

Grâce à l'obligeance du Dr H. T. PAGDEN, directeur des musées de la Fédération malaise, j'ai reçu 17 *Pycnoscelus*¹ provenant de Kuala-Lumpur. Les résultats de l'étude d'un ♂, le solde des individus ayant été mis en élevage, a révélé des conditions chromosomiques curieuses et a éclairci l'éénigme du nombre diploïde.

Les métaphases spermatogoniales, admirablement claires, montrent toujours 36 chromosomes; mais, en examinant les fuseaux de profil, on constate l'existence d'un 37^{me} élément placé entre la plaque équatoriale et l'un des centrosomes; cet élément, distinctement fissuré, n'a rien à voir avec l'hétérochromosome, mais doit être considéré comme un autosome n'accédant pas au plan métaphasique et subissant un curieux retard. Les premières cinèses de maturation montrent 18 tétrades et le chromosome *X* qui passe tout entier à un pôle. Dans les secondes cinèses, nous voyons réapparaître le phénomène du «lagging»: les métaphases II ont en effet, soit 17, soit 18, plus rarement 19 éléments incorporés à la plaque équatoriale (17 ou 17 + *X*); dans les deux premiers cas, une dyade est en dehors de celle-ci: au total, ces mitoses possèdent donc, soit 18, soit 19 chromosomes.

Ce «lagging», caractéristique ici pour un élément seulement, me semble en rapport avec la tendance à la thelytoquie. Il explique peut-être les variations numériques enregistrées par divers auteurs ayant étudié la cytologie de la parthénogénèse chez les Orthoptères (par exemple, CAPPE DE BAILLON chez les Phasmes, moi-même chez *Saga pedo*). Il explique d'autre part le nombre 36 trouvé par SUOMALAINEN chez notre Blatte où je m'attends à retrouver, dans l'étude des ♀♀, le retard de deux éléments.

Quant à la cause même de ce phénomène, il ne m'est pas permis de me prononcer pour l'instant.

R. MATTHEY

Laboratoire de zoologie et d'anatomie comparée de l'Université de Lausanne, le 9 avril 1948.

Summary

The author has shown in 1945 that the thelytokous strain of *Pycnoscelus surinamensis* L. could not be a triploid one. This assumption is fully proved by the examination of the bisexual strain of which some individuals were obtained from Malaya. Both strains have the same chromosomal complement: ♂ 2 *N* = 37; ♀ 2 *N* = 38. In the male of the bisexual stock one may observe a lagging of a chromosome in the spermatogonial mitosis as well as in the second maturation divisions. We have here to do with a case of geographical parthenogenesis without polyploidy.

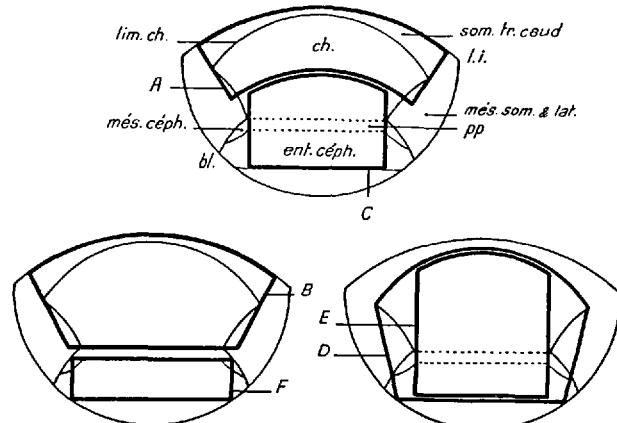
¹ D'après le Dr L. CHOPARD, du Muséum d'Histoire naturelle de Paris, auquel j'ai envoyé trois imagos (2 ♀, 1 ♂), il s'agit bien probablement de la forme bisexuée de *P. surinamensis*, et non, comme il l'avait cru tout d'abord, de l'espèce voisine, *P. niger* BRUN.

