

UNIVERSITÉ DE LILLE
FACULTÉ DES SCIENCES

THÈSE

présentée

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE LILLE

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR
ÈS SCIENCES NATURELLES

par

ANDRÉ BART



**RECHERCHES EXPÉRIMENTALES SUR LE DÉCLENCHEMENT
ET LE DÉVELOPPEMENT DE MORPHOGENÈSES DE TYPE
RÉGÉNÉRATRICES CHEZ UN INSECTE :
CARAUSIUS MOROSUS BR.**

Soutenue le 1969
devant la commission d'examen

MM. R. DEFRETIN, Président
M. DURCHON, Rapporteur
F. SCHALLER, Examineur
B. POSSOMPÈS, Membre invité

FACULTE DES SCIENCES DE LILLE

DOYENS HONORAIRES : MM. H. LEFEBVRE, M. PARREAU

PROFESSEURS HONORAIRES : MM. ARNOULT, BEGHIN, BROCHARD, CAU, CHAPPELON, CHAUDRON, CORDONNIER, DEHEUVELS, DEHORNE, DOLLE, FLEURY, P. GERMAIN, KAMPE DE FERIET, LAMOTTE, LELONG, KOURGANOFF, Mme LELONG, MM. MAZET, A. MICHEL, NORMANT, PARISELLE, PASCAL, PAUTHENIER, ROIG, ROSEAU, ROUBINE, ROUELLE, WIENAN, ZAMANSKY.

DOYEN : M. R. DEFRETIN, Professeur de Biologie Marine

ASSESEURS : M. J. HEUBEL, Professeur de Chimie Minérale

M. A. LEBRUN, Professeur de Radioélectricité et Electronique

PROFESSEURS

M. P. BACCHUS	Astronomie et Calcul Numérique
M. J.P. BEAUFILS	Chimie Générale
M. M. BECART	I.U.T. Physique
M. V. BLOCH	Psychophysiologie
M. P. BONNEMAN	Chimie et Physico-Chimie industrielle
M. A. BONTE	Géologie Appliquée
M. P. BOUGHON	Mathématiques
M. S. BOUISSET	Physiologie Animale
M. R. BOURIQUET	Biologie Végétale
M. P. CELET	Géologie Générale
M. E. CONSTANT	Radioélectricité
M. P. CORSIN	Paléobotanique
M. M. DECUYPER	Mathématiques
M. P. DEDECKER	Mathématiques

M. R. DEHORS	Automatique
M. C. DELATTRE	Géologie Générale
M. P. DELEAU	Géologie et Minéralogie
M. M. DELHAYE	Chimie Physique et Minérale
M. J.M. DERCOURT	Géologie et Minéralogie
M. R. DESCOMBES	Calcul Différentiel et Intégral
M. M. DURCHON	Biologie Animale
M. R. FOURET	Physique
M. R. GABILLARD	Electronique
M. G. GLACET	Chimie Organique
M. G. GONTIER	Mécanique des Fluides
M. H. HEIM DE BALSAC	Biologie Animale
M. M. HEUBEL	Chimie Minérale
M. M. HOCQUETTE	Biologie Végétale
M. A. LEBRUN	Radioélectricité
M. H. LEFEBVRE	Chimie
Melle J. LENOBLE	Physique
M. R. LIEBAERT	I.U.T.
M. R. LINDER	Biologie Végétale
M. M. LUCQUIN	Chimie Physique
Melle S. MARQUET	Mathématiques
M. A. MARTINOT-LAGARDE	Mécanique des Fluides
M. F. MONTARIOL	Chimie Minérale Appliquée
M. J. MONTREUIL	Chimie Biologique
M. M. MORIAMEZ	Physique
M. M. PARREAU	Mathématiques
M. J.P. PEREZ	Physique
M. PHAM MAU QUAN	Mathématiques
M. P. POUZET	Mathématiques
M. J. PROUVOST	Géologie et Minéralogie
M. J. SAVARD	Chimie Générale
M. F. SCHALLER	Biologie Animale
M. R. SCHILTZ	Physique

Mme M.H. SCHWARTZ	Mathématiques
M. J. TILLIEU	Physique
M. G. TRIDOT	Chimie Minérale Appliquée
M. J. VAILLANT	Mathématiques
M. E. VIVIER	Biologie Animale
M. G. WATERLOT	Géologie et Minéralogie
M. R. WERTHEIMER	Physique

MAITRES DE CONFERENCES

M. J. BELLET	Physique
M. J. BENABOU	Mathématiques
M. J. BILLARD	Physique
M. P. BOILLET	Physique
M. BUI TRONG LIEU	Mathématiques
M. Y. CHERRUAULT	Mathématiques
M. P. DEVRAINNE	Chimie Minérale
Mme R. DRAN	Chimie Organique
M. P. GUDMAND	Chimie Physique
M. P. GUILBAUT	Physiologie Animale
M. J. GUILLAUME	Biologie Végétale
M. T. HANGAN	Mathématiques
M. J. HERZ	Mathématiques Appliquées
M. P. HUARD DE LA MARRE	Mathématiques Appliquées
M. A. LABLACHE-COMBIER	Chimie Générale
M. L. LACOSTE	Biologie Végétale
M. J. LANDAIS	Chimie Organique
M. D. LEHMANN	Mathématiques
Mme J. LEHMANN	Mathématiques
M. C. LOUCHEUX	Chimie Physique
M. S. MAES	Physique
M. M. MONTEL	Physique
M. M. PANET	Electrotechnique

M. F. PARSY	Mécanique des Fluides
M. L. RACZY	Radioélectricité
M. F. ROBERT	Mathématiques Appliquées
M. G. SAADA	Physique
M. E. SEGARD	Chimie Biologique
M. P. VIDAL	Automatique
Mme N. ZIN-JUSTIN	Mathématiques

RECHERCHES EXPERIMENTALES SUR LE DECLENCHEMENT ET LE DEVELOPPEMENT
DE MORPHOGENESES DE TYPE REGENERATRICES CHEZ UN INSECTE :
Carausius morosus Br.

André B A R T

Laboratoire de Biologie Animale de la Faculté des Sciences de Lille

S O M M A I R E

INTRODUCTION.....	p. 1
MATERIEL ET METHODES.....	p. 4
I - MATERIEL.....	p. 4
A - Cycle vital.....	p. 4
B - Caractères des appendices utilisés.....	p. 5
C - Régénération.....	p. 6
II - METHODES.....	p. 7
A - Technique d'élevage.....	p. 7
B - Techniques opératoires.....	p. 8
C - Observations.....	p. 9
D - Techniques histologiques.....	p. 9
E - Terminologie opératoire.....	p. 9

PREMIERE PARTIE

POTENTIALITES MORPHOGENETIQUES DU TROCHANTER

CHAPITRE I - ROLE MORPHOGENETIQUE DU TROCHANTER DANS LA REGENERATION

CONSECUTIVE A UNE AUTOTOMIE.....	p. 12
I - FACULTE REGENERATRICE PROPRE D'UN MOIGNON COXO-TROCHANTERIEN.....	p. 12
A - Potentialités régénératrices de moignons coxo-trochantériens transplantés.....	p. 12
1 - Rappel de travaux expérimentaux antérieurs chez <u>Carausius</u> <u>morosus</u> Br.	p. 12
2 - Expériences personnelles sur moignon coxo-trochantérien.	p. 13
3 - Discussion. Conclusion.	p. 15
II - ROLE DU TROCHANTER DANS LE DETERMINISME DE LA MORPHOLOGIE D'UN REGENERAT.....	p. 16
A - Problème envisagé.....	p. 16

B - Prestation d'un trochanter implanté à la place d'une patte.....	p. 17
1 - Opération.	p. 17
2 - Résultats.	p. 18
C - Prestations issues d'associations hétéronomes de trochanter et de coxa.....	p. 18
1 - Opération.	p. 18
2 - Résultats.	p. 18
D - Discussion. Conclusion.....	p. 18

CHAPITRE II - POTENTIALITES MORPHOGENETIQUES EXPRIMEES PAR UN

TROCHANTER DE PATTE ENTIERE..... p. 20

I - MISE EN EVIDENCE D'UNE REACTIVITE TROCHANTERIENNE SOURCE DE MORPHOGENESE SUR PATTE ENTIERE.....	p. 20
A - Expériences de base.....	p. 20
1 - Conditions opératoires.	p. 20
2 - Résultats.	p. 21
3 - Discussion.	p. 21
B - Essai d'analyse causale du phénomène de transformation trochantérienne.....	p. 22
1 - Sections ou éliminations de la musculature coxo- trochantérienne.	p. 23
2 - Sections au niveau des zones articulaires coxo- trochantériennes.	p. 25
3 - Discussion.	p. 25
II - EVOLUTION TROCHANTERIENNE APRES LESION DU TROCHANTER ET DE LA BASE FEMORALE.....	p. 25
A - Réactions morphogénétiques trochantériennes aux blessures du trochanter et du fémur.....	p. 26
1 - Elimination de la zone proximale d'une face trochanté- rienne ventrale.	p. 26
2 - Blessures de la zone distale d'une face trochantérienne ventrale.	p. 28
3 - Opérations réalisées à la limite trochantéro-fémorale.	p. 29
4 - Opérations portant sur la base fémorale.	p. 35

B - Mode d'action des blessures.....	p. 36
1 - Opérations.....	p. 36
2 - Résultats.....	p. 36
3 - Discussion.....	p. 36
III - CONCLUSION.....	p. 37
CHAPITRE III - EVOLUTION TROCHANTERIENNE EN PRESENCE D'UNE REGENE- RATION FEMORALE OU APRES SUBSTITUTION A LA BASE FE- MORALE DE TISSUS PLUS DISTAUX.....	p. 38
I - EVOLUTION TROCHANTERIENNE CORRELATIVE D'UNE REGENERATION FEMORALE..	p. 38
A - Description du phénomène.....	p. 38
B - Composition des régénérats.....	p. 39
1 - Prestation trochantérienne = trochanter + fémur.....	p. 39
2 - Prestation trochantérienne = trochanter + fémur + tibia.....	p. 40
3 - Prestation trochantérienne = trochanter + fémur + tibia + tarse.....	p. 42
C - Orientation dorso-ventrale des prestations trochantériennes et fémorales.....	p. 42
D - Discussion.....	p. 43
II - CORRELATIONS ENTRE HAUTEUR FEMORALE ET PRESTATIONS TROCHANTE- RIENNES ET FEMORALES.....	p. 45
A - Plans de section parallèles au plan d'autotomie.....	p. 45
1 - Résultats.....	p. 45
2 - Discussion.....	p. 47
B - Plans de section obliques par rapport au plan d'autotomie.....	p. 47
1 - Résultats.....	p. 48
2 - Discussion.....	p. 49
III - EVOLUTION TROCHANTERIENNE APRES SUBSTITUTION A LA BASE FEMORALE DE TISSUS PLUS DISTAUX.....	p. 50
A - Séries expérimentales.....	p. 50
1 - Greffes de secteurs.....	p. 50
2 - Greffes de fragments de segments différenciés.....	p. 51
3 - Greffes de fragments de segments en régénération.....	p. 51

B - Résultats.....	p. 51
1 - Greffes de secteurs.....	p. 51
2 - Greffes de fragments de segments différenciés.....	p. 52
3 - Greffes de "blastèmes" de régénération.....	p. 52
C - Discussion.....	p. 52
IV - DISCUSSION GENERALE.....	p. 53
CONCLUSION DE LA PREMIERE PARTIE.....	p. 54

DEUXIEME PARTIE

DIFFERENCIATION PROXIMO-DISTALE DES SEGMENTS D'UNE PATTE

CHAPITRE IV - GRADIENT SEGMENTAIRE PROXIMO-DISTAL ET MORPHOGENESE PROVOQUEE PAR L'ASSOCIATION DE NIVEAUX DIFFERENCIES.....	p. 57
I - POSITION DU PROBLEME.....	p. 57
II - DETERMINISME DE LA MORPHOGENESE INTERCALAIRE.....	p. 58
A - Protocole expérimental.....	p. 58
B - Associations présumées non susceptibles de provoquer une morphogénèse intercalaire.....	p. 59
1 - Séries opératoires.....	p. 59
2 - Résultats.....	p. 60
3 - Discussion.....	p. 62
C - Associations présumées susceptibles de provoquer une morpho- gène intercalaire.....	p. 66
1 - Séries expérimentales.....	p. 66
2 - Résultats.....	p. 66
3 - Discussion.....	p. 68
III - ETUDE DES REGENERATS INTERCALAIRES.....	p. 69
A - Longueur.....	p. 70
1 - Polarité normale.....	p. 70
2 - Polarité inversée.....	p. 71

B - Nature.....	p. 72
1 - Morphologie.....	p. 72
2 - Pigmentation.....	p. 73
3 - Soies et denticules cuticulaires.....	p. 73
IV - DISCUSSION GENERALE.....	p. 74
CHAPITRE V - MORPHOGENESE CONSECUTIVE A L'IMPLANTATION D'UN BLASTEME DE REGENERATION EN POSITION HETEROTOPE.....	
I - EVOLUTION D'UN NIVEAU RECEPTEUR EN FONCTION DES GREFFONS.....	p. 78
A - Séries opératoires.....	p. 78
B - Résultats.....	p. 79
1 - Niveau récepteur = fémur proximal.....	p. 79
2 - Niveau récepteur = fémur distal.....	p. 80
II - PRESTATIONS DES GREFFONS EN FONCTION DES NIVEAUX RECEPTEURS.....	p. 80
A - Associations.....	p. 80
B - Résultats.....	p. 80
1 - Prestations uniquement à polarité normale.....	p. 81
2 - Prestations à polarité proximo-distale inversée.....	p. 82
III - DISCUSSION.....	p. 83
CONCLUSION DE LA DEUXIEME PARTIE.....	p. 85

TROISIEME PARTIE

MORPHOGENESE PROVOQUEE PAR UNE HETEROGENEITE DE DIFFERENCIATION ENTRE LES FACES OPPOSEES DE LA PATTE.

CHAPITRE VI - MORPHOGENESE SURNUMERAIRE AU NIVEAU DE LA PATTE, SON DETERMINISME.....	p. 88
I - REGENERATION EN CAS DE DYSHARMONIE D'ORIENTATION ENTRE COXA ET TROCHANTER, FORMATION DE REGENERATS SURNUMERAIRES.....	p. 89
A - Description globale de la régénération.....	p. 89
1 - Opérations.....	p. 89
2 - Résultats.....	p. 89

B - Examen des schistomélies.....	p. 90
1 - Evolution des schistomélies dans le temps.	p. 91
2 - Nombre de branches surnuméraires.	p. 92
3 - Répartition spatiale des branches surnuméraires.	p. 92
C - Discussion.....	p. 97
II - DETERMINISME DE LA MORPHOGENESE SURNUMERAIRE ; MISE EN EVIDENCE	
D'UNE HETEROGENEITE ENTRE LES FACES OPPOSEES D'UNE PATTE.....	p. 99
A - Rôle du nerf et du tronc trachéen axiaux.....	p. 99
1 - Opérations.	p. 99
2 - Résultats.	p. 100
B - Dysharmonies suivant un seul plan, antéro-postérieur ou dorso-ventral.....	p. 100
1 - Plan dorso-ventral.	p. 100
2 - Plan antéro-postérieur.	p. 102
3 - Discussion.	p. 103
C - Dysharmonie sur une seule face coxale.....	p. 105
1 - Principe opératoire.	p. 105
2 - Procédure opératoire.	p. 105
3 - Greffes réalisées dans le plan antéro-postérieur.	p. 106
4 - Greffes réalisées dans le plan dorso-ventral.	p. 109
5 - Discussion. Conclusion.	p. 110
D - Morphogenèse surnuméraire en l'absence de formation d'un régénérat axial.....	p. 111
1 - Séries opératoires.	p. 111
2 - Résultats.	p. 111
3 - Conclusion.	p. 112
III - DISCUSSION - CONCLUSION.....	p. 112

QUATRIEME PARTIE

CORRELATIONS ENTRE HETEROGENEITE DE DIFFERENCIATION ET MORPHOGENESE

CHAPITRE VII - LOCALISATION TISSULAIRE DE L'HETEROGENEITE DE DIFFEREN- CIATION A POUVOIR MORPHOGENETIQUE.....	p. 117
I - INTRODUCTION.....	p. 117
II - MISE EN EVIDENCE D'UNE HETEROGENEITE HYPODERMIQUE DANS LA PATTE....	p. 118
A - Opérations.....	p. 118
1 - Tissus profonds.	p. 118
2 - Hypoderme doublé de conjonctif.	p. 119
3 - Hypoderme seul.	p. 119
B - Résultats.....	p. 119
1 - Greffe de tissus profonds.	p. 119
2 - Greffe d'hypoderme double de conjonctif.	p. 120
3 - Greffe d'hypoderme.	p. 120
C - Discussion.....	p. 120
III - ETUDE HISTOLOGIQUE DES REGENERATIONS AXIALE ET SURNUMERAIRE	p. 121
A - Matériel - Méthodes.....	p. 121
B - Résultats.....	p. 121
1 - Régénération axiale.	p. 122
2 - Evolution des centres morphogénétiques surnuméraires.	p. 122
IV - DISCUSSION.....	p. 123
V - POTENTIALITES MORPHOGENETIQUES DE DIFFERENTS HYPODERMES.....	p. 125
A - Membrane articulaire coxo-pleurale.....	p. 125
1 - Opérations.	p. 125
2 - Résultats.	p. 125
B - Hypoderme du sternite et du tergite.....	p. 126
1 - Opérations.	p. 126
2 - Résultats.	p. 126
C - Conclusion.....	p. 127
VI - CONCLUSION GENERALE.....	p. 127

CHAPITRE VIII - MODALITES DE FORMATION ET DE DEVELOPPEMENT D'UN CENTRE

MORPHOGENETIQUE.....	p. 128
I - INTRODUCTION.....	p. 128
II - POLARITE PROXIMO-DISTALE DANS LA MORPHOGENESE SURNUMERAIRE.....	p. 129
A - Régénération après retournement proximo-distal d'un fragment fémoral.....	p. 130
1 - Opération.	p. 130
2 - Résultats.	p. 130
3 - Conclusion.	p. 130
B - Evolution d'une association hétérogène, réalisée sur une face, dans le cas d'un retournement proximo-distal du greffon.....	p. 131
1 - Principe et séries opératoires.	p. 131
2 - Résultats.	p. 132
C - Conclusion.....	p. 132
III - PARTS RESPECTIVES DES DEUX ELEMENTS D'UNE ASSOCIATION HETEROGENE DANS LA CONSTITUTION D'UNE BRANCHE SURNUMERAIRE.....	p. 133
A - Orientation des prestations surnuméraires après retournement proximo-distal du greffon.....	p. 133
1 - Centre proximal.	p. 134
2 - Centre distal.	p. 134
3 - Conclusion.	p. 134
B - Associations hétéronomes de tissus de pattes à potentialités structurales identiques.....	p. 135
1 - Associations entre faces antérieure et postérieure.	p. 135
2 - Associations entre faces ventrale et dorsale.	p. 136
3 - Conclusion.	p. 137
C - Associations de tissus à potentialités structurales différentes (patte et antenne).....	p. 137
1 - Principe et séries opératoires.	p. 137
2 - Résultats.	p. 138
3 - Discussion.	p. 141

D - Associations de tissus à potentialités structurales différentes provenant de la patte.....	p. 143
1 - Séries opératoires.	p. 143
2 - Résultats.	p. 144
3 - Discussion.	p. 145
E - Discussion générale. Conclusion.....	p. 146
1 - Pureté d'origine des branches surnuméraires d'une schistomélie.	p. 146
2 - Hypothèse personnelle d'une collaboration du greffon et du porte-greffe.	p. 148
3 - Conclusion.	p. 149
IV - INFLUENCE DES APTITUDES REGENERATRICES SUR LE DEVELOPPEMENT D'UN CENTRE MORPHOGENETIQUE.....	p. 149
A - Greffe d'hypoderme coxal ventral en position coxale dorsale,....	p. 149
1 - Résultats.	p. 150
2 - Discussion.	p. 150
B - Associations de deux niveaux coxaux dont normalement un seul régénère.....	p. 151
1 - Pas de retournement proximo-distal du greffon.	p. 151
2 - Retournement proximo-distal du greffon.	p. 152
3 - Discussion.	p. 153
C - Association d'un greffon à potentialités morphogénétiques importantes et d'un contexte à potentialités plus faibles.....	p. 155
1 - Association hétérogène de deux éléments fémoraux.	p. 155
2 - Implantation d'un greffon coxo-trochantérien dans une face fémorale.	p. 155
3 - Discussion.	p. 157
V - CONCLUSION.....	p. 158
CHAPITRE IX - GRADIENTS TRANSVERSAUX ET HETEROGENEITE.....	p. 159
I - INTRODUCTION.....	p. 159
II - MISE EN EVIDENCE, AU NIVEAU D'UNE FACE, DES QUALITES DES FACES CONTIGUES.....	p. 160

A - Evolution d'un centre morphogénétique isolé.....	p. 160
1 - Principe et séries opératoires.	p. 160
2 - Résultats.	p. 160
3 - Discussion.	p. 162
B - Association hétérogène antéro-postérieure dont le greffon et le porte-greffe ont des polarités dorso-ventrales contraires...	p. 163
1 - Principe et séries opératoires.	p. 163
2 - Résultats.	p. 164
3 - Discussion.	p. 169
C - Associations de faces contiguës.....	p. 174
1 - Greffon : face ventrale.	p. 174
2 - Greffon : face antérieure.	p. 175
3 - Discussion.	p. 177
III - CONCLUSION.....	p. 179
CONCLUSION DE LA QUATRIEME PARTIE.....	p. 180
CONCLUSION GENERALE.....	p. 181
RESUME.....	p. 193

AVANT-PROPOS

Avant tout exposé, je remercie M. le Professeur M. DURCHON de m'avoir conseillé au long de ce travail. Qu'il sache combien sa haute compétence scientifique, l'ambiance de recherche qu'il a créée grâce à ses qualités humaines, sa constante disponibilité, m'ont été précieuses et m'ont facilité la tâche.

M. le Professeur R. DEFRETIN m'a permis de m'engager dans la carrière de chercheur et y a guidé mes débuts. Ses lourdes fonctions de Doyen ne l'ont pas empêché de juger ce travail. Pour la formation acquise auprès de lui et pour l'excellent accueil qu'il m'a toujours réservé, je tiens à l'assurer de ma profonde reconnaissance.

Je ne saurais oublier que M. le Professeur F. SCHALLER a suivi mes débuts d'entomologiste avec beaucoup de bienveillance et je lui sais gré de faire partie de mon jury.

Pour l'intérêt qu'il m'a manifesté au cours de ce travail et pour l'honneur qu'il me fait en acceptant d'en juger les résultats, je tiens à remercier profondément M. le Professeur B. POSSOMPES.

Une partie de ce travail a pu être réalisée au Laboratoire de Géologie du Museum d'Histoire Naturelle grâce à l'obligeance de M. le Professeur LAFFITTE à qui j'adresse mes vifs remerciements.

INTRODUCTION

Parmi les problèmes que pose la régénération des membres ou appendices, deux d'entre eux sont particulièrement importants : celui du déterminisme du déclenchement du processus morphogénétique et celui de la différenciation du régénérat. Chez les Insectes, ils ont déjà été abordés sous différents angles. En particulier, l'intervention des facteurs hormonaux (hormone de mue, hormone juvénile) a été démontrée dans les deux processus (PFLUGFELDER 1939, 1959 ; BODENSTEIN, 1955 ; NEEDHAM, 1964 ; PENZLIN, 1965). Néanmoins, les hormones agissent sur l'ensemble du métabolisme et conditionnent plus qu'elles ne déterminent la naissance d'une régénération. Celle-ci s'effectue dans une zone limitée, où, par conséquent, des conditions locales particulières doivent jouer un rôle fondamental en mettant à profit l'état hormonal du moment. Par analogie avec la morphogénèse imaginaire des Insectes holométaboles qui s'effectue à partir de disques imaginaires, on peut penser que la morphogénèse régénératrice nécessite la formation d'un centre morphogénétique. Sous quelle (s) influence (s) ce dernier se constitue-t-il, et à partir de quels tissus ? En ce qui concerne les influences, deux facteurs causaux ont été envisagés : le (s) facteur (s) de blessure et l'innervation.

1 - Facteur (s) de blessure

De tels facteurs existent chez les Insectes où ils sont responsables de certaines multiplications et différenciations cellulaires (WIGGLESWORTH, 1937 ; HARVEY et WILLIAMS, 1961, RINTERKNECHT, 1964). Cependant, dans de nombreux cas, les blessures et même les sections d'appendices ne sont pas suivies de morphogénèse. De ce fait, BODENSTEIN (1955) et PENZLIN (1965) leur refusent tout rôle fondamental. Néanmoins, NEEDHAM (1964) fait remarquer, à juste titre, que la procédure expérimentale utilisée par BODENSTEIN (déclenchement de la régénération différé par rapport au moment de la blessure) n'élimine pas la possibilité d'une intervention décisive de facteur (s) de blessure.

2 - Innervation

La dénervation absolue d'un appendice est rendue très problématique par la remarquable aptitude régénératrice du système nerveux (BODENSTEIN, 1957). Néanmoins, les régénérations d'appendices observées après des dénervations très importantes (KOPEC, 1923 ; SUSTER, 1933, 1938 ; BODENSTEIN, 1957 ; PENZLIN, 1964 ; URVOY, 1967) montrent que l'innervation n'est vraisemblablement pas indispensable dans la phase initiale du processus. Par contre, elle est nécessaire pour le développement des muscles (NÜESCH, 1952) et intervient sans doute lors de la différenciation et de la croissance des régénérats.

Ni l'un, ni l'autre de ces deux facteurs ne permet donc d'expliquer de façon satisfaisante la genèse d'un centre morphogénétique de régénération. Dans une revue récente, NEEDHAM (1964), parlant en général des Arthropodes, se borne à constater : "il est vraisemblable qu'une blessure ouverte est normalement nécessaire pour évoquer un processus de régénération en un point quelconque, comme dans les autres groupes".

En ce qui concerne les tissus qui contribueraient à la formation du centre morphogénétique de régénération, l'hypoderme joue vraisemblablement un rôle très important. A lui seul, il peut d'ailleurs constituer des régénérats qui sont cependant atypiques (SUSTER, 1938 ; STEINBERG, 1951). Ce dernier auteur considère, par suite, que ce tissu est à l'origine du processus morphogénétique sans préciser la cause qui pourrait le déclencher. Quant à WIGGLESWORTH (1953), il déduit des résultats de SUSTER que l'hypoderme détermine la morphologie du régénérat. Cette notion nous place devant notre deuxième problème, celui de la différenciation du régénérat.

A ce sujet, les études ont surtout été d'ordre descriptif. Elles ont précisé la morphologie et les modalités de croissance des régénérats ainsi que leur anatomie. Sur le plan histologique, les différents auteurs considèrent généralement que l'hypoderme les trachées et les nerfs assurent l'édification de leur prolongement dans le régénérat (HELDMANN, 1929 ; BODENSTEIN, 1953 ; O'FARRELL et STOCK 1958 ; PENZLIN, 1959). Quant aux muscles, leur origine demeure incertaine. Selon les auteurs, ils peuvent provenir de l'hypoderme (FRIEDRICH, 1930), du conjonctif (HELDMANN, 1929), de cellules indifférenciées d'origine non précisée (COWDEN-BODENSTEIN, 1961) ou encore des hémocytes

(PENZLIN, 1963). Outre cette incertitude, différents aspects de la différenciation restent à préciser. O'FARRELL et STOCK (1958) ont établi que le sens de différenciation des segments du régénérat peut être soit disto-proximal, soit proximo-distal mais n'en ont pas établi le déterminisme. Par ailleurs, nous ignorons comment est contrôlée la segmentation, de même que nous ne connaissons pas les facteurs qui conditionnent l'apparition de régénérats atypiques ou d'hétéromorphoses.

En fonction de ces diverses données, nous avons donc abordé expérimentalement l'étude de la naissance et de la différenciation d'un régénérat en utilisant le phasme Carausius morosus Br. Dans une première partie, nous envisagerons les potentialités morphogénétiques du trochanter, segment de la patte à partir duquel s'effectue la régénération après autotomie. Ceci nous amènera à étudier la différenciation proximo-distale du régénérat. Dans une deuxième partie, nous aborderons le problème des corrélations entre la différenciation proximo-distale existant dans une patte et la naissance de morphogénèses. Dans la troisième partie, nous examinerons le déterminisme de la naissance d'un processus de régénération, ou, plus généralement, de morphogénèse. Enfin, dans la quatrième partie, nous essaierons de préciser suivant quelles modalités se constitue un centre morphogénétique.

MATERIEL ET METHODES

I - MATERIEL

Pour l'étude expérimentale envisagée, nous avons retenu le phasme Carausius morosus Br. à cause des nombreux avantages que cette espèce présente :

- 1) - l'aptitude à régénérer est bonne;
- 2) - l'élevage est facile et la reproduction parthénogénétique, constante, fournit des animaux toute l'année ;
- 3) - la taille est relativement grande ;
- 4) - enfin, la régénération des appendices de cet Insecte a déjà été partiellement étudiée à la fois d'un point de vue descriptif (morphologique, anatomique, biométrique) et d'un point de vue expérimental. Les résultats ainsi mis en évidence constituent une base de travail précieuse.

A - CYCLE VITAL

Ce cycle comporte 7 stades répartis inégalement en deux périodes successives, larvaire puis adulte.

1 - Période larvaire

Elle s'étend depuis l'entrée dans le stade I, à la naissance, jusqu'au stade VI. Le passage d'un stade au suivant est marqué par une exuviation. Dans des conditions de nutrition convenables, à la température du laboratoire (environ 20° C), les durées des différents stades larvaires sont sensiblement égales (15 à 18 jours).

2 - Période adulte

Elle débute après la 6ème et dernière exuviation et comprend uniquement le stade VII qui dure plusieurs mois. Dès la fin du premier mois de ce stade, l'animal, sexuellement mûr, pond journallement de 2 à 5 oeufs.

B - CARACTERES DES APPENDICES UTILISES

Les expériences ont porté sur les antennes et les pattes.

1 - Antennes

Elles comprennent un article basilaire ou scape, large et plat, puis un deuxième article, le pédicelle, sensiblement cylindrique auquel fait suite un fouet constitué de nombreux articles. Une amputation dans le scape ou le pédicelle déclenche une régénération hétéromorphe qui met en place non pas un fouet, mais un tarse de 4 articles (SCHMIT - JENSEN, 1913 ; CUENOT, 1921 ; BRECHER, 1924). Par contre, après amputation du fouet à un quelconque niveau, la régénération restitue uniquement du fouet.

