

LEPRINCE-RINGNET et ses collaborateurs de l'Ecole Polytechnique, MM. SERGE GORODETSKY et ROBERT RICHARD-FOY ainsi que MM. ANDRÉ FRÉON et JEAN DAUDIN ont fait de remarquables exposés. Ces exposés et ces discussions sur le méson viennent d'être publiés par les soins des Éditions de la Revue d'Optique.

En mai 1945, nous avons de même étudié l'optique électronique. En dehors de M. MAGNAN et de ses collaborateurs déjà cités, M. DUPOUY, professeur à l'Université de Toulouse, M. FAURÉ FRÉMIET, professeur au Collège de France, M. LÉAUTÉ, professeur à l'Ecole Polytechnique, ainsi que MM. LALLEMAND et GRIVET ont apporté leur concours précieux à ces réunions. Les éditions de la Revue d'Optique doivent en publier prochainement le compte rendu.

Pour mai 1946, j'envisage de faire des réunions sur les applications de la mécanique ondulatoire à la chimie et en particulier sur la mésométrie.

\*

Je veux dire encore quelques mots sur le Centre d'études de mathématiques appliquées (C.E.M.A.) de l'Institut Henri Poincaré. En 1943, un certain nombre de physiciens, et notamment M. et Mme JOLIOT-CURIE, ont attiré mon attention sur l'intérêt que présenterait un organisme susceptible de fournir aux physiciens (et éventuellement aux ingénieurs) tous les renseignements dont ils pourraient avoir besoin sur les méthodes et instruments mathématiques utilisés par la physique théorique. Plusieurs professeurs de la Sorbonne ainsi qu'un grand nombre de jeunes chercheurs se sont intéressés à cette idée. Un plan de travail a été arrêté comportant l'élaboration de monographies consacrées à des théories ou à des méthodes mathématiques utiles pour les applications ainsi que la rédaction d'un formulaire général. Grâce à l'appui financier du C.N.R.S. et à l'intérêt personnel que M. JOLIOT porte à cette entreprise, ce programme est déjà en voie de réalisation et plusieurs des publications projetées sont déjà rédigées. Notre effort a été jusqu'ici un peu entravé par les difficultés d'impression, mais tout permet d'espérer que le C.E.M.A. pourra maintenant se développer rapidement et rendre les plus grands services, en servant de trait d'union entre chercheurs qui s'ignoraient et en réalisant la publication de quelques-unes de ces monographies si utiles et si nombreuses à l'étranger, dont nous sommes en France entièrement privés.

LOUIS DE BROGLIE, Paris

## L'embryologie expérimentale dans les Pays-Bas pendant la guerre (1940-1945)

### 1. Introduction

L'école d'embryologie expérimentale néerlandaise a été créée par M. W. WOERDEMAN. Elève, lui-même, de BRAUS, de SPEMANN, il a rassemblé autour de lui, d'abord à Amsterdam, puis à Groningue, depuis 1931 de nouveau à Amsterdam un nombre d'élèves qui se sont appliqués à des recherches d'embryologie expérimentale. Un d'eux, CHR. P. RAVEN, assistant chez WOERDEMAN dès 1928, fut nommé professeur de zoologie à l'Université d'Utrecht en 1938; ainsi, un second centre de recherches d'embryologie expérimentale naquit. Dès lors, l'étude de la causalité du développement dans les Pays-Bas est presque exclusivement localisée aux laboratoires d'anatomie et d'embryologie à Amsterdam, sous la direction de WOERDEMAN, et de zoologie générale à Utrecht, sous la direction de RAVEN.

Pendant les années de la guerre, la poursuite des recherches expérimentales se heurtait à bien des difficultés. Les restrictions rigoureuses de l'usage de gaz et de l'électricité, le manque de combustibles rendaient la continuation du travail de plus en plus difficile; d'ailleurs, les persécutions continuelles par les Allemands créaient une atmosphère peu favorable aux recherches. Pourtant, on a réussi à continuer les activités scientifiques jusqu'à l'automne de 1944; alors, la situation devint si insupportable que le travail fut impossible.

Un aperçu des recherches d'embryologie expérimentale, entreprises pendant les années de guerre dans les deux laboratoires mentionnés ci-dessus, paraîtra bientôt en langue anglaise<sup>1</sup>. Un résumé bref de ces recherches sera donné ici.

