasite d'un Ver de terre africain. (Communication préliminaire.) T. 59 (1952), p. 240.
- BAIRATI, A. und LEHMANN, F. E. Über die Feinstruktur des Hyaloplasmas von *Amoeba proteus*. Mit 2 Abbild. T. 58 (1951), pp. 443-449.
- BALTZER, F. Chimären und Merogone bei Amphibien. T. 57 (1950), pp. 93-114, fasc. suppl. n° 1.
- Entwicklungsphysiologische Betrachtungen über Probleme der Homologie und Evolution. Mit 1 Textabbild. und 5 Tabellen. T. 57 (1950), pp. 451-477.
- Weitere Beobachtungen an merogonischen Bastarden der schwarzen und weissen Axolotlrasse. Mit 5 Textabbild. T. 54 (1947), pp. 260-269.
- BALTZER, F. und SCHÖNMANN, W. Über die Letalität des Bastards *Triton palmatus* ♀ × *Salamandra atra* ♂. Mit 3 Textabbild. T. 58 (1951), pp. 495-502.
- BASILEWSKY, P. Descriptions préliminaires des *Carabidae* nouveaux recueillis par le Dr A. Monard au Cameroun. T. 58 (1951), pp. 383-386.
- BEAUMONT, J. de. Contribution à l'étude du genre *Palarus* Latr. (*Hym. Sphecid.*). Avec 60 fig. dans le texte. T. 56 (1949), pp. 627-673.
- Le genre *Olgia* Radoszk. (*Hym. Sphecid.*). Avec 14 fig. dans le texte. T. 60 (1953), pp. 205-223.
- L'origine et l'évolution des sociétés d'insectes. T. 52 (1945), pp. 329-338.
- La valeur systématique des caractères éthologiques. T. 59 (1952), pp. 306-313.
- BECHYNE, J. Coléoptères d'Angola *Phytophaga*, *Chrysomelidae* et *Halticidae*. Avec 6 fig. dans le texte. T. 55 (1948), pp. 533-548.
- BERNHARD, W. Regenerationshemmung und Auslösung epithelialer Wucherungen durch Colchicin am Schwanz von *Rana*-Larven. Mit Tafel 1, 5 Tabellen und 15 Textabbild. T. 54 (1947), pp. 713-757.
- BINDER, E. L'accoutumance aux hormones thyroïdienne et gonadotropes. Avec 9 fig. et 3 tableaux dans le texte. T. 56 (1949), pp. 97-241.
- Effets de divers agents chimiques sur l'activité des hormones de l'hypophyse. T. 54 (1947), pp. 236-240.
- BIRUKOW, G. Photogeomenotaktische Transpositionen bei *Geotrupes silvaticus* Panz. Mit 3 Textabbild. T. 60 (1953), pp. 535-540.
- BOPP, P. Zur Abhängigkeit der Inferioritätsreaktionen vom Sexualzyklus bei weiblichen Cynoccephalen. Mit 5 Textabbild. T. 60 (1953), pp. 441-446.
- BOURGOIS, P. Les follicules dentaires du Cobaye. Morphologie, histologie et considérations sur la vascularisation de l'organe de l'émail. Avec 65 fig. dans le texte. T. 53 (1946), pp. 227-328.
- BOVEY, R. Les chromosomes des Chiroptères. T. 56 (1949), p. 335.
- Les chromosomes des Chiroptères et des Insectivores. Avec 220 fig. dans le texte et la planche 2. T. 56 (1949), pp. 371-460.
- BRACHET, J. Les caractéristiques biochimiques de la compétence et de l'induction. T. 57 (1950), pp. 57-75, fasc. suppl. n° 1.
- BRADLEY, J. C. *Scolia caffra* Saussure and Sichel and a Malzgasy species usually confused with it. (*Hymenoptera: Scoliidæ*). T. 53 (1946), pp. 735-738.
- BRETSCHER, A. Experimentelle Unterdrückung der Polydactylie beim Hühnchen. Mit 1 Textabbild. und 1 Tabelle. T. 57 (1950), pp. 576-583.
- Die Hinterbeinentwicklung von *Xenopus laevis* Daud. und ihre Beeinflussung durch Colchicin. Mit 15 Textabbild. und 6 Tabellen. T. 56 (1949), pp. 33-96.

- BRETSCHER, A. Reduktion der Zehenzahl bei *Xenopus*-Larven nach lokales Colchicinbehandlung. Mit 1 Textabbild. T. 54 (1947), pp. 273-279.
- Vergleich der Beinentwicklung von vier Hühnerrassen nach Colchicinbehandlung. Mit 2 Abbild. und 2 Tabellen. T. 58 (1951), pp. 462-470.
- BRETSCHER, A. und TSCHUMI, P. Gestufte Reduktion von chemisch behandelten *Xenopus*-Beinen. Mit 1 Textabbild. und 1 Tabelle. T. 58 (1951), pp. 391-398.
- BUCHER, O. Hemmt oder fördert Colchicin die Zellteilung? (Nach Untersuchungen an *in vitro* gezüchteten Kaninchen-Fibrocyten.) Mit 3 Abbild. im Text. T. 52 (1945), pp. 535-550.
- BUCHER, O. und GATTIKER, R. Karyometrische Untersuchungen an Gewebekulturen. III. Weitere Untersuchungen über die Kerngrössen in Kulturen von verschiedenen Geweben und von Geweben verschiedener Tiere. Mit 5 Textabbild. T. 57 (1950), pp. 769-788.
- BUJARD, E. L'ovaire de Cobaye (Etudes statistiques des follicules ovariens). T. 60 (1953), pp. 615-652.
- BURCKHARDT, G. *Keratella (Anuraea) serrulata* Ehrbg. Ein Beitrag zur Keratellen-Systematik. 3. Mitteilung über die Fauna spanischer Gebirgseen. Mit 6 Textabbild. T. 51 (1944), pp. 207-225.
- BURLA, H. Die Gattung *Drosophila* in der Schweiz. Mit 7 Textabbild. T. 55 (1948), pp. 272-279.
- Inversionen in Wildpopulationen von Arten der *annulimana*-Gruppe der Gattung *Drosophila*. Mit 4 Textabbild. und 1 Tabelle. T. 57 (1950), pp. 488-495.
- Systematik, Verbreitung und Ökologie der *Drosophila*-Arten der Schweiz. Mit 46 Textabbild. und 17 Tabellen. T. 58 (1951), pp. 23-175.
- CAGIANUT, B. Beitrag zur Wirkung von Sexualhormonen auf die Primitiventwicklung von *Triton alpestris*. Die Beeinflussung der hormonalen Störung durch SH-Glutathion. Mit 2 Textabbild. T. 56 (1949), pp. 1-32.
- CAMERON, M. Three new Species of *Staphylinidae* (Coleopt.) from Cameroon and Portuguese Guinea. T. 57 (1950), pp. 429-431.
- CARL, J. K. W. Verhoeffs System der Siphonophoriden, kritisch betrachtet. Mit 4 Textfig. T. 51 (1944), pp. 253-265.
- CHAPPUIS, P. A. Copépodes, Syncarides et Isopodes des eaux phréatiques de Suisse. Avec 15 fig. dans le texte. T. 55 (1948), pp. 549-566.
- Die Gattung *Mesoniscus* Carl (Crust. Isop.). Mit 10 Textfig. T. 51 (1944), pp. 267-280.
- CHEN, P. S. Die Entwicklung des Ursegmentmaterials von *Bombinator* im Tritonkeim (Transplantationen im Gastrulastadium). Mit 6 Textabbild. T. 60 (1953), pp. 516-523.
- CHEN, P. S. und BALTZER, F. Investigations on the determination of the adhesive glands in *Bombinator pachypus* (Xenoplastic transplantations). With 9 fig. in text. T. 58 (1951), pp. 522-529.
- DALCQ, A. La genèse du complexe inducteur chez les Chordés. T. 57 (1950), pp. 5-21, fasc. suppl. n° 1.
- DENIS, J. Sur *Gongylidiellum kulczynskii* de Lessert (*Aran. Erigonidae*). Avec 4 fig. dans le texte. T. 54 (1947), pp. 55-59.
- DETTELBACH, H. R. Histostatic and cytostatic effects of some Amino Ketones upon Tail Regeneration in *Xenopus*-Larvae. With 19 Text-fig. T. 59 (1952), pp. 339-398.
- DIJKGRAAF, S. Über den Gehörsinn mariner Fische. T. 55 (1948), pp. 260-264.
- DINICHERT, P., GUYÉNOT, E. et ZALOKAR, M. Observations cytologiques avec le microscope électronique. Avec 10 fig. dans le texte. T. 54 (1947), pp. 283-290.
- DOTTRENS, E. Etude préliminaire: Les phalanges osseuses de *Bos Taurus domesticus*. Avec 27 fig. dans le texte. In: La faune néolithique de la couche profonde de Saint-Aubin par P. Revilliod et E. Dottrens. T. 53 (1946), pp. 739-774.