2 - Pattes

a) Structure de la patte différenciée

Une patte comporte cinq segments successifs depuis le corps jusqu'à son extrémité distale : la coxa, le trochanter, le fémur, le tibia et le tarse. Ce dernier comprend cinq articles et se termine par l'onychium constitué d'une pelote adhésive axiale encadrée par deux griffes. Les différents segments ou articles sont articulés entre eux sauf au niveau trochantéro-fémoral où il y a ankylose. Entre ces deux segments qui se meuvent solidairement, la limite est marquée par un liseré cuticulaire brun sombre (Pl. I, fig. h, i). C'est là que s'effectue l'autotomie consécutive à toute lésion fémorale importante. Après autotomie, il ne persiste qu'une base comprenant la coxa et le trochanter : le moignon coxo-trochantérien.

b) Particularités des différentes paires de pattes

Les pattes des différents segments thoraciques se distinguent par leur coloration, leur morphologie, leur longueur et enfin leurs soies et épines.

- Coloration

La base des faces antérieure et ventrale du fémur prothoracique de l'adulte est rouge vif. La face antérieure du fémur mésothoracique est jaune alors que celle du fémur métathoracique est brun-clair.

- Morphologie

De forme sinueuse à sa base, le fémur prothoracique épouse de façon étonnante la forme de la tête. Les fémurs méso- et métathoraciques ont, quant à eux, toutes leurs faces planes (Pl. I, fig. a).

- Taille (Pl. I, fig. a)

Les pattes se rangent dans l'ordre des tailles décroissantes de la façon suivante : prothoracique, métathoracique, mésothoracique. La différence est plus accusée entre les deux dernières qu'entre les deux premières. Les différences de longueur sont aussi caractéristiques pour les fémurs que pour les pattes entières.

- Soies et épines

Les soies sont dirigées proximo-distalement et sont plus ou moins longues et aiguës selon la patte et l'article considérés. En ce qui concerne les épines, le premier article tarsal des pattes mésothoraciques et métathoraciques en porte dans l'axe de sa face ventrale (Pl. I, fig. c) alors que le premier article tarsal de la patte prothoracique ne présente que des soies longues (Pl. I, fig. b).

C - REGENERATION

La régénération de la patte est possible à partir de tout niveau situé distalement à la mi-hauteur de la coxa (LE CAMP, 1939). Cependant c'est après autotomie qu'elle s'effectue le plus rapidement. Le régénérat se constitue alors sous la cuticule du moignon coxo-trochantérien et se segmente en se re-
ployant de la même façon que chez la blatte Periplaneta americana L. (PENZLIN, 1963). Son degré de différenciation varie en fonction du moment de l'intermue où se produit l'autotomie. Si cette dernière a lieu dans les cinq ou six premiers jours d'une intermue, on obtient généralement un régénérat peu pigmenté mais bien différencié, sauf pour le tarse dont la segmentation est cependant visible. Si l'autotomie survient à partir des 8ème ou 9ème jours, il ne se forme à l'extrémité de la coxa dont la taille a peu augmenté, qu'un blastème indifférencié. Ce dernier est en forme de cône et sa hauteur est égale ou légèrement inférieure à celle du trochanter (Pl. I, fig. j). Si l'autotomie se situe

entre le 6e et le 8e jour environ, le régénérat a une hauteur et un degré de différenciation variables et compris entre le stade de blastème et celui de régénérat différencié (Pl. I, fig. k). En particulier, on peut y reconnaître une ébauche de segmentation en fémur, tibia et tarse. Dans ce dernier cas ainsi que pour un blastème indifférencié, la différenciation s'effectue pendant l'intermue suivante ; à l'issue de cette dernière se trouve libéré un régénérat dont la longueur est sensiblement la même que celle du régénérat obtenu après autotomie dans les cinq premiers jours d'une intermue (Pl. I, fig. e, f). Cependant, le tarse est bien différencié et la pigmentation est généralement assez sombre.

A ce stade de leur développement, les régénérats des trois paires de pattes se ressemblent beaucoup (Pl. I, fig. e, g). Ultérieurement, ils acquièrent progressivement les caractéristiques respectives des pattes complètement différenciées. Quand la régénération procède à partir du fémur, du tibia ou du tarse, quel que soit le moment de l'intermue où a lieu la section, il n'apparaît à la première exuviation qu'un blastème indifférencié de faible hauteur. Sa différenciation s'effectue au cours des intermues suivantes.

Dans tous les cas, il se reconstitue une patte dont le tarse, hypotypique, ne comporte que quatre articles (Pl. I, fig. d). Parfois, le tibia ou certains articles du tarse peuvent manquer partiellement ou complètement (STAUDINGER, 1930), mais, en général, le processus de restitution est parfait.

II - METHODES

A - TECHNIQUE D'ELEVAGE

Dès leur naissance les phasmes sont élevés en groupes dans des cristallisoirs dont le fond est recouvert de papier filtre régulièrement humidifié. Le nourriture consiste en feuilles de lierre (Hedera helix) renouvelées fréquemment. Dans un cristallisoir, les animaux d'un même stade ont le même âge dans l'intermue.

B - TECHNIQUES OPERATOIRES

1 - Anesthésie

Deux procédés différents ont été utilisés :

a) - Généralement, l'anesthésie est obtenue en plongeant les animaux dans de l'eau additionnée d'un peu de produit mouillant, en l'occurrence du Teepol. Elle survient rapidement et dure de 10 à 15 minutes. Un lavage à l'eau distillée est nécessaire pour éliminer de la cuticule les traces de mouillant.

b) - L'anesthésie s'obtient aussi facilement en plaçant les animaux dans une atmosphère de gaz carbonique mais ne dure pas très longtemps.

2 - Opérations

Nous avons réalisé des greffes de segments ou de secteurs de segments de patte ou d'antenne en diverses positions. Les sections ou découpages sont effectués à l'aide de ciseaux de PASCHEFF-WOLFF sous observation à la loupe binoculaire à des grossissements de 16 à 25 fois. Pour les différentes implantations nous avons employé des brucelles fines et des aiguilles montées. Le plus souvent les greffes sont réalisées par simple implantation, mais lorsque deux articles ont été associés par emboîtement de la base de l'un dans l'apex de l'autre, ils sont rendus solidaires par le dépôt d'une goutte de Nobécutane[⊗] dilué à l'acétate d'éthyle. Ceci permet de maintenir fermement les rapports initiaux et limite les possibilités de dessèchement du greffon. Après toute opération, sur le pourtour des greffons, le sang est asséché avec du papier filtre.

Pour les récepteurs nous nous sommes servis d'animaux du stade II ou parfois du stade III ayant mué depuis 1 à 2 jours. Les donneurs sont en général du même stade que le récepteur ou si les conditions expérimentales le demandent, d'un stade plus âgé (st. III, IV ou V) ; ils ont de toute façon exuvié depuis le même laps de temps : 1 à 2 jours.

Les animaux d'une même série opératoire sont élevés par groupes de 6

[⊗] Nobécutane : Société d'exploitation des Laboratoires ROBERT et CARRIERE (Paris).

à 10. Ils sont examinés dans la 2ème moitié de l'intermue et la discrimination entre greffes prises et non prises est alors réalisée. Au besoin, des dessins de l'aspect des greffons et porte-greffes sont pris.

C - OBSERVATIONS

Elles ont toujours été effectuées immédiatement après les exuviations. Les animaux ont été suivis le plus longtemps possible et conservés ensuite dans de l'alcool à 80°.

D - TECHNIQUES HISTOLOGIQUES

Dans un certain nombre de cas des coupes histologiques de 5 à 7 μ d'épaisseur ont été réalisées après fixation au Carnoy ou au Bouin alcoolique. Elles ont été colorées simplement à des fins topographiques par le glychémalum de MEYER et l'érythrosine.

E - TERMINOLOGIE OPERATOIRE

Afin d'éviter toute confusion ou ambiguïté, nous rappellerons les termes classiques relatifs aux différents types de greffes :

- autogreffe : le récepteur et le donneur ne font qu'un
- homogreffe : le récepteur et le donneur sont deux animaux différents de la même espèce
- hétérogreffe : le récepteur et le donneur appartiennent à deux espèces différentes.
- greffe homopleurale : la greffe est réalisée du côté dont provient le greffon
- greffe hétéropleurale : le côté récepteur et le côté donneur se situent de part et d'autre du plan sagittal de l'animal.
- greffe orthotope : le greffon est implanté à sa propre place ou à celle qu'il occuperait sur un autre individu
- greffe hétérotope : la transplantation est effectuée ailleurs que dans la position normale.

association homonome - association entre segments de pattes situées au même niveau thoracique, par exemple, prothoracique.

association hétéronome - association entre segments de pattes de niveaux thoraciques différents, par exemple, prothoracique et métathoracique.

PREMIERE PARTIE

POTENTIALITES MORPHOGENETIQUES DU TROCHANTER

CHAPITRE I

ROLE MORPHOGENETIQUE DU TROCHANTER DANS LA REGENERATION CONSECUTIVE A UNE AUTOTOMIE

I - FACULTE REGENERATRICE PROPRE D'UN MOIGNON COXO-TROCHANTERIEN

A - POTENTIALITES REGENERATRICES DE MOIGNONS COXO-TROCHANTERIENS TRANSPLANTES

1 - Rappel de travaux expérimentaux antérieurs chez *Carausius morosus* Br.

LECAMP (1936, 1937, 1938) et STEINBERG (1959) se sont préoccupés des influences respectives, dans le processus de régénération, d'une part de l'orientation du moignon, d'autre part de son lieu d'implantation.

Ils ont apporté les résultats suivants :

a) - le moignon peut régénérer après implantation orthotope quelle que soit sa nouvelle orientation. LECAMP obtient sept régénérats normaux, mais dont l'orientation dorso-ventrale est l'inverse de la normale après implantation orthotope précédée d'une rotation de 180°. STEINBERG, après implantation orthotope observe un régénérat dans 12 cas sur 17.

b) - La morphologie du régénérat est conforme à celle que le moignon donnerait en position normale. LECAMP (1936) a obtenu trois régénérats à morphologie prothoracique à partir de moignons prothoraciques implantés à la place de pattes méso- ou métathoraciques. De même, dans 1 cas, un moignon mésothoracique, greffé en position prothoracique, produit un régénérat mésothoracique.

c) - Après greffe de moignons sur du "flanc" ou de la tête, LECAMP (1938) constate qu'un seul greffon sur 16 forme "deux petits segments de membre incomplètement différenciés". Par contre, STEINBERG (1959) n'enregistre aucune régénération à partir de 18 greffes réalisées sur du tergite.

Tableau I - Influence, en position orthotopie, de l'orientation du moignon coxo-trochantérien sur l'orientation du régénérat.

Type expérimental	Nombre de cas	Régénérats				
		Absents	globuleux, mal différenciés	bien différenciés	Orientation normale	Orientations (A-P ; D-V) inversées
1°) Témoin : Implantation sans rotation	5	0	0	5	5	0
2°) Rotation de 180°						
a) - Régénération non différée	21	6	3	12	0	12
b) - Régénération différée	4	0	0	4	0	4
Total a et b	25	6	3	16	0	16

A = antérieur ; D = dorsal ; P = postérieur ; V = ventral.

Tableau II - Morphologie de régénérats issus de moignons coxo-trochantériens implantés dans la zone d'insertion d'une patte.

Territoires d'implantation et types de régénération	Origine du moignon	Nombre de cas	Régénérats					
			Morphologie peu différenciée	Nombre de cas	Morphologie bien différenciée	Pigmentation fémorale	Tarse	
1) - Prothoracique (pro) Régénération non différée	- méso.	2	1	1	1 : méso	1 : méso	1 : méso	
	- méta.	7	2	5	5 : méta	5 : méta	5 : méta	
2) - Mésothoracique (méso) Régénération différée	- pro	4	2	2	2 : pro	1 : pro 1 : ?	2 : pro	
3) Métathoracique (méta) a) régénération non différée	- pro	7	2	5	5 : pro	1 : pro	5 : pro	
	- pro	4	1	3	3 : pro	2 : pro	3 : pro	

BUS
1944

Si dans ce cas STEINBERG conclut logiquement à une impossibilité de régénération, LECAMP, de façon assez osée, considère la régénération possible.

Notre premier but fut donc d'essayer de vérifier le bien-fondé de ces différentes conclusions.

2 - Expériences personnelles sur moignon coxo-trochantérien

Comme nos prédécesseurs, nous avons transplanté en diverses positions des moignons coxo-trochantériens. Quand un régénérat s'est constitué nous l'avons laissé se développer ou nous l'avons sectionné vers sa limite trochantéro-fémorale, ceci afin de laisser le temps d'agir à une hypothétique influence émanant du territoire récepteur. Dans ce dernier cas, les résultats obtenus ont été rangés dans une rubrique "régénération différée".

a) Implantation orthotop^{de} moignon coxo-trochantérien (tab. I)

- Implantation simple

Dans 5 cas sur 5, le régénérat s'édifie et croît normalement.

- Implantation précédée d'une rotation de 180° qui inverse les polarités antéro-postérieure et dorso-ventrale du greffon.

Que la régénération soit ou non "différée", une patte se forme ; elle présente les mêmes inversions que le greffon (Pl. II, fig. a). En résumé, les résultats sont donc homogènes : un appendice est régénéré dans la majorité des cas et son orientation est conforme à celle du moignon greffé.

b) Transplantation homopleurale hétérotope de moignon coxo-trochantérien dans la zone d'insertion d'une patte (tableau II)

⊗ - Homogreffe de moignon prothoracique

- à la place d'une patte méso- ou métathoracique,
(Pl. II, fig. b, c)

- dans la membrane articulaire antérieure d'une patte mésothoracique qui reste en place.

Résultats :

- Régénération non différée. Dans 4 cas sur 11, le régénérat n'est suivi que pendant deux intermues post-opératoires, intervalle

Tableau III - Potentialités régénératrices exprimées par un moignon coxo-trochantérien greffé en position hétérotope (territoire d'implantation autre que celui d'insertion d'une patte).

Lieu d'implantation	Nature du greffon	Nombre de cas	Régénérats	
			Absents	normaux, de même nature que la greffon
1) Sternite mésothoracique, antérieurement et à proximité immédiate d'une patte fonctionnelle	- Pro.	4	0	4
	- Méta.	25	12	13
		29		17
2) Sternite	- Pro.	3	0	3
	- Méso.	3	0	3
	- Méta.	3	0	3
		9		9
3) Tergite	- Pro.	4	0	4
	- Méso.	6	0	6
	- Méta.	4	0	4
		14		14

BUS
LILLE

trop court pour qu'il acquière une morphologie typique. Dans les sept autres cas, le fémur présente une morphologie prothoracique. Celle-ci est cependant atténuée : même après 5 mues post-opératoires, la courbure coaptative est peu accentuée. D'autre part, la rubéfaction basale n'apparaît pas constamment.

- Régénération différée. Dans 5 cas sur 8, la morphologie du régénérat apparu au stade V est assez nettement prothoracique au stade VII ; 3 fémurs sur 5 présentent la rubéfaction caractéristique.

♂ - Homogreffe à la place d'une patte prothoracique de moignon mésothoracique ou métathoracique.

Résultats : Dans 6 cas sur 9 où la morphologie s'est suffisamment différenciée, on constate qu'elle est conforme à l'origine du greffon (Pl. II, fig. d).

c) Transplantation hétérotope dans du sternite ou du tergite (tableau III)

Le greffon provient d'individus du stade II ; son implantation dans des animaux des stades II ou III est réalisée dans les tergites ou sternites méso ou métathoraciques, un peu latéralement par rapport au plan sagittal.

Résultats : Dans tous les cas (9/9 pour le sternite - 14/14 pour le tergite) il se forme un régénérat normal (Pl. III, fig. a, b). Rappelons que les greffes réalisées au voisinage d'une patte restée en place ont été suivies de régénération dans 17 cas sur 29. Le rendement plus faible de cette série opératoire est due à la nécrose assez fréquente du trochanter et à l'absence corrélative de régénération.

Le raccord des greffons avec les territoires récepteurs s'accompagne souvent d'une boursoufflure de ceux-ci et d'une déformation des carènes axiales (cas de greffe dans le tergite) et latérales (cas de greffe dans le sternite), ainsi que d'un assombrissement de la pigmentation.

La différenciation ultérieure des régénérats s'effectue convenablement, mais la croissance est toujours plus faible qu'en position normale.

3 - Discussion - Conclusion

a) Considérons d'abord les implantations réalisées dans le territoire d'insertion d'une patte. Avec de nombreux cas nous confirmons les résultats de nos prédécesseurs. En premier lieu, que la greffe soit orthotope ou hétérotope, le moignon coxo-trochantérien est capable de régénérer. En 2ème lieu, la morphologie et l'orientation du régénérat sont respectivement conformes à l'origine et à l'orientation du moignon coxo-trochantérien. Le territoire récepteur s'avère donc incapable de modifier aussi bien la nature que l'orientation de la prestation issue du greffon. En ce qui concerne la nature du régénérat, notre résultat concorde avec ceux de BOHN (1965 I) obtenus sur la blatte Leucophaea maderae FABR. mais est en contradiction avec ceux de URVOY qui, chez les espèces Blabera craniifer BURM. (1963 a, b) et Sipyloidea sipylus WESTWOOD (1968), aurait constaté que des greffons de patte ou d'antenne donnent une prestation de nature conforme à celle du territoire d'implantation. Néanmoins, il existe vraisemblablement certaines corrélations entre la patte et le territoire où elle s'insère normalement. A la faveur des perturbations causées par nos interventions nous avons en effet constaté les faits suivants :

- Dans la mesure où les orientations du greffon et du territoire récepteur coïncident ou diffèrent peu, l'articulation dorsale de la coxa avec les sclérites pleuraux se reconstitue, sans doute grâce à une affinité particulière entre certaines zones coxales et pleurales.

- Dans 6 cas, le sternellum situé du côté opéré se développe beaucoup plus que son symétrique par rapport au plan sagittal (Pl. II, fig. e). D'autre part, dans 3 cas, ce sternellum possède une sinuosité supplémentaire, distincte de la sinuosité normale ou la prolongeant. Les orientations du greffon et du porte-greffe différaient alors notablement et il se peut que la présence du greffon ait induit cette différenciation. Une étude précise de ces points annexes serait sans doute intéressante. En particulier le développement important du sternellum du côté opéré doit sans doute relever d'un mécanisme assez général. Il rappelle en effet les cas d'hypertrophie compensatrice et VARESE (1961) comme GIAIZAL (1962) ont constaté des faits analogues chez Idotea baltica basteri AUD.

b) Les résultats positifs de nos greffes de moignon coxo-trochantérien sur du tergite ou du sternite établissent indubitablement que la régénération est possible après implantation en dehors d'un territoire d'insertion d'une patte. A l'unique cas de régénérat déficient pour 15 greffes stériles observé par LECAMP, nous ajoutons 23 cas d'une régénération normale suivie le plus souvent d'une croissance convenable bien qu'assez faible. De plus, dans quelques cas, après nécrose du régénérat, il s'est produit de nouveau une morphogenèse régénératrice. Nos résultats concordent avec ceux que BODENSTEIN a observés chez la chenille de Vanessa urticae (1933 a) et chez la blatte Periplaneta americana L. (1955). Dans ces deux cas, la croissance de régénérats obtenus après greffe de moignons sur du tergite est aussi relativement faible. LECAMP a d'ailleurs attribué à de mauvaises conditions trophiques l'absence de régénération ou l'absence de croissance observée sur des greffons consistant en régénérats partiellement différenciés. Il est possible que les régénérats se développent mal à cause de mauvaises conditions trophiques qui pourraient relever d'une insuffisance d'innervation. En effet, ils n'effectuent aucun mouvement. Néanmoins, par rapport à nos résultats, il est surprenant que LECAMP et STEINBERG n'aient surtout obtenu que des résultats négatifs car il semble bien que l'aptitude à régénérer soit une propriété intrinsèque du moignon coxo-trochantérien.

II - ROLE DU TROCHANTER DANS LE DETERMINISME DE LA MORPHOLOGIE D'UN REGENERAT

A - PROBLEME ENVISAGE

Le moignon coxo-trochantérien régénère un appendice quel que soit l'emplacement où il est greffé. Or, LECAMP (1939) a montré par élimination sélective de différentes parties du moignon que l'aptitude à régénérer se trouve confinée au trochanter et à l'apex coxal. Nous-mêmes avons pu constater que toute amputation pratiquée frontalement aux $2/3$ proximaux de la coxa est suivie d'une simple cicatrisation. La partie restant en place est incapable de régénérer un appendice.

Par conséquent, la formation du régénérat s'effectuerait à partir de la zone comprenant une partie distale de la coxa et le trochanter. Pour cette

morphogenèse, cette zone perd sa différenciation alors que les 2/3 proximaux de la coxa restent au moins partiellement différenciés. Du fait de son caractère relativement différencié par rapport à la zone en morphogenèse, la zone coxale proximale pourrait-elle contrôler cette morphogenèse et en particulier déterminer la morphologie du régénérat?

Ce problème a été abordé de deux façons différentes. D'une part, nous avons étudié la prestation fournie par un trochanter seul, c'est à dire soustrait à un possible contrôle coxal. D'autre part, nous avons greffé un trochanter d'un segment thoracique sur une coxa d'un autre segment thoracique afin de voir si le régénérat est conforme à l'origine du trochanter ou à la coxa réceptrice.

B - PRESTATION D'UN TROCHANTER IMPLANTÉ A LA PLACE D'UNE PATTE

1 - Opération

Implantation orthotope de trochanter à la place d'une patte.

a) Prélèvement du trochanter. Sur une patte complète, nous sectionnons l'hypoderme et sa cuticule d'abord au niveau des condyles articulaires coxo-trochantériens antérieur et postérieur, puis dans la membrane articulaire coxo-trochantérienne du côté dorsal, enfin à la limite proximale du trochanter du côté ventral. Ensuite nous sectionnons les organes profonds : nerfs, trachées, muscles, conjonctif. De cette façon, les déplacements des tissus internes et les lésions hypodermiques sont peu importants. Finalement nous sectionnons à la limite trochantéro-fémorale pour isoler le trochanter.

b) Territoire récepteur. L'ablation de la patte à la place de laquelle sera greffé un trochanter est effectuée en respectant le plus possible la membrane articulaire coxo-pleurale afin que la plaie soit de faible dimension. De plus, comme la base coxale a toujours des dimensions supérieures à celles du trochanter, ce dernier est prélevé sur des animaux du stade V mais est implanté chez des récepteurs du stade II.

Lors de la greffe l'orientation du greffon est placée en coïncidence avec celle des tissus récepteurs.

Tableau IV - Régénérats obtenus par homogreffes orthotopes de trochanter (du stade V) à la place d'une patte (récepteur - stade II).

Nombre de cas	Régénération	Morphologie des régénérats						
		normale	globuleuse - peu différenciée	déficiences trochantériennes	déficiences trochantériennes et fémorales	conforme à l'origine du greffon		
						fémur	tarse	
23	23	10	1	6	Absence de face dorsale : 5 Absence de face postérieure : 5 Absence de face antérieure : 1	trochanter peu visible ; fémur court : 3 Absence de face dorsale pour trochanter et fémur : 3	16/16	22/22

Tableau V - Détermination de la morphologie des régénérats : greffes homopleurales hétérotopes de trochanter (To) sur Coxa (Co)

Type d'association To + Co	Nombre de cas de régénération	Morphologie fémorale du régénérat			
		Prothoracique	Prothoracique atténuée	Métathoracique	Incertaine
1) - To prothoracique + Co métathoracique	10	3	7	0	
2) - To métathoracique + Co prothoracique	Greffe prise : 6	0	0	5	1
	G. non prise : 3	3	0	0	



2 - Résultats (tableau IV)

La régénération a généralement lieu mais présente parfois quelques légères anomalies. On constate en effet des déficiences partielles du fémur et du trochanter (6 cas/22) ou seulement du trochanter sur une ou plusieurs faces autres que la face ventrale qui est toujours complète. Distalement au fémur, le tibia et le tarse sont régulièrement complets; cependant, dans un cas le tarse se dédouble. En l'absence des faces fémorales et trochantériennes du côté dorsal, le tibia se prolonge jusqu'au niveau de la membrane coxo-pleurale. Dans tous les cas la morphologie des régénérats s'est révélée conforme à celle que le trochanter aurait régénérée en place (Pl.III, fig.c, d).

C - PRESTATIONS ISSUES D'ASSOCIATIONS HETERONOMES DE TROCHANTER ET DE COXA

1 - Opération

Prélevé comme précédemment, un trochanter est greffé de façon homopleurale sur une coxa d'un autre individu du même stade.

2 - Résultats (tableau V)

a) Trochanter prothoracique greffé sur coxa métathoracique

Les 10 régénérats obtenus sont bien constitués; 3 d'entre eux présentent typiquement l'aspect prothoracique (Pl.III, fig.e). Dans les 7 autres cas, la morphologie prothoracique est discernable mais peu accentuée. Néanmoins, dans 2 de ces 7 cas, la rubéfaction fémorale prothoracique apparaît.

b) Trochanter métathoracique greffé sur coxa prothoracique

Dans 3 cas où le greffon s'est nécrosé, l'apex coxal récepteur a régénéré une patte de type prothoracique. Par contre, dans 5 des 6 cas où la greffe a pris, le régénérat est métathoracique, sauf dans un cas où il n'a pas pu se développer assez longtemps pour que sa morphologie fût déterminée avec certitude.

D - DISCUSSION - CONCLUSION

Privé de tout rapport avec une coxa, un trochanter peut donc édifier un régénérat normal, morphologiquement conforme à son origine et comportant en général tous les articles situés distalement au niveau coxo-trochantérien.

Le cas de dédoublement tarsal observé est sans doute dû à la persistance d'une frange fémorale sur le trochanter greffé comme nous le verrons dans le chapitre III. Par contre, les absences partielles de faces trochantériennes et fémorales relèvent peut-être d'une déficience initiale du matériel greffé pour les faces autres que la face ventrale. Par conséquent, les potentialités structurales d'un trochanter isolé de la coxa peuvent être considérées comme normales.

D'autre part, associé de façon hétéronome à une coxa, un trochanter donne un régénérat dont la morphologie s'avère dans tous les cas conforme à l'origine du greffon. La morphologie prothoracique des régénérats est cependant souvent moins affirmée que normalement. Un fait comparable a déjà été constaté sur des régénérats issus de greffons coxo-trochantériens. Par conséquent, l'absence de coxa normale ou la présence de la coxa d'un autre type de patte ne doivent pas être considérées comme la cause de cette légère atypie.

Dans un contexte anormal le trochanter conserve donc ses caractéristiques et les transmet au régénérat. S'il émane de la coxa une quelconque influence morphogénétique, celle-ci n'est pas capable de modifier la nature du greffon.

Ces résultats corroborent ceux que BODENSTEIN (1933) a obtenus sur les pattes de chenilles de certaines vanesses. Ils montrent que les tissus situés dans le voisinage immédiat au plan d'autotomie jouent le rôle déterminant dans la formation du régénérat car, en conclusion, on peut admettre que le trochanter, à lui seul, restitue les caractéristiques majeures, structurales et morphologiques, du régénérat.

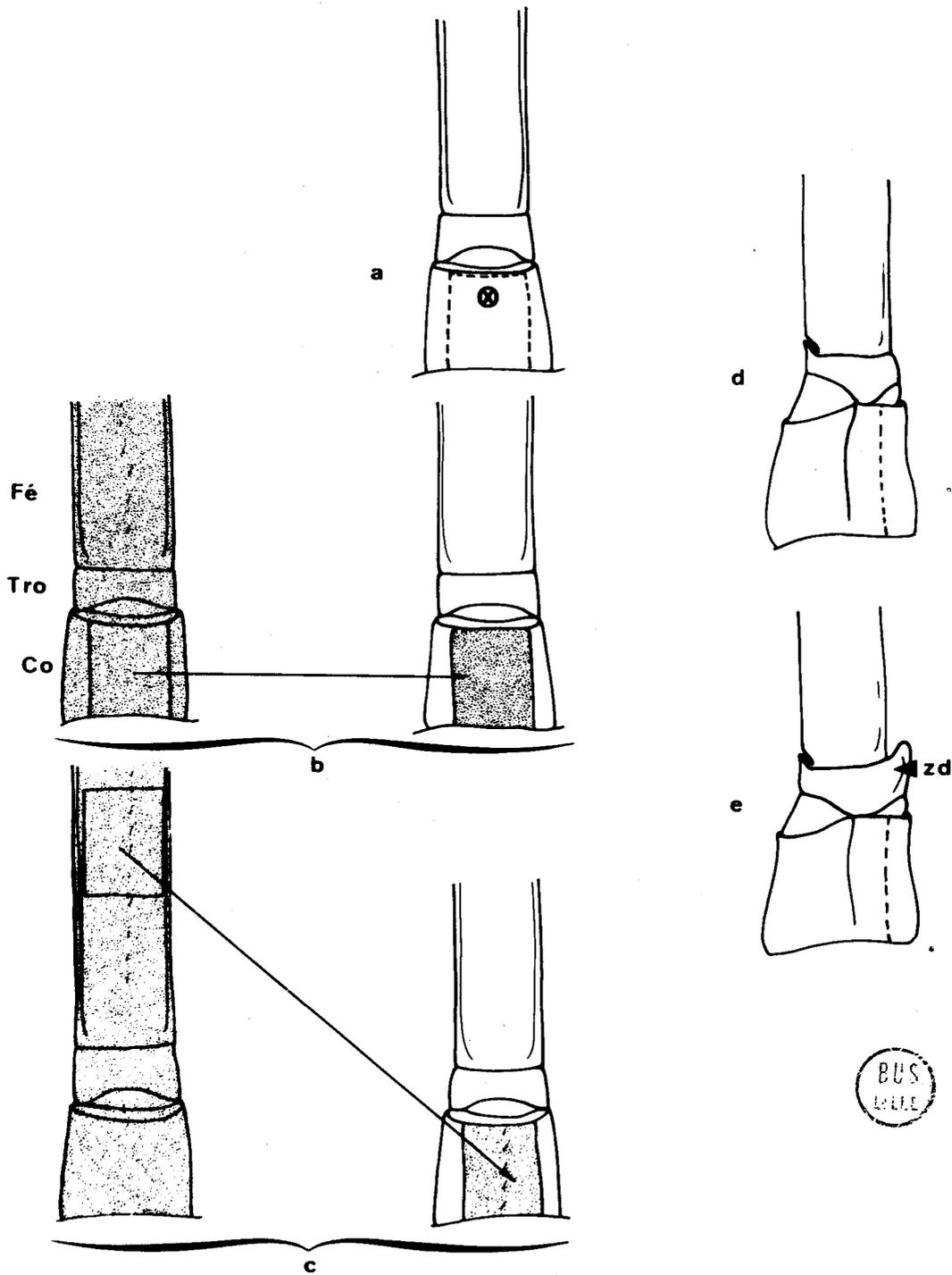


Figure 1 - Evolution du trochanter après opération portant sur la face coxale ventrale.
 a : enfoncement d'un volet coxal - b : homogreffe de face coxale ventrale en position coxale ventrale - c : homogreffe de face fémorale ventrale en position coxale ventrale - d : trochanter inchangé - e : trochanter transformé en fémur dans sa zone distale (z.d.) - Co : coxa ; Fé : fémur ; Tro : trochanter.

