Conflit de potentialités morphogènes et duplicature¹

par

Tahéréh M. Z. RAHMANI

Avec 60 figures dans le texte

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION	590
CHAPITRE PREMIER:	
<i>Matériel et technique</i>	593
<i>Etude morphologique des régénérats</i>	594
<i>Détermination de l'asymétrie des régénérats</i>	595
CHAPITRE II:	
Série 1: <i>Rotation de 180° du territoire de la patte postérieure</i> <i>(zone A)</i>	599
Résultats	600
Conclusions	603
CHAPITRE III:	
Série 2: <i>Retournement de 180° de la peau seule dans la zone A</i> <i>de territoire de patte postérieure autour de l'axe proximo-</i> <i>distal du membre</i>	603
Résultats	603
Pattes simples normales	604
Pattes simples de latéralité inverse	604
Pattes duplicaturées et formations multiples	606
Conclusions	630
Expériences témoins	631

¹ Travail exécuté et publié grâce à une subvention de la « Donation G. et A. Claraz, instituta et curata Johannis Schinz professoris auspiciis ».

CHAPITRE IV:

Série 3: <i>Rotation de 180° des parties profondes, sous-cutanées, de la zone A sans rotation de la peau</i>	632
I. Opération en deux temps: <i>rotation de 180° du territoire de la zone A, puis décollement et remise en position normale de la peau</i>	632
Résultats et description de certains cas	633
II. Opération en un seul temps: <i>rotation des tissus profonds de la zone A à travers la peau fendue et restée en place</i>	655
Résultats et description de certains cas	655
Conclusions	671
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS	671
AUTEURS CITÉS	674

INTRODUCTION

Les recherches, aujourd'hui classiques, de GUYÉNOT et ses collaborateurs ont apporté un moyen précieux pour explorer les potentialités morphogènes d'un territoire chez un animal capable de régénération, à savoir la déviation d'un tronc nerveux. Si un gros nerf, tel que le nerf brachial ou le nerf sciatique, est dévié, de façon à aboutir en un point de la surface situé pas trop loin du lieu d'implantation du membre normal, il provoque là où il a été dévié, puis sectionné, la production d'un membre sur-numéraire. Le fait a été fortuitement découvert par LOCATELLI (1923 à 1926), mais sa véritable signification a été précisée par GUYÉNOT et SCHOTTÉ en 1926: le nerf agit simplement comme un excitant banal et la réponse dépend du territoire qui se trouve ainsi stimulé.

C'est en utilisant ce procédé d'investigation que GUYÉNOT, DINICHERT-FAVARGER et GALLAND (1948) ont montré que le territoire de la patte antérieure du triton comportait quatre régions dont deux sont particulièrement importantes. Si la déviation du nerf est faite dans le membre antérieur droit (par exemple à la surface du bras) ou dans la zone qui en entoure immédiatement le point d'insertion, la réponse est la production d'une patte simple normale, conforme à la latéralité (d'asymétrie droite du

côté droit) et dont les axes sont normalement orientés. En position de repos, le membre est dirigé vers l'arrière, le bord cubital (doigt IV) est dorsal, le bord radial (doigt I) et le pli du coude sont ventraux. La face palmaire ou de flexion des doigts est tournée contre le flanc; la face dorsale ou d'extension est tournée en dehors. C'est là la réponse de la partie du territoire que les auteurs ont désignée sous le nom d'orthotopique ou zone A.

Si l'on fait subir à l'ensemble de cette zone une rotation de 180° , les deux axes antéro-postérieur (a-p) et dorso-ventral (d-v) se trouvent inversés; il en résulte que la patte régénérée sur la déviation est dirigée en avant et non plus en arrière; le bord radial (doigt I) et le pli du coude sont dorsaux, tandis que le bord cubital (doigt IV) est devenu ventral. Le régénérat est une patte gauche invertie. Dans tous les cas, la zone A engendre une patte simple.

Il n'en est plus de même si le tronc nerveux dévié affleure à une certaine distance du lieu d'émergence du membre normal. La réponse du territoire de la patte est alors une patte duplicaturée. Le fait a déjà été constaté par LOCATELLI, étudié par BOVET (1930), mais n'avait pas été rattaché à une zone définie du territoire patte. C'est à cette zone qui commence à quelques millimètres du membre et qui n'atteint pas tout à fait le territoire de la crête que l'on a donné le nom de zone C ou hétérotopique.

L'analyse des duplicatures obtenues et des formations multiples qui les compliquent souvent est difficile. Les formations doubles ne suivent pas toujours la loi de BATESON.

Dans les cas simples et les plus lisibles, il semble que le composant primaire soit toujours d'asymétrie contraire au côté, soit une patte gauche à droite et réciproquement. Le composant secondaire est, en principe, une patte réverse qui est l'image en miroir de la patte primaire; les deux constituants se touchent par le côté cubital ou par le côté radial, leur face palmaire se faisant vis-à-vis.

Une des principales difficultés d'interprétation est l'avortement précoce de l'un des composants. Si la régénération comporte une patte primaire normale A^I et une patte secondaire réverse A^{II} , chacune de ces pattes peut à nouveau se duplicaturer, ce qui donnera le groupe A^I normal, A^I réverse, A^{II} réverse, A^{II} normal

et ainsi de suite. Si la patte primaire A^I avorte, la patte en miroir $A^{I'}$ pourra donner une patte $A^{I''}$, son image en miroir, semblable à une patte primaire. Devant les difficultés d'interprétation, il vaut mieux se limiter dans bien des cas à une simple description.

D'ailleurs, le sujet que j'ai cherché à étudier est moins la duplication et ses lois que certaines de ses causes possibles. Pourquoi la zone C engendre-t-elle des formations doubles ou multiples alors que la zone A ne produit que des pattes simples ? GUYÉNOT suppose qu'il se produit dans la zone C un conflit entre deux centres d'orientation ou entre deux sortes de molécules polarisées. Il ne s'agit pas d'une théorie de la duplication, mais d'une suggestion. Serait-il possible par exemple, en créant un conflit entre deux parties d'un territoire différemment orientées, de produire des formations duplicaturées ?

Le problème est abordable depuis que A. DROIN (1959) a apporté la preuve que le derme de la peau renferme les mêmes potentialités morphogènes que le reste du territoire de la patte. En particulier, en remplaçant la peau du bras (zone A) par de la peau de la zone C, l'auteur a obtenu six pattes duplicaturées, dont l'origine ne peut être recherchée que dans les propriétés intrinsèques de la peau greffée.

DROIN, après avoir constaté que le retournement de 180° de la zone A engendre, comme l'avait vu GUYÉNOT, une patte simple mais d'asymétrie inverse et à axe dorso-ventral inversi, eut l'idée de retourner la peau seule de 180° . Le reste du territoire doit tendre à induire une patte normale, tandis que la peau doit tendre à faire naître une patte inversée. Or, dans neuf cas, il y eut production de pattes simples normales, conformes à l'orientation des parties internes; dans douze cas, les pattes furent simples mais d'asymétrie inverse, conformément à l'action exercée par la peau retournée. Enfin, dans deux cas, il y eut des pattes duplicaturées semblant résulter du conflit entre les facteurs liés aux parties internes et ceux présents dans la peau retournée.

C'est ce dernier résultat que j'ai cherché à vérifier et à étendre en m'adressant au membre postérieur du triton.

Je remercie vivement mon maître, M. le professeur Guyénot. Il a eu l'amabilité de m'accueillir dans son laboratoire, de me suggérer les idées, de suivre les progrès de mes recherches et de contribuer au bon achèvement de cet exposé. Il n'a cessé de

m'encourager et de me fournir de précieux conseils tout au long de ce travail. Ses grandes connaissances scientifiques, sa largeur de vues et ses idées précises m'ont été d'un grand secours, chaque fois que mon jeune esprit d'expérimentateur s'étonnait et se troublait devant les secrets de la science.

Je suis très heureuse et très fière d'avoir connu la glorieuse période de son activité scientifique et d'avoir été sa dernière élève.

Qu'il veuille bien trouver ici l'expression de ma profonde gratitude, de mon sincère respect et de toute mon admiration, ainsi que de mon fidèle attachement.

Je tiens à remercier également mes collègues de l'Institut de Zoologie, Dr V. Kiortsis, chef des travaux, et Dr A. Droin, première assistante, pour l'aide et les encouragements qu'ils m'ont prodigués.

CHAPITRE PREMIER

MATÉRIEL ET TECHNIQUE.

Les animaux qui ont servi à ces expériences sont des Tritons (*Triturus Cristatus* Laur), adultes, venant d'Italie ou de la mare de Monthoux en France. Lors de l'opération, leur taille, du museau au cloaque, atteignait de 7 à 9 cm. Ils ont été conservés d'abord dans des aquariums, à l'eau courante, et après l'opération, dans des cristallisoirs, par groupes de quatre ou cinq et à la température du laboratoire. L'eau des récipients a été changée et tempérée tous les deux jours. Ils ont été nourris une ou deux fois par semaine avec de petits morceaux de rate de bœuf.

L'opération a porté généralement sur les pattes postérieures des tritons mâles.

Après un passage dans l'eau stérile, l'animal est anesthésié dans une solution aqueuse à 1/1000 de métacaïne (MS 222), produit qui nous a été gracieusement fourni par la Maison Sandoz S.A., Bâle. Les tritons supportent très bien les séjours prolongés (jusqu'à quatre heures) dans cet anesthésique et l'anesthésie peut également être répétée de nombreuses fois sans aucun dommage. Normalement, un délai d'une heure suffit pour endormir l'animal pendant une heure à une heure et demie. Un séjour plus long

n'augmente que peu la durée de l'anesthésie. La mort sous anesthésie ne se produit pratiquement jamais.

Une fois endormi, l'animal est posé sur la table d'opération en liège, munie d'un coussin de coton et de gaze humecté à l'eau stérile. Deux bandelettes, fixées sur la table à l'aide de punaises, maintiennent le triton dans la position voulue. Un champ opératoire couvre le tout, ne laissant exposé que l'endroit où porte l'intervention. Toute la manipulation se fait sous une loupe binoculaire Leitz, grossissant dix fois. Le matériel est stérilisé auparavant à l'autoclave; les instruments fins (ciseaux à iridectomie, pinces d'horloger, petits scalpels, etc.) sont passés dans un bain d'alcool à 70°. Les greffons de peau sont conservés dans la gaze humidifiée par la solution physiologique de Ringer, avant d'être transportés dans leur nouvelle position. Les points de suture sont faits avec du fil de nylon n° 9/0 ou 10/0. Les détails des opérations seront décrits avec chaque série.

Avec les soins d'asepsie la mortalité post-opératoire et l'infection de la plaie ont été très peu fréquentes.

Les opérés sont gardés dans des sacs de toile stérilisés dont le fond est couvert de coton hydrophile qui sera arrosé tous les deux jours, afin de maintenir l'humidité indispensable à la vie de l'animal. Ils y séjournent de dix à quinze jours. Après quoi, on enlève les points de suture sous anesthésie et on remet les animaux dans l'eau.

Les observations fréquentes et les dessins faits régulièrement à la chambre claire permettent de suivre les progrès de la régénération. Celle-ci une fois achevée, les régénérats sont dessinés une dernière fois et photographiés, pour être ensuite fixés finalement dans le formol 4%.

ETUDE MORPHOLOGIQUE DES RÉGÉNÉRATS.

Une étude approfondie du squelette est indispensable pour déterminer la nature et l'asymétrie du régénérat. Il m'a été possible de faire cette étude grâce à l'ancienne méthode de SPALTEHOLZ modifiée et mise au point par J.-L. PERROT, employée par JUGE (1940).

Les pièces fixées au formol sont lavées toute une nuit à l'eau courante. Après quoi, elles restent vingt-quatre heures dans

l'alcool à 70°. On résèque alors la peau, et les muscles dans la mesure du possible. Un séjour d'une heure dans le vert de méthyle acétique colore les pièces en vert; l'excès de colorant est ensuite supprimé par plusieurs bains successifs d'alcool à 70°. Elles y séjournent encore deux heures, puis sont mises deux heures dans l'alcool à 95° et autant dans l'alcool à 100°, pour être enfin traitées par l'alizarine pendant vingt et une heures environ. On les place ensuite dans l'alcool à 100° pendant deux heures. Un séjour d'une demi-heure dans le toluol rend les pièces transparentes. Elles seront finalement conservées dans le salicylate de méthyle. Avec cette méthode, les os apparaissent en rouge et les cartilages en vert. Le squelette pourra ainsi être dessiné à la chambre claire en détail. Sur les dessins de squelettes reproduits dans ce travail, les os sont en blanc, les cartilages en pointillé. Les os qui se trouvent au-dessous du plan normal sont rendus visibles à l'aide de pointillés serrés et les contours des os se trouvant au-dessus du plan normal sont dessinés en trait épais. Les parties cachées dans les dessins des membres sont représentées par des lignes discontinues. Le pointillage des extrémités des doigts indique leur pigmentation jaune, qui est plus forte du côté de la face plantaire. Ce pointillage n'est reproduit que dans les cas où cette face se trouvait du côté de l'observateur.

Il convient de donner ici un bref aperçu du squelette normal de la patte postérieure (fig. 1), qui est le suivant:

- a) Stylopode: fémur;
- b) Zeugopode: tibia et péroné;
- c) Autopode:
 - 1) Tarse à 8 pièces: tibial, intermédiaire, péronéal, central, tarsiens I, II (soudés), III, IV et V,
 - 2) Métatarse: 5 métatarsiens,
 - 3) 5 doigts; I, II et V qui ont 2 phalanges, III et IV avec 3 phalanges.

DÉTERMINATION DE L'ASYMÉTRIE DES RÉGÉNÉRATS.

Les relations d'asymétrie, la détermination des axes antéro-postérieur, dorso-ventral et proximo-distal ont fait l'objet de

nombreuses études, effectuées surtout par la transplantation chez l'embryon des ébauches présomptives de pattes. Ainsi HARRISON, SWETT, NICHOLAS, GRÄPER, BRANDT, entre autres, ont pu démontrer qu'à un certain stade l'axe antéro-postérieur est irréversiblement fixé, que l'axe dorso-ventral peut encore être inversé. La patte se développe, à ce point de vue, conformément à son lieu d'implantation et non à sa position originelle.

FIG. 1.

Squelette normal de la patte postérieure droite.

F = fémur; T = tibia; P = péroné; t = os tibial; p = os péronéal; i = os intermédiaire; c = os central; ta (1 + 2), 3, etc. = os tarsiens. La flèche indique le pli du genou.