- DOTTRENS, E. Les ossements de *Bos taurus brachyceros* Rütim. et de *Bos primigenius* Boj. Avec 12 fig. et 52 tableaux dans le texte. In: La faune néolithique de la couche profonde de Saint-Aubin par P. Revilliod et E. Dottrens. T. 54 (1947), pp. 459-544.
- Le Corégone actuel du Léman. Avec 6 fig. et 3 tabl. dans le texte. T. 57 (1950), pp. 789-813.
- Le Lavaret du lac d'Aiguebelette. Avec 3 tabelles. T. 58 (1951), pp. 435-442.
- Contribution à la connaissance du Weissfelchen de l'Untersee. (Genre *Coregonus*, Salmonid.) Avec 5 fig. dans le texte. T. 60 (1953), pp. 452-461.
- DOTTRENS, E. et QUARTIER, A. Les Corégones du lac de Neuchâtel. Etude biométrique. Avec 14 tabl. et 10 fig. dans le texte. T. 56 (1949), pp. 689-730.
- DU BOIS, A.-M. Athrocytose et transfert des colorants colloïdaux et du pigment chez l'embryon et le têtard de Grenouille. Avec 6 fig. dans le texte. T. 53 (1946), pp. 1-31.
- Etude expérimentale du phénomène de colloïdopexie chez les Actinies (*Coelenterata*). Avec 1 fig. dans le texte et la pl. 1. T. 58 (1951), pp. 177-200.
- DUBOIS, G. Un nouveau genre de *Proterodiplostomidae* (Trematoda) et une nouvelle clé de détermination des Diplostomes de Crocodiliens et de Chéloniens. Avec 2 fig. dans le texte. T. 51 (1944), pp. 356-360.
- L'Épervier commun, hôte de *Neodiplostomum spathoides* Dub. Avec 3 fig. dans le texte. T. 54 (1947), pp. 280-282.
- Liste des Strigéïdes de Suisse. Avec 4 fig. dans le texte. T. 55 (1948), pp. 447-476.
- Nouvelle clé de détermination des groupes systématiques et des genres de *Strigeida* Poche (Trematoda). Avec 9. fig. dans le texte T. 58 (1951), pp. 639-691.
- DUBOIS, G., BAER, J. G. et EUZET, L. Une nouvelle Cercaire du plancton marin de Sète, *Cercaria mathiasi* n. sp. Avec 5 fig. dans le texte. T. 59 (1952), pp. 503-510.
- EHRlich I. Über Chromosomenzahl, Hodenzyklen und Brunft bei *Martes foina* Erxl. Mit 2 Textabbild. T. 56 (1949), pp. 621-626.
- EISENTRAUT, M. Der Winterschlaf, ein Problem der Wärmeregulation. T. 60 (1953), pp. 411-426.
- ERNST, F. Biometrische Untersuchungen an schweizerischen Populationen von *Triton alp. alpestris* (Laur.). Mit 15 Textabbild. und 20 Tabellen. T. 59 (1952), pp. 399-476.
- FAES, H. Les Luciols du parc Bourget de Lausanne. T. 59 (1952), pp. 260-261.
- FAIN, A. Morphologie et cycle évolutif de *Taenia brauni* Setti 1897, Cestode très commun chez le Chien et le Chacal en Ituri (Congo belge). Avec 4 fig. dans le texte. T. 59 (1952), pp. 487-501.
- FALLER, A. Der Einbau der Herznerven und Kranzgefässäste in die Faserstrukturen des Epicards. Mit 8 Abbild. im Text. T. 51 (1944), pp. 523-529.
- FAURÉ-FREMIET, E. L'hypothèse de la sénescence et les cycles de réorganisation nucléaire chez les Ciliés. T. 60 (1953), pp. 426-438.
- FEREMUTSCH, K. Der praegravide Genitaltrakt und die Praeimplantation. Mit 1 Tabelle, 21 Abbild. im Text und Tafel 2-4. T. 55 (1948), pp. 567-622.
- FEREMUTSCH, K. und STRAUSS, F. Beitrag zum weiblichen Genitalzyklus der madagassischen Centetinen. Mit 83 Textabbild. und 3 Tabellen. T. 56 (1949), pp. 1-110, fasc. suppl.
- FISCHBERG, M. Veränderungen der Chromosomenzahl bei *Triton alpestris* nach Kältebehandlung der Eier. Mit 1 Textabbild. T. 51 (1944), pp. 430-436.

- FISCHBERG, M. Über die Ausbildung des Geschlechts bei triploiden und einem haploiden *Triton alpestris*. (Vorläufige Mitteilung.) Mit 4 Textabbild. T. 52 (1945), pp. 407-414.
- Experimentelle Auslösung von Heteroploidie bei einheimischen Urodelen. Mit 1 Tabelle. T. 54 (1947), pp. 290-294.
- Parthenogeneseversuche an Urodelen. Mit 3 Textabbild. T. 54 (1947), pp. 295-304.
- Bestehen in der Ausbildung der Artmerkmale: Unterschiede zwischen den diploiden und triploiden Bastarden von *Triton palmatus* ♀ und *Triton alpestris* ♂ ? Mit 3 Textabbild. T. 55 (1948), pp. 304-310.
- FLÜCKIGER, E. Untersuchungen über die Temperaturregulation der Ratten bei Sauerstoffmangel. Mit 4 Abbild. T. 60 (1953), pp. 482-490.
- FORCART, L. Monographie der schweizerischen *Vitridinae*. (*Moll. Pulm.*) Mit 11 Textfig. und Tafel 2. T. 51 (1944), pp. 629-678.
- Nachträge zur Monographie der schweizerischen *Vitridinae*. (*Moll. Pulm.*) Mit 3 Textabbild. T. 53 (1946), pp. 33-38.
- FRITZ, W. Vergleichende Studien über den Anteil von Striatumteilen am Hemisphärenvolumen des Vogelhirns. Mit 8 Textabbild. und 10 Tabellen. T. 56 (1949), pp. 461-491.
- Über die Möglichkeit einer Übertragung von *Toxoplasma* vom Hund auf den Menschen und über das Vorkommen des Erregers bei Tieren. Mit 2 Tabellen. T. 58 (1951), pp. 449-456.
- GALLERA, J. Recherches comparées sur le développement du neurectoblaste préchordal transplanté sur l'embryon ou enrobé dans l'ectoblaste *in vitro* (*Triton alpestris*). Avec 5 fig. dans le texte. T. 55 (1948), pp. 295-303.
- L'action de l'urée sur les compétences cérébrogènes et sensorielles de l'ectoblaste. Avec 6 figures dans le texte et 2 tableaux. T. 60 (1953), pp. 547-566.
- GALLERA, J. et OPRECHT, E. Sur la distribution des substances basophiles cytoplasmiques dans le blastoderme de la Poule. Avec 3 fig. dans le texte. T. 55 (1948), pp. 243-250.
- GANDER, R. Experimentelle und Oekologische Untersuchungen über das Schlüpfvermögen der Larven von *Aedes aegypti* L. Mit 21 Textabbild. und 34 Tabellen. T. 58 (1951), pp. 215-278.
- GASCHE, P. Basophile Zellen des Hypophysenvorderlappens als Bildungsstätte des thyreotropen Hormons. (Untersuchungen an *Xenopus*-Larven.) Mit Tafel 4 und 2 Textabbild. T. 53 (1946), pp. 546-553.
- GEIGY, R. Sporogonie de *Plasmodium vivax* chez les Anophèles de provenance suisse. T. 52 (1945), pp. 339-342.
- Beobachtungen und Zeugenaussagen über Nilpferdverletzungen am Menschen. Mit 2 Textabbild. T. 57 (1950), pp. 542-547.
- Die genitale Übertragung der Rückfallfieber-Spirochaete durch die Zecke *Ornithodoros moubata*. T. 60 (1953), pp. 438-439.
- GEIGY, R. und ABOÏM, A. N. Gonadenentwicklung bei *Drosophila* nach frühembryonaler Ausschaltung der Geschlechtszellen. Mit 2 Textabbild. T. 51 (1944), pp. 410-417.
- GEIGY, R. und BRITSCHGI, H. Untersuchungen über die E-Formen von *Plasmodium gallinaceum* in Organen des Hühnchens am 9./10. Infektionstag. Mit 6 Textabbild. T. 57 (1950), pp. 526-532.
- GEIGY, R. und BURGDORFER, W. Versuche zur Übertragung von *Spirochaeta duttoni* durch *Ornithodoros moubata*. T. 56 (1949), p. 334.
- GEIGY, R. und ERNST, E. Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf die Lebensdauer verschiedener Termitenarten im Hungerversuch. Mit 4 Tabellen. T. 58 (1951), pp. 414-420.
- GEIGY, R. und GANDER, R. Äussere Einwirkungen beim Schlüpfen von *Aedes aegypti* aus dem Ei. T. 56 (1949), pp. 332-333.