CHAPITRE II

POTENTIALITES MORPHOGENETIQUES EXPRIMEES PAR UN TROCHANTER DE PATTE ENTIERE

Après autotomie, le trochanter est donc le segment où se localise le centre morphogénétique dont naît un régénérat. Quelles causes peuvent provoquer la formation de ce centre morphogénétique ? Diverses expériences affectant l'apex coxal et le trochanter nous ont permis d'aborder et de résoudre partiellement ce problème. En effet, à la suite d'opérations effectuées sur la face ventrale de la coxa de pattes entières, nous nous sommes trouvés en présence d'une transformation trochantérienne assez surprenante. La cause du processus nous a d'abord paru énigmatique, mais en sériant progressivement les conditions expérimentales nous avons pu la cerner de façon assez satisfaisante. Dans ce chapitre, nous traiterons donc successivement de la mise en évidence de cette transformation trochantérienne puis des conditions dans lesquelles elle se manifeste.

I - MISE EN EVIDENCE D'UNE REACTIVITE TROCHANTERIENNE SOURCE DE MORPHOGENESE SUR PATTE ENTIERE

A - EXPERIENCES DE BASE

1 - Conditions opératoires

Les trois séries opératoires suivantes ont été à l'origine de nos observations (fig. 1) :

1) - Sur toute la hauteur d'une face coxale ventrale, un volet est découpé par trois incisions à ses limites apicale, antérieure et postérieure. Ensuite il est légèrement enfoncé dans la coxa.

2) - Homogrefe homopleurale de face coxale ventrale à la place d'une face coxale ventrale

3) - Homogrefe homopleurale d'un secteur de face fémorale ventrale à la place d'une face coxale ventrale.

Tableau VI - Evolution du trochanter après opération sur la face coxale ventrale

Séries opératoires	Nombre de cas	Transformation de la zone distale du trochanter			
		Nombre de cas	Zone bombée	Fémoralisation	
				1 carène	2 carènes
1) - Volet coxal ventral enfoncé sur place	19	3	1	1	1
2) - Homogreffe homopleurale de face coxale ventrale en position ventrale sur patte entière					
- 1ère série	21	11	7 dont 4 subissent l'autotomie	1	3
- 2ème série	17	3	2		1 (ébauchées)
3) - Homogreffe homopleurale de face fémorale ventrale en position ventrale					
- nécrosée	9	4	1		3
- prise	14	6	6		
Totaux	80	27	17	2	8



2 - Résultats (tableau VI)

La cicatrisation des plaies s'effectue convenablement et, pour un faible nombre de cas, dans chacune de ces trois séries on constate des modifications de la morphologie trochantérienne dès la première mue post-opératoire

Si la partie proximale de la face ventrale du trochanter, occupée par une plage sensorielle en forme de lunule ne se modifie guère, le reste de la face ventrale que nous avons dénommé zone distale (BART 1966) se transforme tout en restant séparé du fémur par le liseré d'autotomie. La zone ^{distale} devient ainsi plus haute et plus bombée que normalement alors que sa cuticule apparaît lisse et brillante (Pl. IV, fig. a). Parfois la pigmentation hypodermique se concentre dans une zone en forme de fer à cheval dont les deux branches qui prolongent en quelque sorte les deux carènes respectivement antéro-ventrale et postéro-ventrale du fémur, sont dirigées vers la coxa. Dès ce stade, au niveau de ces deux branches peuvent d'ailleurs s'ébaucher deux carènes (Pl. IV, fig. b). Généralement, à la 2ème mue post-opératoire, on constate que la transformation trochantérienne ne s'accentue plus. Cependant, elle s'est quelque peu poursuivie dans une douzaine de cas et pour trois d'entre eux, a substitué à la zone distale une face fémorale ventrale, typique bien que très courte. Dans un cas en particulier, la morphologie, la pilosité, l'ornementation en épines sont tout à fait nettes et, distalement, entre les apex des deux carènes fémorales néoformées, se différencie une plage membranaire homologue d'une plage articulaire fémoro-tibiale (Pl. IV, fig. d, e, f). La hauteur de cette zone fémorale vaut environ 10 fois celle de la zone trochantérienne distale, mais il persiste à sa base la zone sensorielle devenue saillante et à son apex le liseré d'autotomie. Malgré l'ampleur de cette transformation, le reste de la patte s'accroît normalement et cette dernière reste fonctionnelle.

3 - Discussion

Le phénomène de transformation trochantérienne se produit aussi bien après simple enfoncement de la face coxale, qu'après homogreffe coxale ou fémorale. Bien mieux, il peut également avoir lieu après nécrose du greffon. Malgré les différences numériques enregistrées entre les différentes séries, il ne semble pas y avoir de relation spécifique entre un type d'opération et

cette transformation. Celle-ci, limitée à la face ventrale, doit donc vraisemblablement relever d'un facteur commun à ces opérations. La durée d'action de ce dernier doit être assez limitée car la transformation, ébauchée, stagne dans de nombreux cas. Par ailleurs, celle-ci s'effectue sans que l'hypoderme prenne un aspect complètement dépigmenté comme lorsqu'il constitue un régénérat. Plutôt qu'à une morphogenèse, il semble qu'on assiste à un glissement de la différenciation du trochanter vers une prestation fémorale. Cette prestation reste en continuité avec la zone trochantérienne proximale : aucun liseré d'autotomie ne s'interpose entre elles. D'autre part, la transformation peut affecter toute la zone distale ventrale ou simplement une partie de celle-ci. Il se différencie alors une seule carène fémorale en position antéro-ventrale ou postéro-ventrale. Il semblerait donc aussi que le facteur responsable de la transformation varie en efficacité et par conséquent peut être en intensité.

En fonction de ces diverses considérations, nous pensons que ces opérations pourraient agir de deux façons différentes pour déterminer la transformation trochantérienne :

- 1) par leurs blessures elles activeraient le trochanter ou,
- 2) elles perturberaient un contrôle d'ordre morphogénétique exercé par la coxa sur les tissus distaux voisins. Le trochanter alors libéré pourrait se transformer.

Afin de pouvoir envisager au mieux ce problème causal, nous avons en premier lieu essayé de provoquer régulièrement la transformation trochantérienne en utilisant comme hypothèse de travail l'idée d'une perturbation d'un contrôle d'ordre morphogénétique.

B - ESSAI D'ANALYSE CAUSALE DU PHENOMENE DE TRANSFORMATION TROCHANTERIENNE

Dans l'optique de la levée d'un contrôle, nous avons d'abord essayé de reconduire, simplement pour l'apex coxal, les conditions opératoires des expériences précédentes. Pour ceci, dans 20 cas, une frange coxale apicale a été éliminée sur toute la largeur de la face ventrale. Aucune transformation trochantérienne ne s'est produite. En fait, il faut remarquer que la relation de contiguïté entre l'apex coxal et la base trochantérienne, visible

extérieurement, est un trompe-l'oeil. Au niveau de la membrane articulaire coxo-trochantérienne, une invagination hypodermique descend très profondément en oblique vers l'axe coxal (Pl. XX, fig. b). Il existe, par conséquent, entre l'apex coxal et la zone distale du trochanter une nappe hypodermique sur laquelle s'insère de plus, une importante musculature. Il serait surprenant que la levée d'inhibition présumée, retentisse relativement loin de la zone d'opération c'est à dire dans la zone distale du trochanter sans que la zone proximale y réagisse. En effet, lors d'une régénération, tout le trochanter entre en morphogenèse. Par contre, les relations coxo-trochantériennes sont relativement étroites, au niveau, d'une part, de la musculature dont nous venons de parler, et d'autre part, des condyles articulaires coxo-trochantériens antérieur et postérieur. Dans la mesure où la musculature est fonctionnelle et exerce constamment des tractions sur l'hypoderme de la base du trochanter, peut-être contribue-t-elle à en maintenir la différenciation ? Après sa section ou sa destruction, le trochanter pourrait-il éventuellement se transformer ? Par ailleurs, au niveau des condyles articulaires sur les faces antérieure et postérieure, il n'existe aucune invagination hypodermique et le voisinage est étroit entre ces zones condylaires et la zone distale du trochanter. Dans nos expériences de base, des lésions de la musculature ou de l'un ou l'autre de ces condyles auraient peut-être pu provoquer la transformation trochantérienne. Nous envisagerons donc maintenant les effets des lésions de la musculature et des condyles.

1 - Sections ou éliminations de la musculature coxo-trochantérienne

a) Sections

Ces opérations ont été réalisées aussi bien du côté ventral que du côté dorsal. En effet, sur la face dorsale, un muscle coxal s'insère également à la base du trochanter et nous avons voulu comparer les comportements des faces ventrale et dorsale du trochanter dans des conditions semblables.

- Opérations

A l'apex coxal trois types de section ont été effectuées :

- section de la musculature ventrale,
- section de la musculature dorsale,
- section des musculatures ventrale et dorsale.

Tableau VII - Résultats, au niveau de la zone distale ventrale du trochanter, de différentes opérations portant sur la musculature et les condyles articulaires coxo-trochantériens.

Types d'opérations	Nombre de cas	Trochanter inchangé	Trochanter transformé (zone distale)							
			transformation légère et transitoire	Transformation durable						
				Zone distale haute	Formation d'une saillie	Formation d'une carène	Formation de 2 carènes	Formation de fémur + tibia		
1) Portant sur la musculature										
a) Sections										
- musc. ventrale	32	26	1			2		3		
- musc. dorsale	22	20	2							
- musc. ventrale + dorsale	54	21	8	2	1	1		1		
b) Élimination										
- musculature ventrale	14	13	1							
- Ténoïn	16	15								1
2) Portant sur les condyles articulaires										
a) Section de condyles dans la partie coxale	12	8	3	1						
b) Section de condyle dans la partie trochantérienne	12	2	5		2	2		1		
Totaux	142	105	20	3	3	5		5		1



- Résultats

La section est pratiquée au début d'une intermue pendant laquelle elle supprime spécifiquement un certain nombre de mouvements. Cependant la mobilité normale est presque complètement rétablie dès la 2ème mue post-opératoire.

En ce qui concerne les transformations trochantériennes, les résultats ont été consignés dans le tableau VII, et se montrent comparables à ceux de nos expériences de base sauf lorsqu'il y a simplement section de la musculature dorsale. Dans ce cas aucune transformation notable ne se produit. Par contre, dans les deux autres séries on constate des processus de transformation partielle en fémur de la zone distale du trochanter.

b) Eliminations (tableau VII)

Seule la musculature coxale ventrale a été éliminée. Une incision est faite dans l'axe de la face ventrale de la coxa sur toute sa hauteur. La musculature est sectionnée aux niveaux de la base et de l'apex coxal puis éliminée. Cette série a été complétée par une série témoin où seule l'incision est réalisée.

Les résultats sont presque complètement négatifs. En effet, seul un cas de la série témoin est remarquable : la zone distale de la face trochantérienne ventrale s'y développe considérablement et se différencie en deux articles successifs ; le proximal a l'aspect d'un fémur et le distal celui d'un tibia. Un liseré d'autotomie apparaît proximale à la base du fémur néoformé et se raccorde suivant les génératrices antéro-ventrale et postéro-ventrale au liseré normal qui persiste. Ces deux segments présentent une face de qualité ventrale en position ventrale mais, pas de face dorsale. Ils constituent en quelque sorte une énorme saillie de face ventrale.

c) Conclusion

Parmi ces diverses opérations seules celles qui affectent la face ventrale déterminent une transformation de la zone distale de la face ventrale du trochanter et ceci, dans des proportions faibles, comparables à celles de nos séries de base.

2 - Sections au niveau des zones articulaires coxo-trochantériennes (tableau VII)

Nous avons sectionné la pointe trochantérienne ou la pointe coxale situées au voisinage immédiat de l'articulation.

La gamme des résultats obtenus ne comporte pas de cas nouveaux, mais il faut remarquer la fréquence importante des transformations déterminées par les sections dans le trochanter (10/12).

3 - Discussion

La plupart de ces expériences peuvent provoquer, pour un faible pourcentage de cas, une transformation trochantérienne. Souvent, le processus s'interrompt après une certaine activation du trochanter et il est rare d'observer une prestation fémorale importante et bien différenciée. D'après les expériences affectant la musculature, il ne semble pas que celle-ci exerce un contrôle sur le trochanter en l'empêchant de se différencier en fémur par exemple. Par contre, bien que plus discrètes, les sections de la partie trochantérienne d'un condyle articulaire entraînent fréquemment une transformation du trochanter. Il se pourrait donc que celle-ci relève plutôt d'un processus d'activation lié à la blessure du trochanter. Dans cet esprit nous avons réalisé systématiquement des lésions à différents niveaux de la face ventrale du trochanter.

II - EVOLUTION TROCHANTERIENNE APRES LESION DU TROCHANTER ET DE LA BASE FEMORALE

Les lésions ont porté sur la zone proximale et la zone distale du trochanter sur la face ventrale. Les résultats obtenus nous ont alors incité à étudier l'effet de différentes blessures affectant soit la limite trochantéro-fémorale (niveau d'autotomie), soit encore la base du fémur. Nous exposerons donc les résultats en partant de la partie proximale du trochanter vers le fémur. En second lieu, nous tenterons de préciser le mode d'action des blessures dans la transformation du trochanter.

Tableau VIII - Résultats au niveau de la zone distale du trochanter de la destruction de la base de la face ventrale du trochanter (lunule sensorielle).

Nombre de cas	Zone distale normale ou peu transformée	Nombre de cas	Transformation de la zone distale							
			Nature de la prestation							
			Décs	1 carène fémorale	2 carènes fémorales	Flage ou hernie fémorale cernée par un liséré d'autotomie	Flage ou hernie fémorale refoulée dans la base du fémur	Fémur + tibia	Fémur + tibia + tarse	
68	20	48	5	4 (1 cas avec secteur articulaire)	8 (2 avec secteur articulaire)	15 (9 hernie, 6 plage)	8 (4 hernie, 4 plage)	7	1	



A - REACTIONS MORPHOGENETIQUES TROCHANTERIENNES AUX BLESSURES DU TROCHANTER ET DU FEMUR

1) Elimination de la zone proximale d'une face trochantérienne ventrale

a) Opération

La zone sensorielle en lunule située à la base du trochanter d'une patte fonctionnelle est découpée; la plaie est recouverte par une languette de cuticule afin de limiter l'hémorragie et les risques d'infection (fig. 2).

b) Résultats (tableau VIII)

Sur 68 cas, 20 trochanters restent presque normaux : ils ne montrent dans leur zone distale qu'une très légère activation. Celle-ci n'est plus visible dès la 2ème mue post-opératoire. Par contre, dans les 48 autres cas, la zone distale montre une modification nette et durable. La plage sensorielle éliminée se reconstitue parfois mais n'est vraiment visible que dans quelques cas où par ailleurs la zone distale s'est transformée.

La transformation trochantérienne revêt différents aspects : outre l'apparition de une ou deux carènes fémorales accompagnées ou non par une plage articulaire homologable à la membrane fémoro-tibiale, nous avons relevé trois autres types de transformations.

1er type - L'opération donne naissance dans la zone distale à une formation en dôme, hémisphérique, qui évolue en une prestation différenciée, généralement axiale, saillante ou non. Parfois on peut y distinguer une carène fémorale, et son contour est cerné par un liseré brun identique au liseré d'autotomie dont il est distinct (Pl. IV, fig. c, g).

2ème type - Dans quelques cas, la zone transformée du trochanter n'est limitée par ce liseré que proximale. Celui-ci est absent vers le fémur et, en outre, le liseré d'autotomie normal a disparu. Ce dernier se raccorde au liseré néoformé à peu près dans le prolongement des carènes antéro-ventrale et postéro-ventrale du fémur, expulsant en quelque sorte du territoire trochantérien la zone qui a changé de différenciation (fig. 2, d). De ce fait, celle-ci se trouve incorporée dans la base du fémur (Pl. IV, fig. c)

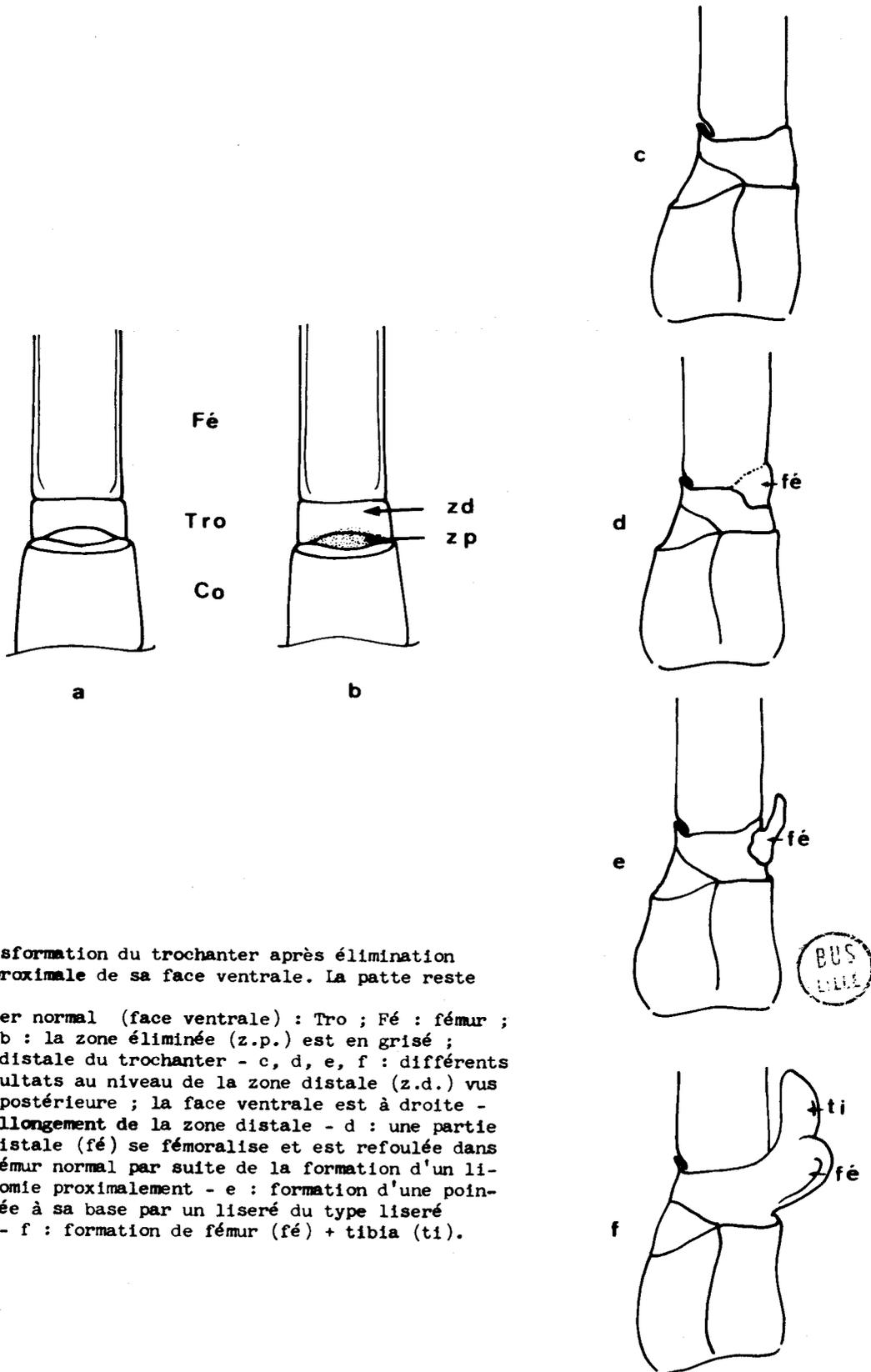


Figure 2 - Transformation du trochanter après élimination de la zone proximale de sa face ventrale. La patte reste entière.

a : trochanter normal (face ventrale) : Tro ; Fé : fémur ; Co : coxa - b : la zone éliminée (z.p.) est en grisé ; z.d. : zone distale du trochanter - c, d, e, f : différents types de résultats au niveau de la zone distale (z.d.) vus par la face postérieure ; la face ventrale est à droite - c : simple allongement de la zone distale - d : une partie de la zone distale (fé) se fémoralise et est refoulée dans la base du fémur normal par suite de la formation d'un liseré d'autotomie proximale - e : formation d'une pointe (fé) cernée à sa base par un liseré du type liseré d'autotomie - f : formation de fémur (fé) + tibia (ti).

branchée sur la base fémorale s'il s'agit d'une formation saillante. Dans un cas d'autre part, la formation de deux carènes fémorales est accompagnée de l'apparition à la base de l'une d'elles seulement d'un segment de liseré du type d'autotomie : la ségrégation entre territoires différents ne s'est pas complètement réalisée.

3ème type - Enfin, dans huit cas, la zone distale se développe en une prestation globuleuse faisant fortement saillie et comportant une face ventrale de fémur et de tibia en position normale. Lors de son apparition, cette prestation a typiquement l'aspect d'un régénérat en ce qui concerne la pigmentation, la cuticule, le degré de différenciation. Parfois l'extrémité tibiale est libre, mais le plus souvent elle est repliée proximale de façon à se raccorder à la base du fémur normal. Latéralement, les faces postérieure et antérieure du trochanter se prolongent sans discontinuité dans celles, fémoro-tibiales, de la néoformation ; quant à la face dorsale du trochanter, elle est simplement un peu plus haute que normalement (Pl. IV, fig. h ; fig. 2, e, f).

Dans un cas, outre le fémur et le tibia, il s'est formé de plus une ébauche tarsale.

La patte affectée par cette morphogénèse reste tout à fait normale (6 cas) ou, peut-être mal irriguée, croît difficilement.

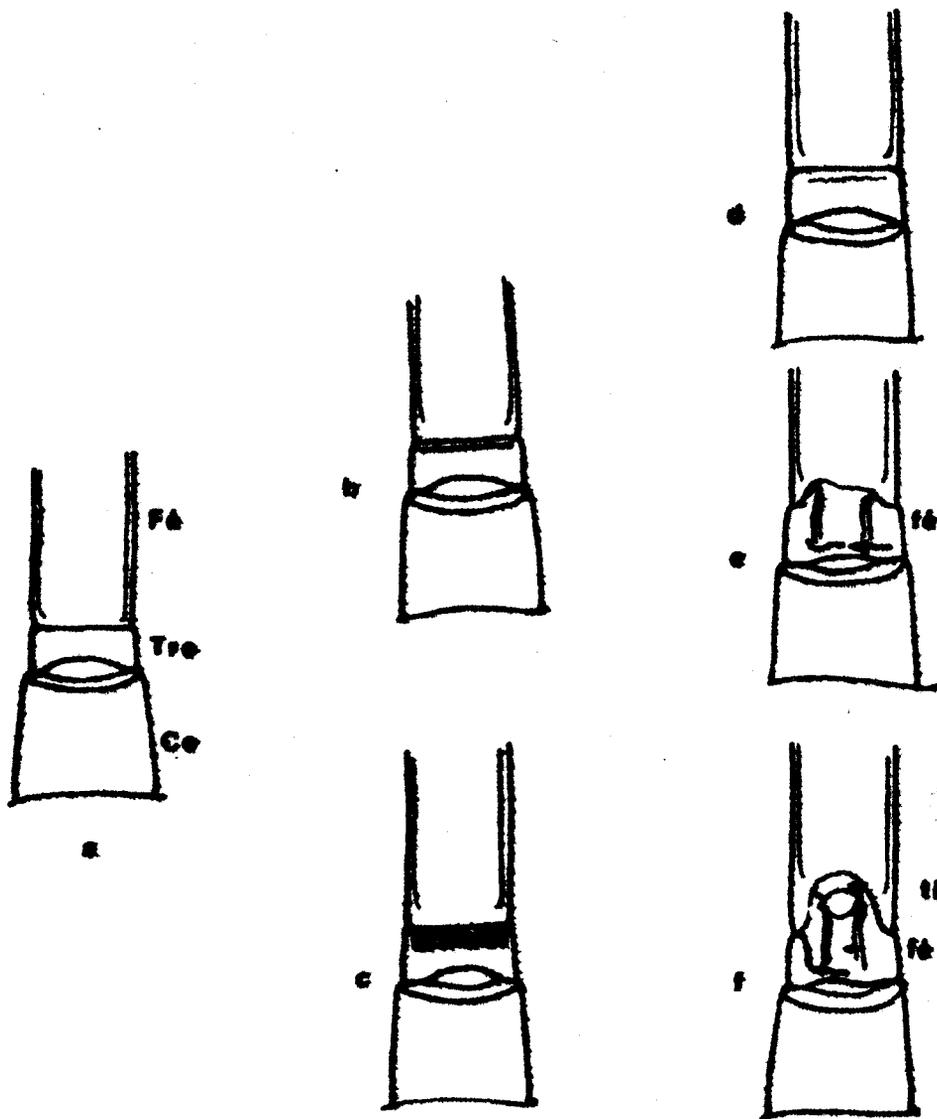
c) Discussion

Dans la grande majorité des cas, l'opération déclenche une morphogénèse à partir de la zone distale du trochanter. Les différentes prestations observées ont généralement un développement assez faible mais peuvent aussi devenir très importantes, provoquant par là-même, le dépérissement de la patte normale.

D'après la nature des prestations, le trochanter s'avère capable de répondre de deux façons distinctes à l'opération.

- Il se différencie progressivement en une prestation fémorale qui, bien que typique, s'intègre au reste du trochanter dont elle ne se sépare pas.

- Il peut donner naissance à un centre morphogénétique qui s'isole par l'apparition d'un liseré d'autotomie néoformé. Ce centre évolue



BUS
L.L.E.

Figure 3 - Blessures de la zone distale d'une face trochantérienne ventrale.

a : face ventrale normale (Co : coxa ; Fé : fémur ; Tro : trochanter) - b : coupure dans la zone distale - c : élimination d'une partie de la zone distale - d, e, f : différents résultats - d : simple cicatrization - e : fémoralisation ; fé. (la flèche indique une néoformation partielle de ligéré d'autotomie) - f : formation de fémur (fé) + tibia (ti) et d'un ligéré d'autotomie partiel.

parfois de façon quasi-abortive en donnant des secteurs fémoraux d'importance variable s'incorporant ou non à la base du fémur normal ; il peut aussi manifester des potentialités très voisines d'un centre de régénération normal. Néanmoins il est rare d'assister à la formation d'un tarse. Bien que les prestations soient parfois plus développées dans le 1er type de réponse que dans le 2ème (cas des formations abortives pour ce 2ème type), ce dernier nous paraît représenter un processus plus évolué car sa prestation s'isole par l'acquisition à sa base d'un liseré du type liseré d'autotomie. Cependant, la gamme des résultats de ce 2e type de réponse n'est pas continue (comparer Pl. IV, fig. c et h) et l'apparition d'une néoformation fémoro-tibiale représente un nouveau pas important dans l'individualisation du centre morphogénétique. De quel (s) facteur (s) peuvent bien relever ces transformations ? Remarquons pour l'instant que les résultats confirment le fait qu'une lésion trochantérienne déclenche une morphogenèse dans le trochanter. Bien entendu, la lésion pourrait agir en levant un contrôle de la zone proximale sur la prestation de la zone distale du trochanter. Aussi avons-nous cherché à déterminer si la zone distale peut réagir comme dans les cas précédents aux blessures qu'on lui porte.

2) Blessures de la zone distale d'une face trochantérienne ventrale

a) Opérations

Réalisées sur patte fonctionnelle, elles sont de deux types :

- coupure au voisinage du liseré d'autotomie et parallèle^{ment} à ce dernier (fig. 3, b).
- élimination sur la largeur de la face ventrale d'un tiers environ de la hauteur de la zone distale (fig. 3, c).

b) Résultats

- coupure. Elle se traduit par une ligne nécrotique étroite. Dans 23 cas/30, à la première mue post-opératoire, la continuité du liseré d'autotomie est partiellement interrompue mais se rétablit au bout de quelques intermues. Cependant, aucune transformation trochantérienne ne se

produit (fig. 3, d). Dans les sept autres cas par contre, la zone distale est nettement transformée, soit en une plage fémorale peu importante refoulée dans le fémur normal (4 cas) soit en une importante formation fémoro-tibiale (fig. 3, d, e, f).

- élimination du $1/3$ distal de la zone distale. Elle entraîne fréquemment l'autotomie ou la nécrose de la zone proximale du trochanter. Réussie seulement dans 3 cas, elle provoque l'apparition d'une prestation fémorale (1 cas) ou fémoro-tibiale (2 cas) (fig. 3, e, f).

c) Discussion

Les simples coupures provoquent peu de modifications trochantériennes par ailleurs assez discrètes. Elles déterminent rarement des modifications importantes à l'inverse des destructions marquées de la zone distale. Néanmoins, le fait important est que, blessée, la zone distale réagisse par une morphogenèse. L'importance de celle-ci semble de plus dépendre de l'importance de la blessure.

Nous avons signalé que la prestation de la zone distale du trochanter peut être conditionnée par l'existence éventuelle d'un contrôle exercé par les tissus situés proximement, ou résulter d'une activation provoquée par une blessure. Or, l'effet d'une blessure paraît susceptible de diffuser aussi bien proximement que distalement à partir de la zone lésée. Par conséquent, en opérant distalement par rapport au trochanter, c'est-à-dire à la limite d'autotomie trochantéro-fémorale, nous conserverons sans doute l'effet dû à la blessure sans supprimer un éventuel contrôle d'origine proximale.

3 - Opérations réalisées à la limite trochantéro-fémorale

a) Protocole expérimental

Ces opérations sont de deux types :

série 1 : Elimination, dans la zone immédiatement distale au plan d'autotomie, d'un fragment fémoral, sur toute la largeur d'une face quelconque et sur une hauteur correspondant à environ trois fois celle du trochanter (fig. 4, a).