Chez le triton adulte, les deux axes sont entièrement et définitivement déterminés. Une fois ce principe établi, il est possible de prévoir qu'en faisant subir à un territoire de la patte une rotation de 180° , le régénérat poussera d'après sa propre origine et non selon la position secondaire qui lui a été imposée. Ceci a été prouvé sur la patte antérieure par GUYÉNOT et ses collaborateurs (1948). GUYÉNOT a ainsi défini quatre types différents que peut présenter une patte antérieure. J'adopterai ici exactement les mêmes types pour les pattes postérieures, sur lesquelles ont porté toutes mes expériences exposées dans ce travail et qui sont les suivantes, pour le côté droit.

I. *Patte droite normale* (fig. 2, A).

Le bourgeon, au moment de sa croissance pointe en arrière. Quand la patte est rabattue contre le corps, en position de repos, elle est dirigée le pied en arrière, le bord péronéal (doigt V) dorsal, le bord tibial (doigt I) et le pli du genou ventraux. La face plan-

taire ou de flexion des doigts est tournée contre la queue; la face dorsale ou d'extension est tournée en dehors.

II. *Patte gauche normale* (fig. 2, B).

Le bourgeon en croissance pointe en avant en position de repos, la patte est dirigée vers la tête, la face plantaire contre

FIG. 2.

Schémas représentant, pour le côté droit du corps, les quatre types fondamentaux de pattes.

A = patte droite normale; B = patte gauche normale; C = patte droite invertie; D = patte gauche invertie.

le flanc, la face d'extension tournée vers l'extérieur. Le bord péronéal est dorsal; le bord tibial et le pli de flexion du genou sont ventraux. Cette patte correspond à une inversion de l'axe antéro-postérieur avec conformité de l'axe dorso-ventral. C'est ce que donnerait une transplantation hétéropleurale de la patte gauche sur le côté droit en position dorso-dorsale (d-d).

III. *Patte droite invertie* (fig. 2, C).

La patte est dirigée en arrière, la face plantaire contre la queue, la face dorsale externe. Le bord tibial (doigt I), avec le

pli de flexion du genou, est maintenant dorsal et le bord péronéal (doigt V) ventral. Cette patte correspond à une inversion de l'axe dorso-ventral avec conformité de l'axe antéro-postérieur. C'est ce que donnerait une implantation hétéropleurale de la patte gauche sur le côté droit en position dorso-ventrale (d-v).

IV. *Patte gauche invertie* (fig. 2, D).

La patte est dirigée vers l'avant, la face plantaire tournée vers le flanc, la face d'extension vers l'extérieur. Le bord tibial, avec le pli de flexion du genou, est dorsal; le bord péronéal est ventral. Cette patte correspond à ce que donnerait une inversion de l'axe antéro-postérieur et de l'axe dorso-ventral. C'est le type que l'on obtient comme régénérat axial après retournement de 180° du territoire de la patte droite.

A ces quatre types primaires peuvent correspondre quatre formations réverses qui ont comme caractère commun d'avoir la face plantaire tournée en dehors et qu'on rencontre comme formations secondaires dans les duplicatures.

La patte gauche réverse est l'image en miroir d'une patte droite normale, la patte droite réverse l'image d'une patte gauche normale; deux pattes réverses inverties sont, la gauche l'image d'une droite invertie, la droite l'image d'une gauche invertie.

Dans les expériences qui seront décrites par la suite, on a souvent à faire avec des formations plus ou moins compliquées et multiples, mais partout le composant primaire se trouve parmi les quatre types indiqués ci-dessus. Toutefois, les multiples faits secondaires: la torsion, la fusion totale ou partielle des composants, l'inversion de l'orientation d'un composant à cause d'un autre qui lui fait obstacle, ou bien l'inversion de l'orientation d'un composant qui, se fusionnant partiellement à un autre, est entraîné dans une direction opposée, le dédoublement et la fusion des pièces squelettiques, la résorption précoce de certains composants, etc., peuvent bouleverser l'asymétrie des régénérats et rendre l'interprétation difficile ou, dans certains cas, impossible.

On peut classer les différentes sortes de duplicatures en quatre types originels suivants:

- a) duplicature suivant un plan miroir dorsal; dans ce cas, les faces dorsales des deux composants se trouvent vis-à-vis et les doigts se courbent dans deux directions opposées.

b) duplication suivant un plan miroir plantaire; où les deux composants sont également l'image en miroir l'un de l'autre, mais, cette fois, ce sont les deux faces plantaires qui se regardent.

Dans ces deux cas, les deux composants s'éloignent et se rapprochent successivement lors de la natation.

c) duplication tibiale, dont la duplication se fait selon un plan miroir tibial, les deux composants se trouvant juxtaposés l'un à côté de l'autre en éventail. Les deux faces plantaires sont tournées du même côté.

d) duplication péronéale. Dans ce dernier cas, c'est depuis le bord péronéal que se fait la duplication. Ici également les deux composants sont juxtaposés, et les deux faces plantaires se dirigent dans la même direction.

Le composant primaire peut se dédoubler selon différents plans à la fois, ou bien la duplication se produit une première fois et engendre un composant secondaire; ce dernier se dédouble à son tour et forme un composant tertiaire et ainsi de suite.

Il est souvent facile de distinguer la formation primaire du fait qu'elle est apparue la première et a acquis une taille plus considérable et une différenciation plus poussée. Il n'en est pas ainsi quand deux bourgeons apparaissent à la fois et croissent d'une façon synchrone.

CHAPITRE II

Série I

ROTATION DE 180° DU TERRITOIRE DE LA PATTE POSTÉRIEURE (ZONE A)

Les animaux de cette série constituent les « témoins » dans lesquels l'ensemble des tissus de la zone A, peau, muscles, sont sectionnés à courte distance de l'insertion du membre, libérés, retournés de 180° et fixés dans une nouvelle position.

L'animal anesthésié est couché sur le côté gauche. L'ouverture du champ opératoire laisse à nu la patte postérieure droite. D'un coup de ciseaux net, on sectionne la patte au ras du corps. On

extirpe ensuite la tête du fémur restant dans l'articulation. Puis on découpe un ovale de trois à quatre millimètres de diamètre dans la peau, tout autour du point d'insertion du membre. La même incision sera pratiquée dans les tissus sous-jacents aussi profondément que possible. Il faut bien avoir soin de ne pas léser le nerf accompagné des vaisseaux sanguins. Ils seront attentivement détachés des tissus qui les entourent. On libère et on enlève complètement le morceau de peau et de chair et on le retourne de 180°. Dix à quinze points de suture maintiennent le greffon dans sa nouvelle position, et on laisse passer le nerf à travers l'orifice central de la greffe. C'est par cet orifice qu'apparaît plus tard le petit bourgeon de régénération. Il arrive que la peau rapidement cicatrisée recouvre la plaie et empêche la jeune ébauche du futur régénérat de pousser. Dans un tel cas, il faut enlever la peau cicatricielle et dénuder l'orifice, parfois même à plusieurs reprises.

Après la guérison, on peut toujours distinguer la limite du greffon grâce à la peau jaune tachetée, primitivement ventrale, déplacée du côté dorsal après l'opération et entourée de la peau noire de cette région.

RÉSULTATS.

Dans cette série, dix tritons ont été opérés, qui ont tous régénéré par la suite. Les régénérats sont partout parfaitement identiques. Ceci aurait pu être prévu, puisqu'on sait que les axes sont définitivement et strictement déterminés chez les tritons adultes.

Selon ce principe, les régénérats évoluent conformément à leur asymétrie initiale, et non à la latéralité qui leur est secondairement imposée. Les deux axes a-p et d-v étant retournés de 180° font pousser une patte de latéralité inverse (inversion de l'axe a-p et invertie (inversion de l'axe d-v). On observe ainsi sur le côté droit une patte gauche invertie. C'est une patte simple, non dupliquée (fig. 3). Ces résultats ont été d'ailleurs observés par GUYÉNOT (1948) sur la patte antérieure.

Les membres régénérés étant partout semblables, je ne décrirai qu'un seul cas à titre d'exemple, celui du Triton n° 36.

Triton n° 36: Le retournement du territoire est effectué le 27 mai 1958. L'orifice du greffon est recouvert rapidement par une peau cicatricielle épaisse; après que celle-ci est enlevée le 20 juin,

on voit pointer le 11 juillet un petit bourgeon qui se dirige déjà vers l'avant. Il devient une palette qui présente l'indication de deux doigts le 25 juillet. Le 10 août, c'est une petite patte avec cinq doigts qui sera fixée le 14 décembre 1958. Elle est simple et dirige le pied vers la tête. La face plantaire est interne et touche le flanc au repos.

FIG. 3.

Figure schématique montrant deux types de pattes et leurs rapports avec les axes a-p et d-v du corps.

A = patte droite normale (d-d, a-a) sur le territoire normal; B = patte gauche invertie (d-v, a-p) sur le territoire retourné de 180°.

En activité, elle est tournée vers le ciel; c'est la face d'extension des doigts qui touche par contre le sol quand l'animal marche. L'ordre dorso-ventral de séquence des doigts, étant I, II, III, IV, V, est inversé. Le pli du genou est également dorsal. Il s'agit donc nettement d'une patte inversée et invertie, c'est-à-dire une patte gauche invertie, régénérée sur le côté droit du corps (fig. 4, a et fig. 5).

L'éclaircissement montre un squelette parfaitement normal et confirme cette interprétation. Le tibia, le pli du genou, ainsi que le doigt I sont dorsaux et le bord péronéal est ventral (fig. 4, b).

Six tritons des dix ayant servi à cette série d'expériences sur la patte postérieure droite, ont été simultanément opérés à la patte postérieure gauche pour servir à la deuxième série d'expériences, afin d'avoir de cette façon les deux sortes de résultats côte à côte et sur les mêmes individus. Les résultats obtenus pour le côté droit, d'ailleurs semblables à ceux du triton n° 36, seront exposés en même temps que les régénérats du côté gauche dans la deuxième série.

FIG. 4.

Dessin à la chambre claire du régénérat du triton 36.

a = aspect externe de la patte inversée-invertie vue du côté dorsal; b = squelette tout à fait normal, après l'éclaircissement; A = côté antérieur du corps; P = côté postérieur.

FIG. 5.

Photographie du régénérat du témoin typique n° 36 ($\times 2,15$).

Sur le territoire retourné du côté droit, on aperçoit la patte gauche invertie, dirigée vers la tête, avec la face plantaire appliquée contre le flanc. On peut encore distinguer la peau jaune tachetée du ventre, déplacée du côté dorsal après le retournement.

CONCLUSIONS.

De même que la zone A en place donne un régénérat simple et normal, cette même zone, après rotation de 180° dans son ensemble, engendre une patte également simple mais qui est d'asymétrie inverse (gauche à droite) et dont l'axe d-v est inversé. C'est la conséquence directe de l'inversion des axes a-p et d-v, consécutive à la rotation de 180° .

CHAPITRE III

Série 2

RETOURNEMENT DE 180° DE LA PEAU SEULE DANS LA ZONE A DE TERRITOIRE DE PATTE POSTÉRIEURE AUTOUR DE L'AXE PROXIMO-DISTAL DU MEMBRE

L'opération se fait de la même façon que pour la série précédente; toutefois, dans cette expérience, on ne découpe que la peau de la zone A sans toucher aux tissus sous-jacents. Le morceau de peau une fois détaché est retourné de 180° et recousu dans cette nouvelle orientation.

L'opération a porté particulièrement sur la patte postérieure gauche. Dans six cas, les tritons ont servi également pour l'opération de la patte droite dans l'expérience précédente. Un seul triton a subi la même sorte d'opération de chaque côté.

RÉSULTATS.

Les résultats obtenus dans vingt-cinq cas peuvent être classés dans les quatre catégories ci-dessous:

- a) des formations atypiques: on peut introduire dans cette catégorie une patte hypotypique à deux doigts seulement et deux bourgeons qui se sont pigmentés et ont cessé d'évoluer malgré plusieurs dénudations.
- b) des pattes simples normales non duplicaturées avec une orientation conforme à la latéralité du corps (4).

- c) des extrémités simples non duplicaturées, de latéralité inverse, et inverties en même temps (3).
- d) des formations complexes de pattes: dupli, tripli et multipliquées (15).

Pattes simples normales.

Les pattes simples conformes à la latéralité ont été obtenues dans quatre cas.

Ce sont des pattes tout à fait normales, semblables à ce que l'on obtient après une simple amputation. Elles se dirigent vers l'arrière; le premier doigt, le pli du genou, ainsi que le bord tibial sont ventraux. C'est le tissu profond seul qui doit intervenir dans la formation de ces extrémités.

Pattes simples de latéralité inverse.

Dans les trois cas classés dans cette catégorie, c'est l'influence prépondérante de la peau qui se fait sentir et prédomine sur celle du tissu profond.

Ces membres sont également simples, non duplicaturés et ressemblent aux membres qu'on observe après le retournement du territoire entier. Toutefois dans deux cas, il y a un début de duplication, mais l'un des deux composants cesse précocement de se développer. En voici la description:

Triton n° 16: Le retournement se fait le 14 mai 1958. Le 9 juin, apparaît un gros bourgeon légèrement bilobé. Le cône postérieur se pigmente prématurément et cesse d'évoluer, tandis que le cône antérieur continue à pousser, se dirigeant vers la tête, et devient le 24 juillet une palette sur laquelle commencent à pousser des doigts. La patte est complète, avec cinq doigts individualisés le 1^{er} septembre. Elle est fixée le 19 décembre 1958, après avoir acquis un développement suffisant. C'est une patte inversée et invertie. Elle se trouve un peu plus bas qu'un membre normal, presque au-dessous de la protubérance résultant de la partie postérieure non évoluée du bourgeon initial. La face de flexion des doigts s'applique contre le flanc, le bord tibial est dorsal, le bord péronéal par contre est ventral (fig. 6, a et 7 A et B).

L'étude du squelette montre tout à la base un os triangulaire portant en avant un os stylopodique unique (fémur) auquel font

FIG. 6.

Dessin à la chambre claire du régénérat n° 16.

- a = aspect externe de la face dorsale de la patte droite invertie, régénérée sur le côté gauche, après la rotation de 180° de la peau seule dans la zone A
 b = l'éclaircissement révèle, outre le squelette du régénérat, une grosse pièce basale appartenant probablement au cône postérieur non évolué du bourgeon.

FIG. 7.

Photographies du triton n° 16 ($\times 1,75$).