- GEIGY, R. und GROBE, D. Verteilung des Zooplanktons im Sempachersee zu verschiedenen Jahreszeiten (1948-1950). Mit 6 Tabellen. T. 57 (1950), pp. 533-542.
- GEIGY, R. und RAHM, U. Testen von Antimalaria-Mitteln im Darm von *Aedes aegypti*. T. 56 (1949), p. 333.
- Beiträge zur experimentellen Analyse der Metamorphose von *Sialis lutaria* L. (*Megaloptera*). Mit 3 Abbild. T. 58 (1951), pp. 408-413.
- GERBER, E. Über die Rinder-Reste aus den keltisch-römischen Niederlassungen der Engehalbinsel bei Bern. T. 58 (1951), pp. 1-23.
- GISIN, G. Ökologische Studien über die Collembolen des Blattkomposts. Mit 7 Tabellen. T. 59 (1952), pp. 543-578.
- GISIN, H. Protoures de la Suisse. Avec 7 figures dans le texte. T. 52 (1945), pp. 513-534.
- GLOOR, H. Phänokopie einer Letalmutante (cré) von *Drosophila melanogaster*. Mit 3 Textabbild. T. 51 (1944), pp. 394-402.
- Eine seltene Missbildung bei einem Vogel (*Chloris chloris* L.). Mit 4 Textabbild. T. 53 (1946), pp. 442-446.
- Phänokopie-Versuche mit Äther an *Drosophila*. Mit 16 Tabellen und 20 Textabbild. T. 54 (1947), pp. 637-712.
- Biochemische Untersuchungen am Letalfaktor «letal-translucida» (*ltr*) von *Drosophila melanogaster*. Mit 3 Tabellen. T. 56 (1949), pp. 281-285.
- Kältepolyploidie in Ganglienzellen von *Drosophila hydei*. Mit 1 Textabbild. T. 58 (1951), pp. 520-521.
- GLOOR, H. und CHEN, P. S. Über ein Analorgan bei *Drosophila*-Larven. Mit 2 Textabbild. T. 57 (1950), pp. 570-576.
- GÖHRINGER, R. Vergleichende Untersuchungen über das Juvenil- und Adultkleid bei der Amsel (*Turdus merula* L.) und beim Star (*Sturnus vulgaris* L.). T. 58 (1951), pp. 279-358.
- GOETSCH, W. Entdeckung und Bedeutung des Wirkstoffes T. Mit 7 Textabbild. und 2 Tabellen. T. 56 (1949), pp. 251-264.
- GRASSÉ, P. La structure des sociétés d'Invertébrés. T. 53 (1946), pp. 432-441.
- GRÜNEBERG, H. Embryology of Mammalian Genes. T. 57 (1950), pp. 129-139, fasc. suppl. n° 1.
- GUÉNIN, H.-A. L'évolution de la formule chromosomique dans le genre *Blaps* (*Coleopt. Tenebr.*). T. 56 (1949), p. 336.
- La formule chromosomiale de Coléoptères Ténébrionides nord-Africains. II. Erodiinés. Avec 21 fig. dans le texte. T. 58 (1951), pp. 471-475.
- Hétérochromosomes de Cicindèles. Avec 15 fig. dans le texte. T. 59 (1952), pp. 277-282.
- Les chromosomes sexuels multiples du *Blaps polychresta* Forsk. (*Coleopt. Tenebr.*). Avec 13 fig. dans le texte. T. 60 (1953), pp. 462-466.
- GUÉNIN, H.-A. et SCHERLER, M. La formule chromosomiale du Doryphore (*Leptinotarsa decemlineata* Stal.) Avec 19 fig. dans le texte. T. 58 (1951), pp. 359-370.
- GÜNTERT, H. Zur Morphogenese der vordersten Wirbelsäulepartie von *Torpedo ocellata* Rud. Mit 15 Abbild. im Text. T. 51 (1944), pp. 83-108.
- GUSTAFSON, T. Survey of the morphogenetic action of the lithium ion and the chemical basis of its action. T. 57 (1950), pp. 77-92, fasc. suppl. n° 1.
- GUYÉNOT, E. Les deux actions gonadotropes de l'urine de femme enceinte. I. Variations indépendantes des seuils acmogène et crinogène. Avec 42 fig. dans le texte. T. 53 (1946), pp. 1-120, fasc. suppl.
- GUYÉNOT, E. et DAXON, M. Chromosomes et Ovocytes de Batraciens. Etude cytologique et au microscope électronique. Avec les pl. 1-6, et 67 fig. dans le texte. T. 60 (1953), pp. 1-129.

- GUYÉNOT, E., DINICHERT-FAVARGER, J. et GALLAND, M. L'exploration du territoire de la patte antérieure du Triton (asymétrie, duplication, orientation des régénérats). Avec 69 fig. dans le texte. T. 55 (1948), pp. 1-120, fasc. suppl. n° 2.
- HADORN, E. Entwicklungsleistungen und Unverträglichkeitsreaktionen bei Art-Chimären von *Triton*. Mit 5 Textabbild. T. 52 (1945), pp. 389-395.
- Mutationsversuche mit Chemikalien an *Drosophila*. I. Wirkung von Colchicin auf transplantierte Larven-Ovarien nach Behandlung *in vitro*. Mit 3 Textabbild. T. 53 (1946), pp. 486-494.
- Über einen Einfluss des embryonalen und frühlarvalen Gehirns auf die Gestalt der Rumpf-Schwanzregion bei *Triton*. Mit 18 Textabbild. T. 54 (1947), pp. 369-399.
- Zur Entwicklungsphysiologie der Mutante « *letal-translucida* » (*ltr*) von *Drosophila melanogaster*. Mit 5 Textabbild. T. 56 (1949), pp. 271-280.
- Physiogenetische Ergebnisse der Untersuchungen an *Drosophila*-Blastemen aus letalen Genotypen. T. 57 (1950), pp. 115-128, fasc. suppl. n° 1.
- Weitere Experimente zur Bildung des « Dotterblockes » in der embryonalen Chorda von *Triton*. Mit 2 Textabbild. T. 59 (1952), pp. 301-306.
- HADORN, E. und BERTANI, G. Induktion männlicher Pigmentierung in somatischen Zellen von *Drosophila*-Ovarien. Mit 4 Textabbild. T. 55 (1948), pp. 232-243.
- HADORN, E. und FRITZ, W. Veränderungen am transplantierten weiblichen Geschlechtsapparat von *Drosophila melanogaster* nach Behandlung der Imaginalscheibe in Salzlösungen. Mit 4 Textabbild. T. 57 (1950), pp. 477-488.
- HADORN, E. und FRIZZI, G. Experimentelle Untersuchungen zur Melanophoren-Reaktion von *Corethra*. Mit 1 Textabbild. und 2 Tabellen. T. 56 (1949), pp. 306-316.
- HADORN, E. und GLOOR, H. Transplantationen zur Bestimmung des Anlage-musters in der weiblichen Genital-Imaginalscheibe von *Drosophila*. Mit 3 Textabbild. T. 53 (1946), pp. 495-501.
- HADORN, E. und GRABER, H. Über einen *Drosophila*-Stamm mit veränderten Spermatheken. Mit 2 Textabbild. und 1 Tabelle. T. 51 (1944), pp. 418-423.
- HADORN, E. und STUMM-ZOLLINGER, E. Untersuchungen zur biochemischen Auswirkung der Mutation « *letal-translucida* » (*ltr*) von *Drosophila melanogaster*. Mit 2 Textabbild. T. 60 (1953), pp. 506-516.
- HEDIGER, H. Zur Biologie des Eichhörnchens (*Sciurus vulgaris* L.). Mit 3 Textabbild. T. 52 (1945), pp. 361-370.
- Beobachtungen an afrikanischen Elefanten. T. 56 (1949), p. 331.
- Vorbemerkungen zum Besuch des neuen Elefantenhauses im Basler Zoologischen Garten. T. 60 (1953), pp. 439-440.
- HEITZ, E. Kleinere Beiträge zur Zellenlehre: II. und III. Über die Riesenkerne der Schnecken und Asseln. Der Bau des Spermienkopfes von *Goniodiscus rotundatus*. Mit 5 Textabbild. T. 51 (1944), pp. 402-409.
- HENKE, K. Über Ordnungsvorgänge in der Spätentwicklung der Insekten. Mit 5 Textabbild. T. 55 (1948), pp. 319-337.
- HODLER, F. Entwicklung der Anurenwirbelsäule. Eine Morphologisch-entwicklungsphysiologische Studie. Mit 1 Textabbild. T. 56 (1949), pp. 327-330.
- Zur Untersuchungen über die Entwicklung von Sacralwirbel und Urostyl bei den Anuren. Ein Beitrag zur Deutung des anuren Amphibientypus. Mit 15 Textabbild. und 9 Tabellen. T. 56 (1949), pp. 747-790.
- HOFFMANN, H. L. Form und Entstehung des Zeichnungsmusters dünenjunger Flusseeschwalben (*Sterna hirundo*). Mit 16 Textabbildungen und 4 Tabellen. T. 60 (1953), pp. 653-706.