### 2. Le laboratoire d'anatomie et de l'embryologie de l'Université d'Amsterdam

Au laboratoire de WOERDEMAN, les recherches d'embryologie expérimentale concernent avant tout le développement des amphibiens; en outre, quelques expériences sur des embryons d'oiseaux ont été exécutées. Parmi les premières, quelques-unes sont des expériences de morphologie causale; d'autres regardent l'«embryologie chimique» des amphibiens.

M. W. WOERDEMAN, poursuivant des recherches antérieures, a étudié la détermination de l'ébauche du cristallin chez les anoures<sup>2</sup>. Quand l'ébauche d'un embryon de *Rana esculenta* au stade du bouton caudal est greffée sous l'ectoderme ventral, une vésicule à fibres cristalliniennes se développe, indépendamment du contact avec des fragments de rétine. L'ébauche a donc été déterminée déjà au stade de l'opération, et son axe médiolatéral a été fixé. Après l'enlèvement précoce de la vésicule optique, le cristallin ne se développe pas (contre SPEMANN); peut-être des différences de race sont en jeu. Cependant, d'après des expériences de G. TEN CATE, il y a aussi une influence de la température d'élevage des embryons. Il extirpa l'ébauche optique au stade de la plaque neurale chez des embryons de *Rana esculenta*, élevés (avant l'opération) à des températures de 25 et 10° C, respectivement. Chez les premiers, 4 sur 50 formaient un cristallin indépendamment de l'ébauche optique; dans l'autre groupe, chez 23 sur 46 un cristallin se développe. Evidemment, le stade où le cristallin est déterminé, dépend de la température. Cependant, il n'était pas possible d'obtenir une différenciation autonome du cristallin chez l'axolotl en baissant la température d'élevage.

WOERDEMAN étudia de même, en continuation d'expériences antérieures, la détermination de la polarité de l'ectoderme<sup>3</sup>. La direction du mouvement ciliaire de l'ectoderme de *Triton taeniatus* est fixée dans un stade de gastrula jeune (stade 8-9 d'après GLAESNER). Après rotation d'un grand lambeau d'ectoderme, celui-ci se différencie en plaque neurale et épiderme conforme à l'entourage, mais la direction du mouvement ciliaire est conforme à la polarité originale du greffon. Dans les vésicules auditives, formées d'ectoderme tourné, la direction du courant de liquide est anormale. Tandis que l'axe antéropostérieur de la vésicule auditive du *Triton* est déterminé au stade 24, la direction du mouvement ciliaire de sa paroi est fixée au stade 8-10. D'observations analogues ont été faites sur la direction du

<sup>1</sup> M. W. WOERDEMAN et CHR. P. RAVEN, *Experimental embryology in the Netherlands (1940-1945)*. Elsevier's Publishing Co. (sous presse).

<sup>2</sup> M. W. WOERDEMAN, *Acta neerl. morphol.* 4, 91 (1941).

<sup>3</sup> M. W. WOERDEMAN, *Proc. Kon. Akad. Wet. Amsterd.* 44, 262 (1941).

mouvement ciliaire de l'épendyme du rhombencéphale; après rotation d'un lambeau de la plaque neurale au stade 12-13, le rhombencéphale montre une structure normale, mais le courant dans son ventricule était renversé. On peut conclure de ces expériences que la détermination de la polarité ciliaire se produit par d'autres facteurs que la polarisation de la vésicule auditive et du cerveau.

D'autres expériences de WOERDEMAN concernent le développement des dents des urodèles<sup>1</sup>. Aux stades 15-18 d'après GLAESNER, des greffes xénoplastiques de l'ectoderme buccal entre *Triton taeniatus* et l'axolotl furent exécutées. Les résultats montrent que tous les dents se forment dans la région ectodermale de la bouche. La formation des dents est induite dans l'ectoderme par les pièces du squelette sousjacentes. Des dents à composition chimérique furent observées; leur taille dépend de l'espèce qui a fourni l'organe d'émail.

Enfin, WOERDEMAN a étudié le pouvoir d'induction de la crête neurale, par une méthode appelée par lui «isolation *in vivo*»: un fragment de la zone marginale de la plaque neurale au niveau de la région du prosencéphale fut introduit dans la paroi ventrale d'une larve plus âgée, et couvert d'ectoderme d'âge varié.

Le greffon formait dans une partie des cas un cerveau avec épiphyse et paraphyse; elle induisit dans l'ectoderme du tronc une nageoire dorsale; cette induction était indépendante de la présence du tissu cérébral.