- A = la vue dorsale montre que la patte est dirigée vers la tête et que la face plantaire, en activité, est tournée vers le flanc et vers le haut;
 B = la vue ventrale montre le régénérat au repos.

suite deux os zeugopodiques. Le tarse n'a que cinq pièces. Le cinquième doigt porte trois phalanges; le reste est normal (fig. 6, b).

Triton n° 31: L'opération a été effectuée le 23 mai 1958 et la dénudation le 20 juin. Le 11 juillet, on remarque un petit bourgeon qui pointe en avant. C'est une palette qui présente l'indication de trois doigts, le 24 du même mois, et qui donne finalement une patte simple à cinq doigts, le 2 septembre. Ce membre est fixé le 19 décembre 1958. Il est orienté vers la tête, fixé obliquement sur le corps, et ankylosé dans cette position. Il ne semble guère fonctionnel. La face plantaire se tourne vers le haut. La face dorsale touche le sol quand l'animal marche. C'est quand même une patte droite invertie sur le côté gauche; elle a subi une torsion secondaire amenant sa face plantaire vers le dos. Si on applique par la pensée la face de flexion contre le flanc, comme elle devrait être en réalité, le doigt I et le bord tibial sont dorsaux; le pli du genou n'est pas bien distinct (fig. 8, a et fig. 9). L'éclaircissement assure l'interprétation. Les os du stylopode et du zeugopode sont normaux. La fusion de l'os tibial avec une autre pièce tarsienne (1 + 2) réduit à sept le nombre des pièces du tarse. Les doigts sont normaux (fig. 8, b).

Pattes duplicaturées et formations multiples.

Ce groupe comprend le nombre considérable de quinze cas où le tissu profond et la peau participent en même temps à la formation du bourgeon de régénération. La duplication dans ce groupe va du doublement d'un seul doigt à la formation de plusieurs composants. Un certain nombre des cas seront décrits par la suite, en commençant par les plus simples pour expliquer successivement les cas de plus en plus complexes.

Triton n° 17: L'opération est effectuée le 17 mai 1958. Le 9 juin, la peau pigmentée de la cicatrice a dû être enlevée. Par cet orifice apparaît au début de juillet un cône. Celui-ci croît et donne une palette dédoublée avec l'ébauche de quelques doigts le 10 juillet. Le nombre des doigts augmente jusqu'à atteindre six, le 24 du même mois. C'est finalement, le 1^{er} septembre, une patte duplicaturée, qui est fixée le 19 décembre 1958. Elle se dirige en arrière. La face plantaire se trouve contre le corps au repos. Les doigts se dressent et se dirigent vers le dos. Le pli du genou est ainsi dorsal.

FIG. 8.

Membre inversé-inverti régénéré sur le côté gauche du triton 31 après retournement de la peau seule.

a = aspect externe du côté de la face dorsale qui est tournée vers le sol;
b = squelette plus ou moins normal.

FIG. 9.

Photographie du triton 31 ($\times 2,2$).

Le membre est fixé obliquement sur le corps. Une torsion de 90° amène la face plantaire vers le dos. La patte est ankylosée dans cette position.

FIG. 10.

Dessin à la chambre claire de la patte duplicaturée du n° 17.

a = la vue latérale montre la face dorsale du régénérat, qui est une patte invertie. Les deux doigts supplémentaires (S et S') sont insérés sur cette face; b = l'éclaircissement du squelette révèle que ces deux doigts sont reliés par une pièce intermédiaire. Le tibia rudimentaire se trouve du côté dorsal.

FIG. 11.

Photographie du régénérat du n° 17 ($\times 2,2$).

La duplicature est partielle et consiste en deux doigts supplémentaires. Le doigt V manque au composant principal.

Ce membre possède quatre doigts et, sur la face dorsale, deux doigts supplémentaires dont un est particulièrement épais. D'après l'apparence, c'est une patte gauche invertie. C'est le seul cas, dans cette série, où la patte est invertie sans être inversée (fig. 10, a et fig. 11).

L'éclaircissement montre un fémur et un os zeugopodique (probablement le péroné) normaux; le tibia est rudimentaire et croise en partie le péroné. Le tarse n'a que cinq pièces, plus une pièce supplémentaire qui chevauche un os tarsien primaire. Sur cette pièce s'insèrent les deux doigts surnuméraires. Le doigt IV est hypophalangique. Un des deux doigts supplémentaires (le plus long) possède trois phalanges. Le métatarse de l'autre est courbé, il porte vers l'avant deux phalanges et vers l'arrière une seule. Cette dernière est soudée par son extrémité distale à la première phalange de l'autre doigt surnuméraire (fig. 10, b).

Triton n° 24: L'animal est opéré le 22 mai 1958. La surface de section étant obstruée, a été dénudée le 12 juin. Le 11 juillet, on distingue un gros bourgeon formé de deux saillies juxtaposées. Ce n'est que le cône antérieur qui continue sa croissance et devient une palette dirigée vers la tête le 24 juillet. Celle-ci se dédouble et montre l'ébauche de quelques doigts, le 1^{er} août. Le 20 du même mois, on observe sur une base commune deux pieds insérés qui se font vis-à-vis par leur face plantaire. A la base et en arrière de ce membre, on distingue un tubercule qui rappelle la partie postérieure avortée du bourgeon. Le membre est fixé pour l'étude du squelette le 19 décembre 1958. Il se dirige vers la tête. La face plantaire du premier composant est interne et en face du flanc. Le pli du genou n'est pas bien indiqué, mais l'ordre dorso-ventral de séquence des doigts étant I, II, III, IV, V montre que c'est une patte inversée-invertie. La duplication se fait à partir de l'autopode et selon un plan miroir plantaire. Cette extrémité est insérée obliquement sur le corps et, étant ankylosée dans cette position, n'a que peu d'activité (fig. 12, a et b, et fig. 13).

Après éclaircissement, du côté de la face plantaire du premier composant, on voit un gros fémur avec, à sa base, une petite branche latérale à laquelle correspond le petit tubercule basal. Le zeugopode comprend deux os dont le tibia est quelque peu large. Le tarse du premier composant possède six pièces. Deux pièces tarsiennes supplémentaires appartiennent au composant secondaire. Les doigts du premier composant sont parfaits. Ceux du deuxième, insérés sur la face plantaire du premier, sont au nombre de quatre. Ils sont probablement la duplication des quatre premiers doigts du composant primaire. Le doigt I' est dédoublé partiellement. Le reste est normal (fig. 12, c).

pendant ce temps et engendre plusieurs doigts. Le 19 août, sur cette palette, on note huit doigts. Il est bien difficile de délimiter les composants. Le composant postérieur se soulève par la suite et forme avec le premier un angle de 90° environ. De nouveaux doigts continuent à apparaître. Finalement, une patte partielle-

FIG. 13.

Photographie de la patte duplicaturée du cas 24 ($\times 2,2$).

Celle-ci est dirigée vers la tête; les deux composants étant l'image en miroir l'un de l'autre se font vis-à-vis par la face plantaire.

ment triplicaturée est différenciée. Elle est fixée le 19 décembre 1958. Le composant primaire est situé en bas et en avant; il se dirige vers l'arrière. Le pli du genou ventral montre que c'est un membre gauche normalement orienté. Sur le bord péronéal de ce dernier, s'insère le deuxième composant avec trois doigts. Au repos, il est replié par sa face dorsale sur celle du composant initial et dirige ainsi sa face plantaire vers le ciel. Entre les deux, on remarque un rudiment de composant tertiaire (fig. 14, a et b, et fig. 15).

L'éclaircissement révèle un gros fémur commun, portant en avant le squelette du premier et du troisième composant. Le

zeugopode et le tarse de ceux-ci contiennent en tout huit pièces difficiles à identifier et six doigts, plus deux doigts supplémentaires; celui qui est situé sur la face plantaire, à côté du premier doigt,

FIG. 14.

Dessin à la chambre claire du régénérat triplicaturé partiel du triton 4.

a = aspect externe vu dorsalement; on voit le composant secondaire rabattu par sa face d'extension sur le composant primaire; b = vue ventrale montrant la face plantaire de l'ensemble; c = squelette après éclaircissement. Le fémur est gros et unique; la duplication se manifeste au niveau du zeugopode.

est muni de deux phalanges. L'autre a une seule phalange et se trouve à l'angle formé par le troisième et le deuxième composants. Les quatre premiers doigts sont normaux. Le cinquième

a trois phalanges et il est, semble-t-il, commun au premier et au troisième composants. Le sixième doigt, long, constitue le seul doigt bien développé du troisième composant. A côté de celui-ci, une petite pièce montre le début d'un doigt non développé. Pour le composant secondaire, les deux os zeugopodiques sont entièrement soudés. Le tarse n'a que quatre pièces suivies de trois doigts munis de deux, trois et trois phalanges. Ce sont probablement les doigts I' et V' qui font défaut (fig. 14, c).

FIG. 15.

Photographie du triton 4 ($\times 1,8$).

On voit à droite une patte inversée-invertie, régénérée après le retournement de la zone A dans sa totalité. Le membre ayant été rabattu latéralement, dirige sa face plantaire, normalement interne, vers le ciel. Du côté gauche, le résultat du retournement de la peau seule est une patte tripliquée. Le composant primaire se trouve en avant.

Triton n° 22: L'animal a été opéré le 21 mai 1958. La cicatrice pigmentée est enlevée le 12 juin. Le 11 juillet, apparaît un bourgeon double dont les éléments sont superposés. Les deux saillies deviennent deux palettes réunies à la base le 24 du même mois, chacune avec l'indication de trois doigts. On note à la base et en avant du composant inférieur une petite éminence. Au cours du mois d'août, la palette inférieure engendre encore deux autres doigts. Le 2 octobre, c'est une patte duplicaturée et bien différenciée. Sur l'éminence tardivement développée, on observe

plusieurs ébauches irrégulières de doigts. Ce n'est que le 13 décembre que ces doigts commencent enfin à croître, donnant naissance à un composant tertiaire. L'animal est conservé jusqu'au 9 février 1960. C'est à ce moment que la patte est fixée pour l'étude du squelette. C'est un membre triplicaturé, très fortement pigmenté de jaune. Le composant dorsal est une patte étroite à trois doigts.

FIG. 16.

Dessin à la chambre claire de la triplicature indéterminée du n° 22.

- a = aspect externe vu latéralement et montrant les trois composants fortement pigmentés de jaune. Les faces plantaires ne sont pas distinctes.
b = squelette très anormal.

Au-dessous de celui-ci, se trouve le deuxième composant large, formant une patte palmée à cinq doigts. En avant de ce dernier six doigts de taille irrégulière, plus un doigt supplémentaire, forment le dernier composant (fig. 16, a et 17, A et B).

D'après l'aspect externe, l'asymétrie de ce membre ne peut pas être déterminée. L'éclaircissement révèle un gros fémur. Le zeugopode et l'autopode très anormaux rendent l'interprétation difficile sinon impossible (fig. 17, b). Il faut noter que dans tous les cas où la régénération s'est faite lentement et où il y a eu arrêt ou ralentissement de la croissance, les régénérats sont plus ou moins anormaux.

Triton n° 6: On effectue le retournement de la zone A en totalité du côté droit et de la peau seule de cette zone à gauche, le 7 mai 1958. Comme il arrive très souvent, la plaie se couvre de peau noire du côté gauche; cette peau a été enlevée le 6 juin. Le 1^{er} juillet, un bourgeon pointe vers la tête sur le côté droit.

FIG. 17.

Photographies du cas n° 22 ($\times 1,8$).

A = vue du côté dorsal; B = vue du côté ventral. Il est difficile de déterminer l'asymétrie et l'orientation de ce régénérat.

Du côté gauche, on note deux bourgeons superposés, réunis à la base et dirigés latéralement. Ces trois bourgeons croissent activement et donnent le 11 du même mois une palette montrant l'ébauche de trois doigts, du côté droit. A gauche, les deux palettes très semblables présentent chacune l'ébauche de deux doigts. Il y en a quatre pour la palette supérieure et cinq pour celle qui est inférieure, le 24 de ce mois. A droite, une patte simple dirigée en avant est formée. Celle-ci, comme partout ailleurs, est invertie et inversée, du type du triton 36. La palette supérieure

sur le côté gauche s'est déplacée peu à peu vers la queue et, le 19 août, se trouve presque en arrière de la palette inférieure. Pendant ce temps, un troisième composant est apparu sur le bord antérieur de cet ensemble et présente l'ébauche de quatre doigts. Le régénérat bien développé est fixé le 3 novembre 1958. Il est formé de trois composants qui se trouvent sur le même plan en éventail. La face plantaire de l'ensemble est ventrale. C'est une patte triplicaturée qui possède en tout treize doigts, plus un doigt supplémentaire, sur chacune des deux faces. Le composant primaire est vraisemblablement celui qui est situé tout en arrière. Il lui manque le doigt I ou éventuellement celui-ci est commun aux deux premiers composants. C'est nettement une patte gauche normalement dirigée vers l'arrière. Elle s'est dédoublée à partir du bord tibial pour former le deuxième composant muni de cinq doigts. Ce dernier s'est dédoublé à son tour et a engendré une duplication péronéale comme composant tertiaire qui possède quatre doigts. Les deux doigts supplémentaires sont situés presque à la limite des deux derniers composants. Une petite éminence montre un doigt rudimentaire entre les doigts I' et II' (fig. 18, a et fig. 19).

L'étude du squelette révèle un gros fémur commun. La duplication s'est produite à partir du zeugopode pour former le composant secondaire et à partir de l'autopode pour engendrer le tertiaire. L'ensemble des zeugopodes et autopodes contient trente pièces qui ne peuvent pas être déterminées. Elles se trouvent toutes plus ou moins sur le même plan. Les quatre doigts du composant primaire sont normaux. Le doigt I' commun possède une seule phalange. A côté de celui-ci, une petite pièce indique le rudiment d'un doigt supplémentaire. Les métatarses des doigts III' et IV' sont en partie soudés. Le premier doigt manque pour le composant tertiaire. Le doigt supplémentaire dorsal comprend deux pièces et le ventral une seule (fig. 18, b).

Triton n° 22: Le retournement de la peau dans la zone A de la patte postérieure gauche est fait le 21 mai 1958. Le 12 juin, on débarrasse la cicatrice de la peau pigmentée qui la recouvre et, le 11 juillet, apparaissent deux cônes superposés. Le 24 du même mois, chacun est devenu une palette. La palette dorsale montre l'ébauche de trois doigts et la ventrale, l'indication de deux. Juste en arrière du composant supérieur, une éminence indique

l'apparition d'un troisième bourgeon. Les trois composants croissent rapidement et possèdent respectivement cinq, cinq et quatre doigts, le 20 août. Le 2 septembre, c'est un membre triplicaturé. Le bour-

FIG. 18.