- HUBER, W. Die Mitoseablauf bei *Tubifex* unter dem Einfluss von Naphtho- und Phenanthrenchinon. Mit 4 Textabbild. T. 52 (1945), pp. 354-360.
- Der normale Formwechsel des Mitoseapparates und der Zellrinde beim Ei vom *Tubifex*. Mit 3 Textabbild. T. 53 (1946), pp. 468-474.
- Über die antinitotische Wirkung von Naphthochinon und Phenanthrenchinon auf die Furchung von *Tubifex*. Mit 32 Textabbild. und 9 Tabellen. T. 54 (1947), pp. 61-154.
- Analyse métrique du redressement de la tête chez l'embryon de Poulet. Avec 4 fig. dans le texte. T. 56 (1949), pp. 286-291.
- HUGGEL, H. Temperaturabhängigkeit und Herzfrequenz des embryonalen Herzschauches bei der Forelle (*Salmo irideus*). Mit 4 Textabbild. T. 59 (1952), pp. 242-247.
- HUMBEL, E. Analyse männchenähnlicher Intersexe von *Solenobia triquetrella* F.R. Mit 20 Textabbild. und 8 Tabellen. T. 57 (1950), pp. 155-234.
- JENNI, W. Beziehung zwischen Geschlechtsverhältnis und Parasitierungsgrad einer in Drosophilalarven schmarotzenden Gallwespe (*Eucoila* sp.). Mit 2 Tabellen und 1 Abbild. im Text. T. 54 (1947), pp. 252-258.
- JOOS, C. Untersuchungen über die Histogenese der Drüsenschicht des Muskelmagens bei Vögeln. Mit 8 Textabbild. T. 59 (1952), pp. 315-338.
- JOYEUX, Ch. et BAER, J. G. Morphologie, évolution et position systématique de *Catenotaenia pusilla* (Goeze, 1782), Cestode parasite de Rongeurs. Avec 29 fig. T. 52 (1945), pp. 13-51.
- Le genre *Gyrocotyle* Diesing, 1850 (*Cestodaria*). Avec 6 fig. dans le texte. T. 58 (1951), pp. 371-381.
- KÄLIN, J. Zur vergleichenden Morphologie und stammesgeschichtlichen Bedeutung von *Paranthropus robustus* Broom. T. 56 (1949), pp. 355-359.
- KÄLIN, J. und BERNASCONI, A. Über den Ossifikationsmodus bei *Xenopus laevis* Daud. Mit 2 Tabellen. T. 56 (1949), pp. 359-364.
- KÄLIN, J. und KNÜSEL, L. Über die Krallen der Crocodiliden. Mit 6 Textfig. T. 51 (1944), pp. 382-388.
- Über die Lokomotion der Crocodiliden. T. 51 (1944), pp. 389-393.
- KELLER, R. Morphogenetische Untersuchungen am Skelett von *Siredon mexicanus* Shaw mit besonderer Berücksichtigung des Ossifikationsmodus beim neotenen Axolotl. Mit Tafeln 1-3 und 23 Textfig. T. 53 (1946), pp. 329-426.
- KIORTSIS, V. Ablation du territoire crête et régénération provoquée dans le tissu cicatriciel provenant de la patte. Avec la pl. 2 et 6 fig. dans le texte. T. 58 (1951), pp. 553-570.
- Potentialités du territoire patte chez le Triton (adultes, larves, embryons). Avec 38 fig. dans le texte. T. 60 (1953), pp. 301-410.
- KOBY, F.-E. Le dimorphisme sexuel des canines d'*Ursus arctos* et d'*U. spelaeus*. Avec 4 tabl. et 1 fig. dans le texte. T. 56 (1949), pp. 675-687.
- La dentition lactéale d'*Ursus spelaeus*. Avec 17 fig. dans le texte. T. 59 (1952), pp. 511-541.
- KOCH, J. Die Öncyten von *Drosophila melanogaster*. Mit 3 Textabbild. T. 52 (1945), pp. 415-420.
- KOCHER, C. Das Wachstum des Gehirns beim Alpensegler (*Micropus m. melba* L.). Mit 23 Textabbild. und 11 Tabellen. T. 55 (1948), pp. 57-116.
- KON, L. Contribution à l'étude de la néoformation d'ovules chez les Mammifères primitifs adultes. Recherches sur l'ovaire d'*Ericulus setosus*. Avec 23 fig. dans le texte. T. 53 (1946), pp. 597-623.
- KREIS, H. A. Beiträge zur Kenntnis parasitischer Nematoden. XI. Neue parasitische Nematoden. Mit 6 Textabbild. T. 51 (1944), pp. 227-252.
- Beiträge zur Kenntnis parasitischer Nematoden. XII. Parasitische Nematoden aus den Tropen. Mit 9 Textabbild. T. 52 (1945), pp. 551-596.

