

LITERATURVERZEICHNIS

1931. DOBZHANSKY, Th. *Interactions between female and male parts in gynandromorphs of Drosophila simulans*. Roux' Arch. 123.
1946. HADORN, E. *Mutationsversuche mit Chemikalien an „Drosophila“*. I. *Wirkung von Colchicin auf transplantierte Larven-Ovarien nach Behandlung in vitro*. Rev. Suisse Zool. 53.
1946. HADORN, E., H. GLOOR. *Transplantationen zur Bestimmung des Anlagemusters in der weiblichen Genital-Imaginalscheibe von „Drosophila“*. Rev. Suisse Zool. 53.
1939. STERN, C., E. HADORN. *The relation between the color of testes and vasa efferentia in Drosophila*. Genetics 24.

N^o 9. **J. Gallera et E. Oprecht**, Zürich. — Sur la distribution des substances basophiles cytoplasmiques dans le blastoderme de la Poule. Avec 3 figures dans le texte.

Aus dem Zoologisch-vergl. anatomischen Institut der Universität Zürich.

Introduction. — L'importance des ribonucléotides dans la physiologie cellulaire, tout particulièrement dans la synthèse protéique, et dans la morphogénèse a été démontrée de façon répétée par les recherches récentes de CASPERSSON et de BRACHET. En effet, ces substances s'accumulent dans les cellules à sécrétion protéique intense, telles les cellules glandulaires, ainsi que dans les tissus en voie de croissance rapide. La répartition des acides ribonucléiques pendant le développement embryonnaire a été examinée chez l'assez nombreux groupes de Vertébrés; cette étude, quoique très incomplète à l'heure actuelle, permet cependant de dégager quelques conclusions d'ordre général. Les acides ribonucléiques sont synthétisés au cours du développement embryonnaire et cette synthèse est spécialement marquée dans les régions où l'activité morphogénétique est la plus intense. A la gastrulation la lèvre dorsale du blastopore chez les Amphibiens, la ligne primitive chez les Oiseaux, est spécialement riche en ribonucléoprotéides. Pendant la neurulation, c'est la plaque neurale qui se distingue par sa richesse en substances basophiles. Dans le chordomésoblaste la

chorde et les somites contiennent en grande quantité ces substances. L'entoblaste, tout au moins au début de la morphogénèse, est toujours très pauvre en nucléoprotéides. Finalement, l'intervention d'acide ribonucléique dans les phénomènes d'induction embryonnaire s'affirme toujours davantage (BRACHET, 1942¹, 1944², 1947³).

La méthode de détection des acides ribonucléiques employée par ce dernier auteur peut être résumée sommairement comme suit: les coupes microscopiques de tissu ou d'embryon sont disposées alternativement sur deux lames porte-objets, l'une d'elles est colorée par un colorant basique (pyronine, bleu de toluidine), l'autre est traitée avant la coloration par une solution de ribonucléase, enzyme qui hydrolyse spécifiquement l'acide ribonucléique. La comparaison de ces deux lames complémentaires permet de préciser la localisation de l'acide ribonucléique sur les coupes examinées.

Les recherches embryologiques de BRACHET ont surtout porté sur les Amphibiens et accessoirement sur les Oiseaux. Il a paru donc intéressant de compléter ces observations par une étude systématique des premiers stades du développement chez la Poule.

Méthode. — Les blastodermes ont été excisés du jaune d'œuf dans la solution de Locke, fixés pendant une heure dans la solution de Zenker (sans acide acétique) et enrobés dans la paraffine selon la technique usuelle. Pour tous les stades importants du développement (de 0 à 48 heures d'incubation) nous disposons de plusieurs embryons. Ils ont été coupés transversalement et longitudinalement. Les coupes ont été colorées dans une solution aqueuse saturée de bleu de toluidine, différenciées dans l'alcool à 90° et montées dans le baume de Canada. Pour une partie de notre matériel les coupes des embryons aux stades successifs du développement ont été placées alternativement sur deux lames porte-objets dont les unes ont été traitées avant la coloration par la salive préalablement chauffée jusqu'à l'ébullition et filtrée par de nombreuses couches de gaze. La salive contient de la ribonucléase (BRACHET 1942). Ce ferment se distingue par une grande thermostabilité. Les coupes ont été traitées de cette façon pendant 3 heures dans le thermostat à 40° C. A ce sujet se pose une question préalable: les substances qui perdent par le traitement à la salive leur affinité pour le bleu de toluidine sont-elles réellement de nature ribonucléique? Bien que la spécificité d'action de la salive soit un peu douteuse, il semble qu'on puisse y répondre sans trop d'hésitation par l'affirmative. En effet, la localisation et

¹ Arch. Biol. 53.