Dessin à la chambre claire du régénérat triplicaturé du n° 6.

a = aspect externe de la face dorsale de l'ensemble tournée vers l'observateur. Le composant primaire se situe tout en arrière. b = vue dorsale du squelette montrant que la duplication se fait à partir du zeugopode pour former le composant secondaire et au niveau de l'autopode de ce dernier pour engendrer le composant tertiaire.

geon tardif est bien développé et s'est fusionné avec le composant supérieur, tandis que la formation inférieure a conservé plus ou moins son indépendance. Pendant ce temps, est apparu un quatrième bourgeon qui avorte et se pigmente par la suite. Le membre

triplicaturé a été fixé pour l'étude du squelette le 7 mai 1959. Le composant primaire de ce régénérat est celui qui est situé vers le dos et en avant, avec la face plantaire tournée vers le sol. C'est nette-

FIG. 19.

On peut voir et comparer sur cette photographie du triton 6 ($\times 3,3$) le résultat de deux sortes d'expériences faites sur le même animal. Du côté droit, une patte inversée-invertie typique régénérée dans la zone A, retournée de 180° dans sa totalité. Du côté gauche, le membre triplicaturé, développé dans la même zone après le retournement de la peau seule. Les trois composants se trouvent sur le même plan, en éventail et sont successivement une patte gauche normale, une patte gauche invertie et à nouveau une patte gauche normale.

ment une patte gauche normalement orientée et possédant cinq doigts. Au-dessous d'elle et lui faisant vis-à-vis par sa face de flexion, se trouve le composant secondaire également muni de cinq doigts dont le premier et le deuxième sont partiellement fusionnés. La face de flexion est donc tournée vers le haut, la face

FIG. 20.

Patte triplicaturée régénérée sur le côté gauche du n° 22.

a = aspect externe vu dorsalement montrant la face d'extension des composants primaire et tertiaire et la face de flexion du composant secondaire qui se trouve sur un plan inférieur par rapport aux autres; b = vue ventrale; la masse en pointillé montre le reste d'un quatrième bourgeon non évolué; c = dessin du squelette d'après la préparation éclaircie. Pour plus de clarté, on a écarté le composant secondaire qu'on a dessiné plus en avant. Le fémur est unique mais partiellement dédoublé; le zeugopode et l'autopode du composant tertiaire sont rudimentaires; les os tarsiens du composant secondaire sont soudés en deux pièces.

dorsale touche par contre le sol. Etant donné qu'il est l'image en miroir plantaire du composant principal gauche normal, ce deuxième composant doit être une patte droite réverse, mais sa légère courbure vers l'arrière lui donne de plus l'aspect d'une patte invertie. Quant au composant tertiaire, il est également la duplicature du composant primaire, mais suivant un plan miroir péronéal et il a aussi la face plantaire du côté ventral. C'est une patte gauche invertie (fig. 20, a et b et fig. 21 A et B).

A l'éclaircissement, apparaît un fémur distalement dédoublé, dirigeant une branche vers le dos et l'autre vers le ventre. A la branche supérieure fait suite le squelette du premier et du troisième composants. Le premier possède un tibia et un péroné normaux; le tarse comprend quatre pièces de différentes tailles et formes. Les cinq doigts sont parfaits. Le zeugopode et le tarse du composant tertiaire, étant rudimentaires, ne comprennent que quatre pièces en tout. Il manque le doigt V''. La branche inférieure du fémur porte le zeugopode du deuxième composant. Les os tarsiens se sont soudés et ne sont représentés que par deux pièces rondes. Les métatarses longs du premier et du deuxième doigt sont en grande partie soudés et chacun possède une seule phalange.

Le nombre de phalanges pour le reste est respectivement de deux, deux et une (fig. 20, c).

Triton n° 19: On effectue l'opération le 19 mai 1958. L'orifice central de la greffe est dénudé le 10 juin. C'est le 24 juillet qu'on note l'apparition de deux gros bourgeons plus ou moins superposés. Le bourgeon inférieur est légèrement bilobé et se situe un peu en avant du bourgeon supérieur, mais il ne continue pas à croître et reste très longtemps à l'état d'une boule transparente, tandis que le petit cône supérieur pousse, se dédouble deux fois et possède huit doigts le 19 août. Il y en a dix le mois suivant. Le régénérat continue à se développer très lentement et se pigmente par la suite. Pendant ce temps, est apparu une éminence à la base du bourgeon stationnaire qui reste sans changement pendant plusieurs mois. Ce n'est qu'en mai de l'année suivante qu'il sort de son inertie et commence à pousser, donnant naissance à une patte minuscule à quatre doigts cachée par les autres parties du régénérat, le 12 mai. Cette patte s'allonge peu à peu et forme finalement un quatrième composant. A mesure que celui-ci évolue, l'autre bourgeon stationnaire régresse et se pigmente pour ne jamais évoluer. Le régénérat quadriplicaturé

FIG. 21.

Photographies du triton 22 ($\times 2,25$).

A = vue dorsale; B = vue ventrale. Le composant primaire se situe en haut et en avant et forme une patte gauche normale. Il s'est duplicaturé selon un plan miroir plantaire, formant ainsi le composant secondaire réverse situé ventralement, et d'après un plan miroir péronéal, engendrant le composant tertiaire qui est une patte invertie. Ce dernier se trouve sur le même plan que le composant initial et en éventail avec lui.

est enfin fixé le 30 novembre 1959. L'asymétrie de ce membre n'est pas très claire. La partie postérieure triplicaturée possède trois, trois et quatre doigts de tailles différentes. Les deux composants latéraux forment un angle avec celui du milieu. Ils peuvent se replier par leur face dorsale sur la face dorsale de ce dernier. Le composant quaternaire est plus ou moins indépendant et se trouve en avant des autres; il possède quatre petits doigts (fig. 22, a et fig. 23).

L'éclaircissement montre un squelette anormal. Il y a un os basal triangulaire, suivi d'une autre pièce irrégulière qui porte vers l'arrière le squelette des trois premiers composants et vers l'avant celui du quatrième. La structure de la formation postérieure triple est très anormale, tant par le nombre et la forme des pièces zeugopodiques et tarsiennes que par le nombre des phalanges des doigts. Les deux os zeugopodiques du quatrième composant sont partiellement soudés. Il possède un tarse composé de trois pièces et quatre doigts rudimentaires (fig. 22, b).

Triton n° 1: On effectue la rotation de 180° de la peau du côté gauche le 5 mai 1958. Le 6 juin, on remarque une éminence qui devient un bourgeon le 11 juillet. Il est large, légèrement biparti et porte de nombreuses ébauches en forme de petites saillies. La partie postérieure du bourgeon croît rapidement, se dédouble et engendre sept doigts le 19 août. De nouveaux doigts apparaissent par la suite. Ce n'est qu'au mois de septembre que la partie antérieure du bourgeon sort de son inertie, commence à se développer et se dédouble à son tour. Le régénérat constitue finalement une patte quadriplicaturée le 1^{er} décembre. Celle-ci continue de se développer pour être enfin fixée le 7 mai 1959.

Ce membre est formé de deux parties distinctes: en arrière, une patte duplicaturée bien développée et en avant, une patte en miniature double. Le composant primaire doit être la patte antérieure de la formation précoce. Il possède quatre doigts ou éventuellement un cinquième commun avec sa duplication. La face plantaire tournée vers le sol et le doigt I ventral indiquent qu'il s'agit d'une patte gauche avec une orientation normale. Le composant secondaire étant la duplication péronéale du premier, constitue une patte gauche invertie avec cinq doigts plus deux supplémentaires sur le côté dorsal. Le composant primaire de formation tardive ou bien le composant tertiaire de l'ensemble se

FIG. 22.

Dessin à la chambre claire du régénérat quadriplicaturé n° 19.

a = aspect externe du côté dorsal. La proéminence en pointillé montre le bourgeon avorté. b = son squelette très anormal et indéterminable.

dirige vers la tête; sa face plantaire est tournée vers le flanc, ses cinq doigts se trouvent en ordre inversé et en font donc une patte droite invertie, sur le côté gauche. Il forme avec sa duplication, le composant quaternaire, un angle d'environ 90° et ce dernier lui fait vis-à-vis par sa face plantaire. Il ne possède que trois doigts

(2', 3', 4') et un cinquième doigt commun. Sur la base de l'ensemble, du côté dorsal, on observe un gros doigt unique (fig. 24, a et b et 25, A et B).

L'étude du squelette montre un petit fémur elliptique portant latéralement une petite protubérance. Sur cet os, trois petites pièces cartilagineuses appartiennent au seul doigt basal. Le fémur

FIG. 23.

Photographie du cas n° 19 ($\times 1,8$).

Les deux composants latéraux de la formation postérieure forment un angle droit avec le composant situé au milieu. La formation antérieure est plus ou moins indépendante.

est suivi des pièces zeugopodiques des quatre composants. Le zeugopode commun aux deux premiers est formé de deux os partiellement soudés, portant vers l'avant le tarse du composant primaire constitué de trois pièces. Les doigts sont par contre normaux, à l'exception du quatrième qui a un nombre réduit de phalanges. Le tibia de ce régénérat porte vers l'arrière une branche latérale à laquelle fait suite l'autopode du deuxième composant formé de cinq pièces tarsiennes et cinq doigts plus deux surnuméraires sur la face dorsale. Il y a hyperphalangie du doigt II'. Les deux doigts supplémentaires possèdent chacun deux phalanges. Le zeugopode, de formation tardive, est formé d'un os unique; les autopodes sont réduits chacun à une seule pièce. Il y a hypophalangie d'un certain nombre des doigts (fig. 24, c).

FIG. 24.

Dessin à la chambre claire du membre quadriplicaturé régénéré après le retournement de la peau dans la zone A chez le triton 1.

a = vue dorsale montrant l'aspect externe de la face d'extension de la formation postérieure dans son ensemble et celui de la face plantaire de la formation antérieure; b = vue ventrale montrant que cette dernière a régénéré sur le bord tibial du composant primaire de la formation située postérieurement; c = squelette vu dorsalement sur la préparation éclaircie. La duplication se manifeste une première fois au niveau du zeugopode, ce qui engendre deux formations, une dirigée en avant et l'autre en arrière. Dans chacune la duplication intervient une deuxième fois et forme ainsi un ensemble quadriplicaturé.

FIG. 25.

Photographies du triton n° 1 ($\times 3$).

- A = vue latérale: le composant primaire se trouve en bas et en arrière. C'est une patte gauche normale qui s'est duplicaturée selon un plan miroir péronéal et a donné ainsi une patte inversée comme composant secondaire. Le composant tertiaire ou bien le composant initial de la formation antérieure, est une patte inversée-invertie. Elle s'est dédoublée suivant un plan miroir plantaire donnant un quatrième composant. Ces deux derniers composants sont soudés par le bord péronéal et forment entre eux un angle droit. B = vue ventrale du même régénérat. On distingue encore le contour de la peau retournée.

Triton n° 29: On effectue le retournement de la peau seule le 23 mai 1958. La peau pigmentée qui obstrue la surface d'amputation est enlevée le 20 juin. Le 9 juillet, on observe deux bourgeons superposés. Le 24 de ce même mois, ils sont devenus deux palettes; celle qui est située dorsalement indique l'ébauche de trois doigts. Au cours de l'évolution du régénérat, elle se déplace peu à peu et se loge finalement en arrière de l'autre. Le 10 août, elle possède cinq doigts et la palette antérieure, trois. Sur le bord antérieur et vers la face plantaire de cette dernière pointent deux petits cônes, le 2 septembre. Sur le composant primaire qui se trouve tout à fait en arrière, on compte sept doigts et quatre pour le deuxième composant. Les deux cônes en croissance montrent l'ébauche de plusieurs doigts, au cours des mois suivants. Le nombre des doigts augmente considérablement par la suite, et le 13 décembre, le régénérat a pris son aspect final, mais continue à se développer. Ayant acquis une taille considérable, il est fixé le 7 mai 1959. C'est une patte multiplicaturée sur laquelle on distingue nettement quatre composants dont chacun à son tour a pu se dédoubler ou porter des doigts en surnombre. Les trois premiers composants se trouvent presque sur le même plan, mais le manque de place fait que leurs bords chevauchent en partie. Le composant primaire est une patte gauche avec une orientation normale. Elle est située tout en arrière et porte six doigts dont le dernier est bifurqué à l'extrémité. Les deux premiers doigts, comprimés et poussés par les autres parties, se trouvent du côté de la face plantaire. Ce composant s'est dédoublé selon un plan miroir tibial, formant ainsi un composant secondaire qui est une patte gauche invertie avec cinq doigts. Ce dernier, à son tour, engendre à partir de son bord péronéal un troisième composant qui devrait constituer à nouveau une patte gauche normale, possédant sept doigts dont le dernier est bifurqué à l'extrémité. Entre ces deux derniers composants et sur la face plantaire du deuxième, on observe une quatrième formation composée de quatre doigts qui se replient vers la face de flexion du composant secondaire, comme s'il s'agissait d'une duplication plantaire. Sur la face de flexion du troisième composant et à la limite de celui-ci et du quatrième, on note encore deux petites excroissances (fig. 26, a et b et fig. 27 A et B).

FIG. 26.

Régénérat multiple du triton 29.

a = vue dorsale montrant l'aspect externe de la face d'extension de l'ensemble, à part le composant quaternaire qui est réverse et dirige sa face plantaire vers le haut; b = vue ventrale montrant que les trois premiers composants se trouvent plus ou moins sur le même plan en éventail; c = squelette après l'éclaircissement vu dorsalement: la duplication intervient seulement à partir du zeugopode et forme le composant secondaire. Ce dernier se dédouble au niveau de l'autopode pour engendrer le composant tertiaire. Le composant quaternaire n'est formé que de quatre doigts. Le tibia est issu de la soudure de deux pièces primaires.

FIG. 27.

Photographies du triton 29 ($\times 2,25$).

A = vue dorsale; B = vue ventrale. Le composant primaire bien développé est situé en arrière. C'est une patte gauche normale. Les autres composants sont successivement: une patte gauche invertie, à nouveau une patte gauche normale et un petit pied réverse caché entre les autres composants sur les photos.