A ces expériences, celles de TRAMPUSCH<sup>2</sup> se relient. Il extirpa la plaque neurale d'embryons d'axolotl du stade 14, et vit se développer des larves sans nageoires et sans cellules pigmentaires; tantôt les vésicules auditives étaient présentes, tantôt elles manquaient. De l'ectoderme du stade gastrula, greffé dans la région auditive d'un embryon d'axolotl du stade 24-25, fournit des otocystes; il est à remarquer que ce matériel n'avait pas subi la neurulation. Dans les expériences d'«isolation *in vivo*», la crête neurale céphalique induisit des otocystes dans l'ectoderme de la gastrula, même dans les cas où le greffon n'avait pas formé du tissu cérébral; en outre, des organes de la ligne latérale et des ébauches de membres furent formés. En étudiant la migration de la crête neurale à l'aide de la coloration vitale localisée, TRAMPUSCH put établir que la détermination de l'axe antéropostérieur de la vésicule auditive correspond au moment où la crête neurale a gagné la région auditive et commence à envelopper la vésicule, tandis que la détermination de l'axe dorsoventral coïncide avec l'enveloppement total de celle-ci.

J. H. G. M. VAN DETH étudia le développement du pronéphros et mésonéphros et de l'uretère primaire de l'axolotl. Après extirpation du pronéphros, celui-ci ne se régénérât pas. L'uretère primaire devrait se former *in situ*, selon les résultats de VAN DETH; la présence du pronéphros exerce une influence accélérante, mais n'est pas indispensable à la formation du canal excréteur et de sa cavité. Après transplantation de l'ébauche du pronéphros sous l'épiderme de la paroi ventrale du corps, VAN DETH n'a jamais vu qu'un uretère se formât au dépens du greffon et s'étendait en arrière par elongation et croissance. La partie caudale de l'uretère primaire prend son origine d'une excroissance du cloaque; peut-être, sa formation est induite par une action de la partie antérieure. Après extirpation du

pronéphros, néanmoins son glomérule se développe. Un pronéphros transplanté n'induit pas de canalicules néphritiques accessoires dans le revêtement du coelome; dans quelques cas, une ébauche de membre fut induite dans la paroi ventrale du corps. Le développement du mésonéphros est indépendant du pronéphros.

TRAMPUSCH a étudié l'influence des rayons X sur les gastrulas d'axolotl, à la recherche d'un moyen pour éliminer électivement certains éléments à division cellulaire intense. Après traitement au stade blastula, des troubles de l'invagination en résultèrent; la neurulation était accélérée, la plaque neurale devint trop étroite. Des embryons microcéphaliques et acéphaliques étaient produits. Un traitement faible, d'autre part, eut une influence favorable à la croissance de la tête. L'étude histologique des embryons malformés montrait la présence de noyaux pycnotiques surtout dans le mésoblaste céphalique antérieur; plus tard, la plaque pré-chordale et les trabécules montraient des défauts.

C. F. DAMSTRA rechercha la méthode de décapsulation des œufs d'anoures par la trypsine. Elle ne paraissait pas très utile. Les stades jeunes sont trop sensibles à la trypsine; peut-être elle pourrait acquérir quelque utilité au cas des stades plus âgés.

Les expériences sur l'«embryologie chimique» des amphibiens furent exécutées par G. TEN CATE. Il étudia la respiration d'œufs d'amphibiens à l'aide du respiromètre de WARBURG-BARCROFT. Chez *Rana fusca* et *Rana esculenta*, la courbe de respiration s'élève plus rapidement que chez l'axolotl; chez le dernier, elle montre de grosses fluctuations. La consommation d'oxygène totale jusqu'à un stade déterminé dépend de la température, chez *Rana*; dans l'axolotl, il n'y a pas de différence distincte. Chez *Rana fusca*, la consommation d'oxygène jusqu'à l'éclosion atteint le maximum à 15,5° C, est moindre à 12° C, encore moindre à 20° C. La respiration des œufs vierges de *Rana fusca* est inhibée fortement par le cyanure; une diminution de 80-90% fut observée.

De plus, TEN CATE a étudié l'influence de l'arsenic trivalent sur le développement des amphibiens. Quand le sperme de *Rana* fut traité d'arsenic, le pourcentage d'œufs développés fut diminué sensiblement; cependant, les embryons ne montraient pas de malformations. Le traitement des œufs d'axolotl amenait l'arrêt du développement; spécialement, la morphogénèse était retardée. La sensibilité des œufs était plus grande dans les premières phases de la gastrulation que plus tard; à 14° C, elle était plus grande qu'à 18° C. Pendant la neurulation, la sensibilité accrût de nouveau; après la neurulation, elle montrait une diminution considérable. Dans les embryons traités pendant la neurulation, des tumeurs épidermiques de cellules montrant des signes de dégénération se développaient; en outre, des anomalies du système nerveux central, des malformations microcéphales et des proliférations cellulaires au niveau du rhombencéphale et de la base de la queue se produisaient.