- KUPKA, E. Chromosomale Verschiedenheiten bei schweizerischen Coregonen (Felchen). Mit 9 Textabbild. T. 55 (1948), pp. 285-293.
- Mitosebeeinflussung durch Pyronin. Mit 10 Textabbild. T. 57 (1950), pp. 611-619.
- KUPKA, E. und SEDLITZKY, M. Über die Wirkung von Wirkstoff-« T »-Präparaten auf den überlebenden Darm des Meerschweinchens. Mit 1 Tabelle und 8 Abbild. T. 57 (1950), pp. 604-610.
- LANDOLT, H. H. Über den Zahnwechsel bei Selachiern. Mit 35 Textabbild. T. 54 (1947), pp. 305-367.
- LEHMANN, F. E. Stoff, Struktur und Form in der Embryonalentwicklung der Tiere. Mit 2 Textabbild. T. 51 (1944), pp. 333-350.
- Der Auf- und Abbau des Mitoseapparates beim *Tubifex*-Ei und seine stoffliche Beeinflussbarkeit. Mit 2 Textabbild. T. 52 (1945), pp. 342-348.
- Mitoseablauf und Bewegungsvorgänge der Zellrinde bei zentrifugierten Keimen von *Tubifex*. Mit 1 Textabbild. T. 53 (1946), pp. 475-480.
- Über die plasmatische Organisation tierischer Eizellen und die Rolle vitaler Strukturelemente, der Biosomen. Mit 1 Textabbild. T. 54 (1947), pp. 246-251.
- Zur Entwicklungsphysiologie der Polplasma des Eies von *Tubifex*. Mit 11 Textabbild. T. 55 (1948), pp. 1-43.
- Entwicklungsphysiologische Analyse von Teratomen. T. 57 (1950), pp. 13-18.
- Die Morphogenese in ihrer Abhängigkeit von elementaren biologischen Konstituenten des Plasmas. T. 57 (1950), pp. 141-151, fasc. suppl. n° 1.
- Konkurrenz- und Schwelleneffekte bei der Realisierung von Körper- und Organgestalten. T. 60 (1953), pp. 490-496.
- LEHMANN, F. E. und ANDRES, G. Chemisch induzierte Kernabnormitäten. Mit 2 Textabbild. T. 55 (1948), pp. 280-285.
- LEHMANN, F. E. und BISS, R. Elektronenoptische Untersuchungen an Plasmastrukturen des *Tubifex*-Eies. Mit 2 Textabbild. T. 56 (1949), pp. 264-269.
- LEHMANN, F. E. und DETTELBACH, H. R. Histostatische Wirkungen von Aminoketonen auf die Schwanzregeneration der *Xenopus*-larve. Mit 2 Textabbild. T. 59 (1952), pp. 253-259.
- LESSERT, R. de. Araignées du Congo belge (quatrième partie). Avec 32 fig. dans le texte. T. 53 (1946), pp. 204-225.
- LIBERT, O. Elimination par l'urine des Stéroïdes Glucuronides chez des Rongeurs traités par l'urine de femme enceinte. T. 57 (1950), pp. 563-569.
- LINDENMANN, W. Untersuchungen zur postembryonalen Entwicklung schweizerischer Orchesellen. Mit 25 Textabbild. und 22 Tabellen. T. 57 (1950), pp. 353-428.
- LINDER, Ch. Le Zooplancton du lac de Bret en 1902/3, 1943 et 1951. T. 59 (1952), p. 240.
- LORKOVIĆ, Z. Chromosomenzahlen-Vervielfachung bei Schmetterlingen und ein neuer Fall fünffacher Zahl. Mit 4 Textabbild. T. 56 (1949), pp. 243-249.
- LOTMAR, R. Die Wirkung von Ultraschall auf verschiedene Entwicklungsstadien von *Drosophila melanogaster*. T. 58 (1951), p. 519.
- LÜDTKE, H. Retinomotorik und Adaptationsvorgänge beim Rückenschwimmer (*Notonecta glauca* L.). Mit 6 Textabbild. T. 60 (1953), pp. 528-534.
- LÜSCHER, M. Experimentelle Untersuchungen über die larvale und die imaginale Determination im Ei der Kleidermotte (*Tineola biselliella* Hum.). Mit 126 Textabbild. und 6 Tabellen. T. 51 (1944), pp. 531-627.
- Vergleich der Stilboestrol- und der Colechicineinwirkung auf die Mitose des *Tubifex*-Eies. Mit 10 Textabbild. T. 52 (1945), pp. 349-354.

- LÜSCHER, M. Hemmt oder fördert Colchicin die Zellteilung im regenerierenden Schwanz der *Xenopus*-Larve? Mit 1 Textabbild. T. 53 (1946), pp. 481-486.
- Die Wirkung des Colchicins auf die an der Regeneration beteiligten Gewebe im Schwanz der *Xenopus*-Larve. Mit 3 Textabbild., 2 Tabellen und Tafeln 6 und 7. T. 53 (1946), pp. 683-734.
- Gewebekultur *in vivo* bei *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). Mit 4 Textabbild. T. 55 (1948), pp. 227-232.
- Neue Methode zur Zucht und Beobachtung von Termiten im Laboratorium. Mit 1 Textabbild. T. 56 (1949), pp. 269-271.
- Über die Determination der Ersatzgeschlechtstiere bei der Termiten *Kaloterms flavicollis* Fabr. (Vorläufige Mitteilung.) T. 58 (1951), pp. 404-408.
- Kann die Determination durch eine monomolekulare Reaktion ausgelöst werden? Mit 4 Textabbild. T. 60 (1953), pp. 524-528.
- MAILLARD, J. Recherches embryologiques sur *Catharacta skua* Brünn. (Ptérylose et ossification). Avec 1 pl., 47 fig. dans le texte et 8 tableaux. T. 55 (1948), pp. 1-114, fasc. suppl. n° 1.
- MAMPELL, K. Wandlungen des Organischen. T. 58 (1951), pp. 537-551.
- MARGOT, A. Démonstration de l'absence d'hétérochromosomes morphologiquement différenciés chez deux espèces de Sauriens: *Anguis fragilis* L. et *Lacerta vivipara* Jacquin. Avec 78 fig. dans le texte et la planche 5. T. 53 (1946), pp. 555-595.
- MARQUARD, E. Beiträge zur Kenntnis des Selachiergebisses. Mit 21 Textabbild. T. 53 (1946), pp. 73-132.
- MATTHEY, R. Cytologie de la parthénogénèse chez *Pycnoscelus surinamensis* L. (*Blattariae* - *Blaberidae* - *Panchlorinae*). Avec 71 figures, 59 photographies, 9 schémas et 6 tableaux dans le texte. T. 52 (1945), pp. 1-109, fasc. suppl.
- Les chromosomes sexuels des Plécoptères (V). *Perla abdominalis* (Burm.), *P. baetica* Rambur, *P. bipunctata* Pict. T. 54 (1947), p. 259.
- Données nouvelles sur les chromosomes des Tettigonides et la parthénogénèse de *Saga pedo* Pallas. Avec 12 fig. dans le texte. T. 55 (1948), pp. 45-56.
- Tétrades sans chiasmata dans la spermatogénèse d'*Apteromantis bolivari* Wern. (*Orthoptera*-Mantides). T. 55 (1948), p. 294.
- Les chromosomes sexuels géants de *Microtus agrestis* L. et le mécanisme d'association des hétérochromosomes (*Rodentia*, *Microtinae*). T. 56 (1949), p. 337.
- La formule chromosomique de *Microtus orcadensis* Millais. Remarques méthodologiques et discussion critique. Avec 5 fig. dans le texte. T. 58 (1951), pp. 201-213.
- Les chromosomes de *Mesocricetus auratus* Waterh. T. 59 (1952), p. 241.
- Les chromosomes des *Muridae*. Révision critique et matériaux nouveaux pour servir à l'histoire de l'évolution chromosomique chez ces rongeurs. Avec les pl. 7-10 groupant 84 microphotographies, 98 fig. et 5 schémas dans le texte. T. 60 (1953), pp. 225-283.
- A propos de la polyploidie animale: réponse à un article de C. D. Darlington. T. 60 (1953), pp. 466-471.
- MENZEL, R. Zum Vorkommen von Harpacticiden in Fallaub. Mit 3 Textabbild. T. 53 (1946), pp. 524-529.
- MERMOD, G. Catalogue des types et des exemplaires de Cônes, figurés ou décrits par Hwass, Bruguière, Lamarck, de Lessert, Kiener et Chenu, se trouvant au Musée de Genève. Avec 4 fig. dans le texte. T. 54 (1947), pp. 155-217.
- Les Types de la Collection Lamarck au Muséum de Genève. Mollusques vivants. I. Avec 50 fig. dans le texte. T. 57 (1950), pp. 687-756.