L'étude du squelette montre un gros fémur, suivi de trois pièces zeugopodiques qui appartiennent aux deux premiers composants. La pièce médiane étant large est probablement issue de la fusion des deux tibias. La duplication pour la formation du troisième composant intervient seulement à partir de l'autopode, et le quatrième composant n'est formé que de quatre doigts. Le tarse de l'ensemble possède dix huit pièces. Le premier doigt du composant principal est entièrement double; le cinquième partiellement dédoublé. Les doigts sont normaux pour le deuxième composant, à l'exception d'une hyperphalangie du deuxième. Pour le composant tertiaire, le deuxième et le cinquième doigt sont partiellement dédoublés et le troisième l'est entièrement. Le composant quaternaire comprend quatre doigts qui portent deux, deux, deux et une phalanges. Sur la face plantaire du régénérat et entre les deux derniers composants, on distingue une lame cartilagineuse à deux sommets dont le plus court porte une petite pièce et qui correspondent aux deux petits doigts observés sur la face ventrale du régénérat (fig. 26, c).

CONCLUSIONS.

On a obtenu, comme on pouvait le prévoir, trois sortes de résultats sur vingt-deux expériences.

- a) Dans quatre cas, ont été régénérées des pattes simples, normales, comme si la peau n'avait pas subi une inversion de ses axes; elles traduisent l'influence prépondérante des tissus profonds demeurés en place.
- b) Dans trois cas, il y eut, au contraire, les pattes simples, mais de latéralité inverse, conformément aux potentialités de la peau après rotation de 180° . L'axe d-v de la peau étant inversé, la patte est invertie. L'action de la peau a été ici prépondérante.
- c) Dans tous les autres cas, il y a eu un conflit entre l'orientation des parties profondes et celle de la peau; il en est résulté des formations doubles et multiples, dont certaines ont été décrites en détail. Le résultat a été observé dans 15 cas (68%).

EXPÉRIENCES TÉMOINS.

On pourrait supposer que la duplication observée dans la série précédente n'est qu'une simple conséquence du traumatisme causé par l'amputation de la patte, le détachement de la peau, en bref, du changement et du dérangement mécanique de la constitution du territoire.

Afin de vérifier si cette idée est fondée, j'ai fait les essais suivants.

Dans cette série d'expériences, l'opération est faite exactement de la même façon que pour la série précédente, mais l'ovale de peau détaché est immédiatement remis et recousu à sa place initiale, sans aucun retournement ni déplacement.

Cette opération est pratiquée sur la patte postérieure droite de huit tritons pour lesquels on a obtenu des résultats identiques: dans tous les cas, le membre régénéré est une patte simple de latéralité normale; il possède dans sept cas cinq doigts et dans un seul cas, quatre. Il n'y a pas eu la moindre duplication.

Voici la description d'un cas:

Triton n° 39: Il a été opéré du côté droit le 22 juillet 1958. Le 17 août, apparaît un bourgeon qui pointe vers l'arrière. Il croît et forme une palette sur laquelle on distingue l'ébauche de trois doigts, le 28 du même mois. Les deux derniers doigts apparaissent le 5 septembre. La patte bien développée est fixée le 14 décembre 1958.

C'est nettement une patte droite normalement orientée vers la queue. La face plantaire est interne, le doigt I et le pli du genou sont ventraux. L'éclaircissement confirme l'interprétation et révèle un squelette tout à fait normal.

L'amputation simple au ras du corps, accompagnée de l'extirpation de la tête du fémur chez neuf tritons donne également comme résultat des pattes simples de latéralité normale qui possèdent dans six cas, cinq doigts, dans deux cas, quatre et dans un dernier cas, trois.

CHAPITRE IV

Série 3

ROTATION DE 180° DES PARTIES PROFONDES,
SOUS CUTANÉES, DE LA ZONE A
SANS ROTATION DE LA PEAU

J'ai cherché à réaliser l'expérience inverse de la précédente en faisant subir une rotation de 180° aux tissus profonds de la zone A, mais en gardant à la peau son orientation.

Je pensais ainsi créer un conflit de tendances pouvant également conduire à la duplication.

J'ai effectué l'opération de deux manières: en enlevant la peau et en la remettant en place une fois la rotation du territoire effectuée; ou bien en fendant la peau et écartant les deux lèvres pour les suturer à nouveau après la rotation des parties internes.

I. *Opération en deux temps.*ROTATION DE 180° DU TERRITOIRE DE LA ZONE A,
PUIS DÉCOLLEMENT ET REMISE EN POSITION NORMALE
DE LA PEAU

Cette première méthode consiste à effectuer tout d'abord le retournement dans sa totalité de la zone A, du territoire de la patte postérieure gauche (comme pour la première série). Les tritons sont ensuite conservés, comme dans toutes les expériences, dans des sacs stériles pendant dix jours. Par la suite, on enlève les points de suture et on remet les animaux dans l'eau. Une fois la plaie bien cicatrisée, après quinze à vingt jours, on pratique une deuxième opération au cours de laquelle on recoupe la peau le long du pourtour cicatrisé. On la détache délicatement des tissus sous-jacents qui adhèrent déjà bien dans leur nouvelle position. Cet ovale de peau ainsi enlevé est à nouveau retourné de 180° , ce qui le ramène à son orientation primitive. La peau jaune tachetée du ventre facilite le remaniement et aide à retrou-

ver et à remettre la peau exactement dans sa position originelle. Les nouveaux points de suture maintiennent la peau qui sera bientôt cicatrisée. Grâce à cette technique, ce sont seulement les tissus profonds qui ont subi la rotation, la peau reprenant son orientation normale.

RÉSULTATS ET DESCRIPTION DE CERTAINS CAS.

Les résultats, pour les vingt-trois tritons de cette série, peuvent être classés selon les quatre types suivants:

- a) Un seul cas d'absence complète de régénération.
- b) Les formations atypiques: elles comprennent deux bourgeons avortés et non évolués, un éperon long dirigé vers l'arrière et pigmenté de noir, un membre hypotypique normalement orienté qui possède trois doigts dont le troisième est bifurqué à l'extrémité, et enfin trois pattes hypotypiques, portant chacune quatre doigts.
- c) Dans trois cas, le régénérat est une patte simple normale avec une orientation conforme à la latéralité et non duplicaturée.
- d) Enfin douze cas de formations multiples.

Triton n° 10: On effectue le retournement du territoire entier le 16 juin et on remet en place la peau retournée le 13 juillet 1959. Le 4 août, on note deux bourgeons axiaux situés l'un à côté de l'autre et dirigés latéralement; le bourgeon antérieur étant plus avancé est conique. Le 17 du même mois, les bourgeons se sont développés et sont devenus deux petites palettes. Celle qui est située en avant est bilobée et sur celle qui est placée en arrière, on distingue à peine l'indication de deux doigts qui sont bien individualisés le 25 août. Un repli sur le côté dorsal de cette palette annonce l'apparition de la duplication. La palette antérieure a cessé de croître et s'est pigmentée. Le 14 septembre, on a une patte duplicaturée, en avant et à la base de laquelle on remarque le régénérat non évolué très noir, terminé par un seul doigt. Le membre est fixé le 12 décembre 1959.

C'est une patte duplicaturée qui possède cinq doigts, plus deux supplémentaires sur la face plantaire. Celle-ci est tournée vers le ciel; le pli du genou n'est pas distinct. Il est difficile de

déterminer a priori l'asymétrie de ce régénérat. Mais si on rabat par la pensée la face plantaire contre le flanc, on remarque que l'ordre de séquence des doigts est inversé, comme s'il s'agissait d'une patte inversée et invertie. C'est très probablement l'obstacle formé par le régénérat antérieur non évolué qui a empêché ce membre de suivre son orientation initiale (fig. 28, a et fig. 29).

FIG. 28.

Régénérat duplicaturé du n° 10.

a = vue dorsale montrant la face plantaire tournée vers le ciel; on note, en avant, le bourgeon avorté; b = le squelette vu du même côté montre que la duplication consiste en deux os tarsiens en surnombre et deux doigts I' et II' insérés sur la face plantaire. Le bourgeon avorté contient un rudiment de squelette indépendant.

L'éclaircissement montre deux fémurs appartenant chacun à un régénérat. Celui qui est placé antérieurement est suivi d'une seule pièce cartilagineuse. Au fémur du régénérat évolué, font suite deux os zeugopodiques normaux, un tarse à huit pièces et deux pièces en surnombre du côté de la face plantaire. Le nombre des phalanges est normal pour les cinq doigts primaires, ainsi que pour les deux doigts surnuméraires qui sont la duplication des doigts I et II (fig. 28, b).

Triton n° 5: On pratique le premier retournement le 12 juin et le deuxième le 8 juillet 1959. Le 4 août, on observe deux petits bourgeons superposés qui, en évoluant, se soudent complètement et forment un gros bourgeon trilobé, le 17 de ce même mois. Le 14 septembre, le lobe antérieur a régressé et s'est pigmenté; le lobe moyen est resté stationnaire, mais le lobe postérieur qui s'est

FIG. 29.

Photographie du triton 10 ($\times 1,8$).

La face plantaire est tournée vers le haut. C'est une patte inversée-invertie duplicaturée qui a subi une torsion secondaire. De plus, l'obstacle formé par le régénérat avorté l'empêche de prendre sa direction initiale.

développé forme une palette avec indication de deux doigts. Seule celle-ci continue à évoluer et engendre cinq doigts, le 13 oct.; elle en forme de nouveaux par la suite. Le 17 novembre, le membre est bien développé; les doigts sont individualisés. Il est fixé le 9 février 1960. C'est une patte gauche sur le côté gauche, elle se dirige en arrière avec la face plantaire tournée vers le sol, et elle possède six doigts situés sur le même plan, ainsi que deux supplémentaires sur la face plantaire. A la base de cette patte, une proéminence rappelle les parties antérieures non évoluées du bourgeon (fig. 30, a et b, et fig. 31, A et B).

A l'éclaircissement, du côté de la face de flexion, on observe un long fémur, portant à la base une petite branche latérale. Le tibia est soudé à une pièce tarsienne, le péroné est triangulaire et

large distalement. Le tarse se compose de six pièces, plus une en supplément, à laquelle correspond un doigt en surnombre. Le métatarse du premier doigt étant large porte deux fois une phalange; le métatarse et la première phalange du doigt V sont soudés;

FIG. 30.

Dessin à la chambre claire du régénérat duplicaturé du n° 5.

a = aspect externe de la face d'extension. L'éminence basale rappelle la partie antérieure du bourgeon non évolué. b = vue ventrale et c = squelette dessiné du même côté.

ce dernier est entièrement dédoublé et forme le doigt V'. Les deux doigts supplémentaires possèdent chacun deux phalanges (fig. 30, c).

Triton n° 18: Les deux opérations successives sont effectuées le 17 juin et le 13 juillet 1959. Le 4 août, on note un tout petit

bourgeon et au-dessus de celui-ci il en pousse un second le 17 août. Le bourgeon primitif régresse et se pigmente par la suite, tandis que l'autre croît et forme une palette avec indication de deux doigts le 25 août. Celle-ci se dédouble et présente l'ébauche de trois plus deux doigts le 14 septembre. Le régénérat se différencie

FIG. 31.

Photographies du triton n° 5 ($\times 1,6$).

A = vue du côté dorsal; B = vue du côté ventral. La duplication consiste en deux doigts supplémentaires insérés sur la face plantaire. De plus, le premier et le cinquième doigts sont dédoublés.

parfaitement au cours du mois qui suit et engendre neuf doigts dans son ensemble. Jusqu'alors, il était normalement orienté, avec la face plantaire tournée vers le sol, mais par la suite, il subit une torsion qui amène sa face de flexion vers le ciel. Le bourgeon régressé n'est représenté que par une petite éminence et disparaît complètement plus tard. La patte est fixée le 9 février 1960 pour l'étude du squelette. Si on rabat cette extrémité contre le corps, le pied vers l'arrière, de façon à ce qu'elle prenne sa position originelle, le pli du genou et le bord tibial ventraux montrent que c'est une patte gauche normale. Son premier doigt est triple, le deuxième et le troisième sont doubles (fig. 32, a et b et fig. 33, A et B).

FIG. 32.

Dessin à la chambre claire du régénérat n° 18.

a = vue dorsale, représentant la face plantaire amenée vers l'observateur après une légère torsion; b = vue ventrale montrant par contre la face dorsale; c = squelette dessiné du côté de la face plantaire: la duplication se manifeste au niveau de l'autopode. Le premier doigt est triplicaturé, le deuxième et le troisième sont doubles.

Après l'éclaircissement, du côté de la face plantaire, on observe un long fémur portant deux os du zeugopode suivis d'un tarse composé de treize pièces de tailles différentes, situées sur trois plans. Les doigts I, I' et I'' possèdent respectivement deux, une et une phalanges; III' en porte deux. Le reste est normal (fig. 32, c).

Triton n° 7: Les deux opérations sont faites le 12 juin et le 10 juillet 1959. Le 4 août, apparaît un gros bourgeon bilobé qui évolue activement et donne deux palettes juxtaposées avec l'ébauche de trois et deux doigts le 17 août. Le nombre des doigts augmente rapidement pour atteindre cinq sur la palette antérieure et quatre plus un supplémentaire sur la postérieure, le 14 septembre.

FIG. 33.

Photographie du triton n° 18 ($\times 1,8$).

A = vue dorsale qui montre la face plantaire tournée vers le ciel; B = vue ventrale.

Le régénérat est bien différencié et fixé le 13 octobre 1959. C'est une extrémité double. Sur une base commune sont insérés deux pieds juxtaposés, en éventail. Le composant primaire antérieurement placé est une patte gauche normale et possède cinq doigts. Sa duplication péronéale est une patte gauche invertie qui contient quatre doigts plus un gros doigt supplémentaire (fig. 34, a et fig. 35).

L'éclaircissement révèle deux fémurs tout à fait indépendants, auxquels font suite les quatre os zeugopodiques des deux composants; les deux péronés sont soudés sur toute leur longueur; les deux tarses se trouvent sur le même plan et comprennent respectivement huit et sept pièces; les doigts IV et V sont hyperphalangiques;

le métatarse de IV' est partiellement dédoublé; sa branche supérieure portant une phalange forme le squelette du seul doigt supplémentaire. Le reste est parfait (fig. 34, b).

FIG. 34.

Le membre duplicaturé du n° 7.

a = l'aspect externe de la face dorsale montre que la duplication se fait selon un plan miroir péronéal; b = l'éclaircissement du squelette révèle que la duplication est parfaite et se manifeste déjà au niveau du stylopode. Les deux péronés sont soudés sur toute leur longueur.