² *Embryologie chimique*, Paris, Masson.

³ Symposia of the Soc. f. exp. Biol. 1.

l'évolution des corps mis en évidence par notre procédé et la méthode plus précise de Brachet correspondent dans leurs grandes lignes.

Résultats obtenus. — Dans les blastodermes jeunes jusqu'aux stades qui précèdent immédiatement la formation de la ligne primitive, ce ne sont que les noyaux qui fixent le bleu de toluidine. Ce stade du développement atteint, la basophilie cytoplasmique commence à se manifester avec une inégale intensité dans les différentes régions du blastoderme. Au cours du développement ultérieur la colorabilité générale de l'embryon augmente progressivement et même d'une façon très marquée au moment de la formation des premiers protosomites. Dès que ceux-ci se sont constitués les coupes même traitées par la salive, se colorent nettement, bien que beaucoup moins que les coupes témoins, tandis que celles d'embryons plus jeunes ne manifestent aucune affinité pour le bleu de toluidine. Il est à rappeler que la salive ne contient que relativement peu de ribonucléase et que dans nos cas la durée de l'action de ce ferment a été assez courte.

Dans un blastoderme non incubé le cytoplasme de toutes les cellules est complètement dépourvu de substances colorables; dans les noyaux, seuls les nucléoles et quelques grains adhérents à la membrane nucléaire fixent un peu de notre colorant. Ce fait mérite d'être souligné, étant donné que chez les Batraciens aussi bien que chez les Mammifères examinés récemment de ce point de vue par l'un de nous ¹ le cytoplasme ovulaire et celui des blastomères se teinte déjà plus ou moins vivement.

Les blastodermes incubés pendant 4 heures et demie se colorent un peu plus intensément avec prédominance nette dans leurs régions médianes et postérieures. A ce niveau, non seulement les nucléoles apparaissent plus foncés que dans le cas précédent, mais les cellules du feuillet superficiel sont encadrées çà et là par un mince film cortical bleuâtre ou bien à l'intérieur les parois d'enclaves cellulaires fixent un peu de colorant. La coloration de l'entoblaste en formation est à peine perceptible, en effet ses cellules sont plus grandes et par conséquent les noyaux plus clairsemés, d'autre part le cytoplasme y demeure complètement incolore.

Les blastodermes pourvus de la ligne primitive jeune (l'aire transparente étant encore ronde) se colorent beaucoup plus vivement avec prédominance manifeste dans le feuillet superficiel et dans le

¹ J. GALLERA, C. R. Soc. Biol. 140, 1946.

matériel de la ligne primitive. Celle-ci est la plus fortement colorée, ses cellules, surtout dans la partie infra-nucléaire, sont pleines de granulations fixant avidement le bleu de toluidine. La colorabilité de cellules en voie d'invagination diminue à mesure qu'elles s'éloignent de la ligne médiane. Dans le mésoblaste en formation on distingue donc deux gradients : l'un dorso-ventral et l'autre médio-latéral. Cette diminution de la teneur en substances basophiles au cours de l'invagination est nettement prononcée dans notre matériel et se maintient jusqu'aux débuts de la neurulation. Autant que nous le savons, ce fait intéressant n'a pas été observé chez les Oiseaux

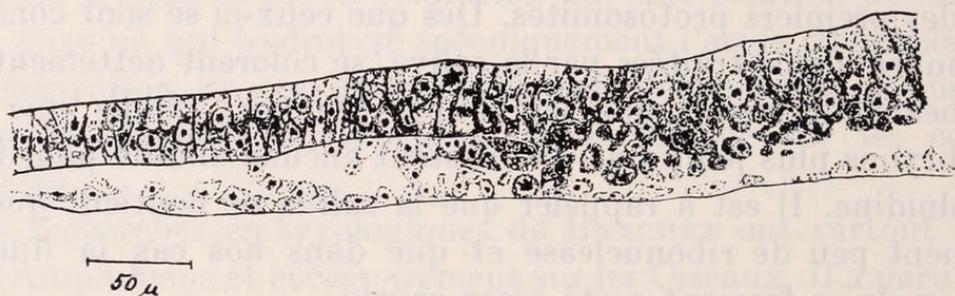


FIG. 1.