En outre, l'influence des hydrocarbures carcinogènes fut étudiée. Le benzopyrène n'avait pas d'effet sur des explantats d'ectoderme de la jeune gastrula d'urodèles. Cependant, une influence sur la croissance des larves de grenouille était évidente; en concentration faible, il y avait une stimulation de la croissance; par contre, des concentrations fortes avaient une action inhibitrice.

Mlle M. M. HUYBERS étudia le développement des gonades et de leurs canaux efférents chez des embryons de poule après implantation d'une autre paire de gonades. Les résultats diffèrent selon le sexe du donneur

<sup>1</sup> M. W. WOERDEMAN, Versl. Ned. Akad. Wet., Afd. Natk. 52, 94 (1943).

<sup>2</sup> H. A. L. TRAMPUSCH, Acta neerl. morphol. 4, 195, (1941).

et du récepteur, et se groupent, par conséquent, en 4 classes:

1<sup>o</sup> gonade ♂ dans hôte ♂: la croissance de l'hôte, de ses gonades et des canaux efférents est normale; le développement des gonades greffées est un peu inhibé;

2<sup>o</sup> gonade ♀ dans hôte ♂: pas d'influence sur l'hôte. L'ovaire gauche implanté est bien développé, à l'opposé de l'ovaire droit; microscopiquement, il y a des signes de dégénération;

3<sup>o</sup> gonade ♂ dans hôte ♀: la croissance de l'hôte est normale, mais celle de sa gonade est retardée; les canaux de Müller de l'hôte sont parfois réduits. Le testicule implanté est bien développé;

4<sup>o</sup> gonade ♀ dans hôte ♀: pas d'influence sur l'hôte. La gonade implantée est bien développée.

### 3. Le laboratoire de zoologie générale de l'Université d'Utrecht

A Utrecht aussi, quelques-unes des recherches concernent le développement des amphibiens; en outre, une investigation détaillée du développement de la limnée, *Limnaea stagnalis*, a été exécutée.

Pour les expériences sur les amphibiens, outre les espèces usuelles, les œufs de l'anoure *Xenopus laevis* ont été employés. P. D. NIEUWKOOP et J. C. VAN DE KAMER ont examiné l'utilité de ces œufs pour les expériences d'embryologie expérimentale. Ils trouvent qu'ils se prêtent très bien aux opérations microchirurgicales et à la coloration vitale localisée.

CHR. P. RAVEN et J. KLOOS<sup>1</sup> ont étudié l'induction par des fragments de la région médiale et latérale de la voûte archentérique des urodèles, particulièrement en vue de la détermination de la crête neurale<sup>2</sup>. Les fragments furent introduits dans le blastocèle de l'hôte. Il y avait induction de tissu neural et des dérivés de la crête neurale; en outre, des inductions de second ordre: ligne latérale, vésicule auditive, fossette nasale se produisaient. Il y a une différence considérable entre les deux groupes d'inducteurs. Les fragments de la région médiale ont une tendance forte à la différenciation en chorde et tissu musculaire; par contre, ceux de la région latérale se sont développés le plus souvent conforme à l'entourage nouveau. Le pouvoir inducteur de ceux-là est fort, tandis que ceux-ci n'ont qu'un pouvoir inducteur faible. Les fragments médiaux induisent à la fois du tissu neural et des dérivés de la crête neurale; ceux de la région latérale presque exclusivement de la crête neurale. Les résultats soutiennent l'hypothèse que la plaque neurale et la crête neurale naissent par l'action d'un «évocateur» commun, dont la concentration est élevée dans les parties médianes de la voûte archentérique, plus bas dans sa périphérie; la diversification dans l'ectoderme repose sur l'influence d'un seuil différentiel par rapport à la concentration de l'évocateur (DALCQ).