Triton n° 4: Le retournement du territoire entier est fait le 10 juin et la peau est remise en place le 8 juillet 1959. Le 4 août, on note un tout petit bourgeon axial qui croît et se dédouble le 17 du même mois. A côté du cloaque, sur le contour de la cicatrice du greffon où, probablement, un nerf sectionné a affleuré à la surface, est apparu un cône supplémentaire. Le 25 août, le régénérat axial est formé de deux palettes superposées et soudées par leur bord. Chacune de ces deux dernières, ainsi que la palette supplémentaire,

montre l'ébauche de deux doigts. Les régénérats se développent avec une grande rapidité; la palette dorsale du régénérat axial se dédouble encore une fois et l'ensemble porte douze doigts. Le régénérat supplémentaire s'est également dédoublé et montre l'ébauche de cinq plus quatre doigts, le 14 septembre. Un mois

FIG. 35.

Photographie du cas n° 7 ($\times 2,15$).

Le composant principal se trouve vers l'avant. C'est une patte gauche normale. Sa duplication suivant un plan miroir péronéal forme une patte gauche invertie. Les deux se trouvent sur le même plan en éventail et leur face plantaire est ventrale.

plus tard, le 14 octobre, on observe une grande régression de la formation axiale qui n'est représentée que par un rudiment de régénérat sur lequel on distingue six petites éminences, trace des doigts régressés. Par contre, la formation supplémentaire a considérablement grandi et a engendré de nombreux doigts. Ce n'est qu'au début de novembre que le régénérat axial reprend sa croissance et commence à reformer des doigts qui sont bien individualisés, le 17 du même mois. Le membre axial, ainsi que la formation supplémentaire sont bien développés le 14 décembre et fixés le 9 février 1960. Le membre axial est une patte duplicaturée dont les

deux composants sont superposés et soudés par leur bord. Les doigts se courbent et se dirigent vers la tête. Les deux faces plantaires sont ainsi orientées vers l'avant. L'ordre dorso-ventral des doigts pour le composant primaire situé ventralement étant I, II, III, IV et V indique que le bord tibial est dorsal. C'est ainsi une patte inversée et invertie typique ou bien une patte droite invertie évoluée sur le côté gauche. La duplication s'est faite suivant un plan miroir tibial et a donné naissance à une patte inversée et non invertie ou bien une patte droite normale régénérée sur le côté gauche (fig. 36, a et b et 37, A et B). Au cours de l'évolution, la formation supplémentaire se déplace et se rapproche de plus en plus du régénérat axial, mais reste toujours indépendante. C'est un régénérat très anormal formé d'une touffe irrégulière de doigts dont le nombre s'élève jusqu'à vingt et un (fig. 37, A et B).

A l'éclaircissement du régénérat axial apparaissent deux fémurs croisés. Celui qui est placé dorsalement par sa base passe devant l'autre en se dirigeant vers le bas et soutient le squelette du premier composant. L'autre fémur, élargi distalement croise ce dernier et porte le squelette du composant secondaire. Le zeugopode commun comprend deux péronés distincts et un tibia unique dont la largeur semble prouver qu'il est issu de la soudure de deux pièces. Le tarse du composant primaire est formé de six pièces et celui du composant secondaire de sept. Les doigts sont parfaits chez le composant primaire. Le premier doigt du composant secondaire possède une seule phalange bifurquée; les autres ainsi que le doigt supplémentaire comprennent chacun deux phalanges (fig. 36, c).

Triton n° 16: On pratique la première opération le 17 juin et la deuxième le 13 juillet 1959. Le 4 août, au centre du greffon, on distingue deux petits bourgeons superposés qui donnent deux palettes fusionnées à la base le 17 de ce même mois. Sur celles-ci apparaissent progressivement des doigts et le 15 septembre on observe, insérées sur une base commune, deux palettes montrant chacune l'ébauche de quatre doigts. Le régénérat est bien différencié le 14 octobre; le composant dorsal est dirigé normalement en arrière mais le composant ventral, qui à l'origine était également orienté vers la queue, s'est redressé et s'est courbé en direction de la tête. Le membre est développé et pigmenté un mois plus tard; il est fixé le 12 décembre 1959. C'est une patte duplicaturée. Les deux composants étant apparus en même temps et ayant poussé

FIG. 36.

Dessin à la chambre claire du triton 4.

a = vue du côté de la face d'extension de l'ensemble des composants, orientée vers l'arrière. La duplication se fait suivant un plan miroir tibial; b = vue du côté de la face de flexion orientée vers la tête; c = squelette dessiné du côté de la face dorsale, montrant que la duplication est parfaite et se fait au niveau du stylo-pode. Les deux fémurs sont croisés; les deux tibias tout à fait soudés forment une seule pièce.

FIG. 37.

Photographies du triton n° 4 ($\times 2,2$).

A = vue dorsale; B = vue latérale. On voit la patte duplicaturée axiale et la formation complexe supplémentaire à côté du cloaque. Le premier composant du régénérat axial se trouve en bas. C'est une patte inversée-invertie. Sa duplication tibiale est une patte inversée et non invertie. La formation supplémentaire ne peut pas être déterminée.

d'une façon synchrone, il est difficile de discerner entre eux le primaire et le secondaire. Tous deux possèdent cinq doigts et ont une orientation tout à fait opposée. Le composant postérieur se dirige en arrière, ses doigts se suivent dans l'ordre normal. C'est nettement une patte gauche normale. Le composant antérieur

FIG. 38.

Dessin à la chambre claire du régénérat du n° 16.

a = vue latérale présentant l'aspect externe de la face dorsale des deux composants; b = dessin du squelette après l'éclaircissement montrant le fémur partiellement dédoublé, auquel fait suite le squelette des deux composants tout à fait indépendants l'un de l'autre.

s'oriente par contre vers la tête; la face plantaire interne se trouve vis-à-vis du flanc. L'ordre dorso-ventral de séquence des doigts étant inversé montre qu'il s'agit d'une patte inversée et invertie typique (fig. 38, a et fig. 39).

L'éclaircissement révèle un fémur dédoublé à l'extrémité; à chaque branche fait suite le squelette d'un composant tout à fait

normal, excepté que le tarse possède neuf pièces chez le composant postérieur et sept chez l'antérieur (fig. 38, b).

Triton n° 20: La première étape de l'opération est faite le 18 juin et la deuxième le 14 juillet 1959. Le 4 août est apparu un gros bourgeon qui évolue, se dirige en arrière et se dédouble

FIG. 39.

Photographie du triton n° 16 ($\times 2,15$).

Le composant postérieur est une patte gauche normale et celui qui est situé antérieurement est une patte droite invertie. Il n'y a aucun rapport d'asymétrie entre ces deux composants.

le 14 du même mois. En avant de cette palette, on observe un petit bourgeon qui vient de se former. Trois jours plus tard déjà, les deux palettes superposées montrent chacune l'indication de trois doigts. Le bourgeon tardif a pris une forme conique. Le régénérat double se développe très rapidement et, une semaine plus tard, on observe sur une base commune deux palettes absolument identiques, portant chacune quatre petits doigts. Le régénérat est bien différencié le 14 septembre. Le bourgeon antérieur s'est tout simplement allongé et forme un éperon pigmenté. L'ensemble est

FIG. 40.

Dessin à la chambre claire du régénérat du triton n° 20.

a et b = deux positions différentes des composants l'un par rapport à l'autre lors de la natation. Dans le cas b, les deux composants sont éloignés et les deux faces d'extension sont ainsi exposées; c = vue dorsale du squelette après l'éclaircissement. Les deux composants, normalement superposés, sont intentionnellement décalés et dessinés l'un à côté de l'autre.

fixé le 12 décembre 1959. C'est une duplication typique avec une base commune, qui s'est dédoublée en deux pieds très semblables possédant chacun cinq doigts. Il est ainsi difficile de discerner parmi les deux composants quels sont le primaire et le secondaire. Le composant inférieur, d'après sa face plantaire située ventralement et l'ordre habituel de séquence des doigts, est une patte gauche normale. Sa duplication suivant un plan miroir dorsal forme le composant supérieur, avec la face plantaire tournée vers le ciel. C'est ainsi une patte droite réverse sur le côté gauche. Le composant tertiaire tardif forme un éperon allongé noir qui, se courbant vers l'arrière, se loge entre les deux premiers composants (fig. 40, a et b et 41, A et B).

L'éclaircissement montre un gros fémur dédoublé partiellement. La branche antérieure plus mince et allongée, portant deux pièces qui se suivent, forme le squelette de l'éperon antérieur. La branche postérieure épaisse et courte soutient les quatre os zeugopodiques tout à fait normaux des deux composants développés. Les deux tarsi contiennent chacun six pièces, plus une toute petite pour le composant supérieur. Les doigts sont parfaitement normaux (fig. 40, c).

Triton n° 15: On retourne la zone dans sa totalité le 17 juin et on remet en place la peau le 10 juillet 1959. Le 30 du même mois, on note une petite éminence qui devient un gros bourgeon double le 4 août; celui-ci croît activement pour donner deux palettes le 17 de ce même mois. Celles-ci se trouvent juxtaposées dans le sens antéro-postérieur et sont réunies à la base. Chacune est dédoublée et présente l'ébauche de trois doigts, plus deux supplémentaires pour la palette antérieure et trois doigts, plus trois supplémentaires pour la palette postérieure. Le 25 août, sur le régénérat situé antérieurement, il y a quatre plus trois doigts. Sur celui qui est postérieur, il y en a cinq chez le composant principal; un seul doigt parmi les trois supplémentaires a évolué, les deux autres se sont résorbés. Jusqu'à la date indiquée, les deux palettes se trouvaient l'une à côté de l'autre et se dirigeaient latéralement, mais par la suite elles se croisent et s'orientent en sens opposé. La palette antérieure passe au-dessus et continue à former de nouveaux doigts. La palette postérieure passe au-dessous et se dirige vers la tête. Ce membre quadriplicaturé est bien différencié le 13 octobre; il est fixé le 12 décembre 1959. Il y

a deux pattes dont chacune s'est dédoublée à son tour. Les cinq doigts du composant principal de la formation orientée vers l'arrière se suivent dans l'ordre normal et cela, ajouté au fait que la face plantaire est interne, montre qu'il s'agit d'une patte gauche normale. Sa duplication est formée de quatre doigts situés sur la face

FIG. 41.

Photographies du régénérat du n° 20.

A = les deux composants sont éloignés; B = ils sont rapprochés. Ce mouvement se répète continuellement lors de la natation. Le composant situé ventralement est une patte gauche normale. Sa duplication dorsale forme une patte droite réverse. Les deux composants se font vis-à-vis par la face d'extension.

de flexion. Chez le composant orienté vers l'avant, la face plantaire se trouve vis-à-vis du flanc. L'ordre dorso-ventral de séquence des doigts étant inversé prouve que c'est une patte droite invertie régénérée sur le côté gauche. Elle possède cinq doigts. Sa duplication consiste en un seul doigt supplémentaire sur la face d'extension (fig. 42, a et b, et fig. 43).

L'éclaircissement révèle deux fémurs croisés et soudés partiellement du côté proximal. A la branche antérieure fait suite le squelette du composant orienté vers la queue et à la branche postérieure

FIG. 42.

Régénérat multiplicaturé du n° 15.

a = vue dorsale montrant les deux formations qui se croisent et se dirigent en sens opposé; b = sur ce dessin, on a intentionnellement rabattu latéralement les composants. Ainsi à droite on voit la formation à l'origine dirigée en arrière. Ce fait amène en outre la face plantaire de son premier composant, normalement interne, vers l'observateur. A gauche se trouve la formation, ordinairement dirigée en avant. Ici, c'est la face d'extension qui est exposée. c = squelette dessiné dans la même position que pour b. Les deux fémurs, se croisant, se sont soudés en grande partie. La duplication se manifeste au niveau de l'autopode dans la formation antérieure (sur le dessin) et consiste en un seul doigt pour la formation postérieure.

celui du composant orienté vers la tête. Le membre normalement orienté en arrière, possède deux os zeugopodiques et un tarse composé de huit pièces, plus une en surnombre à laquelle correspond la duplication. Les doigts contiennent respectivement une, deux, trois, deux et une phalanges. Le doigt III' de la duplication

FIG. 43.

Photographie du cas n° 15 ($\times 2,15$).

Le régénérat qui passe au-dessus et se dirige vers l'arrière est une patte gauche normale. Elle s'est duplicaturée selon un plan miroir plantaire. La formation qui passe au-dessous et se dirige vers l'avant est une patte inversée-invertie. Elle porte un seul doigt supplémentaire sur la face d'extension.

possède trois phalanges, les doigts IV'1 et IV'2 chacun deux; V' est formé d'une seule pièce. Le composant inversé-inverti, dirigé en avant, possède deux os zeugopodiques normaux et un tarse composé de huit pièces tarsiennes plus une en surnombre. Le nombre des phalanges est normal pour les quatre premiers doigts, il n'y en a qu'une pour le cinquième. A la pièce tarsienne supplémentaire correspond un doigt en surnombre formé de deux pièces (fig. 42, c).

Triton n° 9: La première étape de l'opération est faite le 16 juin et la deuxième le 13 juillet 1959. Dès le 4 août, apparaissent deux petits bourgeons plus ou moins superposés. On remarque également vers le dos, sur le pourtour de la peau cicatrisée, où, très probablement, un nerf a été sectionné et amené à la surface, un tout petit bourgeon supplémentaire. Ces trois bourgeons croissent et donnent trois palettes le 17 du même mois. La palette supplémentaire est simple. La palette supérieure du régénérat axial s'est dédoublée et présente l'ébauche de trois doigts; la palette inférieure en montre deux. Les nouveaux doigts ne tardent pas à apparaître et leur nombre sur les trois palettes dans l'ordre dorso-ventral est porté à deux, trois plus un et quatre, le 25 août. La palette supplémentaire et la palette axiale supérieure se dirigent vers la tête, l'inférieure vers la queue. Le 14 septembre, le régénérat médian a engendré l'ébauche d'un grand nombre de doigts; le régénérat inférieur en possède six. L'orientation des trois régénérats est inversée. La palette postérieure et la médiane qui se dirigeaient jusqu'ici vers la tête se redressent et s'orientent vers la queue. Au contraire, le régénérat ventral qui se dirigeait vers la queue s'oriente nettement vers la tête. Entre les deux formations axiales, un quatrième bourgeon vient de pousser. Il ne faut qu'un mois pour que cette extrémité complexe soit bien différenciée. Le régénérat supplémentaire s'est déplacé peu à peu vers les régénérats axiaux et se soude finalement à la base de ces derniers, formant avec eux un tout multiplicaturé. Le petit bourgeon tardif présente trois doigts mais n'évolue plus et se résorbe par la suite, ne laissant aucune trace le 14 décembre. Le membre ayant acquis une taille considérable est fixé le 9 février 1960. Il est composé de trois pattes indépendantes réunies à leur base. La patte qui occupe une place dorsale dans l'ensemble, issue du bourgeon supplémentaire, est une extrémité gauche tout à fait normale. La patte placée ventralement par tous ses caractères: l'orientation opposée à la latéralité, l'ordre inversé de séquence des doigts, la face plantaire située contre le flanc, constitue une patte droite invertie. Quant à la patte médiane, c'est un membre lui-même duplicaturé; il est formé d'une base unique terminée par deux pieds qui chevauchent en grande partie. Le composant primaire de ce membre est probablement celui qui est situé en haut et en avant; c'est une patte gauche normalement orientée; elle possède cinq doigts plus un

gros doigt supplémentaire sur sa face dorsale et deux sur sa face plantaire. Le composant secondaire en possède quatre dont le quatrième (doigt V') est repoussé vers la face plantaire; c'est apparemment le doigt I' qui fait défaut (fig. 44, a et fig. 45).