Le potentiel morphogénétique de la zone marginale dorsale chez la jeune gastrula du Triton alpestre

Revenant à l'expérience fondamentale de SPEMANN¹, la greffe d'une partie de la région blastoporale, nous avons tenté de préciser la relation entre la valeur présumptive du greffon et l'ensemble des manifestations

auxquelles il donne lieu, tant en ce qui concerne ses pressions intrinsèques que les influences réciproques entre l'implantat et l'hôte. Pour éviter toute erreur de localisation, nous avons employé simultanément trois embryons au même stade, celui-ci étant *exactement* le début de la gastrulation. Le premier reçoit sur toute sa zone blastoporale une large marque colorée au bleu de Nil; le greffon est ensuite taillé suivant le tracé choisi, au sein de cette marque colorée; il est implanté sur la face médio-ventrale d'un hôte, non coloré. Un troisième embryon, non coloré, fournit un greffon identique au premier, et qui vient combler la brèche créée dans le donneur. Dans celui-ci, qualifié de donneur complété, le matériel investigué constituera une plage incolore entourée de matériel coloré. Cela permettra, en principe, de préciser sur coupes la valeur présumptive de ce matériel.

Les opérations envisagées ici ont porté sur la partie médiane de la zone marginale dorsale, dans une marge d'écart latéral de 30 à 45° par rapport au plan médio-sagittal. 6 types de greffon ont été envisagés d'après leur valeur présumptive:



Délimitation des divers greffons (A-F) utilisés. — En gros trait plein, le contour de ces greffons. En trait mince, limites des principaux territoires présumptifs dans la zone marginale dorsale de la jeune gastrula. bl. niveau du blastopore; ch. territoire chordal; lim. ch. limite de celui-ci; ent. céph. entoblaste sus-blastoporal destiné à la région de la tête; l. i. limite de l'invagination; més. céph. emplacement du mésoblaste céphalique; més. som. & lat. territoire des somites et des lames latérales; som. tr. caud. matériel des somites postérieurs du tronc et de la queue.

A moitié supérieure du champ chordal et somites tronco-caudaux sus-jacents; B totalité du champ chordal (éventuellement avec du matériel préchordal) avec somites immédiatement adjacents et sus-jacents; C entoblaste sus-blastoporal, plaque préchordale et moitié inférieure du champ chordal; D la totalité de la zone sus-blastoporal, sur 90° de largeur; E le même territoire, sur 60° de largeur; F une languette d'entoblaste sus-blastoporal pur (figure).

Le lieu de l'implantation a été varié de deux façons seulement: sous la zone marginale ventrale et au-dessus de celle-ci, à la hauteur du plancher du blastocèle.

Les 55 opérations retenues comme valables forment des groupes assez homogènes, mais montrent en outre que des facteurs contigents font apparaître une série de modalités. C'est dans la confrontation de ces dernières que réside l'intérêt de cette étude. On peut les sérier de la façon suivante.

¹ L'implantat subit une baisse évidente de potentiel morphogénétique. Celle-ci s'observe surtout pour les greffons des catégories A, E, F, d'étendue moins grande.

Elle se produit à divers degrés: *a*) assimilation intégrale à l'épiblaste et au mésoblaste ventral de l'hôte; *b*) assimilation entraînant une élévation de potentiel de ce mésoblaste soit avec exagération de volume d'un des pronéphros, soit avec constitution d'un pronéphros indépendant et de somites; *c*) formation d'un système secondaire dans lequel, cependant, la chorde ne se manifeste pas dans la mesure prévue d'après la valeur présumptive du greffon; il arrive, avec les greffons de la catégorie *A*, que le mésoblaste se réduise à quelques somites caudaux; ceux de la catégorie *E* se caractérisent par une capacité d'induction anormalement réduite; il n'induisent pas un cerveau antérieur complet, mais un rhombencéphale éventuellement surmonté d'une épiphyse.

2° Le potentiel du greffon paraît se maintenir et les résultats rentrent dans le cadre classique. Les greffons *A* et *B* forment des systèmes secondaires du type tronco-caudal, les greffons *C*, *D* et *E* donnent des systèmes nettement céphalosés; fait notable, les greffons entoblastiques purs *F* se portent (sauf exception mentionnée ci-dessous) jusqu'à la région branchiale sans exercer aucune activité inductive.