J. C. VAN DE KAMER étudia le développement de l'organe pinéal des amphibiens. A l'aide de la coloration vitale localisée, par une méthode propre élaborée spécialement pour ce but, il a pu localiser les ébauches de cet organe de part et d'autre dans le repli cérébral. Avec la fermeture de la gouttière neurale, les deux ébauches se fusionnent. Ce fusionnement n'est cependant pas nécessaire; une seule ébauche, greffée dans le tube médullaire ou dans la paroi du corps, peut se développer en organe pinéal complet. L'ébauche est déterminée déjà au stade de la neurula jeune. Elle peut

se développer aussi après transplantation xénoplastique entre le *Triton* et l'axolotl; dans ce cas, le caractère spécifique de l'espèce est conservé. L'aire pinéale, où le matériel a une tendance à la formation de l'organe pinéal, est d'abord plus étendue que l'ébauche matérielle de l'organe; ce n'est que plus tard que la potentialité se concentre au milieu de l'aire pinéale primitive. Les expériences ont donné aussi quelques renseignements sur le développement de la paraphyse dont les ébauches se trouvent juste devant celles de l'organe pinéal; en général, ils concordent avec les données sur cet organe.

P. D. NIEUWKOOP a exécuté une investigation détaillée sur la détermination des lames latérales, des gonocytes primaires et des gonades chez les urodèles. Par l'ablation totale de l'entoblaste au stade neurula, il put démontrer que la différenciation de la splanchnopleure et de la pariétopleure dépend du contact avec l'entoderme et l'ectoderme, respectivement; quand le feuillet interne des lames latérales est mis au contact de l'ectoderme, il se développe en pariétopleure; à défaut de toute influence inductrice, il ne fournit qu'un épithélium plat indifférent ou une masse de cellules épithéliales en dégénérescence. Quand des fragments du feuillet externe et interne des lames latérales sont intervertis au stade neurula, ils se développent conforme à l'entourage nouveau. L'apparition de membres surnuméraires dans plusieurs embryons sans entoderme donnait des renseignements intéressants sur la détermination des ébauches des membres.

Après une investigation préliminaire des mouvements morphogénétiques de l'entoblaste et de la zone marginale ventrale des urodèles, par la méthode de la coloration vitale localisée, NIEUWKOOP démontra que le matériel générateur des gonocytes primaires n'est pas localisé au pôle végétatif de l'œuf indivis des urodèles, comme c'est le cas chez les anoures d'après BOUNOURE. L'ablation de ce plasme, soit au stade insegmenté, soit après son déplacement jusqu'au plancher de la cavité de segmentation au stade gastrula jeune, n'a aucune influence sur le nombre des gonocytes; sa transplantation dans un autre embryon ne provoque aucune augmentation des gonocytes de l'hôte. Par contre, l'ablation de la moitié ventrale du champ végétatif de la gastrula amène une réduction considérable du nombre des gonocytes, et une inhibition de la différenciation des gonocytes restés. De même, l'ablation totale de l'entoblaste au stade neurula réduit le nombre des gonocytes, qui sont localisés tous dans la partie antérieure de la région fertile. L'exérèse du matériel des lames latérales et des néphrotomes de la moitié caudale du tronc au stade neurula jeune provoque la stérilité de la plupart des larves, tandis que les autres contiennent seulement quelques gonocytes bien différenciés dans la partie antérieure de la zone fertile; par contre, l'extirpation de l'ébauche des somites n'a aucune influence sur le nombre des gonocytes. Des transplantations hétéroplastiques de l'entoblaste et de l'ébauche des lames latérales démontraient que les gonocytes primaires naissent du matériel des lames latérales; cependant, pour leur différenciation une influence inductrice de l'entoderme dorsocaudal du tronc est nécessaire. Comme la compensation régulatrice du matériel des lames latérales extirpé n'est pas suivie d'un rétablissement du nombre des gonocytes, il est probable que les gonocytes ne dérivent pas de cellules mésodermiques banales, mais d'éléments spéciaux prédéterminés au sein des lames latérales. Pour la détermination définitive des gonocytes, le contact des lames latérales avec l'en-

<sup>1</sup> Arrêté par les Nazis en décembre 1944 et fusillé en janvier 1945.

<sup>2</sup> CHR. P. RAVEN et J. KLOOS, Acta neerl. morphol. (sous presse).

toderme dorsocaudal pendant quelques heures suffit. Dans les phases étudiées (jusqu'au stade 43 d'après GLAESNER), toutes les cellules génitales de la larve proviennent de ces gonocytes primaires. Les gonocytes se déplacent d'une part passivement, d'autre activement jusqu'aux replis génitaux. Ceux-ci se forment au dépens du revêtement du coelome. Dans les larves sans entoblaste, ils ne se développent pas; pour leur formation, une activation de l'épithélium péritonéal par l'entoblaste est donc nécessaire. En outre, il y a une action inductrice locale par la corde et l'uretère primaire; l'exérèse d'un de ces deux organes n'empêche pas la formation des replis génitaux; d'autre part, après transplantation, tous les deux peuvent induire des replis génitaux accessoires dans l'épithélium péritonéal.