- MERMOD, C. Les Types de la Collection Lamarck au Muséum de Genève. Mollusques vivants. II. Avec 43 fig. dans le texte. T. 58 (1951), pp. 693-753.
- Les Types de la Collection Lamarck au Muséum de Genève. Mollusques vivants. III. Avec 59 fig. dans le texte. T. 59 (1952), pp. 23-97.
- Les Types de la Collection Lamarck au Muséum de Genève. Mollusques vivants. IV. Avec 47 fig. dans le texte. T. 60 (1953), pp. 131-202.
- MISLIN, H. Zum Problem der Herzautomatie bei *Helix pomatia* L. Mit 6 Textabbild. T. 51 (1944), pp. 351-356.
- Zur Biologie der *Chiroptera*, III. Erste Ergebnisse der Fledermausbearbeitung im Jura (Beobachtungen in den Winterquartieren 1940/45). Mit 2 Tabellen und 4 Textabbild. T. 52 (1945), pp. 371-376.
- MISLIN, H. und KAUFFMANN, M. Beziehungen zwischen Wandbau und Funktion der Flughautvenen (*Chiroptera*). T. 54 (1947), 240-245.
- Der aktive Gefäßspuls in der Arm-Schirmhaut der Cephalopoden. Mit 2 Textabbild. T. 55 (1948), pp. 267-271.
- Der Einfluss von Extrareizen auf die Tätigkeit des « Venenherzes » (*Mikrochiroptera*). Elektrische Durchströmung der isolierten Flughautvene. Mit 3 Textabbild. T. 56 (1949), pp. 344-348.
- MISLIN, H. und RIESTERER, L. Das Elektrokardiogramm (EKG) des isolierten Schneckenherzens (*Helix pomatia* L.). Mit 2 Textabbild. T. 59 (1952), pp. 282-287.
- MONARD, A. Vertébrés nouveaux du Cameroun. Avec 5 fig. dans le texte. T. 56 (1949), pp. 731-745.
- MORGENTHAUER, H. U. Über subhaploide Zellen in *Triton*-Transplantaten. Mit 3 Textabbild. T. 55 (1948), pp. 310-314.
- Zytologische und histochemische Untersuchungen an diploiden und haploiden Keimen von *Triton alpestris*. Mit 3 Textabbild. und 6 Tabellen. T. 58 (1951), pp. 571-604.
- MOSER, H. Ein Beitrag zur Analyse der Thyroxinwirkung im Kaulquappenversuch und zur Frage nach dem Zustandekommen der Frühbereitschaft des Metamorphose-Reaktionssystems. Mit 47 Textabbild. und 4 Tabellen. T. 57 (1950), pp. 1-144, fasc. suppl. n° 2.
- MÜLLER, H. Zur Biologie von Hermelin (*Mustela erminea* L.) und Mauswiesel (*Mustela nivalis* L.). Mit 3 Abbild. T. 58 (1951), pp. 421-427.
- NARBEL, M. La cytologie de la parthénogénèse chez *Apteronax helix* Sieb. (*Lepid. Psychides*). Avec 37 fig., 3 schémas et 36 photographies dans le texte. T. 53 (1946), pp. 625-681.
- NIEUWKOOP, P. D. Neural competence and neural fields. T. 57 (1950), pp. 23-40, fasc. suppl. n° 1.
- NIEUWKOOP, P. D. und LEHMANN, F. E. Erzeugung von zell-letalen Schädigungsmustern bei Tritonkeimen durch ein Chloraethylamin (Nitrogen-Mustard). Mit 6 Textabbild. und 3 Tabellen. T. 59 (1952), pp. 1-21.
- NOLL, H. Leitmale und Leitsignale bei Vögeln. T. 53 (1946), pp. 454-458.
- NÜESCH, H. Über die Beziehungen zwischen Nerven und Tracheen im Schmetterlingsflügel. Mit 2 Textabbild. T. 57 (1950), pp. 511-517.
- Über den Einfluss der Nerven auf die Muskelentwicklung bei *Telega polyphemus* (Lepid.). Mit 2 Textabbild. und 1 Tabelle. T. 59 (1952), pp. 294-301.
- OCHSÉ, W. Experimentelle und histologische Beiträge zur innern Metamorphose von *Sialis lutaria* L. Mit 20 Textabbild. T. 51 (1944), pp. 1-82.
- Untersuchungen über die Öocyten von *Sialis lutaria* L. Mit 14 Textabbild. T. 53 (1946), pp. 39-71.
- Über Vorkommen und Funktion von argyrophilem Bindegewebe bei Insekten. Mit 1 Textabbild. T. 53 (1946), pp. 534-537.
- PERRET, J.-L. *Cystobranchus respirans* (Trochsel) dans le lac de Neuchâtel et observations sur le genre *Trocheta* Dutrochet. Avec 3 fig. dans le texte. T. 59 (1952), pp. 579-583.

- PERROT, J.-L. Les cônes protoplasmiques de l'ovocyte d'*Eulota fruticum* Müll. Avec la planche 1. T. 52 (1945), pp. 1-11.
- PONSE, K. Actions paradoxales des hormones génitales. T. 55 (1948), pp. 213-217.  
— Actions paradoxales des glandes génitales. Avec 25 fig. dans le texte. T. 55 (1948), pp. 477-531.
- PONSE, K. et DOVAZ, R. Un cas de tumeurs (adénocarcinomes) multiples chez un Cobaye. T. 57 (1950), p. 620.
- PORTMANN, A. Die cerebralen Indices beim Menschen. T. 55 (1948), pp. 257-260.  
— Ontogenesetypus und Cerebralisation in der Evolution der Vögel und Säuger. T. 58 (1951), pp. 427-434.  
— Les bras dorsaux de *Tremoctopus violaceus* Delle Chiaje. Avec 2 fig. dans le texte. T. 59 (1952), pp. 288-293.
- PRADER, A. Beitrag zur Kenntniss der Entwicklung der Chorda dorsalis beim Menschen. Mit 14 Textabbild. T. 52 (1945), pp. 597-631.
- PRUVOT-FOL, A. Les *Porostomata*, un groupe d'Opisthobranches et leurs affinités. T. 55 (1948), pp. 264-266.  
— Origine de la tunique des Tuniciers. Avec 10 fig. dans le texte. T. 58 (1951), pp. 605-630.
- QUARTIER, A. Morphologie et biologie de *Salvelinus alpinus* dans le lac de Neuchâtel. Avec une tablelle. T. 58 (1951), pp. 631-637.
- RÄBER, H. Versuche zur Ermittlung des Beuteschemas an einem Hausmarder (*Martes foina*) und einem Iltis (*Putorius putorius*). Mit 5 Textabbild. T. 51 (1944), pp. 293-332.
- RAHM, U. H. Die innersekretorische Steuerung der postembryonalen Entwicklung von *Sialis lutaria* L. (*Megaloptera*). Mit 35 Textabbild. T. 59 (1952), pp. 173-237.
- REIFF, M. Fertilitätstypen bei Selektionsstämmen von *Drosophila melanogaster* und ihr Verhalten bei Kreuzungen. Mit 1 Textabbild. und 3 Tabellen. T. 51 (1944), pp. 424-430.  
— Fertilitätsstudien an *Drosophila melanogaster*. II. Fertilitätstypen bei Selektionsstämmen, ihr Verhalten bei Kreuzungen und Transplantationsversuchen. Mit 11 Textabbild. und 11 Tabellen. T. 52 (1945), pp. 155-211.  
— Differenzierungen im ökologischen Verhalten bei Wanderrattenpopulationen. Mit 2 Abbild. T. 60 (1953), pp. 447-452.
- RICKENBACHER, J. Die Nukleinsäuren in der Augenentwicklung bei Amphibien. Mit 2 Abbild. T. 58 (1951), pp. 456-462.
- ROSIN, S. Über die orthogonale Struktur der Grenzlamelle der Cutis bei Amphibienlarven und ihre Verbreitung bei andern Chordaten. Mit 5 Textabbild. T. 51 (1944), pp. 376-382.  
— Über Bau und Wachstum der Grenzlamelle der Epidermis bei Amphibienlarven; Analyse einer orthogonalen Fibrillärstruktur. Mit einer Tabelle und 37 Textabbild. T. 53 (1946), pp. 133-201.  
— Lokalisation des Faktors «*letal-translucida*» (*ltr*) von *Drosophila melanogaster*. T. 56 (1949), pp. 338-344.  
— Zur Entwicklungsphysiologie der Mutante Pearl (Pl) von *Drosophila melanogaster*. Mit 3 Textabbild. T. 58 (1951), pp. 398-403.  
— Veränderungen des Borstenmusters bei der Mutante Pearl von *Drosophila melanogaster*. Mit 3 Textabbild. T. 59 (1952), pp. 261-268.
- ROSIN, S. und PFISTER, R. Zur Technik der Fixierung von Insektenlarven. T. 57 (1950), pp. 569-570.
- RÖTHELI, A. Auflösung und Neubildung der Meiosespindel von *Tubifex* nach chemischer Behandlung. Mit 1 Textabbild. T. 56 (1949), pp. 322-326.
- RÖTHELI, A. und ROTH, H. Elektronenoptische Untersuchungen an Salmonidenspermien. Mit 3 Textabbild. T. 57 (1950), pp. 503-510.
- ROTH, H. Die Entwicklung xenoplastischer Neuralchimaeren. (Transplantationen von *Bombinator pachypus* in *Triton alpestris*.) Mit 2 Tabellen und 32 Textabbild. T. 57 (1950), pp. 621-686.