3° Le greffon manifeste une élévation nette de son potentiel. Celle-ci comporte deux modalités, passive et active. *a*) L'élévation résulte du rapprochement de la partie apicale du système secondaire et de la région céphalique de l'hôte; l'analyse des cas, notamment lorsque l'axe du système secondaire est orienté obliquement, révèle une diffusion des principes inducteurs à partir de la zone primaire de potentiel maximum; *b*) l'élévation est intrinsèque et décelée le plus souvent par la nature et la localisation de l'induction provoquée; à deux reprises il a été observé qu'un greffon *A*, ne contenant que du matériel présumptif du tronc postérieur et de la queue, avait induit une ampoule cérébrale aux dépens de l'ectoblaste destiné à former l'épiderme de l'abdomen moyen ou même postérieur; tout effet des régions de l'hôte est certainement exclu dans ces cas remarquables. Une fois, d'autre part, un greffon du type *F* a donné lieu, à la suite d'un conflit cinématique singulier avec l'entoblaste de l'hôte, à la formation d'un système secondaire disposé en tête-bêche par rapport au primaire et nettement — bien qu'imparfaitement — céphalosé.

4° Une dernière modalité doit être mise à part et sort entièrement du cadre devenu classique. Elle consiste dans la transformation *directe* du greffon en tissu neural formant soit une masse compacte, soit une vésicule, soit une lame épithéliale. Dans les trois cas où ce phénomène est apparu de façon indubitable, la qualité neurale et même cérébrale de la structure est cytologiquement évidente. De même, l'origine aux dépens de l'implantat est attestée par la coloration vitale. Dans deux des cas, il s'agissait d'un greffon *A*, dans le troisième d'un greffon *B*. Dans les trois cas aussi, les données recueillies *in vivo* et les indices relevés dans l'embryon fixé ont permis de reconstituer exactement le cours des événements durant la gastrulation et la neurulation. Chaque fois, il est apparu que le greffon s'est scindé, au cours de la gastrulation, en deux ou trois parties. Une ou deux d'entre elles effectuaient une migration active et avaient une destinée conforme aux éventualités des catégories précédentes. La partie restante contractait, probablement par le jeu d'affinités tissulaires, une relation intime avec l'entoblaste ventral, devenait incapable d'effectuer sa cinématique propre et se trouvait transportée passivement par le même entoblaste. C'est tout ce matériel qui devient neural. Il s'agit là d'une évolution toute différente de celle décrite par divers auteurs dans des explantats ou dans des greffons de matériel marginal qui, alors, donne

à la fois du tissu chordal, somitique et neural. La neuralisation directe du greffon a été également obtenue récemment par TÖNDURY¹ en implantant dans la lèvre dorsale d'une jeune gastrula la lèvre dorsale d'une gastrula à blastopore circulaire petit. Cet auteur a ainsi constaté la neuralisation directe du chondro-mésoblaste postérieur et l'a également mise en rapport avec une migration passive. Cependant, dans ses observations, les relations topographiques ne permettent pas d'exclure une influence inductive du chondro-mésoblaste primaire. Cette objection peut être écartée dans notre expérience. Seule une induction par l'entoblaste ventral pourrait être incriminée; bien qu'il convienne d'examiner ce point de vue, il faut reconnaître qu'actuellement aucune donnée ne le supporte.

Il résulte de ces expériences que le comportement du territoire marginal médian greffé sur la face ventrale est différent selon la valeur présumptive du greffon, l'endroit exact où il est porté et la cinématique qu'il accomplit. Des conditions actuellement non contrôlables règlent son interaction avec le système primaire. Les cas d'abaissement ou de maintien du potentiel propre à l'implantat s'interprètent aisément. Ceux d'élévation sont plus remarquables. Lorsqu'ils sont dus au système primaire, ils attestent l'existence du flux d'«organisines» émis par celui-ci. Lorsqu'ils sont autonomes, ils révèlent que dans l'ensemble de la zone marginale normale, les territoires de potentiel inférieur sont subordonnés à la partie apicale du système; soustraits à cette dominance et utilisés comme greffons, ces mêmes territoires deviennent capables de hausser leur potentiel jusqu'au niveau «céphalique». Ce phénomène implique, dans le système normal, l'existence d'une *compétition physiologique* entre les parties apicales et basales du système marginal. La suppression des premières donne aux secondes des possibilités d'activité dont l'expression intégrale est toutefois exceptionnelle.