L'investigation du développement de la limnée est entreprise dans le but d'arriver à une compréhension meilleure des processus de détermination dans le développement des œufs des *Spiralia*. Il était d'abord nécessaire de rechercher le développement normal de la limnée; en même temps, par l'emploi de méthodes cytochimiques, l'«embryologie chimique» de cette forme put être étudiée.

L. H. BRETSCHNEIDER étudia le tractus génital de la limnée et le mécanisme de la ponte. Les œufs sont fécondés dans le spermiducte. Ils glissent, un à un, dans l'oviducte; dans la partie initiale de celui-ci, ils sont enveloppés d'une couche de liquide albumineux de la glande albuminifère. Dans la partie suivante, cette couche s'entoure d'une mince membrane; les haustres de cette partie servent de matrice. Puis, les œufs sont collés ensemble par la sécrétion de la glande nidamentaire. Enfin, une tunique externe commune est formée par la paroi de l'oviducte. Dans la ponte provoquée (copie ci-dessus), l'allure de ce mécanisme put être étudiée; le premier œuf se trouvait après 30 minutes dans l'oviducte, la formation de la ponte avait commencé dans 60 minutes, tandis que l'oviposition avait lieu après 180 minutes.

La ponte peut être provoquée par l'adjonction de la plante aquatique *Hydrocharis morsus ranae*; la plupart des limaçons réagissent dans quelques heures à cette stimulation. Cette réaction fut étudiée par L. M. VAN NIEUWENHOVEN S. J. et J. LEVER. Leurs recherches démontraient qu'une augmentation brusque de la concentration d'oxygène et un relèvement considérable mais graduel de la température provoquent la ponte; probablement, dans l'action de l'*Hydrocharis* encore d'autres facteurs sont en jeu qui ne pouvaient pas encore être démontrés.

L. H. BRETSCHNEIDER étudia l'ovogénèse. Elle est caractérisée par une activité considérable du noyau; il montre un gonflement et rétrécissement rythmique. Particulièrement, le nucléole est très actif; une production intranucléolaire et épynucléolaire de substances peut être démontrée. Celles-ci tombent dans le nucléoplasme et peuvent passer la membrane nucléaire en état fluide, en forme de granules ou de gouttelettes. La synthèse rythmique dans le nucléole joue, probablement, un rôle important dans l'édification de l'ovule. Le vitellus protéique est formé par l'appareil de Golgi; les granules de vitellus naissent à l'intérieur des corps golgiens. Les mitochondries, d'abord filiformes, se divisent en granules. La répartition des graisses et lipoides, du glycogène, de l'acide thymonucléique et ribonucléique, des protéines sulfhydrylées, de l'indophénoloxydase, de la vitamine C et du fer fut étudiée en utilisant des méthodes cytochimiques.

La phase de l'œuf indivis, de la ponte jusqu'à la première division, fut étudiée par RAVEN<sup>1</sup>. Elle a une durée de 4–5 heures. Dans les œufs pondus récemment, un plasma spécial, de coloration différente, se trouve au pôle végétatif. Bientôt, il s'étend sous la couche corticale en direction animale; après la maturation, ce plasma subcortical entoure l'œuf entier. Environ une heure avant la première division, au pôle animal un plasma polaire s'accumule; sa formation dépend d'une attraction que le cortex du pôle animal exerce sur certaines substances dispersées dans l'œuf; dès lors, il se forme aussi dans les œufs centrifugés auparavant.

L'œuf se gonfle par l'absorption d'eau du liquide périovulaire; son volume s'accroît, jusqu'à la première division, de 35–55%. Les phénomènes osmotiques de l'œuf furent étudiés par RAVEN, en collaboration avec H. KLOMP<sup>2</sup>. Dans l'eau distillée, le gonflement est beaucoup plus accusé; il peut s'élever à 105%. Néanmoins, l'œuf se segmente en 4; alors, le développement s'arrête et les blastomères subissent la cytolysse. En moyenne, les œufs récemment pondus sont isotoniques avec des solutions à 0,093 Mol de non-électrolytes. Le «volume non-solvant» calculé se monte à 57%, en moyenne; ce chiffre extrêmement élevé devrait être mis en rapport avec la rigidité du chorion. La «constante de perméabilité» pour l'eau (d'après Brooks) dans l'eau distillée est d'environ  $2 \cdot 10^7$ , comme dans divers œufs marins. Dans des solutions d'urée de concentration variable, le développement s'arrête au stade à 4 cellules; dans les solutions de sucrose, le stade où le développement s'arrête dépend de la concentration; dans une solution à 0,07–0,08 Mol, un stade à 25–30 blastomères est atteint. L'eau absorbée par l'œuf donne lieu à la formation de vacuoles dans le cytoplasme; celles-ci se forment au dépens de gros granules de vitellus protéique; à l'aide de la centrifugation, il put être démontré que ces granules absorbent environ 3 fois leur propre volume en eau.