Coupe sagittale d'une jeune ligne primitive au niveau du nœud d'Hensen. Les substances colorées au bleu de toluidine indiquées par un pointillé.

par BRACHET. Sur les coupes longitudinales le mésoblaste antérieur précoce attire l'attention par sa coloration particulièrement faible (du côté gauche de la fig. 1). Assez intense dans la région centrale du blastoderme la basophilie de l'ectoblaste décroît rapidement vers la périphérie pour augmenter de nouveau sensiblement à quelque distance du bord d'enveloppement, celui-ci se présente sous l'aspect d'une lisière mince et à peine teintée par le bleu de toluidine (fig. 2). Seuls les noyaux prennent le colorant ; nous reviendrons ultérieurement sur la portée de ce petit détail. Dans l'ectoblaste épaissi de l'écusson embryonnaire, la coloration du cytoplasme est localisée à de fines granulations limitant les cellules, la répartition des substances basophiles est donc ici à la fois corticale et nucléaire. La coloration de l'entoblaste, toujours faible, demeure inchangée.

Dès que le prolongement céphalique apparaît, il se teinte intensément sur toute sa longueur. Mais c'est toujours la ligne primitive qui fixe notre colorant avec l'avidité la plus marquée spécialement au niveau de nœud du Hensen. La plaque neurale présumptive, encore vaguement limitée, se teinte, surtout à sa base, plus vivement que l'écusson embryonnaire des stades précédents.

Au cours du développement ultérieur la répartition des substances basophiles se modifie brusquement. La plaque médullaire se teinte de plus en plus vivement, présentant un maximum dans le fond même de la gouttière neurale. La coloration de l'ectoblaste extra-neural devient presque imperceptible. Le bord d'enveloppement maintient néanmoins sa forte colorabilité. La basophilie du chordo-mésoblaste augmente d'une manière remarquable, il se colore maintenant pour le moins aussi vivement que le neurectoblaste. Le gradient médio-latéral, très apparent aux stades précédents, disparaît complètement. La couche mésoblastique se teinte très vivement sur toute son étendue et tout spécialement le long de son bord postérieur où les îlots sanguins se constitueront bientôt. La chorde aplatie en avant et soudée à l'entoblaste se prolonge par la plaque préchordale, celle-ci, comme d'ailleurs toute la chorde, se colore très vivement. L'endoblaste, reste toujours le moins coloré, bien que le cytoplasme commence à y manifester une certaine affinité pour le bleu de toluidine.

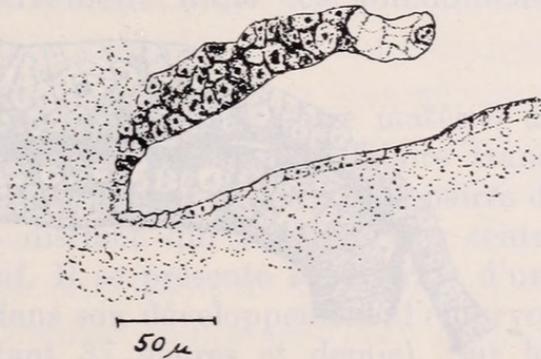


FIG. 2.

Coupe du bord d'enveloppement. La courbure de la coupe est due à l'action de fixateur.

Dès que les premiers somites apparaissent, ils prennent avidement le bleu de toluidine, surtout dans leur partie limitant la cavité centrale. Les îlots sanguins déjà ébauchés à ce stade du développement se distinguent par leur colorabilité extrême. Au stade suivant (embryons pourvus de 10 à 14 paires de somites) les différences locales dans la colorabilité du germe s'accroissent de plus en plus. La chorde, tout spécialement son bout antérieur, et le mésoblaste préchordal se distinguent par une affinité extrême au colorant. Ce fait mérite d'être souligné en raison du rôle indubitable de ces structures embryonnaires dans l'induction du cerveau antérieur et des grands organes des sens. L'ébauche du myoépicaudium révèle de même une grande affinité tinctoriale.