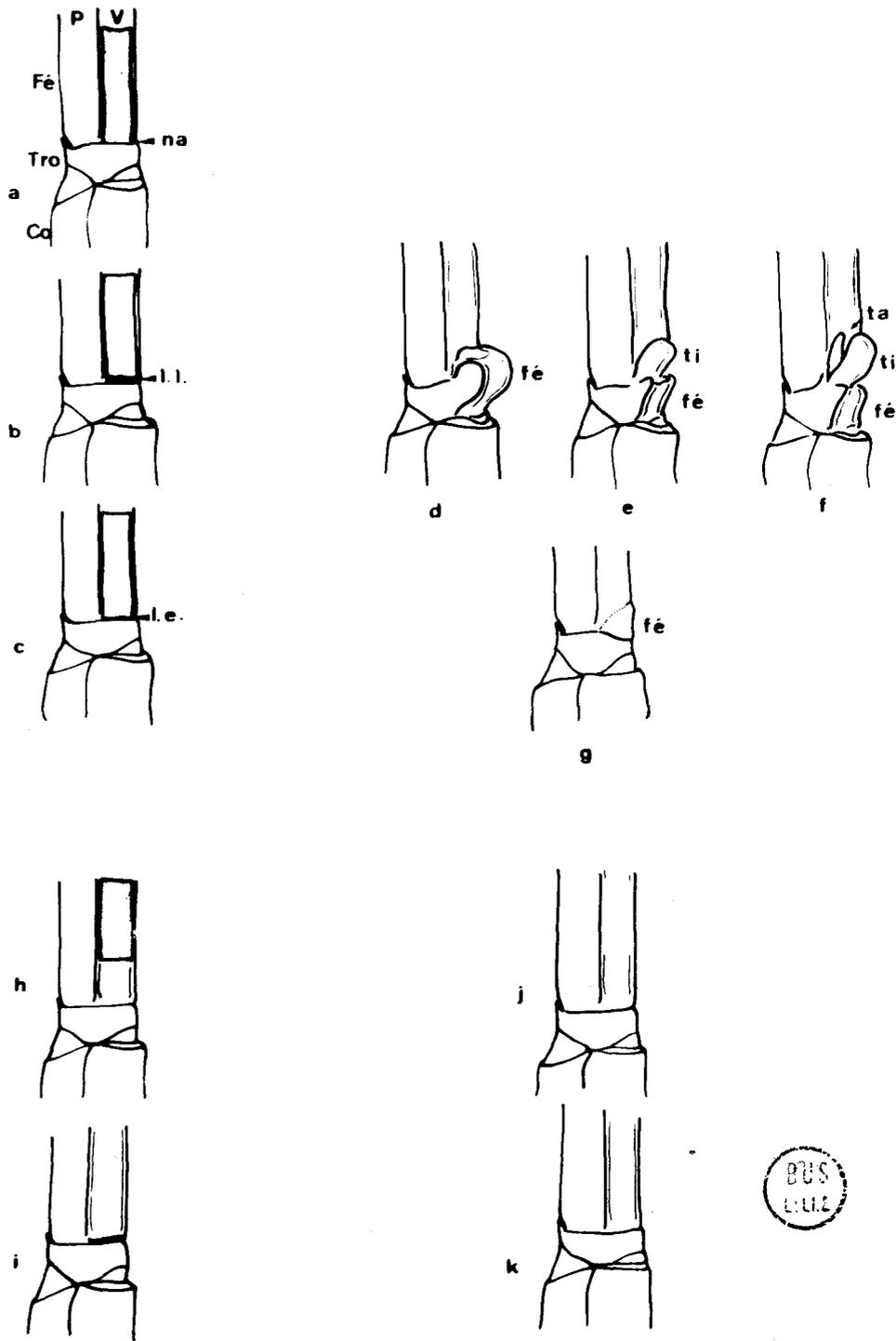


Figure 4 - Opérations réalisées à la limite trochantéro-fémorale (a à g) et dans la base fémorale (h à k) sur la face ventrale de pattes entières.

a : élimination d'un secteur (grisé) de face fémorale ventrale (v) dans la zone immédiatement distale au plan d'autotomie (n.a.). Co : coxa ; Fé : fémur ; P. : face postérieure ; Tro : trochanter - b : un même secteur fémoral est détaché puis remis en place ; liseré nécrotique large : l.l. - c : même opération qu'en b, liseré nécrotique étroit : (l.e.) - d, e, f, g : différents types de résultats : formation en d de fémur (fé), en e de fémur (fé) + tibia (ti), en f, de fémur, tibia et tarse (ta), à partir de la face ventrale du trochanter - g : formation d'une plaque fémorale (fé) refoulée dans le fémur - h : élimination d'un secteur fémoral. (résultat en j : cicatrisation) - i : coupure à proximité du liseré d'autotomie. (résultat k : cicatrisation).

série 2 : Un fragment fémoral identique, après avoir été découpé et détaché, est remis en place aussi exactement que possible (fig. 4, b, c).

Ces expériences nous permettent outre l'étude de l'influence des blessures sur l'évolution de la zone distale du trochanter, d'observer quel sera le résultat d'une autotomie partielle. En effet, l'élimination du fragment fémoral (1ère série) reconstitue, pour la face considérée, des conditions proches de celles réalisées dans l'autotomie au niveau du trochanter. Uniquement pour la face opérée, il y a perte de la continuité hypodermique trochantéro-fémorale. Les diverses lésions (lésion hypodermique, en particulier au niveau d'autotomie, lésion partielle de la musculature fémorale) coïncident cette fois avec un certain isolement trochantérien non plus par rapport aux tissus situés proximement, mais distalement. Par ailleurs, si certaines ramifications nerveuses et trachéennes sont lésées, le nerf et le tronc trachéen axiaux subsistent, intacts, et la patte reste fonctionnelle. Dans la 2ème série, le fragment fémoral reste vivant. L'interruption de la continuité trochantéro-fémorale est réduite à une bande nécrotique de faible largeur. Suivant la largeur de cette bande, nous avons distingué deux cas :

- quand elle est à peine plus large que le liseré d'autotomie, nous parlerons de liseré nécrotique étroit (fig. 4, c).

- quand elle est de 3 à 4 fois plus large que le liseré d'autotomie, nous parlerons de liseré nécrotique large (fig. 4, b).

Cette 2ème série, en particulier par les cas de liseré nécrotique étroit, peut être considérée comme une expérience témoin de la 1ère en ce qui concerne la perte de la continuité hypodermique trochantéro-fémorale ; néanmoins celle-ci existe quand même, bien que minime.

b) Résultats

A moins d'être éliminée mécaniquement lors d'une exuviation, la patte opérée reste fonctionnelle. Dans un faible nombre de cas, une cicatrisation comble la plaie et on peut constater un certain étirement du liseré d'autotomie vers la zone de cicatrisation (Pl. V, fig. a). Cependant, dans les deux séries, le trochanter subit généralement une transformation apparente dès la première mue post-opératoire. Cette transformation affecte essentiellement la face opérée sur toute la hauteur du trochanter et aussi

Tableau IX - Evolution du trochanter apres operation affectant la limite trochantéro-fémorale. L'opération a porté sur l'une des 4 faces : A : antérieure ; D : dorsale ; P : postérieure ; V : ventrale.

Séries opératoires	Nombre de cas	Trochanter inchangé				Trochanter transformé				
		A	D	V	P	A	D	V	P	
1) - Elimination d'une frange fémorale haute comme environ 3 fois le trochanter face opérée	A	4	0			4				
	D	7		5			2			
	V	65		6				59		
	P	13			1				12	
Total	89		12				77		soit 86 % des cas	
2) - Série "témoins"										
	a) liseré nécrotique large face opérée	A	3	1			2			
		D	1		1			0		
		V	20			4			16	
P		3				1			21	
Total	27		7				20		soit 74 % des cas	
b) liseré nécrotique étroit face opérée	A	8	4			4				
	D	0		0			0			
	V	30			11			19		
	P	9				4			5	
Total	47		19				28		soit 59 % des cas	
Total a + b	74		26				48			

Tableau X - Natures et fréquences des articles partiels ou complets issus du trochanter apres operation affectant la limite trochantéro-fémorale.

A : antérieure ; D : dorsale ; P : postérieure ; V : ventrale.

Séries opératoires	Face opérée	Nombre de cas	Natures et fréquences des articles formés							
			Articles partiels			Articles à 4 faces				
			Indéterminé	Fémur + Autotomie de la patte opérée	Fémur	Fémur + tibia	Fémur + tarse	Fémur + Autotomie de la patte opérée	Fémur + tibia suivant la face opérée	
1) - Elimination d'une frange fémorale	A	4			1	2		1		
	D	2				1			1	
	V	59		11	9	19	15	5		
	P	12			2	10				
		77		11	12	32	15	6	1	
2) - "témoins"										
	a) liseré nécrotique large	A	2			1	1			
		V	16	1		2	2	11		
		P	2			1	1			
		20	1		4	4	11			
b) liseré nécrotique étroit	A	4			1	3				
	V	19	2		6	6	4	1		
	P	5	3			2				
		28	5		7	11	4	1		

BUSSIERE

partiellement les faces qui lui sont contiguës. Parfois elle s'étend à tout le trochanter. Elle fournit toujours du trochanter accompagné de fémur ou de fémur et de tibia, ou encore de fémur, de tibia et d'articles tarsaux, sans qu'apparaisse d'onychium (fig. 4, d, e, f). Cette prestation est toujours de la même qualité que la face opérée. Elle se soude souvent à la base du fémur de la patte mais son apex est fréquemment libre (Pl. V, fig. b, d, e). Nous considérerons les résultats successivement du point de vue de la fréquence des remaniements trochantériens puis du point de vue de la nature des articles qui en sont issus.

- Fréquence des remaniements (tableau IX)

Globalement la première série est la plus efficace. On y observe 77 remaniements pour 89 cas contre 48 remaniements pour 74 cas dans la 2ème. Cependant, dans cette dernière, les résultats varient suivant la largeur du liseré nécrotique : les fréquences de transformation sont plus fortes quand le liseré est large (74 %) que lorsqu'il est étroit (59 %). Dans ce dernier cas, les simples cicatrisations sont assez nombreuses.

En général, la face la plus apte à réagir est la face ventrale. Par contre, la face dorsale, sur un total de 8 cas, ne s'est transformée que deux fois.

- Nature, degré de développement et fréquence des articles formés (tableau X).

Dans quelques cas de la série "témoin", la nature et le degré de développement n'ont pu être déterminés. Le remaniement trochantérien a été observé en cours d'intermue mais la patte a été éliminée lors de l'exuviation.

L'importance des articles partiels apparus est variable. Ils peuvent consister en petites plages qui s'incorporent dans la base fémorale par suite de la reconstitution, proximatement, d'un liseré d'autotomie. Ce fait caractérise la plupart des prestations fémorales ou fémoro-tibiales de la série "témoin", liseré nécrotique étroit (Pl. V, fig. e). Dans de nombreux cas, les articles sont par contre nettement saillants et le remaniement retentit jusqu'à la face opposée qui, sans se transformer, s'allonge notablement. Pour ce qui concerne la morphologie initiale, le fémur est régulièrement le mieux conformé (Pl. V, fig. b, d). Le tibia consiste souvent en une ébauche plus ou moins

conique à apex arrondi (Pl. V, fig. b). Quant au ~~tarse~~, il s'agit en général d'une ébauche (Pl. V, fig. c) où la segmentation peut être visible, mais qui se termine en s'effilant sans porter d'onychium ^{(Pl. V, fig. d).} Ultérieurement, dans la mesure où l'observation a pu être poursuivie sans que l'autotomie de la patte opérée ne se produise, on constate souvent que le tibia comme le tarse ne se développent guère. Enfin, dans quelques cas (8), tout le trochanter se transforme et peut donner naissance à un fémur complet qui refoule en quelque sorte la patte normale (Pl. V, fig. f). Dans ces cas, il y a presque toujours élimination de celle-ci par suite d'une rupture survenant sans doute dans la zone de raccord entre la néoformation et la patte normale.

Considérons maintenant les cas où la transformation trochantérienne n'a été que partielle en fonction de la fréquence des différents articles formés. Il n'est apparu de tarse que pour les opérations affectant la face ventrale aussi ne comparerons nous les différentes séries que pour les résultats obtenus sur cette face. Nous ne tiendrons compte que des cas les plus certains, c'est-à-dire ceux où la patte opérée est restée en place. Parmi les trois possibilités : fémur seul, fémur + tibia, fémur + tibia + tarse, le cas fémur + tibia est souvent le mieux représenté mais les cas fémur seul et fémur + tibia + tarse se répartissent inégalement de part et d'autre de la catégorie intermédiaire (fémur + tibia). Le degré moyen de différenciation est en effet soit plus proche de la prestation fémur seul, soit de la prestation fémur + tibia + tarse. En fonction de ce degré moyen de différenciation nos résultats se classent comme suit (tableau XI).

Série	Prestation	fémur seul	fémur + tibia	fémur + tibia + tarse
2 - "Témoins" liseré étroit		6	6	4
1 - Elimination d'une frange fémorale		9	19	15
2 - "Témoins" liseré large		2	2	11

Tableau XI - Corrélation entre le type d'opération affectant la limite trochantéro-fémorale et la prestation issue du trochanter.

Par conséquent, dans la série 2 : "témoins", cas liseré nécrotique étroit, la différenciation la moins poussée (fémur seul) s'observe avec une plus grande fréquence que la différenciation maximum (fémur + tibia + tarse). En ce qui concerne cette même série 2, cas liseré nécrotique large, le résultat d'ensemble est l'inverse du précédent. Quant à la série 1, elle se situe en intermédiaire entre les deux cas de la série 2. Rappelons d'autre part le faible développement des prestations fémorales ou fémoro-tibiales de la série 2 liseré nécrotique étroit.

Plaçons nous maintenant du double point de vue de la fréquence des remaniements trochantériens et du degré de différenciation de la néoformation. Pour l'ensemble de la série 2, l'efficacité de l'opération est corrélative de la largeur du liseré nécrotique : quand le liseré est étroit, les remaniements sont moins fréquents et la néoformation moins complète que lorsque le liseré est large. Pour la série 1, la fréquence des remaniements est plus grande encore que dans la série 2 liseré large, mais la néoformation comporte moins fréquemment de tarse. Il se pourrait que l'importance de la plaie et des phénomènes nécrotiques perturbe le processus morphogénétique.

c) Discussion

Ces deux types d'opérations, effectuées à la limite trochantéro-fémorale de pattes entières, déterminent dans le trochanter un processus

morphogénétique d'importance variable. Morphologiquement, les résultats observés sont comparables à ceux qu'on obtient en lésant la partie proximale du trochanter. Cependant, en particulier sur la face ventrale, la moyenne des résultats se situe à un niveau de différenciation plus poussé. Ainsi, il n'y a aucune apparition simple d'une ou deux carènes fémorales, mais par contre très fréquemment différenciation d'un fémur et d'un tibia et presque aussi souvent d'un fémur, d'un tibia et d'un tarse. Ces prestations ont tout à fait l'aspect des régénérats obtenus après autotomie mais se limitent généralement à une ou deux faces. De façon très localisée, il s'est produit un processus de régénération tendant à substituer à la patte une néoformation. Il s'agit là d'un type de réponse disproportionné par rapport à l'ampleur de la lésion, surtout pour les cas "témoins" où le liseré nécrotique est étroit. Quelle que soit la cause responsable de la morphogenèse, il est certain que le trochanter y réagit de façon en quelque sorte "allergique". Ces dernières expériences mettent donc clairement en évidence la grande réactivité de la zone distale trochantérienne.

Quel peut être le facteur qui sollicite cette réactivité ? Nos expériences mettent simultanément en jeu deux facteurs indissociables : une perte de continuité hypodermique entre trochanter et fémur et les lésions corrélatives. Remarquons que la perte de continuité est particulièrement réduite dans la série témoin et susceptible d'être rapidement compensée.

Les différentes opérations portant sur l'apex coxal et le trochanter pouvaient mettre en jeu des lésions et la suppression d'un contrôle exercé par des régions proximales. Ces dernières expériences affectant la limite trochantéro-fémorale peuvent s'expliquer d'une part par l'effet des lésions, d'autre part par suite de la perte de continuité hypodermique. Or, dans tous les cas, à des degrés divers, la différenciation trochantérienne est mise en cause et un processus morphogénétique peut se déclencher. Le facteur commun à toutes les opérations est l'existence de lésions qui, pensons nous, pourraient constituer le facteur causal déclenchant la transformation trochantérienne. Avant d'envisager plus précisément ce facteur causal, il nous a semblé intéressant de rechercher si la base fémorale est susceptible de réagir autant que le trochanter.

4 - Opérations portant sur la base fémorale

a) Séries opératoires

Les deux types d'opérations utilisées au niveau d'autotomie ont été repris :

1ère série : d'une part, l'élimination d'un secteur fémoral haut comme environ 2 à 3 fois le trochanter sur toute la largeur de la face ventrale en laissant intacte distalement au niveau d'autotomie une zone fémorale haute également comme 2 à 3 fois le trochanter (fig. 4, h).

2ème série : d'autre part, la réalisation de coupures de l'hypoderme et de la cuticule fémorales de la face ventrale au voisinage immédiat du liseré d'autotomie (fig. 4, i).

b) Résultats (fig. 4, j, k).

Dans la 1ère série, l'élimination d'un secteur fémoral, réalisée dans 11 cas, est compensée par une cicatrisation rapide et ne provoque aucune transformation trochantérienne.

Dans la 2ème série (22 cas), la plaie est tangente au liseré d'autotomie; que la ligne nécrotique soit épaisse ou étroite, dans la mesure où il persiste entre elle et le liseré d'autotomie une frange fémorale, aucun remaniement trochantérien ne se produit.

c) Discussion

L'absence de morphogenèse après blessure au voisinage immédiat du liseré d'autotomie ou après élimination d'un secteur souligne la différence de réactivité entre fémur et trochanter. D'autre part, les blessures portées en bordure du liseré d'autotomie mais dans la zone fémorale, ne suscitent pas de transformation du trochanter. Celle-ci nécessiterait une lésion du trochanter lui-même. Comme la zone trochantérienne distale, contiguë au liseré d'autotomie, serait particulièrement sensible aux blessures, dans le but d'analyser le mode d'action de ces dernières nous avons essayé de perturber la continuité hypodermique à ce niveau en évitant d'y créer une blessure ouverte.

B - MODE D'ACTION DES BLESSURES

Si la dissociation des deux faits : blessure et perte de continuité hypodermique est actuellement irréalisable, deux procédés nous ont permis, ~~pensons-nous~~ de supprimer la continuité hypodermique en l'absence de plaie ouverte au niveau intéressant.

1 - Opérations

Série 1 - A l'aide de brucelles très fines, sur des animaux venant de muer, donc à cuticule très souple, nous avons violemment écrasé, à plusieurs reprises, sur la face ventrale, une zone hypodermique comprenant l'apex trochantérien, le liseré d'autotomie et la base fémorale (54 cas).

Série 2 - Avec un crochet très fin, introduit par une plaie réalisée dans le fémur ou dans la coxa, la zone hypodermique correspondant au liseré d'autotomie a été grattée sur toute la largeur de la face ventrale (47 cas).

2 - Résultats

Après écrasement, la zone hypodermique, peu pigmentée, présente un aspect proche de celui d'une cicatrice. Le liseré d'autotomie, sinueux, est généralement dévié vers le fémur. Dans environ 1/4 des cas il est partiellement interrompu. Cependant aucune transformation trochantérienne ne se produit.

Le grattage hypodermique entraîne un peu plus fréquemment et surtout de façon plus étendue la disparition momentanée de la ligne cuticulaire sombre du liseré d'autotomie. Néanmoins, là non plus, le trochanter ne se transforme pas.

3 - Discussion

Ces deux types d'opérations inefficaces interrompent sans doute au moins partiellement et temporairement la continuité hypodermique trochantéro-fémorale, bien que l'ampleur de la destruction ne soit pas aisément démontrable. Il nous semble même qu'on puisse comparer cette interruption hypodermique à celle qui résulte d'une rupture discrète au niveau du liseré d'autotomie. Dans ce dernier cas, l'activation du trochanter pourrait être liée à la nécrose, même limitée, qui accompagne la rupture. Cette tentative

d'analyse n'est qu'une approche assez grossière du problème. Il conviendra de la compléter en particulier par des études cytologiques très fines.

III - CONCLUSION

Le trochanter d'une patte entière, fonctionnelle, est particulièrement sensible aux blessures, même bénignes, accompagnées d'une nécrose. Il y réagit par une morphogenèse dont la localisation dépend étroitement de celle de la blessure.

Cette morphogenèse peut consister simplement en une transformation progressive, sur place, de la zone distale du trochanter en fémur ou en la formation d'une prestation segmentée pouvant comporter du fémur, du tibia et du tarse. La gamme des résultats obtenus suggère que le facteur causal de cette morphogenèse aurait un effet localisé, temporaire, variant en fonction de l'importance des blessures. D'autre part, il ne serait efficace que parce que la zone distale du trochanter où s'effectue la morphogenèse est doué d'une réactivité exceptionnelle. Cette réactivité serait maximum sur la face ventrale. Bien que pouvant diffuser dans les faces voisines en s'y atténuant progressivement, l'effet des blessures peut être très localisé et n'affecter par exemple qu'une seule face. Ce résultat indique que toute région trochantérienne jouit d'une certaine autonomie en ce qui concerne sa différenciation. Dans nos conditions opératoires, chaque face trochantérienne est capable de former une face de même qualité comportant du fémur et du tibia, parfois du tarse (face ventrale). On peut en déduire qu'après autotomie, la constitution du régénérat déclenchée par la lésion du pourtour trochantérien, résulterait de l'association des régénérats partiels issus de chaque face.

CHAPITRE III

EVOLUTION TROCHANTERIENNE EN PRESENCE D'UNE REGENERATION FEMORALE OU APRES SUBSTITUTION A LA BASE FEMORALE DE TISSUS PLUS DISTAUX

Le trochanter est extrêmement sensible aux blessures, en particulier sur sa face ventrale. Il y réagit par un processus morphogénétique. Par ailleurs, la base fémorale est dépourvue d'une telle sensibilité et, de plus, les blessures qui l'affectent ne paraissent avoir aucun retentissement au niveau trochantérien. Cependant, nous avons constaté que dans certaines conditions, un processus de régénération qui affecte la base fémorale, peut provoquer un remaniement trochantérien très important. Dans ce chapitre nous traiterons successivement de la description morphologique du phénomène, puis des corrélations entre d'une part, les conditions dans lesquelles survient la régénération fémorale et d'autre part le remaniement trochantérien ; enfin, nous étudierons les conséquences au niveau du trochanter de la substitution à la base fémorale de tissus provenant d'un niveau plus distal de la patte.

I - EVOLUTION TROCHANTERIENNE CORRELATIVE D'UNE REGENERATION FEMORALE

A - DESCRIPTION DU PHENOMENE

La section du fémur détermine généralement une autotomie qui élimine la partie fémorale proximale par rapport au niveau d'amputation. Néanmoins, l'autotomie n'a pas constamment lieu si la section est réalisée à proximité du trochanter. De plus, on peut augmenter le pourcentage de persistance du fémur en détruisant le dispositif musculaire trochantéro-fémoral qui normalement déclenche l'autotomie (POSSOMPES, 1961-1962). Il nous a donc été possible d'obtenir des régénérats à partir du fémur et plus particulièrement de sa base. Or, dans la mesure où le fragment fémoral resté en place a environ la hauteur du trochanter, le processus de régénération qui s'y déroule, détermine un remaniement trochantérien dont l'ampleur peut être considérable.

Tableau XII - Régénération à partir de la base fémorale : Fréquences des différents types de prestations issues du trochanter et du fémur.

Fe : fémur ; Ta : tarse ; Ti : tibia ; Tro : trochanter.

Nombre de cas	Composition des prestations issues du					
	Trochanter			Fémur		
	Tro + Fe	Tro + Fe + Ti	Tro + Fe + Ti + Ta	Fe + Ti + Ta	Ti + Ta	Ta
16				16		
38		13			13	
		6			6	
			3		1	2
38	16	19	3	30	6	2

Tableau XIII - Régénération à partir de la base fémorale. Composition du régénérat quand la prestation trochantérienne consiste en trochanter et fémur.

A : antérieure ; D : dorsale ; N : normale ; P : postérieure ; V : ventrale ; Tro : trochanter.

Nombre de cas	Composition de la prestation trochantérienne : Tro +				Fémur de la prestation fémorale				Soudure des fémurs (faces D.A.P.)	Membrane articulaire entre les fémurs (face V)	Longueur totale des fémurs
	Fe à face V bien développée		Fémur uniquement proximal		complet bien développée		Face V Uniquement distal				
	Nombre de cas	Longueur	Nombre de cas	Longueur	Nombre de cas	Longueur	Nombre de cas	Longueur			
4					1						2 N
									3	3	2 N
									3	2	2 N
									3	2	2 N
16									3	2	2 N
				2 : 1/2 N					6		5 : N
				2 : 2/3 N					6		1 : 4/3 N
			7	2 : 4/5 N					6		1 : 4/3 N
				1 : (sigelle)	1				1		N
2								2	1/10 N	1	2 N
Total	6	3	7		2	3	11		14	5	

BUS
L. L. L.

A la première mue post-opératoire le régénérat est souvent peu différencié, comparativement moins qu'après autotomie (Pl. I, fig. e, f, g). Le fragment fémoral constitue généralement un cône morphologiquement indifférencié mais où, parfois, est ébauchée une segmentation en fémur, tibia et tarse (Pl. VI, fig. a, b). Par ailleurs, le trochanter s'est allongé et dépigmenté. Sa cuticule est plus lisse et plus brillante que normalement. Le liseré d'autotomie est plus ou moins estompé, mais le cuilleron contenant le dispositif musculaire d'autotomie, situé du côté dorsal, persiste. Dans quelques cas, un fémur à face ventrale nette s'est substitué au trochanter, mais son apex dorsal se prolonge par le cuilleron (Pl. VI, fig. b).

Par la suite, à partir du fragment fémoral se reconstituent du tarse, souvent du tibia et du tarse, ou fréquemment fémur, tibia et tarse. De son côté, le trochanter restitue un trochanter accompagné de fémur, plus souvent de fémur et de tibia, quelquefois de fémur, tibia et tarse (tableau XIII). Il peut ainsi se constituer des régénérats comportant par exemple du trochanter du fémur et du tibia issus du trochanter, et du fémur, du tibia et du tarse (Pl. VII), issus du fémur. C'est la gamme des différentes prestations observées que nous allons étudier. Dans les descriptions, afin de lever toute ambiguïté, nous qualifierons de trochantériens les segments de la prestation issue du trochanter située proximale et de fémoraux les segments de la prestation provenant du fémur.

B - COMPOSITION DES REGENERATS (tableaux XIII et XIV) (fig. 5)

Nous référant à la prestation issue du trochanter, nous examinerons successivement les cas où elle comprend trochanter + fémur, trochanter + fémur + tibia, trochanter + fémur + tibia + tarse.

1 - Prestation trochantérienne = trochanter + fémur (tableau XIII) (16 cas)

La prestation fémorale comprend régulièrement fémur + tibia + tarse. Suivant le développement du fémur trochantérien, nous distinguerons arbitrairement trois cas ; en fait, les résultats s'ordonnent en une série relativement continue.

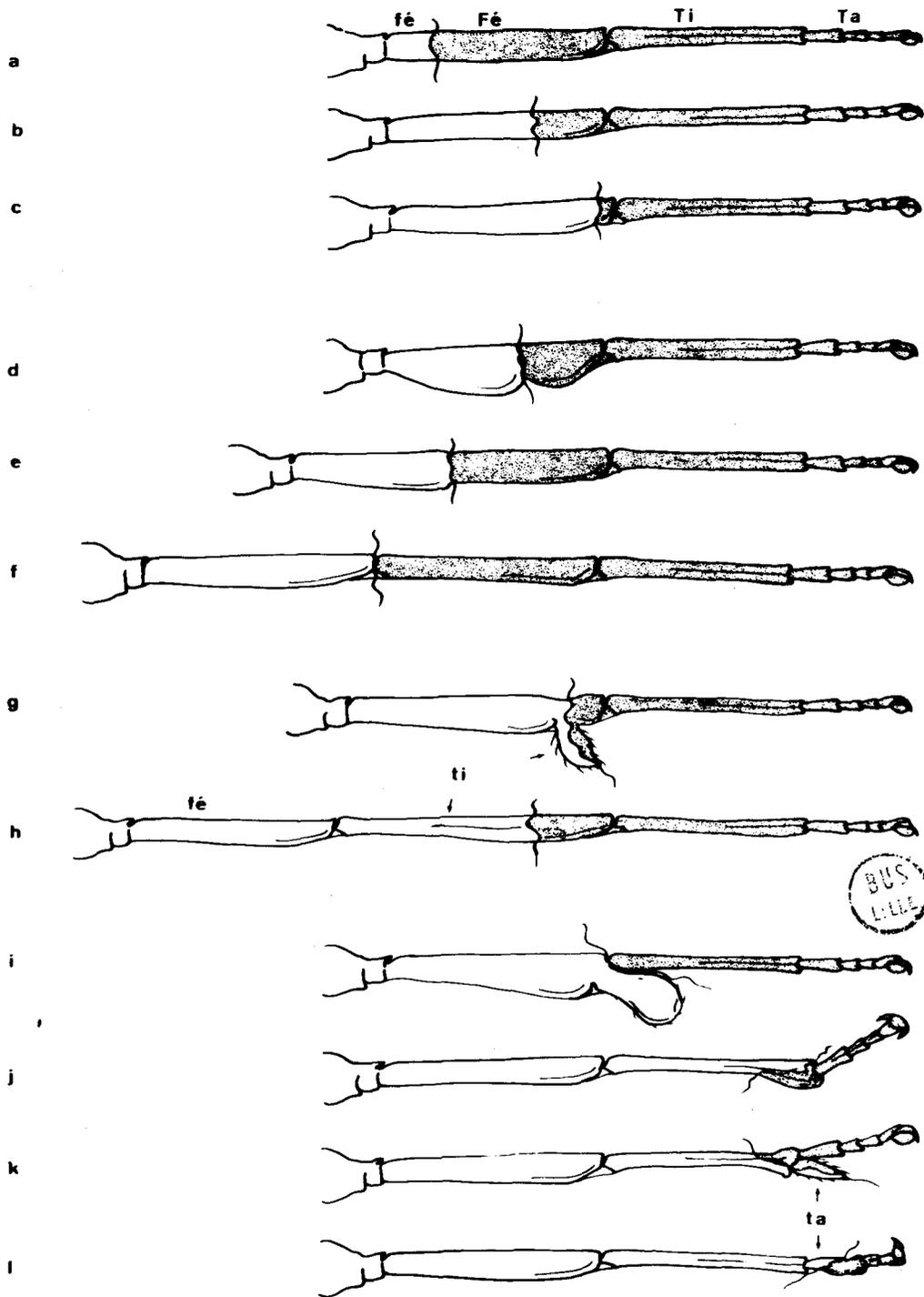


Figure 5 - Gamme des régénérats obtenus après régénération consécutive à une amputation pratiquée dans la base fémorale. La partie dont l'origine est fémorale est en grisé ; celle d'origine trochantérienne ainsi que la coxa sont en blanc. Les régénérats sont représentés vus par la face postérieure. La ligne sinueuse marque la limite entre les prestations issues d'une part, du trochanter, d'autre part, du fémur.

a à c : 3 cas de régénérats harmonieux obtenus par suite d'une régulation survenue au niveau des prestations fémorales - d à f : 3 cas où la régulation s'avère déficiente au niveau fémoral. (f : 2 fémurs successifs) - g à j : la prestation trochantérienne comporte du fémur et du tibia. g : excroissance tibiale vraisemblablement d'origine composite. h : cas de segment chimère tibio-fémoral. j : cas où la prestation fémorale (tibia + tarse) a une orientation dorso-ventrale déviée par rapport à celle de la prestation trochantérienne - k, l : la prestation trochantérienne comporte fémur, tibia et une partie de l'art. tarsal.

a) Fémur trochantérien uniquement proximal (7 cas)

Dans un cas, il ne consiste qu'en une tigelle située du côté ventral. Sinon, sa longueur varie entre le $1/5^{\text{ème}}$ et les $4/5^{\text{ème}}$ d'une longueur fémorale normale. Généralement il est plus long sur la face ventrale que sur la face dorsale. Corrélativement, le fémur fémoral est de nature distale et sa longueur varie suivant les faces de façon à restituer un ensemble fémoral (fémur trochantérien + fémur fémoral) de longueur sensiblement équivalente à celle d'un fémur normal (Pl. VI, fig. c ; fig. 5, a, b, c).

b) Fémur trochantérien à face ventrale complète (3 cas)

(Pl. VI, fig. e).