Par cette même méthode, les variations de la viscosité et de la tension de surface pendant le stade indivis purent être déterminées. La viscosité s'élève jusqu'à un maximum environ une heure avant la première segmentation, puis elle diminue; au moment de la segmentation, elle s'accroît de nouveau. La tension de surface montre une chute pendant l'expulsion de chacun des globules polaires et peu de temps avant la segmentation.

Le développement ultérieur fut étudié également par RAVEN<sup>3</sup>. Lorsque l'œuf se segmente, le chorion s'insinue dans les sillons; les observations semblaient indiquer qu'il forme la cloison des blastomères. Des investigations récentes de Mlle O. HUDIG ont démontré, cependant, qu'il ne s'agit pas du chorion propre, mais d'une couche protoplasmique plus profonde, apposée étroitement au chorion dans l'œuf indivis. La cavité de segmentation se forme, dès la première segmentation, par scission de la cloison interblastomérique; elle s'agrandit rapidement par la sécrétion d'un liquide par des cônes de sécrétion spéciaux sur les surfaces adjacentes des cellules; ce liquide est expulsé périodiquement conforme aux observations de COMANDON et DE FONBRUNE. Le cours normal de la segmentation dépend de la présence des ions du calcium; dans l'absence de ces ions, le chorion se soulève au niveau des sillons, les blastomères restent arrondis et, dans des stades ultérieurs, la cohésion des blastomères se perd entièrement.

<sup>1</sup> CHR. P. RAVEN, Arch. néerl. zool. 7, 91 (1945).

<sup>2</sup> CHR. P. RAVEN et H. KLOMP, Proc. Kon. Akad. Wet. Amsterd. (sous presse).

<sup>3</sup> CHR. P. RAVEN, Arch. néerl. zool. (sous presse).

A la troisième division de l'œuf, le plasma subcortical se concentre au pôle animal et s'unit avec le plasma polaire et le plasma périnucléaire en une masse unique, particulièrement dense et riche en mitochondries; ce plasma dense se retrouve en grande partie dans les micromères, tandis que les macromères consistent principalement d'une plasma vacuolaire, riche en gouttelettes graisseuses. Dans les divisions subséquentes, ces deux sortes de plasma seront distribuées inégalement sur les cellules; dans tous les blastomères, le plasma dense occupe la partie superficielle, tandis que le plasma vacuolaire compose la partie basale de la cellule. La ségrégation des feuillettes de la gastrula semble être liée à une proportion différentielle de ces deux plasmas. En outre, des localisations spéciales furent observées relativement au glycogène et à l'acide ribonucléique.

Aux stades ultérieurs de la segmentation, le vitellus subit une transformation profonde, accompagnée d'une ingestion d'albumen par l'œuf. Dans cette transformation, les noyaux semblent jouer un rôle important; des échanges d'acide ribonucléique et de protéides sulfhydrylés entre le noyau et le cytoplasme sont indiqués. La richesse en acide thymonucléique des noyaux montre une forte augmentation dès la gastrulation.

Après la gastrulation, la différenciation histologique des tissus commence. Elle est accompagnée d'une différenciation chimique. Dans chacun des feuillettes primaires de l'embryon, deux types de cellules se laissent distinguer. Les organes larvaires fonctionnants (appareil ciliaire, protonéphridium, cellules albuminiques de l'intestin) sont composés de grandes cellules, qui ont perdu le pouvoir de se diviser. Ces cellules contiennent un vacuome distinct; l'appareil de Golgi est bien développé, les mitochondries sont abondantes; en outre, les cellules sont riches en graisse, glycogène et fer ionique, mais pauvres en acide thymonucléique et ribonucléique. Par contre, les cellules destinées à la formation des organes de l'adulte sont petites; elles ont un pouvoir de division intense; le vacuome, l'appareil de Golgi et les mitochondries sont réduits; elles contiennent peu de graisse, de glycogène et de fer, mais sont riches en acide thymonucléique et ribonucléique.