Le phénomène de *neutralisation directe* paraît, de son côté, être une indication précieuse quant à la nature des conditions intervenant dans l'induction neurogène, et dans l'évolution intrinsèque des ébauches. Il est aussi à rapprocher de la neuralisation autonome de l'ectoblaste (BARTH² et J. HOLTGRETER³). L'ensemble des observations suggère qu'entre les conditions orientant des groupes cellulaires vers l'état chordal, somitique, neural, il existe des relations étroites suggérant un équilibre réversible entre les «organisines» responsables. Il est intéressant d'observer que si les prestations de la cinématique sont normales, le matériel marginal accomplit un double travail: il forme de la chorde et des somites et exerce l'induction sur l'ectoblaste. Mais s'il ne migre pas activement, il fournit, sans retard ni avance apparente, du tissu neural. Il n'est pas exclu que la zone marginale ait d'emblée par elle-même, le potentiel neural. La cinématique ferait tomber celui-ci au niveau chordal et somatique, tandis que l'induction reporterait la qualité neurale à l'ectoblaste sus-jacent. La gastrulation réalisera ainsi la complication d'un système primitivement plus homogène.

A. DALCQ (Bruxelles) et R. LALLIER (Paris)

Université de Bruxelles, Laboratoire d'anatomie et d'embryologie de la Faculté de médecine, le 15 mai 1948.

Summary

Grafting has been performed on very young gastrulae of *Triton alpestris* to test the potencies of areas of the

¹ G. TÖNDURY, *Acta anatomica* 4, 316 (1947/48).

² L. G. BARTH, *J. exp. Zool.* 87, 371 (1941).

³ J. HOLTGRETER, *J. exp. Zool.* 106, 197 (1947).

dorsal marginal zone. A special device has been used to obtain accurate data concerning the presumptive fate of the implant. The results fall into the following categories: (1) depression of the potential with various modalities of assimilation; (2) unchanged potential with the classical results of an "organizer" implantation; (3) elevation of the morphogenetic potential; in certain cases, the higher level of organization attained by the grafted material is caused by an influence of the primary host's system, while in others it is definitely bound to an intrinsic process; chordo-somatic material from the marginal zone is capable of inducing a brain from the ventral ectoblast of the host; this result, contradicting the "head organizer theory", is explained in terms of dominance and physiological competition; (4) direct transformation of marginal material into neural structures; this peculiar fate results from the lack of any activity on the part of the implant. The significance of the last result is especially emphasized.

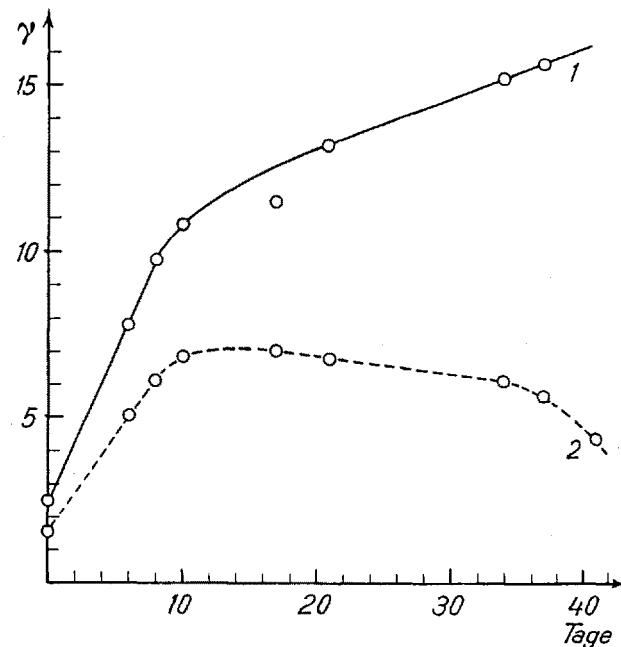


Abb. 1. - Nikotingehalt der Keimlinge von *Nicotiana rustica* L.
— γ Nikotin pro 10 Keimlinge; - - - γ Nikotin pro mg Trockengewicht.

Untersuchungen über die Nikotinbildung des Tabaks

1. Die Nikotinbildung im Keimling von *Nicotiana rustica* L.

Neuere Untersuchungen über die Nikotinbildung bei der Keimung von *Nicotiana tabacum* L. haben ergeben, daß diese in zwei Phasen abläuft¹. Während der ersten Phase ernährt sich der Keimling heterotroph durch Abbau seiner Reservestoffe, und das Nikotin entsteht im ganzen Keimling ziemlich regelmäßig verteilt in der Nähe der Aleuronkörner als Nebenprodukt des Eiweißabbaues. Nach einer mehr oder weniger langen Übergangszeit geht der Keimling zur autotrophen Nahrungsaufnahme über, und das Nikotin bildet sich in der Folge nur noch in der Wurzel, wahrscheinlich als Nebenprodukt der Synthese der Wurzeleiweiße.