- ROTH, H. Unverträglichkeitsreaktionen bei Amphibienchimären. Mit 1 Tabelle. T. 56 (1949), pp. 291-298.
- RUTZ, H. Wachstum, Entwicklung und Unverträglichkeitsreaktionen bei Artchimären von Triton. Mit 27 Textabbild. und 7 Tabellen. T. 55 (1948), pp. 623-674.
- SCHÄFFER, K. Zur Diagnose der Eliminationssubstanz bei der Eireifung von Schmetterlingen (*Solenobia*). (Vorläufige Mitteilung.) Mit 1 Textabbild. T. 51 (1944), pp. 437-441.
- SCHENK, R. Über Defektoperationen an der dorsalen Urmundlippe junger Gastrulae von *Triton alpestris*. Mit 5 Abbild. im Text. T. 58 (1951), pp. 529-537.
- SCHENKEL, E. *Arachnoidea* aus Timor und China aus den Sammlungen des Basler Museums. Mit 15 Textabbild. T. 51 (1944), pp. 173-206.
- Einige Mitteilungen über Spinnentiere. Mit 4 Textabbild. T. 54 (1947), pp. 1-16.
- Neue *Arachnoidea* aus Nordtirol. Mit 6 Textabbild. T. 57 (1950), pp. 757-767.
- SCHIFFERLI, A. Vergleichende Untersuchungen über den cerebralen Myelinisationsprozess bei Huhn und Star. Mit 4 Textabbild. T. 52 (1945), pp. 377-382.
- Über Markscheidenbildung im Gehirn von Huhn und Star. Mit 40 Textfig. und 8 Tabellen. T. 55 (1948), pp. 117-212.
- SCHMID, F. Le groupe de *Chaetopteryx* (*Linnophilidae*, *Trichoptera*). Avec 162 fig. dans le texte. T. 59 (1952), pp. 99-171.
- Monographie du genre *Grammotaulius* Kolenati (*Trichoptera Linnophilidae*). Avec 71 fig. dans le texte. T. 57 (1950), pp. 317-352.
- SCIACCHITANO, I. Oligochètes de la Côte d'Ivoire. Avec 8 fig. dans le texte. T. 59 (1952), pp. 477-486.
- SEILER, J. Die Verbreitungsgebiete der verschiedenen Rassen von *Solenobia triquetrella* (*Psychidae*) in der Schweiz. Mit 1 Textabbild. T. 53 (1946), pp. 529-533.
- SEILER, J. und Mitarbeiter. Analyse des intersexen Fühlers von *Solenobia triquetrella* (*Psychidae*, *Lepid.*). Mit 2 Textabbild. T. 58 (1951), pp. 489-495.
- SLADECEK, F. Réaction des mélanophores de l'écaille isolée du Cyprin comme test de l'hormone mélanophorotrope. Avec 31 fig. dans le texte. T. 56 (1949), pp. 493-518.
- SPRENGER, K. Biologische Studien an den Brustflossen junger Bachforellen (*Salmo fario*). Mit 7 Textabbild. und 8 Tabellen. T. 52 (1945), pp. 421-504.
- STAIGER, H. Zur Determiation der Nöhreier bei Prosobranchiern. Mit 3 Textabbild. und 2 Tabellen. T. 57 (1950), pp. 496-503.
- STAMPFLI, H. R. Histologische Studien am Wolff'schen Körper (Mesonephros) der Vögel und über seinen Umbau zu Nebenhoden und Nebenovar. Mit 26 Textabbild. T. 57 (1950), pp. 237-316.
- STAUFFER, E. Versuche zur experimentellen Herstellung haploider Axolotl-Merogone. Mit 10 Tabellen und 52 Textabbild. T. 52 (1945), pp. 231-327.
- STEHR, G. Beziehungen zwischen der Blutzirkulation im Puppenflügel und dem Zeichnungsmuster von *Ephestia kuehniella*. Mit 1 Tabelle und 16 Textabbild. T. 54 (1947), pp. 573-608.
- Untersuchungen zur pleiotropen Wirkung des *Delta*-Faktors bei *Drosophila melanogaster*. Mit 5 Tabellen und 7 Textabbild. T. 54 (1947), pp. 609-636.
- STEINER, H. Einige tiergeographische Aspekte zur Frage der modifikatorischen oder genotypischen Differenzierung der Coregonen in den Gewässern des Alpennordrandes. Mit 1 Abbild. und 2 Karten im Text. T. 55 (1948), pp. 338-346.

- STEINER, H. Zur Frage der ehemaligen Flugfähigkeit der Ratiten. Mit Tafel 1. T. 56 (1949), pp. 364-370.
- Die Differenzierung der paläarktischen Salamandrinen während des Pleistozäns. Mit 3 Textabbild. T. 57 (1950), pp. 590-603.
- STEINER, H. und ANDERS, G. Zur Frage der Entstehung von Rudimenten. Die Reduktion der Gliedmassen von *Chalcides tridactylus* Laur. Mit 4 Textabbild. T. 53 (1946), pp. 537-546.
- STEINER, H. und STOLL, E. Die Krallen und Hornpapillen des Pyrenäenmolches, *Euproctus asper* (Dugès). Ein Beitrag zur Frage des Homologiebegriffes (Beziehungen zwischen Anlagepotenzen und Enddifferenzierungen). Mit 5 fig. im Text. T. 60 (1953), pp. 472-482.
- STEINMANN, P. Frühreife und Zwergwuchs bei Salmoniden. T. 52 (1945), pp. 414-415.
- Über die Schwarmbildung bei Felchen. T. 53 (1946), pp. 518-524.
- Gründe für das verschiedene Aussehen Frischgeschlüpfter Felchenbrut. Mit 2 Textabbild. T. 56 (1949), pp. 349-355.
- Ein neues System der mitteleuropäischen Coregonen. Mit 2 Textabbild. T. 57 (1950), pp. 517-525.
- STRANEO, S.-L. Descrizione preliminare delle nuove specie raccolte dal Dr Monard della Missione scientifica Svizzera nel Camerun. T. 58 (1951), pp. 387-389.
- STRAUSS, F. Die Bedeutung des placentaren Blutbeutels in vergleichender Betrachtung. Mit 1 Texttabelle. T. 51 (1944), pp. 360-368.
- Gedanken zur Entwicklung des Amnions und des Dottersackes beim Menschen. Mit 24 Textfig. und 1 Tabelle. T. 52 (1945), pp. 213-229.
- Ein Deutungsversuch des uterinen Zyklus von *Ericulus*. Mit 9 Textabbild. T. 53 (1946), pp. 511-517.
- SUTTER, E. Über das Wachstum des Kleinhirns bei Vögeln. Mit 3 Textabbild. T. 53 (1946), pp. 447-454.
- TAILLARD, W. L'action de l'urine de femme enceinte sur le Cobaye mâle. Avec 29 fig. et 1 tabl. dans le texte. T. 57 (1950), pp. 109-154.
- TAILLARD, W. et VEYRAT, R. Surrénale et masculinisation par l'urine de femme enceinte. Avec 10 fig. dans le texte. T. 54 (1947), pp. 553-572.
- TARDENT, P. Über Anordnung und Eigenschaften der interstitiellen Zellen bei *Hydra* und *Tubularia*. Mit 3 Textabbild. T. 59 (1952), pp. 247-253.
- THEILER, K. Die Entwicklung der Zwischenwirbelscheiben bei der Short-Danforth-Maus. Mit 4 Textabbild. T. 58 (1951), pp. 484-488.
- THIÉBAUD, M. Les espèces du groupe du *Cyclops strenuus* constatées en Suisse. Avec 20 fig. dans le texte. T. 60 (1953), pp. 285-299.
- Les Entomostracés de la Vieille-Thièle à Meienried et des environs de Bienne. Avec 53 figures dans le texte. T. 60 (1953), pp. 567-614.
- TINBERGEN, N. Über die Struktur der Wirbeltiergemeinschaften. T. 53 (1946), pp. 427-431.
- TOBLER, A. Der Einfluss des Lichtausfalles auf den Ablauf der Metamorphose und auf die Gonadenentwicklung von *Triton alpestris*. Mit 26 Textabbild. und 6 Tabellen. T. 54 (1947), pp. 401-457.
- TÖNDURY, G. Zum Feinbau des Chorionepithels der Schweineplacenta. Mit 2 Textabbild. T. 51 (1944), pp. 369-376.
- Zur Genese der Hasenscharte beim Menschen. Mit 3 Textabbild. T. 53 (1946), pp. 459-468.
- *Embryopathia rubeolosa*. Zur Wirkung der Rubeola in graviditate auf das Kind. Mit 4 Textabbild. T. 58 (1951), pp. 476-483.
- TOIVONEN, S. Stoffliche Induktoren. T. 57 (1950), pp. 41-56, fasc. suppl. n° 1.
- TSCHUMI, P. Über den Werbetanz der Bienen bei nahen Trachtquellen und seine richtungsweisende Bedeutung. Mit 4 Textabbild. T. 57 (1950), pp. 584-590.