Cette face ventrale, de longueur proche de la normale, présente une plage articulaire distale homologue d'une plage articulaire fémoro-tibiale. Les autres faces sont généralement plus courtes et soudées au fémur fémoral qui est de nature distale et existe même sur la face ventrale.

c) Fémur trochantérien complet (6 cas) (Pl. VI, fig. f, g, h)

Ses faces dorsale, antérieure et postérieure sont généralement soudées aux faces correspondantes du fémur fémoral. Parmi 4 des 6 cas observés, les deux fémurs (trochantérien et fémoral) sont bien développés, au moins du côté ventral, et leur ensemble a une longueur égale à près de deux fois la longueur fémorale normale. Par contre, dans les deux autres cas, le fémur trochantérien est quasi complet mais le fémur fémoral consiste simplement en un apex de faible hauteur qui dans un de ces deux cas n'existe même que suivant deux faces.

2 - Prestation trochantérienne = trochanter + fémur + tibia
(tableau XIV)

Le fémur trochantérien est généralement complet mais le tibia à une importance variable. La prestation fémorale, de deux types possibles, comprend soit du fémur, du tibia et du tarse, soit simplement du tibia et du tarse. Nous ordonnerons nos résultats en fonction de sa composition.

Tableau XIV - Régénération à partir de la base fémorale. Composition du régénérat quand la prestation trochantérienne consiste en trochanter fémur et tibia.

A : antérieure ; Fe : fémur ; P : postérieure ; Ta : tarse ; Tl : tibia ; V : ventrale.

Composition de la prestation fémorale	Nombre de cas	Tibia "trochantérien"		Prestation fémorale				Segments chimères tibia (trochantérien) + fémur (fémoral)
		Uniquement proximal (4 faces)	Développé sur 1 (V.) à 3 faces (V.A.P.)	Fémur Complet	Uniquement distal	Tibia Complet	Uniquement distal	
1) Fe + Tl + Ta	13	4			4	4		4
			9	1		1		
					8	8		2
2) Tl + Ta	6	4					4	
			2			2		

BWS
Lille

a) Prestation fémorale : fémur + tibia + tarse (13 cas)

- tibia trochantérien limité à la face ventrale.

Le fémur fémoral consiste toujours en un apex présentant généralement les quatre faces, bien soudé par sa face dorsale au fémur trochantérien. Du côté ventral le fémur trochantérien est complet et une plage articulaire sépare les deux faces ventrales successives des deux fémurs. Dans cette plage articulaire se trouve la prestation tibiale. Celle-ci fait saillie et présente deux versants, l'un vers la face ventrale du fémur trochantérien, l'autre vers la face ventrale du fémur fémoral. Vers le fémur trochantérien les soies ont une orientation proximo-distale normale alors que cette orientation est inversée pour les soies situées vers le fémur fémoral. Il semblerait que ce fragment tibial résulte d'une collaboration des deux prestations issues respectivement du trochanter et du fémur (fig. 5, g).

- tibia trochantérien à 2 ou 3 faces.

La face ventrale est alors la plus développée et les faces contiguës, antérieure et postérieure, ont une longueur variable. La hauteur de ce fragment tibial est très faible et il se soude au fémur fémoral de nature distale. Celui-ci d'autre part se soude généralement au moins par sa face dorsale au fémur trochantérien.

- tibia trochantérien uniquement proximal ; 4 faces

(Pl. VII, fig. a, b, c).

La longueur de ce tibia varie selon les cas et pour un cas donné selon les faces. En nature, il est toujours proximal. Le fémur fémoral qui s'y soude est de nature distale. Dans 4 cas, le résultats de cette soudure est un segment chimère long comme un fémur ou un tibia normaux, mais dont la base est tibiale et l'apex fémoral. Que la hauteur soit ou non la même sur toutes les faces, la morphologie de ce segment est harmonieuse.

b) Prestation fémorale : tibia + tarse

Parmi les tibias trochantériens on peut alors distinguer deux cas :

- ce tibia trochantérien, sans face de qualité dorsale, fait une énorme saillie du côté ventral (Pl. VIII, fig. d ; fig. 5, i). Sa face

ventrale, de longueur presque normale, est courbée de façon à ce que son apex vienne se souder à la base ventrale du tibia fémoral. Ce dernier est généralement normal et s'articule avec le fémur trochantérien.

- dans le second cas, il s'agit d'une base tibiale ayant quatre faces, souvent plus développée du côté ventral ; elle se soude à un apex tibial d'origine fémorale (Pl. VI, fig. d ; Pl. VIII, fig. e).

3 - Prestation trochantérienne : trochanter + fémur + tibia
+ tarse

Jusqu'au tibia inclus, les segments ont un développement normal. Quant au tarse, nous l'étudierons en fonction de la prestation fémorale qui peut être de deux types.

a) Prestation fémorale : tibia + tarse

Sur la face ventrale, le tibia trochantérien est complet et se prolonge, par une prestation tarsale d'un seul article, en forme de cône, à laquelle fait suite un apex de tibia fémoral suivi d'un tarse tétramère. Sur la face dorsale, les deux apex tibiaux se soudent. L'article tarsal intercalé entre les deux tibias nous rappelle le fragment tibial intercalé entre deux fémurs successifs (fig. 5, k). Sur son versant proximal les soies sont bien orientées alors qu'elles ont une orientation inversée sur son versant distal (Pl. VIII, fig. f, g).

b) Prestation fémorale : tarse

La prestation trochantérienne comporte une face ventrale de premier article tarsal. Le reste du tarse paraît être d'origine fémorale

C - ORIENTATION DORSO-VENTRALE DES PRESTATIONS TROCHANTERIENNES ET FEMORALES

Dans tous les cas (38), la prestation trochantérienne a une orientation normale. En ce qui concerne la prestation fémorale, dans 28 de ces 38 cas, l'orientation est aussi normale et il y a continuité parfaite entre les deux

prestations. Par contre, dans 10 cas, son orientation est déviée de façon variable : environ 45° dans 2 cas, 90° dans 4 cas, 180° dans les 4 derniers cas. Ces déviations sont particulièrement fréquentes quand la prestation fémorale se limite à un apex tibial suivi d'un tarse (4 cas sur 6).

D - DISCUSSION

Outre le fait que le trochanter puisse réagir à la régénération fémorale par un processus morphogénétique du type régénération, ces résultats nous frappent par leur aspect paradoxal.

D'une part, les deux éléments superposés, trochanter et fragment fémoral basal, manifestent apparemment, dans certains cas, une indépendance partielle l'un vis à vis de l'autre dans leur prestation. Ainsi, le trochanter et le fémur peuvent simultanément donner naissance à un fémur complet ou presque. De même, tandis que le trochanter édifie un fémur et du tibia, il se forme du fémur accompagné de tibia et de tarse à partir du fémur. Par conséquent, l'existence de segments supplémentaires nous prouve qu'aucune régulation d'ensemble, étroite, n'intervient pour que se constitue un appendice de structure normale.

D'autre part, en aucun cas, trochanter et fémur ne fournissent tout ce que chacun d'eux pourrait former séparément. Lors de l'édification de leur prestation, ils ne s'ignorent pas complètement. En effet, pour l'ensemble des cas, plus la prestation trochantérienne est importante et plus la prestation fémorale est réduite (tableau XII). Si le trochanter fournit du trochanter et du fémur, le fémur édifie du fémur, du tibia et du tarse. Par contre, si le trochanter forme du trochanter, du fémur, du tibia et du tarse, le fémur n'élabore que du tibia et du tarse ou simplement du tarse. De plus, ce qui est valable pour la nature des segments se vérifie également au niveau des deux segments de chaque prestation qui s'affrontent : dans certains cas, à une partie proximale de fémur trochantérien se trouve associée un apex distal de fémur fémoral et les deux parties de fémur constituent un article quasiment normal. Qui plus est, des régulations analogues interviennent entre d'une part une base tibiale d'origine trochantérienne et un apex de fémur d'origine fémorale. Ces faits nous indiquent que les prestations trochantériennes et

fémorales sont, d'une certaine façon, capables de se limiter réciproquement.

Nous constatons donc, dans certains cas, une absence de régulation de la morphologie d'ensemble du régénérat alors que dans d'autres cas intervient une régulation plus ou moins approximative. Cette dernière paraît relever essentiellement d'une inhibition exercée par un certain type de différenciation (par exemple proximal) sur l'apparition d'une différenciation identique. La conséquence est qu'une différenciation proximale excluant une autre différenciation proximale se trouve alors associée à une différenciation distale. Le phénomène d'inhibition serait comparable à ceux mis en évidence lors de la régénération chez les Hydraires (ROSE, 1955 ; TARDENT, 1955), les Planaires (WOLFF, LENDER, ZILLER-SENGEL, 1964), les Annélides Polychètes (SMITH, 1963 ; MARCEL, 1967). Il est finalement surprenant de constater que deux segments de même nature (par ex. fémur), puissent apparaître dans un régénérat alors que dans ce segment une partie est capable d'inhiber l'apparition d'une partie de même différenciation.

De plus, le type de régulation par inhibition interviendrait même entre segments différents comme le fémur et le tibia puisque nous avons obtenu des segments chimères harmonieux, constitués d'une base de tibia (d'origine trochantérienne) et d'un apex de fémur (d'origine fémorale). Ceci suggère que, malgré leur dissemblance morphologique, fémur et tibia puissent avoir des traits communs sur le plan de la différenciation proximo-distale et plus particulièrement un gradient de différenciation proximo-distale semblable sinon identique. Cette idée rejoint celle que BOHN (1966) a émise à propos du fémur et du tibia différenciés de la blatte Leucophaea maderae FABR.

Pour l'ensemble des cas, on assiste, du côté dorsal plus régulièrement que du côté ventral, à une régulation, au moins dans le fémur. Ce fait concorde avec nos résultats précédents, obtenue à partir de trochanters de pattes entières, qui montrent une prépondérance de réactivité trochantérienne du côté ventral. De ce côté, l'édification d'une néoformation pourrait avoir lieu très rapidement alors que le côté dorsal se laisserait entraîner dans un processus morphogénétique plutôt qu'il ne le dirigerait. Ce dernier point pourrait d'ailleurs être en rapport avec la présence, du côté dorsal, du dispositif musculaire d'autotomie.

Tableau XV - Régénération à partir de la base fémorale. Prestations respectives du trochanter et du fémur en fonction de la hauteur du fémur.

Fe : fémur ; Ta : tarse ; Ti : tibia ; Tro : trochanter.

Hauteur du fragment fémoral : h	Nombre de cas	Prestation trochantérienne				Prestation fémorale		
		Tro	Tro + Fe	Tro + Fe + Ti	Tro + Fe + Ti + Ta	Fe + Ti + Ta	Ti + Ta	Ta
$h \leq 1/2 \text{ Tro}$	37	0	13			13		
				19		3	14	2
					5			5
$1/2 < h \leq 1 \text{ Tro}$	19	6				6		
			9			9		
				4		2	2	
$1 < h \leq 1,5 \text{ Tro}$	9	4				4		
			5			5		
$1,5 < h \leq 3 \text{ Tro}$	7	6				6		
				1			1	



Ces différents résultats présentent finalement une variabilité importante. Celle-ci dépendrait-elle de la hauteur fémorale conservée ?

II - CORRELATIONS ENTRE HAUTEUR FÉMORALE ET PRESTATIONS TROCHANTÉRIENNE ET FÉMORALE

Nous avons fait varier la hauteur des différentes faces du tronçon fémoral de façon soit identique, soit différentielle. Dans le 1er cas, nous avons utilisé des plans de section parallèles au plan d'autotomie et passant à des distances déterminées de ce dernier (fig. 6). Dans le 2ème cas, par des plans obliques, il nous a été possible d'obtenir, pour deux faces opposées, des hauteurs différentes variant en fonction de la position et de l'obliquité des plans de section (fig. 7). Il est généralement possible de prévenir l'autotomie du fragment fémoral en sectionnant simplement la musculature coxo-trochantérienne du côté dorsal.

A - PLANS DE SECTION PARALLELES AU PLAN D'AUTOTOMIE (tableau XV)

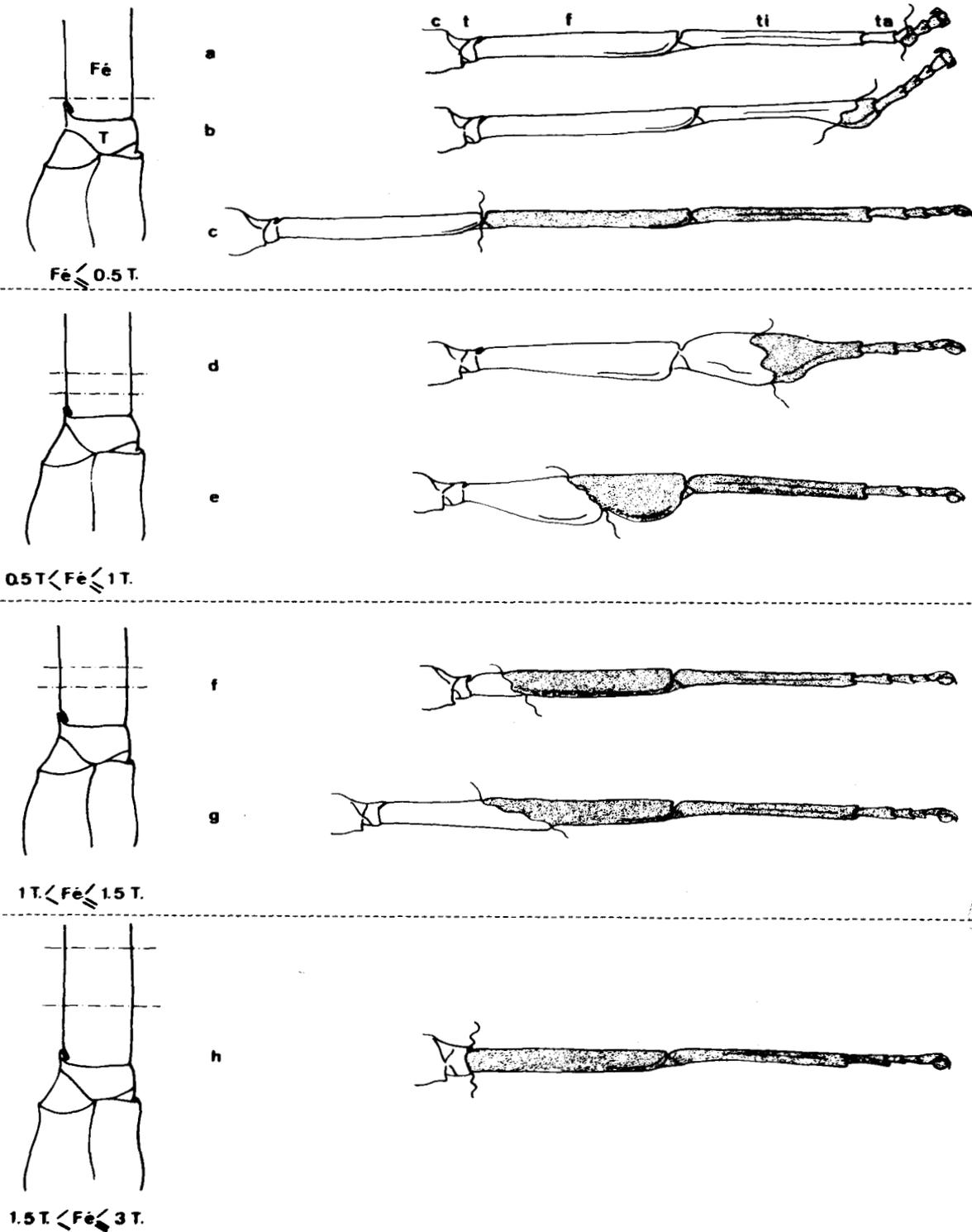
1 - Résultats

Après la section, il se forme dans le fragment fémoral un bouchon nécrotique de hauteur variable, ce qui diminue d'autant la hauteur des tissus fémoraux susceptibles de régénérer. Pour cette raison, la hauteur de ces derniers a été évaluée par rapport à la hauteur de la face ventrale du trochanter, une fois le processus nécrotique terminé (c'est-à-dire, en fait, en fin de l'intermue où a lieu l'opération).

En fonction de la hauteur fémorale conservée, nos résultats se répartissent en 4 catégories :

a) Hauteur fémorale inférieure ou égale à la moitié de la hauteur de la face ventrale du trochanter (37 cas)

Malgré la faible hauteur du fragment fémoral, dans 16 cas, ce dernier régénère fémur, tibia et tarse. De plus, dans 6 de ces cas le fémur a une longueur presque normale. Cependant, dans 21 cas, la prestation fémorale est tibio-tarsale (14 cas) ou simplement tarsale (7 cas). Corrélativement, on constate que plus la prestation fémorale est réduite, plus la



BUS
1952

Figure 6 - Corrélations entre la hauteur du fragment fémoral (Fé) conservé et les prestations issues de ce fragment et du trochanter. En regard de la hauteur fémorale initiale sont représentés les résultats les plus caractéristiques. Dans chaque cas, la prestation issue du fémur est en gris; la prestation issue du trochanter de même que la coxa (c) sont en blanc. Une ligne sinueuse marque la limite entre les prestations respectivement issues du trochanter (T) et du fémur (Fé). En h, le fragment fémoral (Fé) a restitué fémur (f) tibia (ti) et tarse (ta) et le trochanter ne s'est pas modifié.

prestation trochantérienne qui comporte au minimum du trochanter et du fémur est développée. En particulier, elle comporte régulièrement du tibia quand la prestation fémorale est limitée à tibia + tarse (fig. 6, a, b, c).

b) Hauteur fémorale comprise entre la moitié et la totalité de la hauteur de la face ventrale du trochanter
(19 cas).

Dans 6 de ces cas, le trochanter subit une certaine activation, s'accroît en hauteur, peut même ébaucher une transformation dans le sens fémoral, mais ne s'engage pas dans un processus morphogénétique important. Dans les 13 autres cas, il donne du trochanter et du fémur (9 cas) accompagnés de tibia (4 cas). En aucun cas nous n'avons vu se former de tarse. Dans 17 des 19 cas, la prestation fémorale a du fémur pour segment proximal et dans les deux autres cas du tibia qui peut-être complet (1 cas) ou limité à un fragment distal (1 cas) (fig. 6, d, e).

c) Hauteur fémorale comprise entre 1 fois et 1 fois et demie la hauteur de la face ventrale du trochanter
(fig. 6, f, g)

Les cas où le trochanter conserve sa différenciation sont plus nombreux que précédemment (4/9). Néanmoins, il lui arrive de fournir du fémur (5 cas) mais pas de tibia. En contrepartie, le fragment de fémur régénère constamment fémur, tibia et tarse.

D'autre part, la hauteur de fémur trochantérien est généralement faible, en particulier du côté dorsal.

d) Hauteur fémorale comprise entre 1 fois et demie et 3 fois la hauteur de la face ventrale du trochanter
(fig. 6, h)

Dans 6 cas sur 7 le trochanter demeure inchangé alors que le fémur régénère fémur, tibia et tarse. Dans le dernier cas, le trochanter fournit fémur et tibia tandis que la prestation fémorale ne comprend que tibia et tarse.

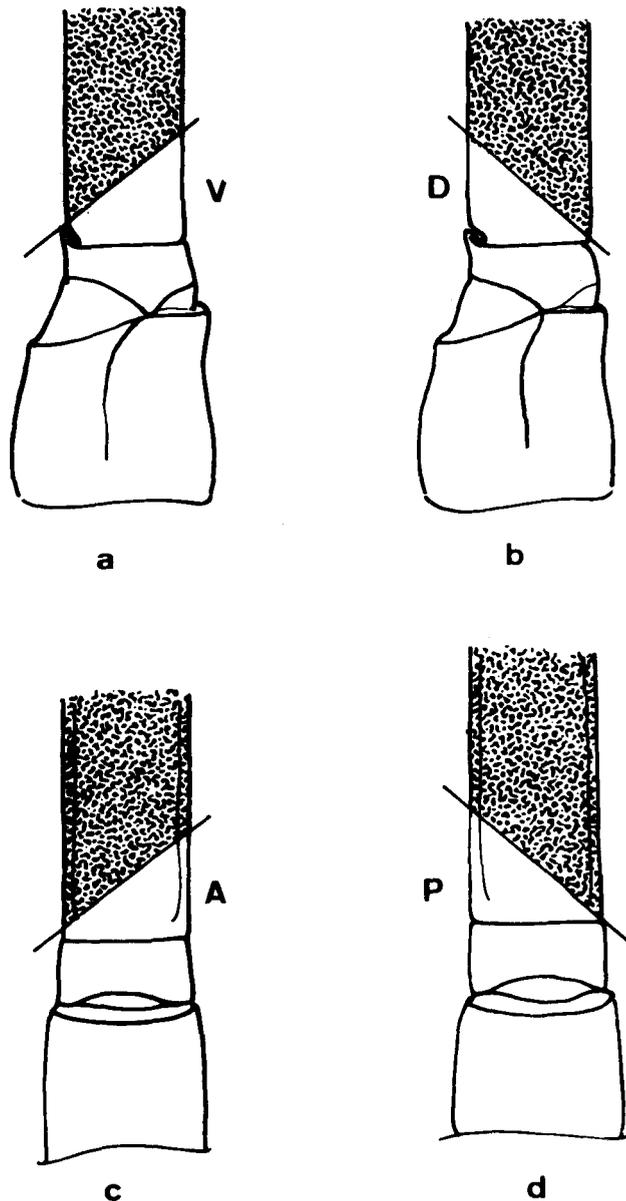


Figure 7 - Plans de section obliques dans le fémur laissant persister des hauteurs fémorales différentes sur certaines faces opposées.

a et b : 2 cas orientés de la même façon vus de la face postérieure. En a, il persiste une hauteur fémorale importante sur la face ventrale (V) alors que sur la face dorsale la hauteur fémorale est très faible. b - cas inverse du précédent - c et d : 2 cas orientés de la même façon vus de la face ventrale. En c, la hauteur fémorale est importante sur la face antérieure A, et faible sur la face postérieure; d : cas inverse du précédent.

2 - Discussion

Considérons en premier lieu la prestation fémorale. Pour des hauteurs de fragment fémoral faibles, il se forme plus souvent du tibia et du tarse que du fémur, du tibia et du tarse. Par contre, pour des hauteurs supérieures à un demi-trochanter, la présence de fémur dans la prestation fémorale est quasi-constante. Notons cependant que pour une hauteur faible, il peut néanmoins se former un fémur (fig. 6, c). En ce qui concerne la prestation trochantérienne, à l'inverse de la prestation fémorale, la structure est en moyenne d'autant plus complète que le fragment fémoral est court. La gamme des résultats s'étend en effet des cas où le trochanter est peu ou non transformé (lorsque le fragment fémoral est long) (fig. 6, h) aux cas où la prestation trochantérienne comporte fémur, tibia et tarse (lorsque le fragment fémoral est court) (fig. 6, a). Par conséquent, au fur et à mesure de l'accroissement de hauteur du fragment fémoral on constate une extension en direction proximale de la prestation fémorale et, corrélativement, une limitation en direction distale de la prestation trochantérienne.

Par ailleurs, nous avons établi que les différentes faces d'un même trochanter manifestent une certaine autonomie les unes par rapport aux autres lors d'un processus de transformation. Cette autonomie pourrait-elle se manifester en cas de régénération à partir de la base fémorale ? Afin d'en juger, nous avons réalisé des expériences où la hauteur du fragment fémoral varie suivant les faces en pensant que ces irrégularités de hauteur seraient susceptibles de retentir au niveau des deux prestations, trochantérienne d'une part, fémorale d'autre part.

B - PLANS DE SECTION OBLIQUES PAR RAPPORT AU PLAN D'AUTOTOMIE

Dans chacun des plans, dorso-ventral et antéro-postérieur, les sections ont été réalisées de façon à laisser persister pour une face une hauteur à peu près équivalente à celle du trochanter alors que du côté opposé la hauteur fémorale est presque nulle (fig. 7).

1 - Résultats

On obtient difficilement un bouchon nécrotique d'épaisseur régulière qui maintienne les hauteurs fémorales initiales sur chaque face. Très souvent, à cause d'une mauvaise irrigation, la nécrose se développe plus du côté où le secteur fémoral est le plus long, ce qui a pour effet d'annuler les différences de hauteur entre les faces. Ce fait a cependant pu être évité dans un certain nombre de cas en plaçant les individus opérés dans des conditions hygrométriques voisines de la saturation.

Les résultats seront examinés en fonction du plan où se situe l'inégalité de hauteur entre faces fémorales opposées.

a) Plan dorso-ventral

- hauteur de la face fémorale ventrale = celle d'une face trochantérienne ventrale (11 cas)

Dans la plupart des cas, la face ventrale de la prestation fémorale est plus développée que la face dorsale. En particulier, dans 4 cas, il n'y a de fémur fémoral que du côté ventral (Pl. VIII, fig. c) ; du côté dorsal, le fémur trochantérien, complet, s'articule avec le tibia fémoral. Néanmoins, dans 1 cas où la prestation fémorale comporte un fémur complet, le trochanter s'est développé en une prestation fémorale surtout du côté ventral.

- face fémorale dorsale égale ou supérieure à la hauteur de la face trochantérienne ventrale

Dans les 19 cas, la prestation fémorale est toujours plus développée du côté dorsal que du côté ventral. Elle comporte généralement les mêmes segments sur ces deux côtés, mais, lorsqu'un segment (tibia ou fémur) n'existe que sur une face, il s'agit de la face dorsale. En contrepartie, la face ventrale de la prestation trochantérienne est toujours très développée et deux types de cas sont particulièrement intéressants :

- au fémur trochantérien, complet, fait suite un segment chimère : la partie proximale de sa face ventrale est de nature tibiale et d'origine trochantérienne alors que le reste du segment est du fémur fémoral (2 cas) (Pl. VIII, fig. b).

- dans 4 autres cas, la prestation trochantérienne réussit à dégager un apex tibial (1 cas) ou tarsal (3 cas) du côté ventral. Ces apex ont pour caractère essentiel d'être grêles et de se terminer en s'effilant soit sans porter de tarse (cas du tibia) (Pl. VIII, fig. b), soit s'il s'agit de tarse, en n'ayant pas d'onychium. En particulier, dans un de ces derniers cas, la prestation tarsale consiste en un article atypique dont les soies sont bien orientées par rapport à son extrémité ; néanmoins, sur la face située en continuité avec la face ventrale du tarse normal, leur polarité proximo-distale est contraire à celle des soies de cette dernière (Pl. VIII, fig. f, g ; fig. 6, k).

Pour l'ensemble des résultats obtenus dans ce plan dorso-ventral, dans trois cas seulement l'orientation dorso-ventrale de la prestation fémorale se trouve déviée par rapport à la normale.

b) Plan antéro-postérieur

- face antérieure haute : 15 cas

- face postérieure haute : 12 cas

Un examen très attentif révèle généralement que la face la plus longue de la prestation fémorale correspond à la face du fémur initialement la plus haute, mais les résultats sont moins tranchés que dans le plan dorso-ventral. D'autre part, dans 4 cas, la prestation trochantérienne a un apex grêle individualisé et, dans 1 cas, l'orientation dorso-ventrale de la prestation fémorale est déviée par rapport à la normale.

2 - Discussion

L'asymétrie initiale de la masse fémorale recouvrant le trochanter est considérable. Cependant dans certains cas où la masse fémorale apparaît indifférenciée à l'exuviation post-opératoire, nous avons pu constater qu'elle consiste en un blastème conique de hauteur et de forme régulières et que par conséquent l'asymétrie paraît avoir été compensée. Néanmoins, dans la majeure partie des cas, à un secteur fémoral initial long correspond une prestation fémorale plus importante qu'à un secteur initialement court, mais il est rare que ces différences initiales considérables se traduisent par des différences dans la nature des segments formés. On constate en fait simplement des faibles différences de longueur entre faces d'un même segment d'origine

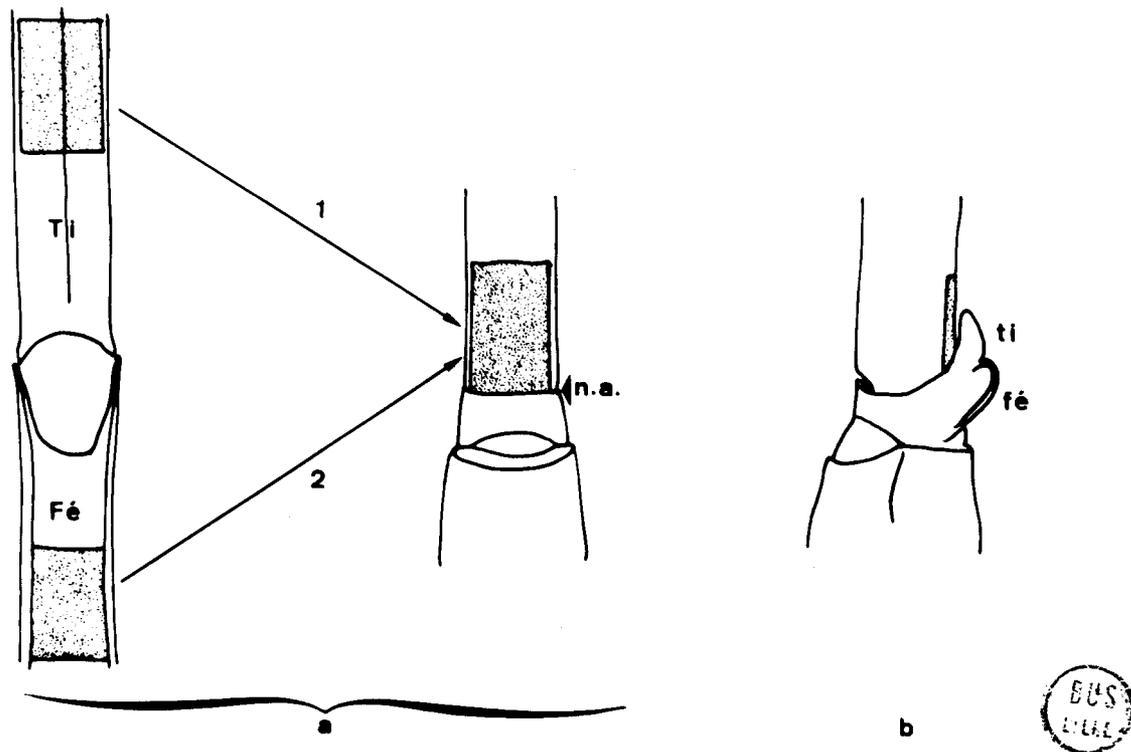


Figure 8 - a : Remplacement d'un secteur fémoral ventral immédiatement distal par rapport au niveau d'autotomie (n.a) par un fragment tibial (1) ou fémoral distal (2) issus de la face ventrale - b : Résultat fréquent : transformation de la zone distale du trochanter en fémur (fé) + tibia (ti).

fémorale. Il est en particulier surprenant d'obtenir une face d'origine fémorale pouvant comporter fémur, tibia et tarse à partir d'une hauteur de fémur presque nulle.

Quant à la prestation trochantérienne, elle est constamment marquée par un développement prépondérant de sa face ventrale sauf lorsqu'initialement la hauteur de fémur est importante de ce côté. Nous retrouvons là la réactivité particulière de cette face trochantérienne ventrale.