Le bourgeon tronco-caudal à peine ébauché se teinte fort intensément et se continue dans la couche mésoblastique non moins fortement colorée. L'intestin céphalique devient assez colorable, son bout antérieur (qui

participera plus tard à la formation de la membrane pharyngienne et de la poche de Seessel) prend le colorant le plus avidement. Vers l'arrière de l'intestin l'entoblaste apparaît très clair. L'épiblaste céphalique, à l'exception des placodes auditives qui se distinguent par leur forte basophilie (qui augmentera encore au cours du développement ultérieur) est très peu colorable. A des stades encore plus avancé (embryons pourvus de 18 à 20 somites) la basophilie du corps embryonnaire augmente progressivement. Le système nerveux¹, les placodes auditives et cristalliniennes, les somites, le myoépicaordium et la chorde sont spécialement colorables. La colorabilité de l'intestin céphalique demeure dans ses grandes lignes inchangée; un détail pourtant mérite d'être noté: les deux coins latéraux qui vont prendre part bientôt à la formation de l'appareil branchial se distinguent par leur grande affinité tinctoriale.

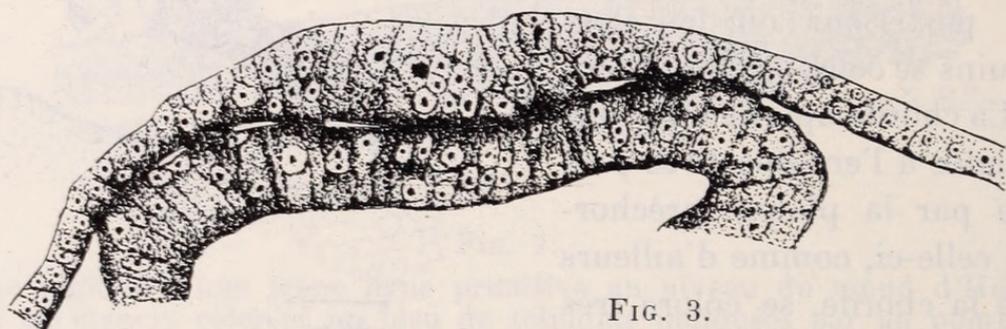


FIG. 3.

Coupe d'une ébauche oculaire. Placode cristallinienne à peine marquée.

50 μ

L'ectoblaste du stomodaeum, assez pâle aux stades précédents, se teinte dès à présent très fortement. Les annexes foetales sont à peine teintées par notre colorant, même les bords épaissis de l'amnios qui fixent si avidement le rouge neutre dans les blastodermes colorés *in vivo* (STOCKENBERG² 1937) ne se colorent qu'à peine plus intensément.

La formation du cristallin mérite un examen approfondi. Sur la figure 3 nous le voyons tout au début de son développement. La jeune placode cristallinienne, pas plus colorée que le reste de l'épiblaste céphalique, est remplie de fines granulations bleuâtres, elles sont clairsemées dans sa portion supérieure et fortement condensées à sa base. La paroi de la vésicule optique est fortement colorée et la face qui regarde le cristallin apparaît encore plus foncée. *C'est donc à l'interface entre ces deux formations que la coloration est la plus marquée.* Plus tard, la placode cristallinienne prend le bleu

¹ La crête neurale se distingue toujours par sa plus faible affinité pour le bleu de toluidine.

² Roux' Archiv, 135.

de toluidine de plus en plus avidement en tranchant nettement en plus foncé sur le reste de l'épiblaste. Notons encore que le gradient dans la répartition des granules colorables, très apparent au début de la formation du cristallin, disparaît petit à petit pendant son développement ultérieur. Il est à peine besoin de souligner que nous avons observé la même succession de faits en examinant la formation des fossettes auditives et *mutatis mutandis* du système nerveux, bien que dans ce dernier cas le phénomène soit plus compliqué vu que la colorabilité de l'écusson embryonnaire est déjà assez grande même avant l'apparition de l'inducteur. Il est évident que ces observations cadrent très bien avec la conception de BRACHET que les ribonucléoprotéides interviennent effectivement dans les phénomènes d'induction.