FIG. 44.

Formation multiple régénérée dans la zone A, après retournement des tissus sous-cutanés chez le triton 9.

a = vue dorsale: le membre situé en haut est un régénérat supplémentaire apparu sur le pourtour de la peau cicatrisée; glissant vers le bas, il s'est réuni à la base des régénérats axiaux. Le membre qui se trouve au milieu est une patte axiale duplicaturée. Le membre situé en bas et en avant, est également un régénérat axial. Sa face plantaire qui est tournée vers l'observateur sur le dessin est en réalité interne et s'applique contre le flanc. b = le squelette, sur la préparation éclaircie, montre que les trois patte sont tout à fait indépendantes. Elles sont insérées sur un volumineux os basal.

FIG. 45.

Photographies de la formation multiplicaturée du cas n° 9.

A = vue latérale ($\times 2,3$). Le composant supérieur, issu du bourgeon supplémentaire est une patte gauche normale. Le composant situé au milieu est aussi une patte gauche mais duplicaturée. Enfin, celui qui se trouve en bas et en avant est une patte inversée-invertie dirigée vers la tête avec la face plantaire contre le flanc. B = vue latérale ($\times 1,6$). Le composant antérieur est ici rabattu de côté, la face plantaire est ainsi tournée vers l'observateur. C = vue ventrale ($\times 1,6$).

L'étude du squelette révèle un gros os unique basal, auquel font suite trois membres orientés chacun dans une direction différente. Le squelette est normal pour la patte dorsale, si ce n'est

que le tarse contient six pièces. Le fémur et le zeugopode sont normaux dans la patte ventrale inversée-invertie; le tarse comprend neuf pièces. Le doigt III est dédoublé en entier et le V en partie. Le fémur de la patte duplicaturée médiane porte des os zeugopodiques et autopodiques anormaux, composés d'un gros os issu de la soudure de deux pièces primaires, plus neuf pièces cartilagineuses de forme et de taille très variées; deux d'entre elles sont placées sur un plan inférieur au plan normal. Pour le composant primaire, les cinq doigts plus deux supplémentaires ventraux possèdent chacun deux phalanges; le gros doigt dorsal en porte trois. Pour le composant secondaire, le III' possède trois phalanges, le reste des doigts chacun deux. Entre le fémur de ce membre duplicaturé et la grosse pièce basale, un petit cartilage semi-lunaire rappelle le petit bourgeon avorté (fig. 44, b).

II. *Opération en un seul temps.*

ROTATION DES TISSUS PROFONDS DE LA ZONE A A TRAVERS LA PEAU FENDUE ET RESTÉE EN PLACE

On coupe tout d'abord la patte au ras et on extirpe la tête du fémur. On pratique deux incisions (d'un centimètre environ) depuis le point d'insertion du membre vers le dos et vers le ventre. La peau est ensuite délicatement soulevée et rabattue des deux côtés. On découpe alors une rondelle dans les muscles sous-jacents qu'on retourne de 180°. Un point de suture fixe dans sa nouvelle position ce morceau de chair; puis il est recouvert par la peau remise en place et recousue.

RÉSULTATS ET DESCRIPTION DE CERTAINS CAS.

Les vingt-cinq tritons opérés dans cette série ont donné les résultats ci-dessous:

- a) un cas d'absence complète de régénération.
- b) les régénérats hypotypiques qui comprennent cinq cas de pattes simples avec une orientation normale et possédant chacune quatre doigts.

- c) six cas de pattes gauches normales et simples où dans cinq, le squelette est plus ou moins normal, mais dans un seul cas, l'éclaircissement révèle un phénomène qui n'était pas visible extérieurement: il s'agit de deux petites pièces cartilagineuses situées à côté du fémur, et qui représentent un début de duplication avortée.
- d) un seul cas de patte simple de latéralité inverse et invertie.
- e) deux cas de pattes simples normalement orientées, possédant chacune cinq doigts; elles montrent en outre, un début de duplication peu développé.
- f) enfin, dans dix cas, les membres sont complexes et duplicaturés.

Triton n° 5: L'opération est faite le 23 juillet 1959. La peau se cicatrise rapidement et envahit la plaie qui doit être dénudée le 15 septembre, pour laisser sortir le jeune bourgeon qui apparaît un mois plus tard. Celui-ci pointe vers l'avant, croît et donne une palette présentant l'ébauche de quatre doigts le 17 novembre; un cinquième pousse plus tard. Le régénérat bien différencié est fixé le 14 décembre 1959; il est franchement dirigé vers la tête avec la face plantaire contre le flanc. Le pli du genou n'est pas marqué, mais l'ordre dorso-ventral de séquence des doigts est inversé. C'est le cas unique dans cette série d'une patte droite invertie sur le côté gauche (fig. 46, a et fig. 47).

L'étude du squelette révèle: un fémur, un zeugopode et un tarse anormaux qui possèdent trois pièces communes de forme très particulière, et enfin cinq doigts parfaits sauf que les deux phalanges du doigt I sont soudées (fig. 46, b).

Triton n° 13: L'opération est effectuée le 24 juillet 1959. On note un gros bourgeon le 14 septembre et une palette le 29 du même mois. Celle-ci porte l'ébauche de deux doigts le 20 octobre; elle en possède six le 17 novembre. Le régénérat est fixé le 14 décembre 1959. D'après son apparence, c'est une patte gauche normalement dirigée en arrière; elle possède cinq doigts et un petit doigt supplémentaire sur le bord tibial (fig. 48, a et fig. 49).

A l'éclaircissement, on aperçoit un fémur normal, deux os zeugopodiques soudés à certaines pièces tarsiennes. Le reste du tarse possède quatre grosses pièces. Les doigts I et III sont hypo-

FIG. 46.

Dessin à la chambre claire du régénérat inversé-inverti du triton n° 5.
 a = aspect externe de la face dorsale; b = squelette après éclaircissement, montrant les rudiments du zeugopode et du tarse anormaux.

FIG. 47.

Photographie du triton 5 ($\times 2,2$).

Le régénérat est une patte droite invertie, développée sur le côté gauche. Elle est dirigée vers la tête, avec la face plantaire tournée vers le flanc et en haut.

phalangiennes; le doigt supplémentaire comprend un seul os (fig. 48, b).

Triton n° 14: On opère l'animal le 24 juillet 1959. Le bourgeon apparaît le 25 août, évolue et forme une palette avec l'ébauche de

trois doigts le 14 septembre. Elle en possède cinq le 29 du même mois, un sixième et un doigt supplémentaire se forment le 20 octobre. Pendant ce temps, en avant de cette palette, apparaît un deuxième

FIG. 48.

Dessin à la chambre claire du régénérat n° 13.

a = aspect externe de la patte vue dorsalement. La duplication consiste en un seul doigt supplémentaire sur le bord tibial. b = squelette sur la préparation éclaircie.

FIG. 49.

Photographie du triton n° 13 ($\times 1,6$) faite du côté ventral.

bourgeon qui se développe peu et se pigmente précocement. On fixe le régénérat le 8 décembre 1959. C'est une patte gauche dirigée vers la queue. Elle possède six doigts plus un supplémentaire. En avant et à la base de ce membre, un petit cône rappelle le bourgeon non évolué (fig. 50, a).

FIG. 50.

Dessin à la chambre claire du régénérat du n° 14.

a = vue latérale montrant la face d'extension du membre. La proéminence basale est le résultat du bourgeon non évolué. b = le squelette dessiné du même côté montre que le doigt III est entièrement double et que le doigt V l'est partiellement. Sur la face dorsale de l'autopode, on voit inséré un doigt supplémentaire. Une pièce unique et indépendante forme la structure solide du bourgeon avorté.

Après l'éclaircissement, on distingue un gros fémur surmonté d'un tibia normal et un péroné distalement large. Le tarse ne possède que cinq pièces; le troisième doigt est complètement double, les doigts III et III' possèdent chacun deux phalanges; le métatarse du doigt V s'est dédoublé partiellement et porte deux fois une phalange avec une petite pièce commune terminale; le doigt supplémentaire possède trois phalanges. En avant du fémur, un os unique forme le squelette du cône non évolué (fig. 50, b).

Triton n° 1: l'animal est opéré le 23 juillet 1959. Le 14 septembre, on remarque deux bourgeons superposés dont celui qui est situé dorsalement forme déjà un cône. Le bourgeon ventral régresse

subitement et disparaît complètement par la suite, tandis que le cône dorsal évolue et engendre trois doigts, le 29 du même mois. Sur le bord dorsal de cette palette, vers la face d'extension, apparaît un cône supplémentaire qui forme deux doigts le 20 octobre;

FIG. 51.

Régénérat duplicaturé développé après le retournement des tissus profonds dans la zone A chez le triton n° 1.

a = vue dorsale montrant les deux doigts supplémentaires, images en miroir des doigts III et IV, repliés sur la face dorsale du membre initial; b = montre que la duplication se fait par le bord péronéal; c = l'éclaircissement du squelette révèle que la duplicature se manifeste au niveau de l'autopode, mais le péroné est déjà plus large qu'il ne l'est normalement.

il y en a quatre pour la palette primitive; un cinquième commence à se former entre les deux composants.

Le régénérat duplicaturé est fixé le 14 décembre 1959. Le composant primaire est une patte gauche normale avec quatre doigts, plus un doigt commun avec le deuxième composant. Ce dernier possède encore deux autres doigts (fig. 51, a et b et 52, A et B).

L'étude du squelette révèle un fémur bilobé proximale; le péroné large est bipartite; à sa partie postérieure fait suite le rudiment du tarse du deuxième composant formé de trois pièces. Le tarse principal en contient sept. Les doigts II, V et IV' sont hyperphalangiques (fig. 51, c).

FIG. 52.

Photographies du régénérat du n° 1 ($\times 1,7$).

A = vue dorsale; B = vue ventrale. Le composant initial est une patte gauche normale dédoublée par le bord péronéal.

Triton n° 15: L'opération est pratiquée le 24 juillet 1959. Un gros bourgeon apparaît le 25 août; il se dédouble en évoluant et engendre deux palettes juxtaposées; chacune présente l'indication de deux doigts le 14 septembre, puis de trois, le 29 de ce même mois. Le nombre des doigts reste stable pour la palette postérieure, tandis qu'il augmente jusqu'à six pour la palette antérieure. Cette formation double est fixée le 14 décembre 1959. Il est difficile de discerner le composant primaire; il ne l'est pas moins de déterminer l'asymétrie de ce régénérat. La face de flexion des doigts est ven-

trale pour le composant postérieur et dorsale pour le composant situé en avant (fig. 53, a et fig. 54).

L'éclaircissement révèle un fémur anormal; les deux composants ont en commun dix-huit pièces zeugopodiques et tarsiennes indéterminables. Les trois premiers doigts du composant antérieur possèdent chacun quatre phalanges, les trois derniers en com-

FIG. 53.

Dessin à la chambre claire du cas duplicaturé n° 15.

a = vue dorsale montrant la face d'extension du composant postérieur et la face de flexion de celui qui est situé en avant; b = squelette, plus ou moins anormal, ne permettant pas de déterminer l'asymétrie de ce membre.

prennent chacun trois. Les trois doigts du composant postérieur portent respectivement deux, trois et trois phalanges. Deux petites pièces cartilagineuses entre les deux composants montrent deux doigts non évolués (fig. 53, b).

Triton n° 19: On effectue l'opération le 10 août 1959. Le 14 septembre, on note une éminence. C'est un bourgeon le 29 du même mois et une palette le 20 octobre. Sur celle-ci poussent rapidement des doigts dont le nombre s'élève à huit le 17 novembre et à douze le 14 décembre. Le régénérat est bien différencié le 26 janvier; il est fixé le 15 mai 1960. C'est une patte phocomèle

triplicaturée et indéterminable avec une forme très particulière: sur une base plus ou moins cylindrique est inséré un pied large et étranglé à la base. Il possède treize doigts dont le premier et le dernier sont dédoublés; de plus, il porte deux doigts supplémentaires. La face plantaire de l'ensemble est tournée vers le sol (fig. 55, a et b et fig. 56).

FIG. 54.

Photographie du régénérat duplicaturé du cas n° 15 ($\times 2,2$).

L'asymétrie et l'orientation demeurent inconnues.

A l'éclaircissement apparaît un os basal, probablement le fémur; le zeugopode manque totalement; le tarse de l'ensemble contient dix-sept pièces de forme et de taille différentes; les doigts contiennent un nombre irrégulier de phalanges (fig. 55, c).

Triton n° 25: On pratique l'opération le 11 août 1959. Le 14 septembre, on note deux bourgeons superposés; le bourgeon ventral se pigmente précocement et n'évolue plus, tandis que celui qui est dorsal se développe rapidement, forme une palette avec indication de cinq doigts, le 29 du même mois et devient une petite patte le 21 octobre. Sur le bord postérieur de ce dernier et du côté de la face plantaire, on note un cône qui se développe activement

FIG. 55.

Dessin à la chambre claire de la patte phocomèle triplicaturée n° 19.
 a = vue dorsale montrant que la patte est pédiculisée à la base; b = vue ventrale et c, squelette après éclaircissement, révélant l'absence complète du zeugopode.

et engendre une palette qui porte cinq doigts le 17 novembre; un sixième doigt se forme sur le composant originel. Sur le bord de celui-ci et à la base du composant secondaire, vient d'apparaître

un troisième cône qui se développe à son tour et pousse également cinq doigts.