Enfin, en ce qui concerne les perturbations de l'orientation de la prestation fémorale, parfois considérables, il s'avère qu'elles ne sont vraisemblablement pas liées à des inégalités de développement des deux prestations suivant les différentes faces : elles ne se manifestent en effet pas plus souvent quand le plan de section du fémur est oblique que quand il est parallèle au plan d'autotomie.

Finalement, dans tous les cas rapportés jusqu'à présent dans ce chapitre, le trochanter conserve sa continuité normale avec le fémur et nous avons vu que leurs prestations se limitent partiellement et de façon réciproque dans leur développement. Il nous a donc semblé intéressant de substituer à un segment ou à une face fémorale, un segment ou une face provenant d'un niveau plus distal de la patte afin d'essayer de mieux dégager comment s'établissent les corrélations entre la prestation trochantérienne et les tissus situés distalement par rapport à elle.

III - EVOLUTION TROCHANTERIENNE APRES SUBSTITUTION A LA BASE FEMORALE DE TISSUS PLUS DISTAUX

Trois types d'expériences ont été réalisés de façon à substituer à la succession normale trochanter-fémur proximal une succession caractérisée par une discontinuité.

A - SERIES EXPERIMENTALES

1 - Greffes de secteurs (fig. 8)

Sur la face ventrale, un secteur fémoral adjacent au liseré d'autotomie a été remplacé par un secteur de même qualité (ventrale), soit fémoral distal, soit tibial.

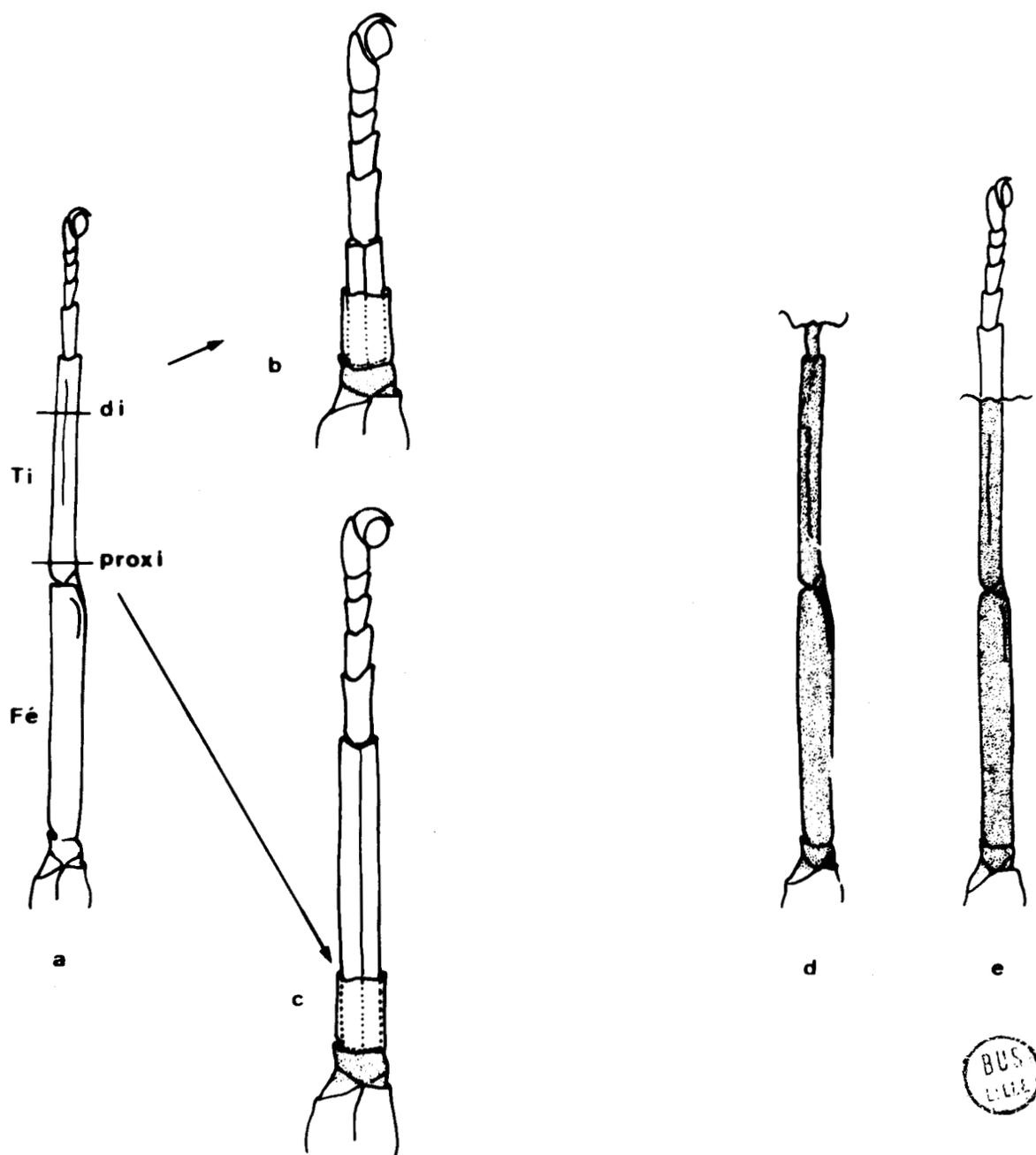


Figure 9 - Une partie de patte prélevée (a) à un niveau tibia distal ou tibia proximal est greffée sur du trochanter (respectivement b et c).
 d-e: 2 types de résultats; la prestation issue du trochanter est en grisé.
 d : rupture au niveau du raccord entre cette prestation et le greffon - e : persistance du greffon; la prestation trochantérienne comporte trochanter, fémur et une grande partie de tibia.

2 - Greffes de fragments de segments différenciés (fig. 9)

Une patte réceptrice est sectionnée dans la base du fémur. La partie distale d'une patte donneuse sectionnée dans le tibia à un niveau proximal ou distal est implantée dans la patte réceptrice de façon à amener son front de section au niveau du plan d'autotomie et à provoquer une soudure entre le trochanter et le greffon.

3 - Greffes de fragments de segments en régénération (fig. 10)

Après autotomie, le diaphragme trochantérien obturant la plaie est éliminé. Un fragment de segment est alors greffé sur le trochanter en le coiffant de façon à s'y souder sur tout son pourtour. Ce greffon provient de l'apex d'un segment sectionné au cours de l'intermue précédente et consiste en une frange basale d'aspect dépigmenté mais partiellement différencié que surmonte un cône indifférencié. Par commodité, nous désignerons ces greffons par le terme de "blastèmes" de régénération. Ces "blastèmes" proviennent de 4 niveaux : fémur proximal, fémur distal, tibia proximal, tibia distal.

B - RESULTATS

1 - Greffes de secteurs

11 greffes de secteur fémoral distal, et 3 greffes de secteur tibial médian ont bien persisté. Dans les deux cas on observe deux types de résultats.

- a) Persistance de l'état normal du trochanter (4 cas sur 11 ; 1 cas sur 3)

Le liseré d'autotomie est visible. Une plage hypodermique en continuité avec les faces antérieure et postérieure du fémur récepteur s'interpose entre le liseré d'autotomie et le greffon qu'elle refoule distalement.

- b) Transformation trochantérienne (7 cas sur 11 ; 2 cas sur 3)

La gamme des résultats s'étend de transformations limitées à une minuscule ~~vers~~ jusqu'à une néoformation comportant fémur, tibia et tarse.

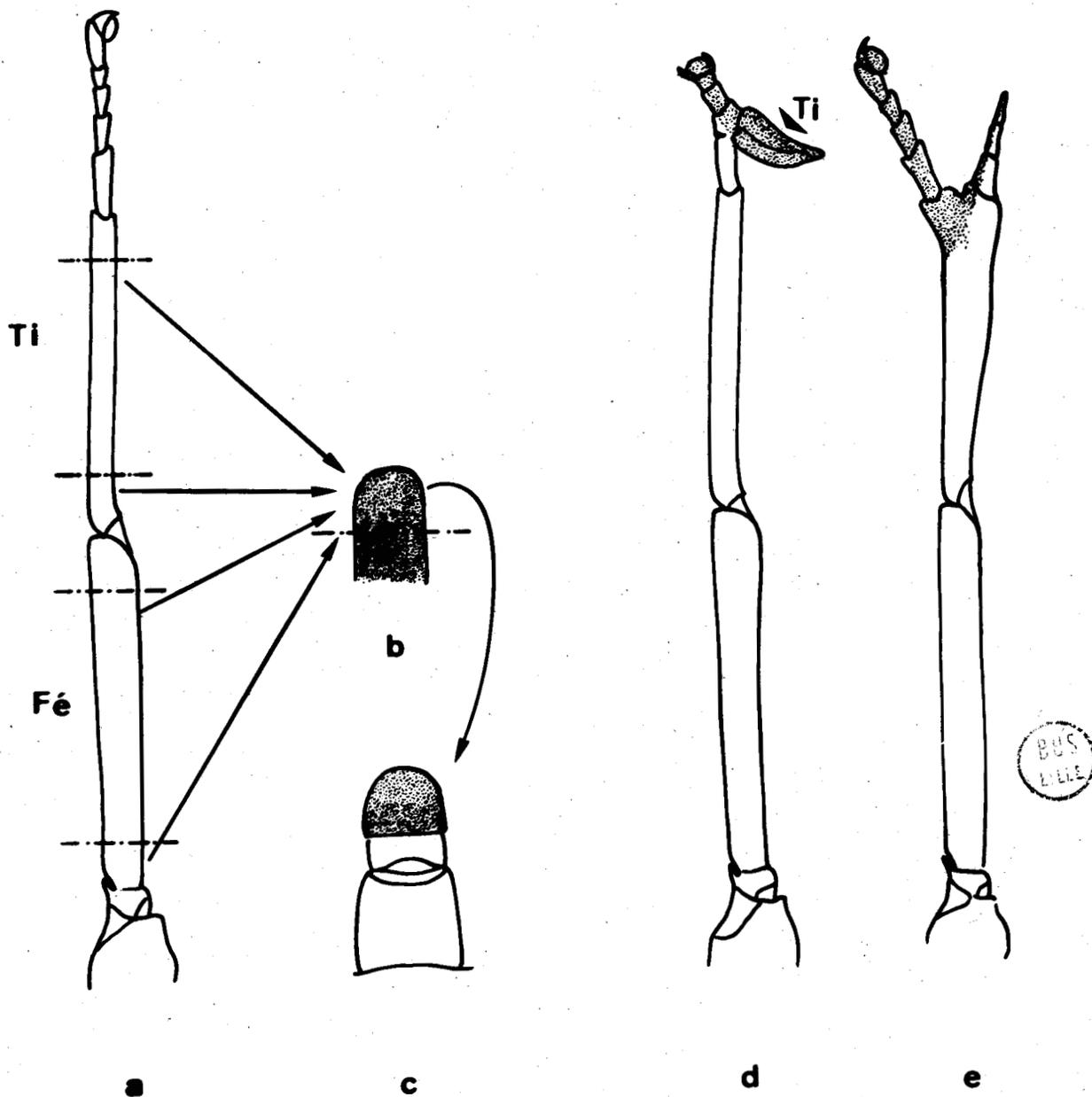


Figure 10 - La section d'une patte à différents niveaux (a) donne des blastèmes de régénération (b) greffés sur du trochanter (c). d - e : 2 types de résultats. La prestation issue du greffon est en grisé.

2 - Greffes de fragments de segments différenciés (fig. 9)

Quand la masse greffée est importante (greffon comportant tout un tibia et un tarse) elle se nécrose fréquemment. D'autre part, le raccord obtenu est généralement fragile et dès la première exuvation une rupture s'effectue souvent à son niveau ou un peu proximale. Le pourcentage de réussite de l'opération est donc faible. Les résultats obtenus (tableau XVI) rendent compte des observations réalisées après la 2ème mue post-opératoire.

A part un cas où la prestation trochantérienne ne s'est pas encore différenciée, la composition des prestations ne diffère guère entre les deux séries. Notons cependant que pour 6 cas où le greffon comporte du tibia distal, la prestation du trochanter ne comporte pas, dans 4 cas, d'élément tarsal.

3 - Greffes de "blastèmes" de régénération (fig. 10)

La prestation trochantérienne comporte presque toujours fémur tibia et tarse. Ce dernier n'est jamais complet distalement mais est généralement bien développé sur la face ventrale. Elle ne s'avère pas fondamentalement différente suivant l'origine des greffons. Il est vrai que ceux-ci sont éliminés dans près de la moitié des cas et que la nature de leur prestation n'a pu être déterminée en particulier lorsqu'ils proviennent du fémur. Dans la moitié des cas identifiables (9/18), le greffon d'origine tibiale ne donne que du tarse, prestation la plus distale possible (Pl. IX, fig. b). D'autre part, même s'il provient de la partie proximale du tibia, il ne réussit à former que du tibia distal (Pl. IX, fig. a). Dans ce greffon, la différenciation met donc régulièrement en place des structures distales (tarse) et parfois des structures un peu plus proximales (tibia distal).

C - DISCUSSION

Quel que soit le type de greffon associé au trochanter, la prestation trochantérienne s'avère généralement très différenciée, en moyenne plus qu'en cas de régénération à partir de la base fémorale. Il semble cependant que des segments différenciés soient plus capables de limiter la prestation trochantérienne que des segments en cours de régénération.

D'autre part, d'après la nature des segments régénérés, il semble que dans les "blastèmes" en cours de différenciation, celle-ci procède dans le sens disto-proximal. Elle mettrait d'abord en place du tarse qui apparaît constamment, puis éventuellement du tibia.

IV - DISCUSSION GENERALE

Une régénération survenant dans la base fémorale peut provoquer une morphogenèse trochantérienne. Cette dernière se déroule de façon partiellement indépendante par rapport à la morphogenèse fémorale. Par conséquent dans toute la masse (fémorale et trochantérienne) aucune régulation d'ensemble ne s'instaure. Néanmoins, le développement d'une prestation (par exemple, issue du trochanter) limite celui de l'autre prestation et réciproquement. Ainsi, le tronçon fémoral donne une gamme de résultats montrant que plus un segment est situé distalement et plus il a de chances d'apparaître. Tout se passe comme si la différenciation s'y effectue dans le sens disto-proximal. Disposant d'une certaine masse tissulaire, elle mettrait d'abord en place du tarse, puis du tibia, puis éventuellement du fémur. Par contre, la prestation trochantérienne donne des résultats inverses : plus un segment est situé distalement et moins il a de chances de se former. Le sens de différenciation paraît ici être proximo-distal : il se formerait du fémur, puis du tibia, puis éventuellement du tarse. Les deux processus morphogénétiques iraient donc à la rencontre l'un de l'autre.

Leur affrontement se traduit par l'apparition de segments dont l'origine est double et la morphologie plus ou moins harmonieuse. Des mécanismes inhibiteurs interviendraient de façon à ce qu'une partie distale ou proximale d'un quelconque segment soit capable d'empêcher la différenciation d'une partie ayant la même qualité, distale ou proximale d'un quelconque autre segment. Ainsi, du fémur distal empêcherait l'apparition de tibia distal ou de fémur distal . Ce n'est pas au niveau de la nature du segment (tibia ou fémur) que joue l'inhibition, mais au niveau de la qualité, distale ou proximale d'un segment. La formation de segments chimères, tibiaux par exemple dans leur partie proximale et fémoraux dans leur partie distale souligne ce mode d'action des inhibitions et met en évidence une identité des

qualités proximale et distale dans les deux segments fémur et tibia.

Sous quelle impulsion le trochanter entre-t-il en morphogenèse ?

Deux causes peuvent être envisagées :

1) une activation émanerait de la blessure fémorale. Ainsi que nous l'avons montré (p. 35) les blessures faites au fémur ne retentissent pas jusqu'au trochanter et cette interprétation ne nous semble donc pas valable.

2) Entrant en régénération, le fragment fémoral se dédifférencierait au moins partiellement. Privé de la différenciation qui lui fait normalement suite, le trochanter entrerait en morphogenèse afin de compenser cette absence. Cette phase de dédifférenciation fémorale serait suivie d'une phase où concomitamment s'effectueraient les deux processus morphogénétiques à sens de différenciation opposés. De la vitesse de différenciation de chacun des processus dépendrait finalement le degré de régulation pour l'ensemble de la prestation. Cette seconde conception nous semble plus plausible que la première mais nécessitera des expériences et des observations complémentaires pour être confirmée.

CONCLUSION DE LA PREMIERE PARTIE

Après autotomie, un moignon coxo-trochantérien transplanté dans une quelconque région de l'individu est capable d'édifier un régénérat. La morphologie et l'orientation de ce dernier sont toujours conformes respectivement à l'origine et à l'orientation du moignon. De plus, le régénérat présente essentiellement les caractéristiques que peut extérioriser le trochanter dont il semble bien provenir uniquement.

D'autre part, nous avons établi que le trochanter d'une patte entière peut entrer en morphogenèse même s'il conserve des rapports de continuité normaux avec les tissus soit plus proximaux, soit plus distaux. Cette morphogenèse prend dans de nombreux cas l'aspect d'un processus de régénération et peut cependant n'affecter qu'une région limitée du trochanter, par exemple une face. Il semble que cette morphogenèse soit provoquée par les blessures nécrosantes dont l'effet se ferait sentir suivant la direction proximo-distale

à partir de la zone trochantérienne lésée. Il émanerait de ces lésions une activation à laquelle le trochanter serait particulièrement sensible, en particulier sur sa face ventrale.

Ces résultats se corroborant, on peut émettre l'hypothèse que la naissance d'un régénérat après autotomie résulterait d'une réaction trochantérienne consécutive à l'activation de ses cellules contiguës au plan d'autotomie. La formation du régénérat serait assurée par la reconstitution à partir de chaque face trochantérienne des segments de la face manquant distalement. Cependant, la formation de l'onychium nécessiterait sans doute la collaboration ou simplement la jonction des différentes faces.

En outre, la réactivité si particulière du trochanter peut être sollicitée lorsqu'un processus morphogénétique se développe dans la base fémorale. Il peut en résulter une morphogenèse trochantérienne se déroulant de façon partiellement indépendante par rapport au processus fémoral. Dans ces morphogenèses, la différenciation paraît s'effectuer suivant deux sens opposés, c'est à dire proximo-distalement dans le trochanter et disto-proximale dans le fémur. Chacune d'elles peut limiter en partie l'autre : il y a vraisemblablement inhibition réciproque de certaines différenciations. Parfois la formation résultant de la collaboration des deux processus est assez proche de la normale. Les inhibitions ne se situeraient cependant pas au niveau des segments mais des qualités proximales ou distales de ceux-ci : si la prestation fémorale comporte une partie fémorale distale, elle pourra être prolongée par une partie proximale soit fémorale, soit tibiale issue du trochanter.

D'après les sens de différenciation, il nous semble que la morphogenèse trochantérienne puisse être provoquée par une certaine dédifférenciation fémorale. Le trochanter y réagirait en quelque sorte de façon à compenser l'absence des tissus qui lui font normalement suite dans la patte différenciée.

DEUXIEME PARTIE

DIFFERENCIATION PROXIMO - DISTALE DES SEGMENTS D'UNE PATTE

Les résultats de la première partie nous ont permis de mettre en évidence l'existence de corrélations agissant dans le sens proximo-distal lors de la différenciation des segments d'un régénérat. Ces corrélations comportent, en particulier, des phénomènes d'inhibition : certaines différenciations seraient susceptibles d'empêcher l'apparition de différenciations semblables. Ce type d'inhibition s'exercerait pour les qualités distale ou proximale des segments mais non pour des segments entiers. La régulation de morphogenèse qui en résulte se limite au cadre d'un segment. Ces constatations ne nous permettent pas de progresser dans la compréhension de l'établissement de la structure d'ensemble du régénérat. Cette structure doit cependant relever de processus très stables car la succession des segments de la patte se reproduit constamment suivant le même plan dans les morphogenèses embryonnaire et régénératrice.

En premier lieu, nous nous préoccupons de savoir si les causes qui déterminent la succession des segments pendant l'organogenèse sont capables de se manifester dans les articles différenciés. En 2ème lieu, nous essaierons de voir quels contrôles peuvent intervenir lors de la différenciation d'un blastème de régénération en position hétérotope.

CHAPITRE IV

GRADIENT SEGMENTAIRE PROXIMO-DISTAL ET MORPHOGENESE PROVOQUEE PAR L'ASSOCIATION DE NIVEAUX DIFFERENCIES.

I - POSITION DU PROBLEME

Le problème envisagé peut se résumer en deux questions.

Si on élimine une certaine longueur de patte, que résultera-t-il de l'association des deux fragments proximal et distal, situés de part et d'autre de la partie manquante ? Y aura-t-il en particulier reconstitution de cette dernière ?

L'étude de ce problème a été entreprise par BOHN (1966) sur la blatte Leucophaea. Ses conclusions essentielles sont les suivantes :

- les 3 paires de pattes sont caractérisées par les mêmes gradients

proximo-distaux ;

- ceux-ci se répètent, identiques, dans les segments successifs, fémur et tibia ;

- l'association de 2 niveaux de gradient différents détermine un processus de régénération intercalaire entre le greffon et le portegreffe. La longueur du régénérat dépend de la différence entre niveaux associés et permet le rétablissement d'un gradient normal mais non d'une patte normale. Par contre, l'association de niveaux identiques, même issus de segments différents, ne provoque aucune morphogenèse. Or, nous-même avons pu constater, par exemple dans les régénérats obtenus à partir de la base fémorale, qu'une partie proximale de tibia pouvait effectivement être suivie d'une partie distale de fémur. Nos propres résultats et l'hypothèse de BOHN nous ont donc guidé dans le choix des associations à réaliser. Ainsi, admettant à priori que les 3 segments : fémur, tibia, l'art. tarsal sont caractérisés par un même gradient, nous avons réalisé 2 types d'associations, d'une part celles qui devraient, d'autre part celles qui ne devraient pas provoquer de morphogenèse intercalaire.

II - DETERMINISME DE LA MORPHOGENESE INTERCALAIRE.

A - PROTOCOLE EXPERIMENTAL

Les différentes associations réalisées seront désignées par un couple de données : d'une part le niveau récepteur caractérisé par le nom du segment et le niveau dans le segment, et d'autre part le niveau donneur caractérisé de façon identique. La désignation des segments ne pose aucun problème, à l'inverse de celle des niveaux. Chez Leucophaea, BOHN a subdivisé arbitrairement chaque segment en 100 parties; le niveau 0 et le niveau 100 correspondent respectivement aux limites distale et proximale du segment. Cette façon de procéder est très précise mais nécessite des mesures délicates qui compliquent les opérations. Avant d'y recourir, nous avons préféré vérifier approximativement ce que nous considérons être une hypothèse de travail. Dans nos expériences, les niveaux récepteurs comme donneurs ont par conséquent le caractère soit proximal soit distal,

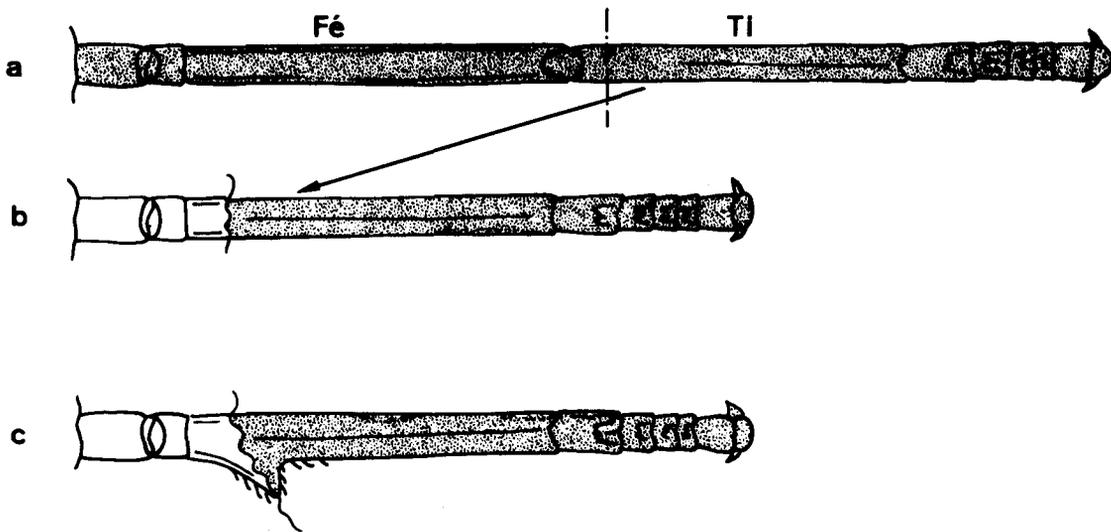


Figure 11 - Association d'un niveau fémur (Fé) proximal avec un niveau tibia (Ti) proximal.
 c : 1 type de résultat : réaction conjointe du porte-greffe et du greffon. La limite entre eux est marquée par une ligne sinueuse.

BUS
LILLE

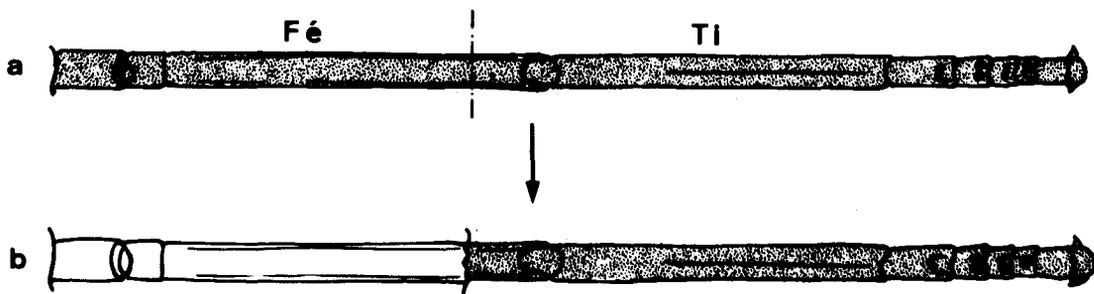


Figure 12 - Schéma de l'association d'un niveau fémur distal avec un niveau fémur distal.

c'est-à-dire qu'ils se situent franchement dans la base ou dans l'apex du segment; cependant, nous ne pouvons leur faire correspondre qu'une fraction simple de longueur de segment. Pour un niveau proximal récepteur, suivant les circonstances, la longueur de segment conservée peut varier du simple au double, c'est à dire entre environ 1/10^e et 1/5^e de la longueur de ce segment. En ce qui concerne les niveaux distaux, donneur comme récepteur, la même variabilité peut exister. Cependant, dans le cas du fémur, les sections se localisent toujours proximement à la plage articulaire fémoro-tibiale. Enfin, pour les niveaux donneurs proximaux, la partie proximale éliminée est toujours très courte, de l'ordre du 1/10^e de la longueur du segment. Si nous considérons par exemple l'association de 2 niveaux, proximal et distal, d'un même segment, dans le cas où ces niveaux diffèrent le plus, il reste 1/10^e proximal et 1/10^e distal et il manque donc 4/5 de segment; dans le cas où la différence est la plus faible, il reste 1/5^e proximal et 1/5^e distal mais la zone absente représente quand même 3/5^e de segment. Dans notre exposé nous indiquerons les niveaux de façon qualitative par les termes proximal et distal, auxquels correspondent implicitement les caractères quantitatifs approximatifs exposés ci-dessus.

D'autre part, dans la mesure où nous avons utilisé des fragments de patte différenciés, il ne faut pas perdre de vue que distalement au niveau donneur, les tissus persistent normalement. Par exemple, l'association fémur proximal - tibia proximal, se traduit par la persistance pour le récepteur d'environ 1/5^e de la partie basale du fémur et pour le donneur des 9/10^e distaux du tibia et du tarse complet.

B - ASSOCIATIONS PRESUMÉES NON SUSCEPTIBLES DE PROVOQUER UNE MORPHOGENESE INTERCALAIRE.

1) Séries opératoires

- série a - fémur proximal - tibia proximal (fig.11)
- série b - fémur distal - fémur distal (fig.12)
- série c - fémur distal - tibia distal (fig.13)
- série d - fémur distal - 1^{er} article tarsal distal (fig.14)

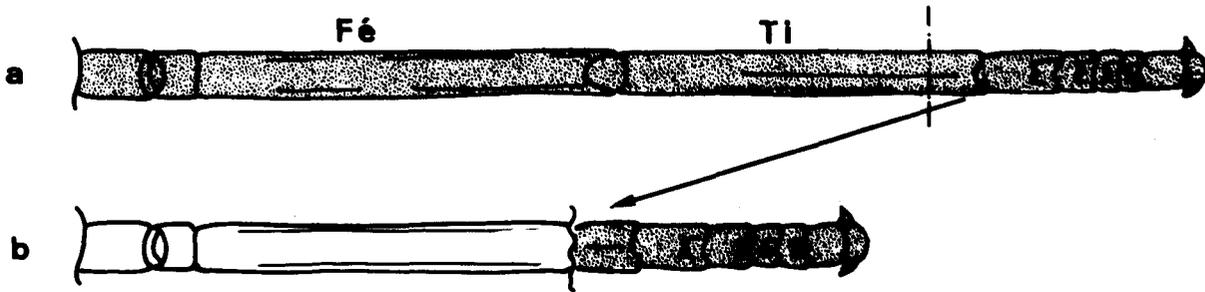


Figure 13 - Schéma de l'association d'un niveau fémur distal avec un niveau tibia distal.

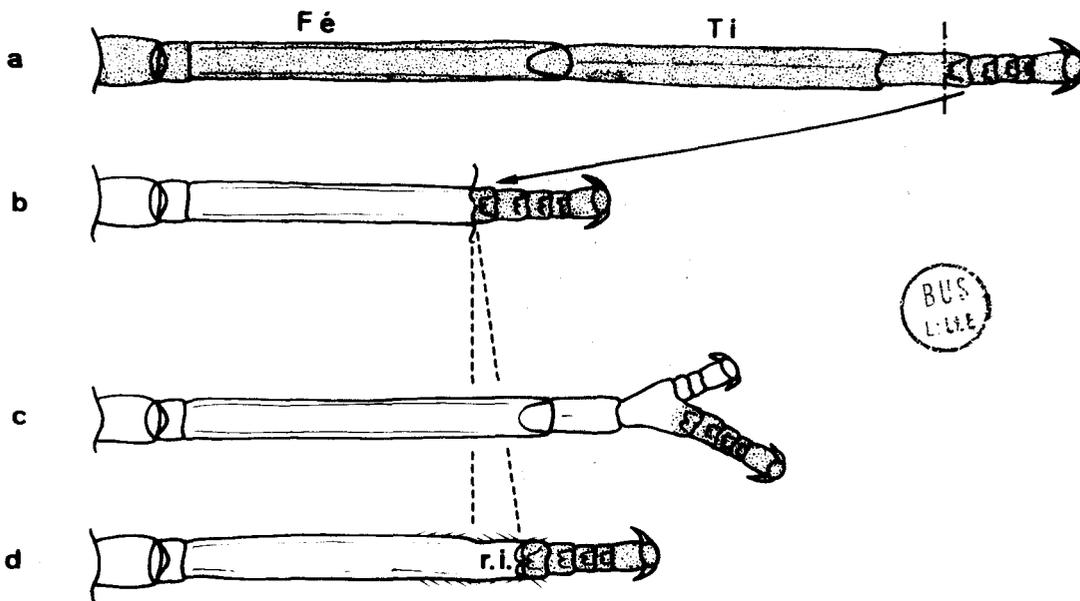


Figure 14 - Association d'un niveau fémur distal avec un niveau distal de 1er article de tarse (a et b) - c - d: 2 types de résultats.
 c : régénération complémentaire issue du porte-greffe - d : régénération intercalaire à polarité proximo-distale contraire à la normale (r.l.).