Um abzuklären, ob dieses Verhalten auf *N. tabacum* L. beschränkt sei, wurde die Alkaloidbildung bei der Keimung von *N. rustica* L. verfolgt.

Zu diesem Zwecke wurden die Samen mit 1%iger Silbernitratlösung während einer Stunde sterilisiert und im Gewächshaus in sterilen Glasschalen auf mit Nährlösung befeuchtetem Sand und Filterpapier angekeimt. Der Nikotingehalt wurde nach der kolorimetrischen Mikromethode von WERLE und BECKER² bestimmt. Für eine Bestimmung wurden jeweils 100 Keimlinge verwendet.

Im Gegensatz zu *N. tabacum* L., dessen Samen praktisch alkaloidfrei sind, weisen diejenigen von *N. rustica* L. einen Gehalt von 1,5 mg Nikotin pro Gramm auf.

Die geknickte Form von Kurve 1 zeigt deutlich, daß die oben beschriebenen zwei Phasen der Nikotinbildung auch bei *N. rustica* L. auftreten. In den ersten zehn Tagen nimmt der Alkaloidgehalt relativ stark zu, während nachher, nach erfolgtem Abbau der Reserveeiweiße, die weitere Nikotinbildung nur zögernd erfolgt. Die Kurve verläuft dementsprechend flacher.

Aus Kurve 2, welche den Nikotingehalt auf das Trockengewicht bezogen zeigt, ist diese Krise der Nikotinbildung zu Beginn der zweiten, autotrophen Phase noch besser ersichtlich; der Alkaloidgehalt nimmt sogar ab. Nach 40 Tagen, wenn die Keimlinge eine Länge von etwa 3 cm aufweisen, besitzen sie erst ungefähr einen Zehntel des Nikotingehaltes älterer Pflanzen. Die Umstellung von

der heterotrophen zur autotrophen Ernährung bietet dem Keimling offenbar beträchtliche Schwierigkeiten. Insbesondere braucht die Wurzel längere Zeit, bis die Nikotinsynthese richtig in Gang kommt, und infolgedessen bleibt in dieser Übergangszeit der Nikotinzuwachs stark hinter der Zunahme des Trockengewichtes zurück, während später, nach erfolgter Umstellung, wieder ein bedeutend stärkerer Anstieg des Nikotingehaltes erfolgt.

2. Zur Nikotinbildung der Tabakwurzel

Das in den Wurzeln der Tabakpflanze erzeugte Alkaloid¹ gelangt mit dem Transpirationsstrom in die Tabakblätter und wird dort abgelagert³. Diese Feststellung zeigt, daß alle bisherigen Versuche, einen Zusammenhang zwischen dem Eiweißstoffwechsel der Tabakblätter und ihrem Nikotingehalt aufzudecken, scheitern mußten, weil das Nikotin kein Stoffwechselprodukt der Blätter ist.

Falls eine Abhängigkeit der Nikotinbildung vom Eiweißaufbau besteht, muß als Bezugsbasis nicht das Blatt oder der Stengel gewählt werden, sondern das Organ, welches dieses Alkaloid erzeugt, nämlich die Wurzel. Und zwar muß der Eiweißstoffwechsel der Wurzel zum Nikotingehalt der ganzen Pflanze in Beziehung gesetzt werden. Da sich in der wachsenden Pflanze Frisch- und Trockengewicht fortlaufend ändern, und nicht die Kenntnis der relativen, sondern der absoluten Menge des gebildeten Nikotins und Wurzeleiweißes notwendig ist, muß als Bezugsgröße die ganze Pflanze bzw. die ganze Wurzel gewählt werden.

Während des Sommers 1947 sind solche Versuche mit der aus dem Puschlav stammenden endemischen Tabaksorte *Paesana* ausgeführt worden. Fünfwöchige Setzlinge wurden in Gartenbeete ausgepflanzt. Während 21 Wochen sind denn wöchentlich der Nikotingehalt je Pflanze und gleichzeitig der Eiweißgehalt der Wurzel analytisch festgestellt worden. Während die Analysen

¹ H. SCHMID, Diss. ETH. (Zürich 1947).

² E. WERLE und H. W. BECKER, Biochem. Z. 313, 182 (1942).

³ Literatur siehe: F. BLANK, Exper. 1, 111 (1945).

² H. SCHMID, Diss. ETH. (Zürich 1947).