L'analyse causale du développement de la limnée fut abordée par RAVEN et BRETSCHNEIDER<sup>1</sup>, en centrifugeant les œufs au stade indivis. En moyenne, 68% des œufs centrifugés se développent en limaçons normaux; les effets nocifs de la centrifugation sont de peu d'importance et ne varient que peu avec le moment de l'intervention. L'œuf se stratifie en 4 couches: 1<sup>o</sup> graisse et vacuoles, 2<sup>o</sup> hyaloplasme, 3<sup>o</sup> mitochondries, 4<sup>o</sup> vitellus protéique. La taille relative de ces couches varie avec le moment de centrifugation. Le glutathion est contenu dans la zone d'hyaloplasme; l'indophénoloxydase, la peroxydase et le glycogène s'accumulent dans

la zone des mitochondries. Aussitôt après la centrifugation, une redistribution des substances déplacées commence. Dans les œufs centrifugés peu après la ponte, une distribution presque normale est rétablie avant le commencement de la segmentation. Dans les œufs centrifugés plus tard, peu avant la première segmentation, la redistribution est gênée par la formation des cloisons interblastomériques<sup>1</sup>. Pour les mitochondries, qui occupent une zone moyenne de l'œuf et se répandent extrêmement vite, ce facteur n'a qu'une importance minime. Les gouttelettes de graisse sont déplacées par les sillons de segmentation; en outre, il y a un échange de substances graisseuses parmi les cellules à travers les cloisons intercellulaires. Par contre, le vitellus protéique reste accumulé unilatéralement pendant toute la première partie de la segmentation; ce n'est que plus tard qu'un échange de substances protéiques parmi les cellules a lieu en forme soluble. Du fait que, malgré cela, le développement de ces embryons est normal, on peut conclure que le vitellus protéique ne joue qu'un rôle négligeable dans la détermination des cellules.

Comme dans d'autres cas, le lithium exerce une influence spécifique sur les œufs de la limnée<sup>2</sup>. Un traitement intensif fait apparaître des embryons vésiculeux, qui ressemblent aux «exogastrulas» des oursins; une action plus faible provoque des malformations de la tête, qui varient d'un rétrécissement léger de la partie dorsale de la tête, par des malformations monophthalmiques, synophthalmiques et cyclopiques, jusqu'à la réduction totale de la tête. L'effet du traitement dépend de la concentration du LiCl, de la durée et du stade de développement traité; en outre, des expériences de J. C. KLOEK tendent à montrer une influence décisive du moment où les œufs sont retirés de la solution de LiCl et rapportés dans l'eau. La réduction spécifique, sous l'influence du lithium, de la partie dorsale de la tête, qui se développe du matériel situé au pôle animal de l'œuf, peut être mise en rapport avec l'hypothèse que chez les *Spiralia*, comme chez les échinodermes et les amphibiens, le développement est gouverné par des champs-gradient<sup>3</sup>, et que l'action primaire du Li serait une inhibition des champs-gradient de l'œuf. L'observation qu'un traitement au lithium dès le stade à 16 cellules peut provoquer les malformations céphaliques mentionnées ci-dessus démontre qu'à ce stade la détermination des organes de l'embryon n'est pas encore irrévocablement fixée.

Mlle E. EXALTO étudia l'influence du NaSCN sur les œufs de la limnée. Cette substance provoqua le gonflement hydropique des embryons et l'apparition d'une pigmentation rouge caractéristique; des modifications du processus de détermination ne furent pas observées.

CHR. P. RAVEN, Utrecht

<sup>1</sup> CHR. P. RAVEN, Arch. néerl. zool. (sous presse).

<sup>2</sup> CHR. P. RAVEN, Proc. Ned. Akad. Wet. Amsterd. 45, 856 (1942).

<sup>3</sup> CHR. P. RAVEN Acta biotheor. 7, 135 (1943).

*Inhaltsverzeichnis und Register für den 1. Jahrgang 1945 der Experientia werden dem Heft Nr. 2, Vol. II, beigelegt*

*La table des matières et le registre pour la première année 1945 de l'Experientia seront annexés au numéro 2, vol. II*

*L'indice alfabetico e l'indice generale per il primo anno 1945 dell'Experientia verranno acchiusi al numero 2, vol. II*

*The index for Experientia, first vol. 1945, will be added to number 2, vol. II*