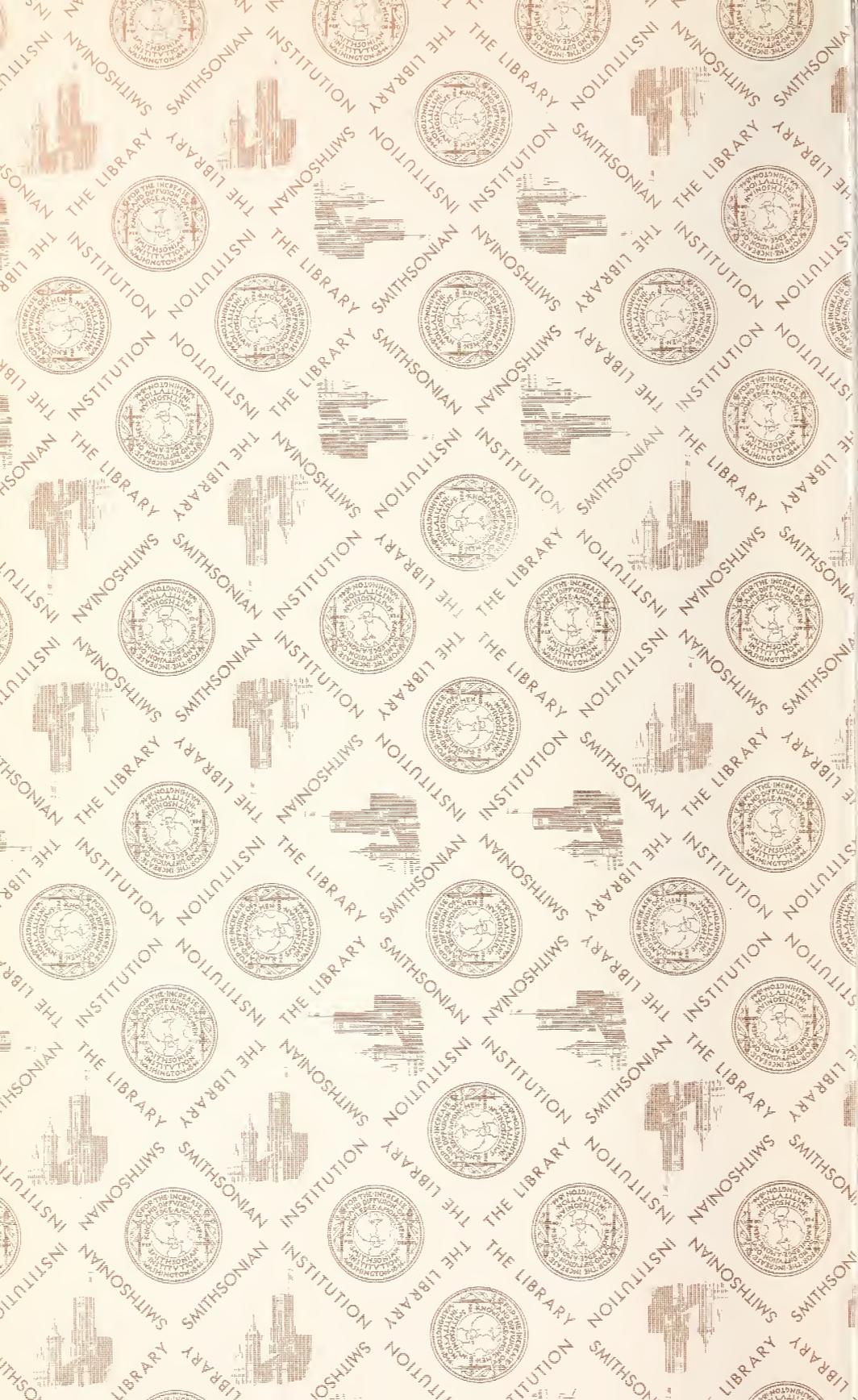
- TSCHUMI, P. Ontogenetische Realisierungsstufen der Extremitäten bei *Xenopus* und die Interpretation phylogenetischer Strahlenreduktionen bei Wirbeltieren. Mit 4 Textabbild. T. 60 (1953), pp. 496-506.
- TUZET, O. Le spermatozoïde dans la série animale. Avec 8 fig. dans le texte. T. 57 (1950), pp. 433-451.
- WADDINGTON, C. H. Genetic factors in morphogenesis. T. 57 (1950), pp. 153-168, fasc. suppl. n° 1.
- WAGNER, G. Über den Einfluss des Mesektoderms auf die Entwicklung der Haut bei *Bombinator-Triton*-Chimaeren. Mit 3 Textabbild. T. 55 (1948), pp. 314-318.
- Die Bedeutung der Neuralleiste für die Kopfgestaltung der Amphibienlarven. Untersuchungen an Chimaeren von *Triton* und *Bombinator*. Mit 41 Textabbild. T. 56 (1949), pp. 519-620.
- WEBER, A. Destinée des fibres rétinienne, après section du nerf optique, chez des larves d'Axolotl. Avec 2 fig. dans le texte. T. 52 (1945), pp. 383-389.
- WEBER, R. Transitorische Verschlüsse von Fernsinnesorganen in der Embryonalperiode bei Amnioten. Mit 39 Textabbild. und 4 Tabellen. T. 57 (1950), pp. 16-108.
- Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Leberzellen von *Xenopus laevis* Daud. Mit 5 Textabbild. T. 59 (1952), pp. 268-277.
- WEIDMANN, U. Über den systematischen Wert von Balzhandlungen bei *Drosophila*. Mit 4 Textabbild. T. 58 (1951), pp. 502-511.
- WIRZ, K. Die Bedeutung der cerebralen Indexformel bei Säugetieren. T. 55 (1948), pp. 251-256.
- WOKER, H. Die Wirkung des Colchicins auf Furchungsmitosen und Entwicklungsleistungen des *Tubifex*-Eies. Mit Tafel 1, 26 Textabbild. und 6 Tabellen. T. 51 (1944), pp. 109-171.
- WOKER, H. und WUHRMANN, K. Die Empfindlichkeit verschiedener Fischarten gegenüber Ammoniak, Blausäure und Phenol. Mit 1 Textabbild. T. 57 (1950), pp. 548-553.
- WOLFF, E. Les phénomènes d'induction dans la régénération des planaires d'eau douce. Avec 3 fig. dans le texte. T. 60 (1953), pp. 540-547.
- WOLFF, E. et DUBOIS, F. Sur la migration des cellules de régénération chez les Planaires. Avec 6 fig. dans le texte. T. 55 (1948), pp. 218-226.
- WUTHRICH, M. Etude du développement des nauplii de *Diaptomus gracilis*, O. Sars, et *Diaptomus laciniatus*, Lilljeborg. Avec 15 fig. dans le texte. T. 55 (1948), pp. 427-445.
- ZALOKAR, M. Contribution à l'étude de la régénération du cristallin chez le *Triton*. Avec 38 fig. et 12 tabl. dans le texte. T. 51 (1944), pp. 443-521.
- Anatomie du thorax de *Drosophila melanogaster*. Avec 15 fig. dans le texte. T. 54 (1947), pp. 17-53.
- ZWICKY, K. Vorzugstemperaturen bei *Drosophila*. Mit 1 Abbild. und 2 Tabellen. T. 56 (1949), pp. 316-321.













SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



3 9088 01260 1233