Par un heureux hasard nous avons trouvé dans notre matériel un monstre double d'un type particulièrement intéressant. L'aire transparente a formé à gauche de l'embryon principal (pourvu de 4 paires de somites) un diverticule profond et distinct qui renferme un centre embryonnaire secondaire mais abortif. Il se présente sous forme d'une ligne primitive anormale et arrêtée dans son développement (l'embryon en question avait été incubé pendant 37 heures et demie). Sur les coupes, la partie postérieure, très rétrécie de cette ligne est creusée d'une gouttière anormalement profonde, sa partie antérieure, trop large, a un aspect plus typique. En avant de la ligne primitive, nous trouvons à la place du prolongement céphalique une agglomération lâche de cellules d'aspect mésenchymateux. La distribution des substances basophiles est manifestement bouleversée. Les gradients de colorabilité dorso-ventral et médio-latéral, si nettement prononcés dans tous les autres cas, apparaissent complètement effacés. La coloration de l'ectoblaste en avant du bout antérieur de la ligne primitive est à peine perceptible, au contraire quelques cellules éparses dans l'agglomération mésoblastique mentionnée ci-dessus fixent le colorant avec une avidité inusitée. Il est presque superflu d'ajouter que la coloration de l'embryon principal est tout à fait normale.

Discussion des résultats. — D'après CASPERSSON, le noyau constitue le centre cellulaire de la synthèse protéique. Celle-ci serait mise en branle par la formation des ribonucléoprotéides; ce dernier phénomène serait à son tour provoqué par la diffusion des histones du nucléole vers la membrane nucléaire. Nos observations semblent bien correspondre à cette hypothèse. En effet, les modifications progressives de la colorabilité d'une cellule neurale présumptive se présentent comme suit: au début, le nucléole seul (et éventuellement

quelques grains appliqués sur la membrane nucléaire) fixe notre colorant; un peu plus tard une auréole bleuâtre apparaît autour du noyau et de même la couche corticale de la cellule commence à se colorer légèrement. Plus tard encore des granulations bleues apparaissent dans la partie infra-nucléaire de la cellule, elles deviennent de plus en plus nombreuses et envahissent progressivement tout le contenu cellulaire.

Le fait que le bord d'enveloppement du blastoderme se colore de façon si marquée mérite quelque attention. Au cours du développement le blastodisque s'étale fortement en envahissant rapidement la surface du jaune, son bord constitue à coup sûr une zone de croissance rapide et d'activité mitotique intense. Ainsi se trouve expliquée sa forte colorabilité. Néanmoins, les cellules situées au bord extrême se teintent à peine. Or, il est fort probable que ces cellules pâles périphériques ne se multiplient pas mais s'étalent seulement et s'aplatissent de plus en plus à mesure que le blastoderme enveloppe le vitellus. En effet, comme l'a fait remarquer M. DUVAL, on peut distinguer dans le bord d'enveloppement deux zones, l'une, intérieure, beaucoup plus large et épaisse, l'autre, extérieure, composée d'une seule couche de cellules extrêmement aplaties.

Il convient cependant de remarquer qu'en certains cas la pauvreté en substances basophiles n'empêche point la croissance même la plus rapide, pourvu qu'elle ne soit pas accompagnée de différenciations histogénétiques plus avancées ni d'élaboration de substances protéiques complexes. Nous rappellerons ici l'extrême pauvreté en substances basophiles de l'amnios chez le Poulet et du cône ectoplacentaire chez la Souris.

Résumé. — Au début du développement embryonnaire le blastodisque de la Poule est relativement pauvre en substances basophiles. Elles sont synthétisées intensément au cours du développement ultérieur et s'accumulent comme chez les Amphibiens, Poissons et Mammifères dans les parties du germe où la morphogénèse est des plus active (ligne primitive, système nerveux, placodes, chorde, somites, cœur, îlots sanguins, etc.). L'intervention d'acide ribonucléique ou éventuellement de ses dérivés dans les phénomènes d'induction embryonnaire paraît très probable. Le rôle joué par ces substances dans la croissance embryonnaire a été discuté.



Gallera, Jerzy and Oprecht, E. 1948. "Sur la distribution des substances basophiles dans le blastoderme de la Poule." *Revue suisse de zoologie* 55, 243–250. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.117880>.

View This Item Online: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/148889>

DOI: <https://doi.org/10.5962/bhl.part.117880>

Permalink: <https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/117880>

Holding Institution

American Museum of Natural History Library

Sponsored by

BHL-SIL-FEDLINK

Copyright & Reuse

Copyright Status: In copyright. Digitized with the permission of the rights holder.

Rights Holder: Muséum d'histoire naturelle - Ville de Genève

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