2) Résultats (tableau XVII)

Nous considèrerons les résultats successivement, suivant l'absence ou non de morphogenèse.

a) - morphogenèse absente ou douteuse

Dans la série b (Pl.IX, fig .c.d) et la majorité des cas de la série c (6/10) (Pl.X, fig.c; Pl.XV, fig.b), aucune discontinuité ne sépare le greffon du porte-greffe.

- Série a - fémur proximal - tibia proximal (9 cas / 16).

Dans tous les cas (16), à la première exuviation, une zone de raccord de faible hauteur, peu pigmentée, dépourvue de soies, s'interpose entre les parties bien différenciées du porte greffe et du greffon.

Dans 9 cas, cette zone se pigmente ultérieurement tandis qu'y apparaissent des soies à orientation proximo-distale normale. On constate alors l'existence d'une limite de pigmentation nette entre les hypodermes fémoral et tibial (Pl.XI, fig .a.b).

b) - morphogenèse

- Série a - fémur proximal - tibia proximal.

Dans les 7 autres cas une réaction morphogénétique nette se manifeste, soit dans le fémur porte-greffe, soit dans le tibia greffé, soit encore dans les 2 éléments associés.

- réaction du porte-greffe (fémur).

Dans un cas, à la première mue post-opératoire, le fragment fémoral donne naissance à un régénérat constitué d'un fémur complet et d'un court fragment tibial auquel fait suite le greffon. Ultérieurement le greffon est éliminé.

- réaction du greffon (tibia).

Dans un cas, suivant la carène antéro-ventrale, le greffon présente au contact du porte-greffe une zone où quelques soies ont une orientation proximo-distale inversée. La nature tibiale de cette zone a été déterminée grâce à sa pigmentation.

- réactions conjointes du porte-greffe et du greffon.

Le processus se produit dans 5 cas.

- Dans un cas (Pl.XII, fig.c,d), le fragment fémoral perd sa différenciation et se transforme en un fémur peu pigmenté, à cuticule souple et brillante comme celle d'un régénérat. Son apex est cependant incomplet; en particulier, il ne présente pas de plage articulaire sur la face ventrale.

Simultanément la face ventrale du trochanter s'est modifiée et présente en position postéro-ventrale une excroissance de nature fémorale limitée à sa base par un liseré d'autotomie néoformé. D'autre part, semblant provenir du greffon tibial, un régénérat s'est intercalé entre le fémur remanié et le tibia et dans leur prolongement. Ce régénérat intercalaire de nature tibiale, presque aussi long que le fémur, a une polarité proximo-distale inversée.

- Les 4 autres cas (fig.11), sont caractérisés par la formation, dans la zone de contact entre greffon et porte-greffe, d'une excroissance saillante. Celle-ci se localise sur une face quelconque et résulte visiblement d'une collaboration du greffon et du porte-greffe. Il y a, en effet, continuité entre ses carènes et les leurs. Si la partie prolongeant le porte-greffe a une polarité proximo-distale normale, celle qui provient du greffon a une polarité inversée. Cette excroissance saillante, assez pointue, n'est pas segmentée sauf dans un cas où elle présente un tarse tétramère complet (Pl.X, fig.b); proximement à ce tarse, elle possède un apex de segment chimère, fémoral dans le prolongement du porte-greffe, tibial dans celui du greffon.

- Série c - fémur distal - tibia distal (10 cas).

Outre les 6 cas où aucune morphogenèse intercalaire n'apparaît, cette série comporte 4 cas où la continuité ne s'établit pas d'emblée entre greffon et porte-greffe.

La réaction se produit dans la zone de contact et peut se limiter à l'existence d'un secteur très court, localisé sur une face, portant quelques soies à orientation proximo-distale inversée (2 cas) (Pl.XVI, fig.e).

Dans le 3^e cas, essentiellement suivant l'arête postéro-ventrale, le fémur récepteur tend à reconstituer un apex : il se différencie proximement au greffon une petite plage articulaire et un nodule vraisemblable-

blement tibial. La base du greffon comporte en direction de cette zone néoformée un secteur portant quelques soies à orientation disto-proximale, c'est-à-dire inverse de la normale (Pl. IX, fig. f).

Enfin, dans le 4ème cas, dès la première mue post-opératoire, on constate qu'au niveau du raccord, le fémur récepteur tend à reconstituer un apex sur toutes ses faces; la zone de contact entre greffon et porte-greffe consiste en un anneau étroit d'aspect indifférencié. L'évolution n'a pu être observée que pendant l'intermue suivante où un important processus morphogénétique a pris naissance dans la zone de raccord. Malheureusement, à l'exuviation, la patte s'est autotomisée et sa composition n'a pu être déterminée.

- Série d - fémur distal - 1er tarsal distal (18 cas).

Cette série montre des prestations intercalaires dont l'orientation proximo-distale est soit normale, soit inversée.

- orientation normale (5 cas).

Le fémur reconstitue un apex, soit partiellement (Pl. XII fig. f; Pl. X, fig. f, g) (3 cas), soit sur toutes ses faces (2 cas) (Pl. XII, fig. e). Dans un de ces deux cas la régénération intercalaire fournit de plus un très court tibia et une ébauche tarsale se développant du côté dorsal et portant le greffon (fig. 14c). Dans l'autre cas, à l'apex fémoral succède le greffon dont, de plus, le 1er article possède une partie proximale peut-être issue du processus de régénération intercalaire.

- orientation inversée (13 cas) (fig. 14 d).

Entre le greffon et le porte-greffe s'intercale généralement sur toutes les faces une zone relativement longue (Pl. XII, fig. f, g, h) que nous étudierons en détail plus loin (p. 71).

3) Discussion.

Avant de discuter ces résultats, nous nous efforcerons de les classer simplement. Dans 20 des 58 cas de ces 4 séries, il y a simplement soudure entre les tissus du greffon et du porte-greffe. Remarquons en particulier que le raccord entre 2 niveaux fémoraux distaux ne détermine aucune réaction (14 cas). On peut en déduire que les blessures et nécroses

bleu XVII - Résultats morphogénétiques d'associations, entre segments différenciés, de différents niveaux de l'axe proximo-distal. Le niveau récepteur est indiqué en premier.

Di. : distal ; Fe. : fémur ; Proxi. : proximal ; 1er Ta. : 1er article tarsal ; Ti. : tibia.

Associations	Nombre de cas	Absence de morphogénèse	Morphogénèses			
			Prestation d'orientation Proxi-Di normale Anneau de raccord	Prestation de type complémentaire	Prestation à orientation Proxi-Di inversée, de type intercalaire	Prestation conjointe du greffon et du porte-greffe
- Présumées non susceptibles de provoquer une morphogénèse intercalaire						
Fe. Proxi. - Ti. Proxi.	16 9 2 1 4	0	9	2	dont 1 1	4
Fe. Di. - Fe. Di.	14	14	0	0	0	0
Fe. Di. - Ti. Di.	10 6 2 2	6		2	dont 1 2	
Fe. Di. - 1er Ta. Di.	18 5 13	0		5	13	
- Présumées susceptibles de provoquer une morphogénèse intercalaire						
Fe. Proxi. - Ti. Di.	15 6 9	0	6	9		
Fe. Di. - Ti. Proxi.	8 2 6	0		2	dont 1 6	
Fe. Di. - 1er Ta. Proxi.	11 5 8	0		5	8	



ne doivent pas être responsables des transformations constatées par ailleurs. Par contre, dans les 38 autres cas, la soudure ne s'effectue pas simplement et donne lieu à l'apparition de prestations plus ou moins importantes et complexes que nous classerons en 5 catégories.

- catégorie 1 - régénération intercalaire discrète ou douteuse.

Dans 3 cas (série a : 1; série c : 2) la prestation est très discrète et se rapproche de ce que l'on observe après simple raccord. La base du greffon présente une zone, limitée à un petit secteur du pourtour, ayant quelques soies à polarité inversée. Ailleurs il y a simplement continuité entre greffon et porte-greffe.

Il nous paraît hasardeux de décider s'il y a eu dans ces cas régénération à partir du greffon ou transformation sur place de la polarité dans une zone.

- catégorie 2 - régénération intercalaire à polarité proximo-distale normale.

Le fait se rencontre dans 12 cas (série a: 9 ; série d : 3). Dans les 9 cas de la série a, l'origine de l'anneau initialement dépigmenté, puis à pigmentation et pilosité de type greffon, est incertaine. Il faut d'ailleurs reconnaître que la régénération intercalaire dans ces 9 cas est douteuse. Par contre, dans les 3 cas de la série d, la reconstitution d'un apex fémoral bien que partielle nous semble issue du fémur récepteur (Pl.XII, fig .e,f).

- catégorie 3 - régénération intercalaire à polarité proximo-distale inversée (série a : 1 cas; série d: 13 cas).

Dans ces cas, il y a indubitablement régénération et nous essaierons de préciser les caractéristiques de ces régénérats dont l'origine paraît souvent incertaine.

Ces 3 catégories de résultats ont été rencontrées par BOHN, mais non les 2 suivantes :

- catégorie 4 - régénération à polarité proximo-distale normale + régénération à polarité proximo-distale inversée (série a : 4 cas: série c : 1 cas).

Le phénomène associe les 2 types de régénération uniquement sur un secteur du pourtour (Pl.IX, fig.f). Partout ailleurs, le raccord s'effectue simplement entre greffon et porte-greffe. Dans 1 cas de la série a (Pl.X, fig.b), ce phénomène engendre une formation libre comportant en particulier un tarse segmenté.

- catégorie 5 - régénération accompagnée généralement de segmentation (série a : 2 cas; série c : 1 cas; série d : 2 cas).

Le fait se rencontre aux niveaux récepteurs fémur distal (série c et d) et fémur proximal (série a) et affecte toutes les faces. Le fragment récepteur régénère en direction distale une prestation qui se segmente (fémur distal) ou subit, s'il s'agit de fémur proximal, une morphallaxie retentissant dans 1 cas jusqu'au niveau du trochanter. Le processus s'accompagne parfois (série a : 1 cas) d'une régénération intercalaire à polarité inversée.

La lère catégorie groupe les résultats conforme à l'hypothèse de BOHN. Les catégories 2 et 3 rassemblent des faits compatibles avec elle. En effet, nous ne pouvons pas garantir que les niveaux associés sont strictement identiques, ce qui, dans l'hypothèse du gradient, suffirait à expliquer, par suite des différences, les régénérations intercalaires enregistrées. En particulier, dans le cas des greffons de 1er article tarsal, malgré nos précautions, il est certain que la différence des longueurs du fémur et du 1er tarsal peut être la source d'une mauvaise appréciation des correspondances de niveaux. Comme d'après BOHN la polarité des régénérats intercalaires correspond au sens de chute du gradient, il faudrait dans le cas fémur distal - 1er tarsal distal, admettre que le niveau donneur (1er tarsal distal) est de qualité plus proximale que le niveau récepteur, ceci dans 13 cas sur 18. Le fait serait quand même assez surprenant .

Par ailleurs, les résultats des catégories 4 et 5 se laissent difficilement interpréter dans l'hypothèse d'un gradient segmentaire. Dans la catégorie 4, il est surprenant d'observer le processus suivant un secteur limité seulement alors qu'ailleurs le raccord s'effectue simplement. De plus, il est très remarquable que la régénération donne

dans un cas une prestation segmentée. Il est vrai que cette dernière ne se situe pas dans le prolongement direct greffon-porte-greffe.

Dans la catégorie 5 enfin, la régénération observée dépasse le cadre des régénérations intercalaires observées par BOHN et nous proposons de la nommer régénération complémentaire. Sortant du cadre d'un gradient segmentaire, elle met en effet en place des articulations. Le cas nous paraît alors analogue à celui de la morphogenèse trochantérienne déclenchée par une régénération dans la base fémorale. Ici également, une régulation sans doute due à la présence du greffon limite le processus dans lequel la différenciation paraît aussi s'effectuer proximo-distalement.

Deux interprétations peuvent être avancées pour expliquer les résultats de ces 2 catégories 4 et 5.

- La régénération pourrait être déclenchée par une perturbation de la cicatrisation entre greffon et porte-greffe suivant un secteur ou tout le pourtour. Le contact entre hypodermes survenant tardivement, le niveau récepteur serait alors déjà entré en régénération comme si le greffon n'existait pas. De son côté, le niveau proximal du greffon pourrait ou non en avoir fait autant. Si le greffon régénère en direction proximale, son régénérat devrait avoir une polarité proximo-distale inversée (BOHN 1965; IVe partie de ce travail p.132). Par conséquent, greffon et porte-greffe régénérant, il y aurait association d'une régénération à polarité proximo-distale normale issue du porte-greffe et d'une régénération à polarité proximo-distale inversée issue du greffon. Le fait se rencontre (catégorie 4) en particulier lorsque la morphogenèse se produit suivant un secteur de la zone de raccord. Dans cette hypothèse, il se pourrait aussi que le niveau donneur où se déroule une inversion de polarité n'ait pas eu le temps de régénérer avant la cicatrisation alors que le niveau récepteur aurait pu le faire. Nous n'aurions alors qu'un régénérat à polarité proximo-distale normale issu du porte-greffe (catégorie 5). Dans l'hypothèse d'une difficulté de cicatrisation, on peut d'ailleurs expliquer la régénération à polarité inversée conformément à l'hypothèse de BOHN. Par régénération, une zone réceptrice se différencierait en prestation caractéristique d'un niveau plus distal. Quand le greffon s'y associerait, il réagirait à cette différenciation distale par une régénération dont la polarité serait inversée. Cette interprétation

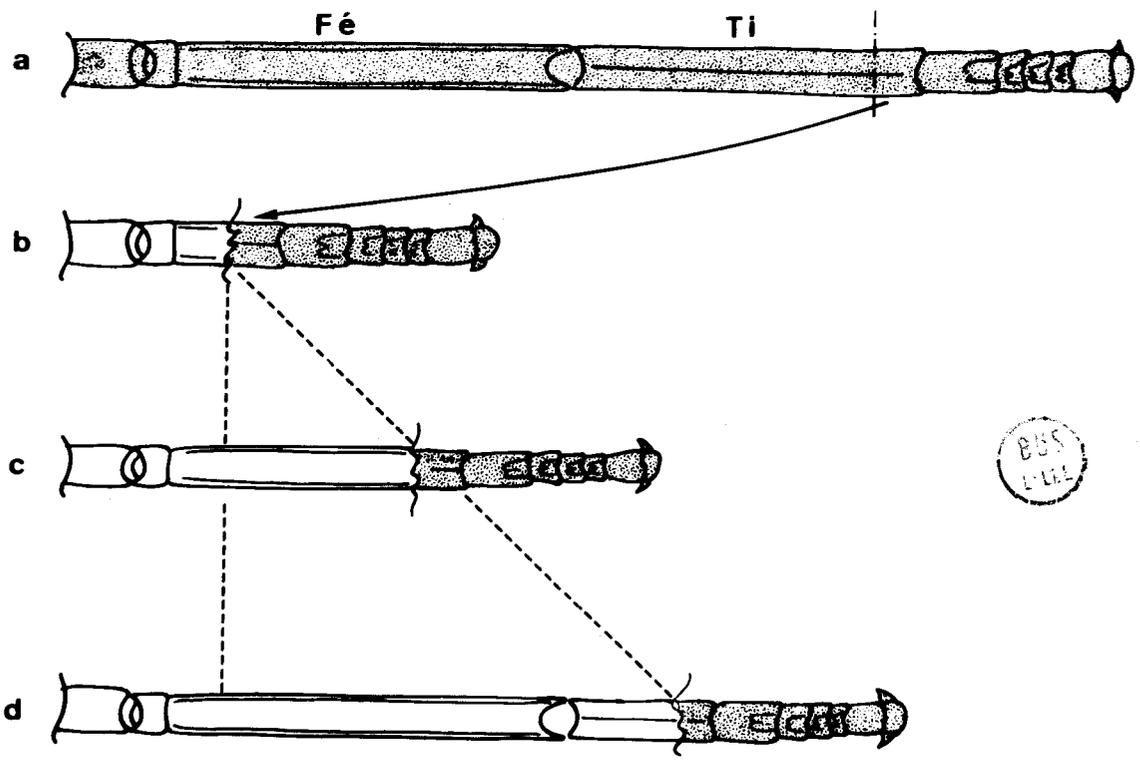


Figure 15 - Association d'un niveau fémur proximal avec un niveau tibia distal (a et b).
 c : remaniement du fémur récepteur par morphallaxie - d : le fémur récepteur régénère du fémur et une base tibiale.

est plausible mais il faut souligner que nous n'avons pas dû y faire appel pour les associations entre niveaux distaux du fémur. Pourtant, dans ces cas aussi, peuvent intervenir des difficultés de cicatrisation comme on peut le constater à la première mue post-opératoire. (Pl. IX, fig. c). Il est donc possible qu'une autre cause agisse.

- Cette 2ème cause pourrait être la suivante : la régénération à partir du niveau récepteur ne serait pas due à un retard de cicatrisation, mais, comme dans le cas du trochanter surmonté d'un fragment fémoral, à l'absence de la différenciation normale distalement aux tissus récepteurs. Le récepteur tenterait alors de compenser cette lacune de différenciation.

En résumé, l'hypothèse de l'existence d'un gradient segmentaire responsable des morphogénèses intercalaires (BOHN) constitue une base de travail qui permet d'expliquer la plupart des cas, compte tenu d'une hypothèse supplémentaire relative à la cicatrisation au niveau du raccord. Cependant elle ne permet pas d'interpréter certains cas où se forme un régénérat segmenté. Examinons maintenant les cas où selon cette hypothèse, les associations devraient déclencher une morphogénèse intercalaire.

C - ASSOCIATIONS PRESUMÉES SUSCEPTIBLES DE PROVOQUER UNE MORPHOGENESE INTERCALAIRE.

1) Séries expérimentales

- série e : fémur proximal - tibia distal (fig. 15)
- série f : fémur distal - tibia proximal (fig. 16)
- série g : fémur distal - 1er article tarsal proximal (fig. 17)

2) Résultats (tableau XVII)

Comme pour les types d'associations précédents (a à d) nous examinerons les résultats successivement suivant qu'ils provoquent ou non une morphogénèse.

a) morphogénèse

série e - fémur proximal - tibia distal (15 cas) (fig. 15)

Dans 9 cas le fémur du porte-greffe se transforme, ce qui, dans

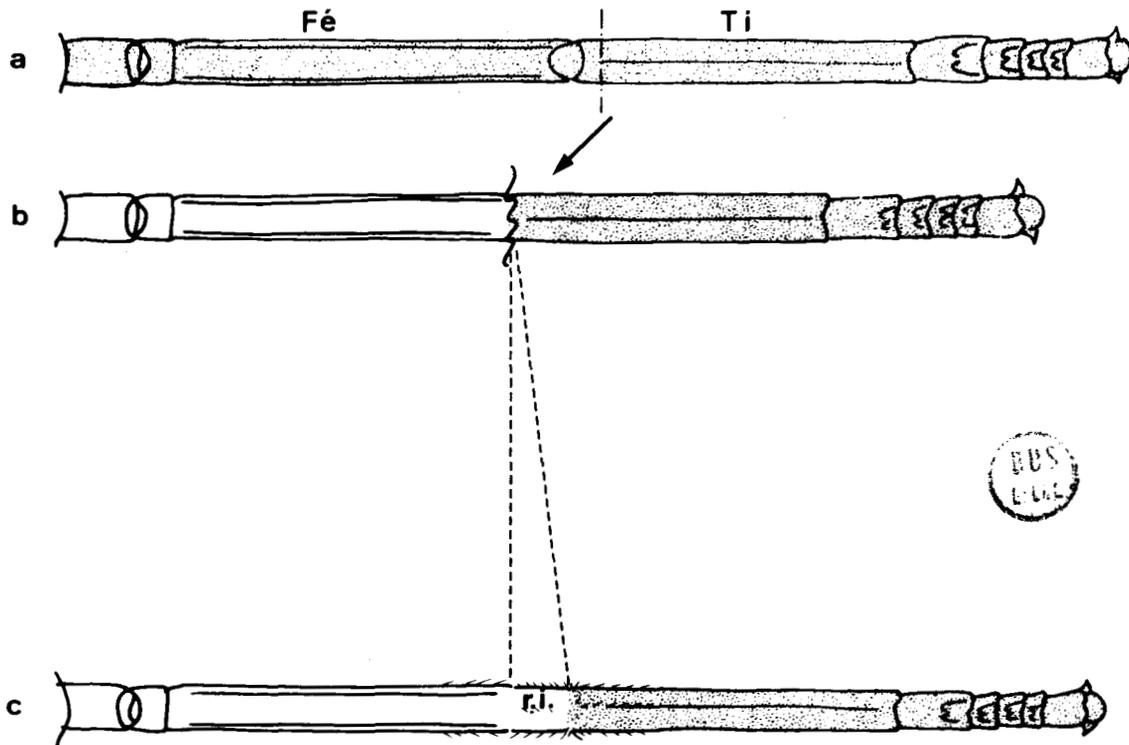


Figure 16 - Association d'un niveau fémur distal avec un niveau tibia proximal (a et b).
 c : résultat (7 cas sur 8) : régénération intercalaire (r.i.) à polarité proximo-distale contraire à la normale.

6 cas, retentit au niveau du trochanter qui se trouve remanié soit en fémur, soit en fémur et tibia parfois accompagnés de tarse.

En ce qui concerne le fémur, dans 2 cas, il se transforme en un fémur presque complet d'aspect régénéré; dans 2 autres cas, sa transformation visible en intermue n'a pu être suivie; dans les 5 autres cas, enfin, il reconstitue un fémur complet accompagné d'un fragment tibial qui se soude au tibia greffé.

- série f - fémur distal - tibia proximal (fig.16)

Sur plus de 200 opérés, la greffe n'a pris que dans 8 cas, la nécrose du greffon a lieu en effet très fréquemment par suite, soit du développement de moisissures au niveau de la plaie, soit d'une mauvaise irrigation du greffon.

Dans 7 de ces 8 cas, un régénérat intercalaire s'interpose entre le greffon et le porte-greffe (Pl.XIII, figs. a, b; Pl.XVI, fig. a), bien que l'apex fémoral puisse dans 1 cas se reformer du côté dorsal. La limite proximale du greffon est très nette alors que le régénérat intercalaire possède le même aspect pigmentaire que le fémur porte-greffe.

Dans 1 de ces 7 cas, ce régénérat ne porte pas de soies mais dans les 6 autres cas, les soies ont une polarité inversée.

Dans le 8^e cas, le porte-greffe reconstitue un apex fémoral sur les faces ventrale et antérieure alors que les faces postérieure et dorsale du greffon et du porte-greffe, sont simplement en continuité.

- série g - fémur distal - 1^{er} article tarsal proximal (fig.17).

Là aussi, sur plus de 200 cas, 11 seulement ont pu être exploités car les greffons se nécrosent souvent, par manque d'irrigation. Pour 2 d'entre eux, l'apex fémoral se reconstitue sur toutes ses faces; une membrane articulaire fémoro-tibiale apparaît ainsi qu'une base de nature vraisemblablement tibiale (elle présente les condyles articulaires typiques) qui se soude au greffon (fig.17). Dans un 3^{ème} cas, la zone de raccord, au cours de la 2^{ème} intermue post-opératoire, est manifestement le siège d'un processus morphogénétique important donnant sans doute naissance à une prestation segmentée. Malheureusement celle-ci n'a

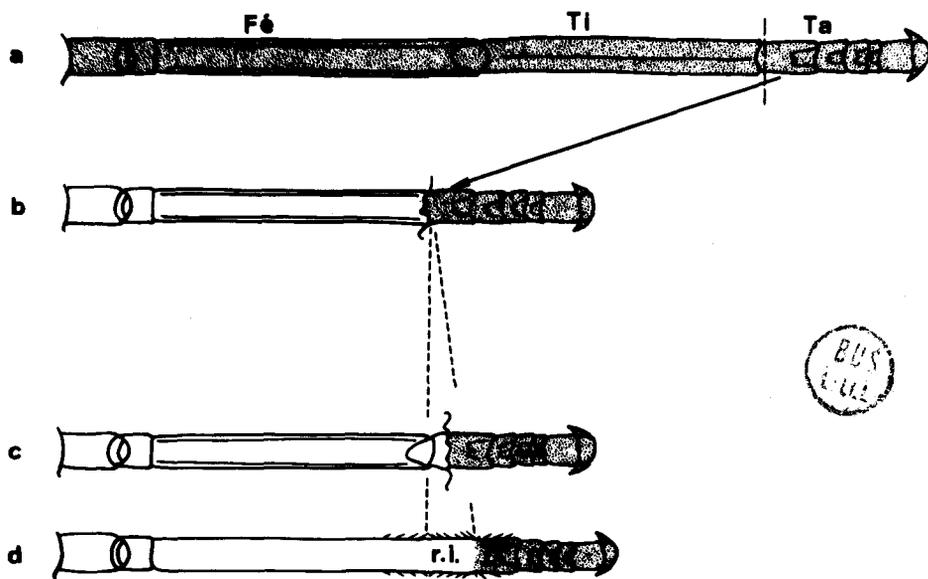


Figure 17 - Association d'un niveau fémur distal avec un niveau proximal de 1er article de tarse
 (a et b) : c et d : 2 types de résultats.
 c : régénération complémentaire de la part du porte-greffe - d : régénération intercalaire (r.i.)
 à polarité proximo-distale contraire à la normale.

pu être étudiée car la patte s'est autotomisée lors de l'exuviation. Les 8 autres cas présentent un régénérat intercalaire bien différencié à polarité proximo-distale inversée (Pl.X, fig .d,e).

b) morphogenèse absente ou douteuse.

- absence de morphogenèse

Le fait ne se rencontre pas.

- morphogenèse douteuse.

- série e - fémur proximal - tibia distal (Pl.XI, fig.c)

Dans 6 des 15 cas, dans la zone de raccord, un anneau dépigmenté et sans soies apparaît à la première mue post - opératoire. Ultérieurement les pigmentations du greffon et du porte-greffe se trouvent en contiguité, mais un anneau étroit (de la base du greffon ?) reste parfois dépourvu de soies. Aucune morphogenèse notable ne s'interpose entre greffon et porte-greffe.

3 - Discussion.

Une morphogenèse nette se produit dans 28 des 34 cas. Par contre, dans les 6 autres cas, il semble ne se passer rien d'important au niveau du raccord.

La morphogenèse revêt 2 aspects rencontrés dans les catégories 3 et 5 de la discussion précédente.

a) morphogenèse intercalaire à polarité proximo-distale inversée - série f : 6 cas / 8 ; série g : 8 cas / 11.

(correspond à la catégorie 3 de la discussion précédente p.63)

b) morphogenèse de type complémentaire avec segmentation du régénérat (correspond à la catégorie 5 de la discussion précédente).

- série e : 9 cas / 15 relevant d'une morphallaxie affectant tout le fragment fémoral récepteur et parfois le trochanter.

- série f : 1 cas / 8. La segmentation est ébauchée simplement sur 2 faces fémorales.

- série g : 3 cas/ 11 : la segmentation est nette.

Les cas de morphogenèse intercalaire à polarité proximo-distale inversée sont conformes à ce que prévoit l'hypothèse de BOHN. Ils se produisent dans 14 cas sur 19 possibles. Dans les 5 autres cas, 1 ne montre pas de différenciation proximo-distale nette alors que les 4 autres sont caractérisés par une morphogenèse complémentaire inattendue.

Dans les 15 cas de la série e, selon l'hypothèse de BOHN, une morphogenèse intercalaire à polarité proximo-distale normale aurait dû se produire. En fait dans 6 cas, cette morphogenèse n'a vraisemblablement pas lieu alors que, dans les 9 autres cas, elle est de type complémentaire et met en place une prestation segmentée. Néanmoins, la polarité proximo-distale dans ces derniers cas est normale.

Par conséquent un certain nombre de cas (14/34) s'avèrent conformes à l'hypothèse de BOHN, mais celle-ci ne permet pas d'expliquer les 20 autres.

Outre le déterminisme de la naissance d'une morphogenèse intercalaire, cette hypothèse permet également de prévoir l'importance du régénérat intercalaire. D'autre part, certains des résultats obtenus sur Leucophaea montreraient que le régénérat intercalaire serait parfois d'une qualité plus proximale à la fois que le niveau récepteur et que le niveau donneur. Enfin, l'origine des régénérats intercalaires est problématique. Pour discuter complètement de cette hypothèse, il importe donc d'étudier plus précisément les régénérats intercalaires que nous avons obtenus.

III - ETUDE DES REGENERATS INTERCALAIRES.

Après avoir associé 2 niveaux différents, il faut, ultérieurement, pouvoir distinguer ce qui peut être dû à la croissance normale des tissus de ce qui peut relever d'un processus de régénération intercalaire. On peut en premier lieu confronter les longueurs respectives du greffon et des tissus récepteurs au moment de la greffe et après plusieurs mues. Tenant compte des croissances normales de chacun d'eux on peut en déduire l'existence ou non d'un processus de régénération intercalaire. Ce procédé

est laborieux et il vaut mieux à notre avis disposer de critères précis caractérisant à la fois le niveau donneur et le niveau récepteur. Ceci n'est malheureusement pas toujours possible; néanmoins ces critères existent dans les cas suivants :

- niveau récepteur : cas du fémur distal : après section du fémur, l'interruption brutale des carènes postéro et antéro-ventrales persiste nettement. Leur front de section peut donc servir de référence (Pl. IX, fig. c; Pl. X, fig. c, e; Pl. XII, fig. b, c, d; Pl. XVI, fig. a).

- niveau donneur : cas du 1er tarsal méso ou métathoracique dans sa partie proximale. A la base de cet article se situent des épines dont la répartition est typique (Pl. XV, fig. c).

Dans la mesure où un fragment s'interpose entre des points de repères définis au donneur et du récepteur situés à proximité immédiate de la zone de contact primitive, la régénération intercalaire est certaine. Quand elle a lieu, le régénérat est caractérisable par sa morphologie, sa pigmentation et sa pilosité qui permet de déterminer sa polarité. Ces différents éléments permettent de déterminer sa longueur et éventuellement sa nature.

A - LONGUEUR

Dans l'hypothèse de BOHN, la polarité peut être normale ou inversée. La polarité normale est marquée par l'existence de soies et de denticules cuticulaires dont l'apex libre est toujours dirigé distalement; par contre, en cas de polarité inversée, cet apex libre est dirigé proximale-ment.

1) polarité normale.