Ce membre triplicaturé est fixé le 9 février 1960. Le composant primaire, d'après sa face plantaire interne tournée vers le sol, ainsi que l'ordre normal de séquence des doigts, est une patte gauche avec une orientation normale. Le composant secondaire lui fait face du côté de flexion des doigts. Il est ainsi son image en

FIG. 56.

Photographie du triton n° 19 ($\times 1,6$).

C'est une patte phocomèle, triplicaturée qui ne peut pas être déterminée.

miroir selon un plan plantaire. Le composant tertiaire est une copie du composant secondaire et par conséquent il est également la duplication plantaire du premier; son cinquième doigt est dédoublé (fig. 57, a et b et fig. 58).

A l'éclaircissement, on observe un fémur bifurqué dont la branche courte rappelle le bourgeon régressé. A la longue branche antérieure font suite quatre pièces cartilagineuses très anormales portant six doigts dont le troisième est entièrement double. Ce membre porte du côté postérieur deux pièces carrées suivies de deux autres gros cartilages dont chacun appartient à un des deux derniers composants et soutient cinq doigts. Le nombre de phalanges de tous les doigts est absolument parfait. Les métatarses du troisième et du quatrième doigt du dernier composant sont soudés à la base; son premier doigt est double (fig. 57, c).

FIG. 57.

Dessin à la chambre claire du régénérat triplicaturé du n° 25.

a = aspect externe; vue dorsale; b = vue ventrale montrant la face plantaire des trois composants. Les composants secondaire et tertiaire sont insérés sur le bord péronéal du composant initial; c = squelette de ce membre dessiné du côté de la face d'extension.

FIG. 58.

Photographie du régénérat du n° 25, en haut ($\times 2,2$), en bas ($\times 1,6$).
 Le composant primaire est une patte gauche normale. Les deux composants
 secondaire et tertiaire sont l'image en miroir plantaire du premier et sont
 insérés sur son bord péronéal.

Triton n° 26: L'opération est faite le 11 août 1959. Le 14 septembre apparaissent deux petits bourgeons superposés, qui deviennent deux cônes soudés à la base le 30 du même mois. Le 20 octobre, on observe deux palettes; celle qui est située en haut présente l'indication de trois doigts et devient déjà une patte le 17 novembre. La palette inférieure plus petite s'est dédoublée et porte cinq plus quatre doigts; il y en a sept et cinq le 14 décembre. La différenciation s'achève au cours du mois de janvier mais le régénérat ne se développe plus guère. Il est fixé le 15 mai 1960. Ce régénérat est formé de deux pattes fusionnées à la base. Celle qui est placée dorsalement se dirige vers l'arrière; sa face plantaire est interne; le pli du genou n'est pas distinct, mais l'ordre normal de séquence des doigts montre que c'est une patte gauche normale; elle possède cinq doigts plus un supplémentaire. La patte inférieure duplicaturée se dirige vers le bas et en arrière. La duplication s'est faite au niveau de l'autopode, formant ainsi deux pieds sur une base unique. Le composant primaire se trouve en avant et d'après l'ordre des doigts est une patte gauche normale; elle possède cinq doigts dont le cinquième bifurqué est commun aux deux composants. Elle contient en outre deux doigts supplémentaires sur la face plantaire. Du même côté, on observe trois protubérances en forme de petits doigts. Le composant secondaire est la duplication péronéale du premier et constitue une patte gauche invertie. Il possède aussi cinq doigts plus un supplémentaire (fig. 59, a et b et 60, A, B et C).

A l'éclaircissement, on observe deux fémurs indépendants dont chacun appartient à une patte. Le zeugopode de la patte supérieure comprend un tibia inséré sur le fémur; à côté de celui-ci, se situe le péroné détaché et bifurqué à la base. Le tarse comprend huit pièces; les doigts sont parfaitement normaux. Le

FIG. 59.

Dessin à la chambre claire de la formation multiplicaturée du n° 26.

a = vue dorsale montrant la face d'extension des composants; b = vue du côté de la face plantaire; c = éclaircissement du squelette montrant que les deux régénérats sont tout à fait indépendants l'un de l'autre, étant donné qu'il y a deux fémurs séparés. La duplication pour le membre supérieur consiste en un seul doigt supplémentaire. Pour le composant inférieur, elle intervient au niveau de l'autopode, formant ainsi deux pieds qui portent à leur tour des doigts supplémentaires.

FIG. 60.

Photographies de la formation polyplicaturée du n° 26.
En haut ($\times 2,7$) et en bas ($\times 1,6$). Le régénérat supérieur est une patte gauche normale, et le régénérat situé vers le ventre, une patte gauche également, duplicaturée par le bord péronéal.

fémur de la patte inférieure est suivi de deux petites pièces zeugopodiques qui restent en grande partie cartilagineuses; le tarse contient neuf pièces; le nombre des phalanges est normal. Le cinquième doigt commun est partiellement double. Les doigts supplémentaires contiennent chacun deux phalanges. Sur la face plantaire du premier composant, on observe une lame cartilagineuse portant trois petites pièces sur ses trois sommets. Celles-ci correspondent aux trois petits doigts supplémentaires (fig. 59, c).

CONCLUSIONS.

Les deux techniques opératoires ont abouti sensiblement aux mêmes résultats. Sur un total de quarante-quatre opérations ayant été suivies de régénération, il y eut dix pattes hypotypiques, neuf pattes simples normales, une seule patte simple de latéralité inverse et à axe d-v inversi, enfin, vingt-quatre cas de duplication. Si l'on élimine les pattes hypotypiques, cela fait, pour trente-quatre régénérations valables, vingt-quatre cas de duplicatures, soit 70%.

Il est hors de doute que jamais on ne pourrait obtenir un pareil pourcentage de duplicatures (68% après rotation de la peau seule; 70% après rotation des parties profondes seules) sans les opérations qui créent un conflit entre les potentialités des deux composants du territoire. Il est indifférent que ce soit la peau seule ou la région profonde seule qui subisse une inversion de ses axes, ce qui prouve qu'il s'agit bien d'un conflit entre deux orientations inverses. Enfin, les expériences témoins, consistant en une rotation globale du territoire, ont montré que le traumatisme opératoire n'intervenait pas dans la genèse de la duplication.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

I. L'idée directrice de ce travail est que, dans la régénération du membre, chez le triton, la duplication pourrait résulter d'un conflit entre les potentialités morphogènes antagonistes, liées à des orientations inverses.

II. Les expériences ont été faites sur la patte postérieure dans la zone A ou orthotopique comprenant le membre et la

partie qui entoure immédiatement son point d'émergence. On sait qu'au niveau de cette zone, la déviation d'un tronc nerveux (sciatique) provoque la formation d'une patte simple, conforme à la latéralité et ayant un axe dorso-ventral normalement orienté.

III. Les axes a-p et d-v étant déterminés dans le territoire, la rotation de 180° autour de l'axe proximo-distal de la zone A amène une inversion de ces axes. La patte régénérée n'est plus dirigée en arrière, mais en avant, comme le serait une patte gauche que l'on transplanterait sur le côté droit et réciproquement. Non seulement l'asymétrie du régénérat se trouve inversée, mais le changement d'orientation de l'axe d-v fait que le bord tibial (orteil I) est dorsal et non plus ventral, tandis que le bord péronéal (orteil V) est devenu ventral. C'est, suivant la terminologie de GUYÉNOT, une patte gauche invertie sur le côté droit.

Dans tous les cas, que l'orientation de la zone A soit normale ou retournée après rotation de 180° , le résultat est une patte simple, non duplicaturée.

IV. Les expériences de DROIN (1959) ont montré que la peau du territoire patte contient les mêmes potentialités que le reste du territoire du membre. Elle possède aussi les facteurs qui différencient le territoire patte antérieure du territoire patte postérieure. Dans le domaine de la patte antérieure, elle renferme dans la zone A, les conditions qui conduisent à la formation d'une patte simple. Au niveau de la zone hétérotopique ou zone C (entre l'insertion du membre et la région proche de la crête), la peau contient, comme le territoire sous-jacent, les facteurs qui produisent la duplication. Le fait que cette zone produit des duplicatures a déjà été observé par LOCATELLI (1923-1926), par BOVET (1930) et étudié en détail par GUYÉNOT (1948).

V. Les axes a-p et d-v étant déterminés chez le triton adulte, la rotation de 180° de la zone A complète (peau et tissus profonds) entraîne, par inversion des axes, la formation, à droite, d'une patte gauche invertie, comme je l'ai déjà indiqué. Mes expériences, effectuées sur la patte postérieure, ont conduit au même résultat. Il s'agit toujours d'une patte simple, tant que l'on reste dans la zone A.

VI. Ces points acquis, j'ai cherché à produire un conflit entre la peau et les parties profondes en faisant subir une rotation

de 180° à l'un seul de ces constituants. Ce conflit pourra-t-il conditionner la duplication du membre régénéré ?

VII. Laissant les parties profondes en place sans y toucher, j'ai détaché la peau entourant le point d'insertion du membre, je lui ai fait subir une rotation de 180° et l'ai fixée dans cette nouvelle situation.

Trois résultats sont prévisibles: si l'influence des parties profondes restées en place, est prépondérante, il doit pousser une patte simple, conforme à la latéralité et non invertie. Si c'est l'influence de la peau, ayant subi la rotation qui est prépondérante, elle doit conditionner une patte de latéralité contraire et à axe d-v inversi. Si enfin les deux constituants agissent simultanément, on peut s'attendre à obtenir les pattes duplicaturées. En fait, sur vingt-deux expériences, il a été obtenu quatre fois les pattes simples, normales, trois cas de pattes simples mais de latéralité inverse et à axe d-v inversi, enfin, dans quinze cas, des formations doubles ou multiples. Ce pourcentage de duplicatures (68%) est significatif.

VIII. J'ai cherché à provoquer le même conflit, en conservant l'orientation normale de la peau et en faisant subir une rotation de 180° , aux seules parties sous-cutanées. L'opération a été réalisée suivant deux techniques légèrement différentes, mais les résultats peuvent être envisagés comme un tout.

Sur quarante-quatre opérations suivies de régénération, il y eut dix pattes hypotypiques dont on ne peut préciser les axes, neuf pattes simples normales, une seule patte simple de latéralité inverse et à axe d-v inversi; enfin, vingt-quatre cas de duplication. Si l'on fait abstraction des régénérats hypotypiques, il y eut, pour trente-quatre régénérations valables, vingt-quatre cas de duplicatures, soit 70%.

IX. Les pourcentages élevés de pattes duplicaturées, produites par la zone A (68% et 70%) ne s'observent jamais spontanément. Elles sont indiscutablement le résultat du conflit réalisé entre un constituant qui a gardé l'orientation normale de ses axes et un constituant dont les axes ont été inversés à la suite d'une rotation de 180° autour de l'axe proximo-distal du membre.

Les résultats ne permettent pas de décider si le conflit se fait à l'échelle des cellules participant à la formation du blastème ou s'il résulte d'influences inductrices contradictoires.

AUTEURS CITÉS

- BATESON, W. 1894. *Materials for the study of variation*. Macmillan Co.,
- BOVET, D. 1930. *Les territoires de régénération. Leurs propriétés étudiées par la méthode de déviation des nerfs*. Rev. suisse Zool. 37: 83-145.
- BRANDT, W. 1924. *Extremitätentransplantation an Triton taeniatus*. Arch. microsk. Anat. u. Entw. Mech. 103: 517-554.
- DINICHERT-FAVARGER, J. 1947. *Etudes sur un territoire de régénération chez le Triton*, Arch. Anat. micr. Morph. exp. 36: 213-236.
- DINICHERT, J. et E. GUYÉNOT. 1946. *Etudes sur un territoire de régénération chez le Triton*. I. Détermination des territoires. II. Conditions d'apparition de la duplication dans les membres surnuméraires. C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève 63: 14-18.
- DROIN, A. 1959. *Potentialités morphogènes dans la peau du Triton en régénération*. Rev. suisse Zool. 66: 641-709.
- GRAPER, L. 1922. *Extremitätentransplantation an Anuren. I et II Reverse Transplantation*. Arch. Entw. Mech. 51: 284 et 587.
- GUYÉNOT, E., J. DINICHERT-FAVARGER et M. GALLAND. 1948. *L'exploration du territoire de la patte antérieure du Triton*. Rev. suisse Zool. 55, fasc. suppl. 2.
- et A. DROIN. 1957. *Potentialités régénératrices dans la peau du Triton (Triton cristatus)*. C. R. Acad. Sc. 245: 129-131,
- et O. SCHOTTÉ. 1926. *Démonstration de l'existence de territoires spécifiques de régénération par la méthode de la déviation des troncs nerveux*. C. R. Soc. Biol. 94: 1050.
- HARRISON, R. G. 1921. *On relations of symmetry in transplanted limbs*. Jour. exp. Zool. 32: 1-136.
- JUGE, J. 1940. *Les potentialités morphogénétiques des segments du membre dans la régénération du Triton (autopode)*. Rev. suisse Zool. 47: 65-133.
- LOCATELLI, P. 1923. *L'influenza del sistema nervoso sui processi regenerativi*. Gior. biol. e med. spr. 4.
- 1925. *Formation de membres surnuméraires*. C. R. Assoc. Anat., 20^e réunion, Turin, p. 1-4.
- SWETT, F. H. 1930. *The permanence of limb-axis polarity*. Jour. exp. Zool. 55: 87-99.

ERRATA

- p. 597, fig. 2 C: l'ordre des doigts doit être V, IV, III, II, I, au lieu de V, IV, IV, II, I.
- p. 612, fig. 14 *a*: l'ordre des doigts, de gauche à droite, doit être S, 4, IV', III', II', etc., au lieu de S, 4, IV', III, II'.
- p. 638, fig. 32 *c*: le 1^{er} doigt à gauche doit être désigné par I'' au lieu de II'.
- p. 669, fig. 59 *a*: le doigt intérieur de la main du haut doit être désigné par I' au lieu de I.
-

Rahmani, T. 1960. "Conflit de potentialités morphogènes et duplication." *Revue suisse de zoologie* 67, 589–675. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.75283>.

View This Item Online: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/126488>

DOI: <https://doi.org/10.5962/bhl.part.75283>

Permalink: <https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/75283>

Holding Institution

Smithsonian Libraries

Sponsored by

Biodiversity Heritage Library

Copyright & Reuse

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

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

License: <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/3.0/>

Rights: <https://www.biodiversitylibrary.org/permissions/>

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>.