Si nous avons rencontré des régénérats de type complémentaire, c'est-à-dire possédant au moins une articulation à polarité normale, l'existence de régénérats intercalaires à polarité normale est problématique. Nous avons en fait dans certains cas (fémur proximal - tibia proximal; fémur proximal - tibia distal), constaté l'existence transitoire d'un anneau de raccord peu pigmenté entre greffon et porte-greffe. Il ne représente pas forcément un régénérat intercalaire. Il peut simplement s'être produit une perte de différenciation limitée dans les tissus, soit récepteurs, soit donneurs, par suite de l'association avec un contexte

inhabituel. D'autre part, la hauteur de cet anneau est toujours très faible quelle que soit la différence de niveau ^{initiale} entre fragments associés. Si régénérat intercalaire il y a, il ne rétablit pas dans le cas fémur proximal-tibia distal une longueur globale de fémur et de tibia identique à celle d'un fémur ou d'un tibia. Tout au plus peut-il valoir le 1/15^e ou le 1/10^e de la longueur de segment manquante.

2) polarité inversée.

Dans ce cas les limites du régénérat intercalaire sont plus faciles à définir que dans le cas précédent. En effet, la zone intercalaire se situe entre des tissus donneurs et récepteurs à polarité normale et les limites sont assez tranchées (Pl.XVI, fig.a). Cependant, au niveau proximal des tissus donneurs, il arrive que sur une courte zone la polarité ne soit ni normale, ni inversée, mais apparaisse comme la résultante, au sens physique du terme, de ces deux polarités : les épines ou soies ont alors un grand axe perpendiculaire à l'axe proximo-distal de la patte (Pl.XV, fig.d; Pl.XVI, fig.e). En outre, la présence d'un tronçon à polarité inversée ne s'observe parfois que sur une face seulement (Pl.IX, fig.f ; Pl.XII, fig.f). De plus, un secteur que sa morphologie permet de considérer comme intercalaire peut porter côte à côte des soies à orientations contraires.

Néanmoins, ces types de régénérats à polarité inversée sont généralement plus longs que les présumés régénérats intercalaires à polarité normale. Dans les 2 associations : fémur distal - tibia proximal, fémur distal - 1er article tarsal proximal, le fragment intercalaire régénéré atteint en fin de croissance une taille comprise entre 1/2 et 1 fois la longueur de la face ventrale du 1er article tarsal (Pl.X, fig.e). Dans le cas fémur distal - 1er article tarsal distal, ce régénérat intercalaire est peut-être en moyenne un peu moins long, mais il atteint fréquemment et même dépasse nettement dans 1 cas la moitié de la longueur de la face ventrale du 1er article tarsal (Pl.XII, fig.h). Par contre, les secteurs à polarité inversée rencontrés dans les associations fémur-distal - tibia distal (3 cas) (Pl.IX, fig.f) fémur proximal-tibia proximal (2 cas), sont très courts.

Il faut cependant, dans la dernière série, mettre à part un cas où s'est formé un régénérat intercalaire long. En effet, ce cas présente de plus un remaniement transformant le fémur proximal en un article fémoral presque complet (Pl.XII, fig. c,d). La succession finale est alors la suivante : fémur distal - régénérat intercalaire inversé - tibia proximal.

En résumé, nous retiendrons donc qu'une certaine corrélation existe parfois entre la longueur du tronçon intercalaire et la différence initiale entre niveaux associés. Elle n'a cependant en aucun cas le caractère d'une relation de proportionnalité précise que lui a attribué BOHN.

B - NATURE

Nous n'étudierons que les cas de régénérats pour lesquels le caractère intercalaire est certain, c'est-à-dire surtout ceux dont la polarité est inversée. Nous envisagerons successivement la morphologie, puis la pigmentation, enfin les soies et denticules cuticulaires.

1) morphologie

Les caractéristiques morphologiques notables d'un segment ont trait d'une part aux carènes, d'autre part aux plages articulaires. Nous les examinerons dans cet ordre.

a) carènes.

Il est rare que des carènes se différencient nettement dans le régénérat intercalaire. Néanmoins, dans 3 cas, l'association fémur distal - 1er article tarsal distal donne un régénérat intercalaire possédant des carènes peu affirmées mais nettes prolongeant celles du fémur récepteur (Pl.X, fig.g). Dans les cas à polarité inversée, considérons les différentes associations où le fémur distal sert de niveau récepteur; que le niveau du greffon soit du tibia proximal, du tarse proximal ou distal, les carènes du régénérat intercalaire se situent dans l'axe de la face ventrale et du côté dorsal; de ce côté, elles prolongent les carènes fémorales bien que portant des soies à polarité inversée (Pl.X, fig.e). Très rarement, une carène fémorale postéro ou antéro-ventrale se continue dans le régénérat intercalaire.

b) plages articulaires

Le régénérat comporte une plage articulaire ventrale dans 2 cas d'association fémur distal - 1er tarsal proximal (Pl.X, fig.d,e) et régulièrement dans l'association fémur distal - 1er tarsal distal (Pl.X, fig.f). Dans ce dernier cas, il apparaît d'abord 2 plages, en forme de croissant, de part et d'autre de l'axe, à proximité immédiate des euplantules du greffon (Fig.14). Ultérieurement, elles peuvent ou non fusionner, entre elles ou avec les euplantules tarsales. Dans 3 cas sur 10, il semble que cette zone articulaire se différencie à partir du territoire greffé.

2) Pigmentation

Dans tous les cas où le régénérat intercalaire a une polarité inversée, il présente une pigmentation du type du segment récepteur, en l'occurrence le fémur (Pl.X, fig.e). Il n'y a entre eux aucune discontinuité de pigmentation.

Dans les quelques cas de régénérats à polarité normale de la série fémur distal - 1er tarsal distal, la pigmentation est aussi celle du fémur récepteur (Pl.X, fig.g).

3 - Soies et denticules cuticulaires.

Une étude effectuée à l'aide du microscope électronique à balayage (Stéréoscan) montre nettement des différences entre segments d'une même patte ou de pattes de niveaux thoraciques différents quant à la longueur et à la forme des soies et des denticules cuticulaires.

L'examen des régénérats intercalaires à polarité inversée obtenus dans les cas où le niveau récepteur est le fémur distal met en évidence que :

a) les soies sont toujours du type récepteur, ici fémoral (Pl.XVI, fig.a,b).

b) pour les denticules cuticulaires, l'étude est plus délicate.

Néanmoins, eux aussi semblent de type récepteur. Dans la zone de transition entre le fémur et le régénérat intercalaire, sur une certaine longueur, les denticules ont une orientation non plus proximo-distale (porte-grefe) ou disto-proximale (régénérat intercalaire) mais

neutre vis à vis de la polarité proximo-distale; elles sont dirigées perpendiculairement à l'axe proximo-distal. Cette position intermédiaire apparaît en quelque sorte comme la résultante entre les 2 orientations extrêmes, normale et inversée (Pl.XVI, fig. c,d). Nous retrouvons là le même phénomène qu'au niveau de la partie proximale du greffon (Pl.XV, fig.d). A l'autre extrémité du régénérat intercalaire, à la limite du greffon, on trouve parfois une zone sans denticules nets.

En résumé, mises à part les carènes, l'hypoderme des régénérats intercalaires présente régulièrement les mêmes caractéristiques que le porte-greffe. Cependant, l'origine du greffon peut aussi se manifester; en particulier le niveau 1er tarsal distal détermine l'apparition de plagues articulaires d'aspect tarsal.

IV - DISCUSSION GENERALE

Reprenons la question formulée en tête de ce chapitre : quel résultat peut provoquer le rapprochement de 2 niveaux après élimination d'une partie intermédiaire ? L'expérience témoin qui consiste à raccorder deux niveaux normalement contigus et séparés expérimentalement par une simple section ne provoque rien, mais nombre d'associations donnent naissance à des morphogénèses dont le déterminisme paraît à première vue assez énigmatique et dont l'aspect est assez surprenant. En ce qui concerne le déterminisme, comparons d'abord les 2 associations : fémur distal - tibia proximal et fémur distal - tibia distal. Dans le 1er cas (Pl.XII, fig. a,b), en valeur absolue le long de la patte, les 2 niveaux associés sont plus proches l'un de l'autre que dans le 2ème (Pl.IX, fig.e) et pourtant, c'est le 1er type d'association qui donne un résultat morphogénétique important. Considérons maintenant l'association fémur distal - 1er tarsal proximal. De nouveau, nous retrouvons un effet morphogénétique et pourtant en valeur absolue de niveau, le tibia distal et le 1er tarsal proximal sont voisins, plus proches l'un de l'autre que ne le sont tibia proximal et 1er tarsal proximal. A quoi peut-on attribuer ces fluctuations apparemment fantaisistes du pouvoir morphogénétique ? Des expériences menées sur les pattes de la blatte Leucophaea ont permis à BOHN (1966) de mettre en

évidence un gradient proximo-distal s'étendant non pas sur tout l'appendice mais uniquement sur un segment et se répétant dans les autres. Des associations entre niveaux de gradient différents d'un même segment ou de 2 segments différents provoqueraient des morphogenèses intercalaires dont la longueur serait proportionnelle à la différence de gradient initiale. D'autre part, la polarité du régénérat intercalaire s'établirait dans le sens de chute du gradient. L'ensemble de ses résultats constitue un tout homogène et cohérent. Comme nous l'avons constaté dans deux discussions précédentes (p.66 et 69) nos résultats à propos du déterminisme et de la polarité des régénéra^{tions} intercalaires obtenues concordent partiellement avec ceux de BOHN. Par contre, la longueur de ces régénérats intercalaires est toujours très faible par rapport à ce que prévoit son hypothèse. Ainsi, l'association fémur distal-tibia proximal ne donne en aucun cas un régénérat intercalaire valant environ 3/5ème de la longueur fémorale ou tibiale (celles-ci sont à peu près identiques). D'autre part, l'association fémur distal - 1er tarsal proximal donne des régénérats intercalaires aussi longs que dans le cas précédent et valant à peu près la longueur du 1er article tarsal. Imaginant dans ce cas que la régénération intercalaire s'effectue à partir du greffon, le résultat apparaîtrait conforme à l'hypothèse de BOHN. Mais les choses se compliquent quand on constate que le régénérat intercalaire est alors de nature fémorale. Comment comprendre que la chute de gradient de "proximal" à "distal" dans une prestation fémorale normale demande une longueur 6 à 7 fois supérieure à ce qu'elle est dans la prestation fémorale du régénérat intercalaire ? Pour l'instant, le problème nous paraît insoluble.

Par conséquent, dans le cas de Carausius, il n'apparaît aucune relation étroite de proportionnalité entre la longueur du régénérat intercalaire et l'importance de la différence de gradient. A ce propos, BOHN estime que la continuité du gradient n'est rétablie que par un processus de régénération. Selon lui, le gradient ne pourrait pas varier dans des cellules différenciées et, en particulier, il ne serait pas de nature diffusible. En effet, dans cette dernière hypothèse, l'association de deux niveaux différents déterminerait des phénomènes de diffusion et, par suite, la réalisation d'un nouveau gradient équilibré accompagné de

remaniements cellulaires sur place et non d'une régénération intercalaire. Or BOHN n'a jamais constaté de tels remaniements. Pour notre part, il faut remarquer qu'à la limite de nos régénérats intercalaires, le passage d'une polarité à la polarité contraire s'effectue progressivement; en particulier, dans la partie proximale des greffons se trouve une zone qui semble avoir changé de polarité (Pl.XV, fig.d; Pl.XVI, fig.a). L'hypothèse de la nature diffusible du gradient hypodermique envisagée par STUMPF (1965, 1966) à la suite de ses études sur Galleria ne nous paraît donc pas à écarter radicalement comme a pu le faire BOHN.

Enfin, en ce qui concerne la nature et l'origine de ces prestations intercalaires, les cas que nous avons pu étudier nous montrent qu'elles sont généralement de même nature que le porte-greffe. Cependant, il ne nous est pas possible d'apprécier si elles sont d'un niveau plus proximal que la zone porte-greffe réceptrice comme l'a signalé BOHN. Par ailleurs, elles peuvent aussi comporter une partie rappelant la nature du greffon (plage articulaire tarsale) et de ce fait leur origine reste problématique.

Outre la régénération intercalaire (37 cas), nous avons rencontré un processus qui paraît absent des expériences de BOHN. Il s'agit dans 27 cas d'une régénération manifestement issue du porte-greffe et dont la polarité est toujours normale quel que soit le sens de chute du gradient segmentaire. Quand il est peu prononcé, ce processus ressemble à une régénération intercalaire, mais, dans la plupart des cas, il sort du cadre du gradient segmentaire et donne une prestation segmentée comportant donc au minimum une articulation. Dans le cas du fémur proximal, il s'agit d'une morphallaxie pouvant d'ailleurs retentir jusqu'au trochanter. Il semblerait que ce processus ait tendance à compenser la différence absolue entre les niveaux associés. Il substitue au déséquilibre initial une situation qui, tout en s'en rapprochant, ne parvient cependant pas à restituer la structure normale. Il y aurait en quelque sorte manifestation d'une tendance à la régénération cherchant à compléter le porte-greffe. Si nous tenons compte des possibilités d'inhibition

enregistrées dans la régénération à partir de la base fémorale, cette tendance peut se comprendre par suite de l'absence de la différenciation normale au-delà de la section. Comment expliquer alors que le processus s'arrête avant d'avoir comblé toute la différence initiale entre porte-greffe et greffon ? Il faudrait admettre, soit que l'équilibre se rétablisse au sein d'un gradient segmentaire, soit qu'il se trouve réalisé d'emblée lors de l'association.

Ce processus de régénération complémentaire ne se produit pas constamment. Il est possible que son absence soit due à une inertie des tissus, conséquence de l'état de différenciation stabilisé qu'ils présentent au moment de l'association. L'utilisation de greffon entrant en régénération au voisinage immédiat de la zone de contact entre greffon et porte-greffe serait-elle susceptible de favoriser l'apparition de cette régénération complémentaire ? Les résultats obtenus lors de l'étude de la régénération à partir de la base fémorale ou à partir du trochanter recevant différents types de greffons différenciés ou en régénération répondent partiellement à cette question. Cependant le trochanter réagit de façon presque "allergique" aux blessures et il nous a semblé préférable d'étudier ce problème en utilisant des niveaux récepteurs fémoraux et tibiaux. L'exposé de ces expériences fera l'objet du chapitre suivant.

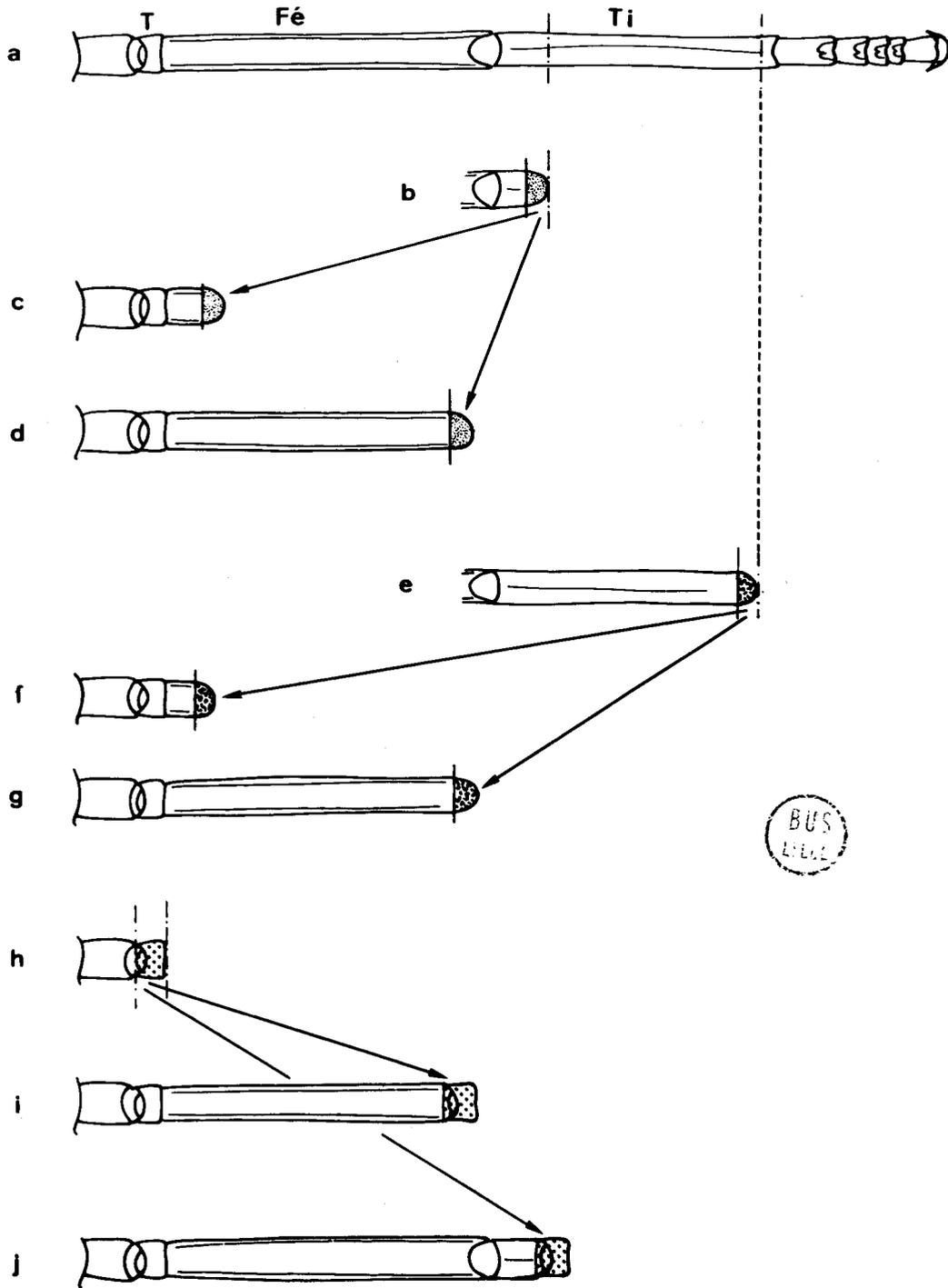


Figure 18 - Greffes de blastèmes de régénération ou de trochanter en position hétérotope :
 - blastème de tibia proximal (b) greffé sur du fémur proximal (c) ou distal (d).
 - blastème de tibia distal (e) greffé sur du fémur proximal (f) ou distal (g).
 - trochanter (h) greffé sur du fémur distal (i) ou du tibia proximal (j).

CHAPITRE V

MORPHOGENESE CONSECUTIVE A L'IMPLANTATION D'UN BLASTEME DE REGENERATION EN POSITION HETEROTOPE.

Dans l'espoir de susciter fréquemment ou même constamment une morphogenèse de type complémentaire à partir d'un quelconque niveau récepteur, nous avons utilisé non plus des greffons différenciés mais des "blastèmes" dont la régénération se déroulera alors au voisinage de la zone de contact entre tissus récepteurs et donneurs. Dans nos résultats nous verrons donc en premier lieu comment évolue un même niveau récepteur en présence de différents greffons. En 2ème lieu, les potentialités régénératrices normales des greffons étant connues, nous étudierons dans quelle mesure leur prestation dépend du niveau récepteur.

I - EVOLUTION D'UN NIVEAU RECEPTEUR EN FONCTION DES GREFFONS.

A - SERIES OPERATOIRES (Fig.18).

2 niveaux récepteurs sont envisagés.

1) fémur proximal; les greffons sont d'origine tibiale, soit proximale, soit distale.

2) fémur distal; les greffons sont respectivement d'origine trochantérienne, tibiale proximale ou distale, ou pour 2 cas non mentionnés dans nos tableaux, tarsale proximale.

Le niveau récepteur est obtenu par simple section de la patte au niveau voulu, c'est-à-dire environ ^{au} 1/10e proximal (niveau fémur proximal) ou aux 4/5e distaux (niveau fémur distal).

- Greffons -

- trochanter : la section de prélèvement passe dans la membrane articulaire coxo-trochantérienne dont une partie est greffée avec le trochanter.

- tibia proximal : le greffon provient d'un tibia entier ou préalablement sectionné environ à son 1/5e proximal. Dans le 1er cas, une fois la greffe prise, après la lère mue post-opératoire, le tibia

Tableau XVIII - Résultats d'associations entre niveaux différents de l'axe proximo-distal dans le cas où le greffon est un blastème de régénération.

A. Evolution du niveau récepteur en fonction des greffons.

Di : distal ; Fe : fémur ; Proxi : proximal ; Ta : tarse ; Ti : tibia ; Tro : trochanter.

Niveau récepteur	Niveau donneur proximal	Nombre de cas	Raccord simple	Prestation du porte-grefe (P.G)				Prestation du greffon (G.)				Excroissance associant P.G + G.	
				Morphallaxis	Apex Fe seul (A. Fe) ou avec tibia?	Apex Fe + Ti + Ta	Tro + Fe + Ti + Ta	Fe + Ti + Ta	Ti. Di. - Ta	Ta	Indéterminée		
Fe. Proxi.	Ti. proxi.												
	- Greffe Ti. complet + section	11	3	3	5				8		3		
	- Greffe de blastème Ti.	3	1		1				3			1	
	Ti. Di.	5	1	2	2				3	1	1		
Fe. distal	- Tro. proxi	21	0	1 (A. Fe.) + 13	1 (A. Fe.) + 15	7	2	3	7	1	1		
								1	2	4			
	- Ti. proxi												
	- Greffe Ti. complet + section	2	0			2			2				
	- Greffe de blastème Ti.	4	0		1	3			4				
	Ti. Di.	6	5		1 (A. Fe.)				6				



est sectionné près de sa base de façon à ce qu'il persiste environ 1/10 e de sa hauteur. Dans le 2ème cas, après apparition d'un blastème de régénération à l'extrémité sectionnée, c'est-à-dire après une mue, le greffon est obtenu en réséquant de nouveau le tibia environ au 1/10e proximal.

- tibia distal : le blastème est obtenu suivant les 2 procédures du cas précédent. Le niveau de régénération correspond à la limite tibio-tarsale et le niveau de prélèvement se situe vers les 9/10e distaux du tibia.

- tarse proximal : un tarse complet est greffé puis, à la première mue post-opératoire sectionné, à la limite entre les premier et deuxième articles.

Dans toutes ces associations, le greffon est enfoncé dans le segment récepteur. Sa nécrose survient très fréquemment par suite d'une mauvaise irrigation, et le pourcentage de réussite se situe entre 2 et 5%. Par conséquent, malgré un nombre d'opérés considérable, nous ne disposons que d'un nombre de cas relativement faible.

B - RESULTATS

Les prestations issues des différents niveaux récepteurs ont été rassemblées dans le tableau XVIII où, en complément, figurent également les prestations des greffons.

1) niveau récepteur = fémur proximal (19 cas).

5 cas n'entraînent aucune morphogenèse notable. Dans 5 autres cas, par contre, le fragment d'article fémoral perd sa pigmentation et sa morphologie pour acquérir celles d'un fémur régénéré (Pl.XI, fig. e, f). Dans 8 cas, les tissus récepteurs reforment un apex fémoral s'articulant avec une base tibiale. Enfin, dans le dernier cas, une excroissance associant les tissus récepteurs et donneurs se développe sur une face au niveau de contact (Pl.XI, fig. d). Mis à part ce dernier cas, les 3 types de résultats possibles se rencontrent avec des greffons aussi bien de type tibia proximal que tibia distal.

2) niveau récepteur = fémur distal (33 cas).

Les associations avec le niveau tibia distal (6 cas) ne provoquent pas de morphogenèse. Dans un cas, cependant, une membrane articulaire de nature fémoro-tibiale se développe dans le fémur, uniquement sur la face ventrale (Pl.X, fig.c).

Les autres associations (27 cas) provoquent au minimum la reconstitution d'un apex fémoral. Le processus peut alors s'interrompre (2 cas) ou être suivi de la genèse, soit d'un fragment tibial (Pl.XIII, fig. a,b,c,d,e) (18 cas), soit d'un tibia complet et d'une partie de tarse (7 cas) (Pl.XIV, fig. b,c). On constate par conséquent que très régulièrement le fémur récepteur reconstitue un apex fémoral accompagné d'un fragment tibial. Le fait se produit le plus fréquemment lorsque le niveau fémoral distal reçoit un niveau proximal, mais on le constate aussi quand le fémur proximal reçoit un niveau proximal. D'autre part, retenons qu'un tronçon fémoral proximal peut en quelque sorte se rajeunir, car il acquiert les caractéristiques d'un tronçon régénéré au lieu de conserver sa différenciation. Il y a finalement une certaine uniformité de réponse de la part des tissus récepteurs. A quelle cause peut-on l'attribuer ? Nous pensons qu'il convient de la rechercher du côté de la prestation du greffon.

II - PRESTATIONS DES GREFFONS EN FONCTION DU NIVEAU RECEPTEUR

A - ASSOCIATIONS (fig.18).

Outres les associations envisagées dans le paragraphe précédent : fémur proximal - tibia proximal, fémur proximal - tibia distal, fémur distal - trochanter proximal, fémur distal - tibia proximal, fémur distal - tibia distal , nous avons aussi réalisé celle du tibia proximal (niveau receveur) avec le trochanter proximal.

B - RESULTATS

Le tableau XIX résume les caractères des prestations des greffons dans leurs différentes positions et indique corrélativement les prestations des segments porte-greffes. Ces deux types de prestations peuvent comporter simplement des segments à orientation proximo-distale normale ou de plus

Tableau XIX - Résultats d'associations entre niveaux différents de l'axe proximo-distal dans le cas où le greffon est un blastème de régénération.

B. Prestations des greffons en fonction des niveaux récepteurs.

Di : distal ; Fe : fémur ; Proxi. : proximal ; Ta : tarse ; Ti : tibia ; Tro : trochantère.

Greffon	Niveau récepteur	Nombre de cas	Prestation du greffon					Prestation du porte-greffe				
			Tro + Fe + Ti + Ta	Fe + Ti + Ta	Ti. Di. + Ta	Ta	Indéter. minée	Morphallaxie	Apex Fe seul (A. Fe.) ou avec Ti.	Fe. Di. + Ti + Ta	Soudure avec le greffon	Ti. Di. + Ta. Proxi. ou exoréissance Ti. (o. Ti.)
Tro.	Fe. Di.	21	2	4	9	5	1		1 (A. Fe.) + 13	7		
	Ti. proxi.	9		4 (2 cas Fe sans faces dorsales)	5						4	5 dont 2 o. Ti.
Ti. proxi.	Fe. proxi.	14			11		3	3	6		4	
	Fe. Di.	6	2		2				2			
		4			4				1 (A. Fe.) + 3			
Ti. Di.	Fe. proxi.	5			3	1	1	2	2		1	
	Fe. Di.	6			6				1 (A. Fe. partiel)		5	



une partie à polarité proximo-distale inversée. Nous traiterons donc d'abord les cas où toute la prestation a une polarité normale puis ceux qui comportent en outre une partie à polarité inversée.

1) Prestations uniquement à polarité normale.

a) Greffon trochantérien.

La prestation comporte toujours du tarse, fréquemment du tibia, rarement du fémur (Pl.XIV). Dans 2 cas elle présente du trochanter à sa base (Pl.XIV, fig.a).

En ce qui concerne le fémur, son apparition a lieu aussi bien quand le milieu récepteur est tibial que fémoral. Cependant son importance est généralement limitée à une partie de nature distale. Parfois même il n'existe que sur une face et dans 2 cas où le niveau récepteur est le tibia proximal, la face dorsale de ce fémur manque; le tibia récepteur et le tibia issu du greffon sont alors en continuité (Pl.XIV, fig.d).

En ce qui concerne le tibia, quand le porte-greffe élabore un fragment tibial proximal, la prestation du greffon est de nature distale et, dans 5 cas, le tibia résultant de la soudure de ces 2 prestations tibiales d'origines différentes est de longueur et de morphologie presque normales. La persistance du greffon est cependant indéniable. En effet, le trochanter provenant d'un segment thoracique différent de celui du porte-greffe, les épines ou les soies de l'axe de la face ventrale du 1er article tarsal servent de marqueurs. Dans ces 5 cas, l'aspect de cette partie du régénérat est tout à fait conforme à l'origine du greffon. Dans la plupart des autres cas, la prestation du greffon (tibia distal et tarse) se trouve située, soit à l'extrémité d'un tibia complet provenant du porte-greffe (Pl.XIV, fig.f), soit en dérivation sur un article tarsal quand le porte-greffe est parvenu à former du tarse. Certaines faces de cette prestation du greffon sont dans ce dernier cas absentes, et il fait saillie, se terminant en pointe; la continuité entre greffon et porte-greffe est assurée par la soudure de leurs parties tarsales (Pl.XIV, fig.c).

Tableau XX - Récapitulation des cas de régénérats intercalaires à polarité proximo-distale inversée obtenus avec des greffons différenciés (Dif.) ou en régénération (R.).

Di : distal ; Fe : fémur ; P : proximal ; Ta : tarse ; Ti : tibia ; Tro : trochanter.

Greffon	Porte-Grefe (P.G.)	Nombre de cas	Régénérats intercalaires à pol. inversée	Niveau du P.G. proximal au régénérat inversé	Nature du régénérat inversé			
					Fe.	Ti.	Ta.	Indéterminée
Tro. (R.)	Fe. Di.	21	2	{ 1 Ti 1 Ta		1	1	
Tro (R.)	Ti. P.	9	1	Ti	1			
Ti. P. (Dif.)	Fe. P.	16	2	{ 1 Fe. Di. 1 Fe. P.		2		
Ti. P. (R.)	Fe. P.	13	0					
Ti. P. (Dif.)	Fe. Di.	8	6	Fe. Di.	6 Fe. Di.			
Ti. P. (R.)	Fe. Di.	6	6	{ 1 Fe. Di. 5 Ti. P.		3 Ti. Di.		1 2 (Ti ?)
Ti. D. (Dif.)	Fe. P.	15	0					
Ti. D. (R.)	Fe. P.	5	0					
Ti. D. (Dif.)	Fe. Di.	10	3	Fe. Di.		3 Ti.		
Ti. D. (R.)	Fe. Di.	6	0					
Ta. P. (Dif.)	Fe. Di.	11	7	Fe. Di.	7			
Ta. D. (Dif.)	Fe. Di.	18	12	Fe. Di.	12		12 (plage articulaire)	

DUS
L. 111

b) Greffons tibiaux.

Qu'ils proviennent d'un niveau proximal ou distal, leur prestation consiste généralement en un segment tibial de nature distale suivi d'un tarse. Ce segment tibial se soude parfois directement au niveau fémoral distal récepteur ou plus généralement quand le récepteur reconstitue un apex fémoral et un court segment tibial, à un niveau tibial proximal (Pl.XIII, fig.b). Dans certains de ces derniers cas, entre la base tibiale régénérée par le porte-greffe et l'apex tibial issu du greffon, s'intercale un régénérat à polarité proximo-distale inversée (Pl.XIII, fig.a).

2) Prestations à polarité proximo-distale inversée (Tabl.XX)

Ces prestations sont apparues dans 9 cas sur 61, à partir de greffons trochantériens (3 cas) associés à du fémur distal (2 cas) ou du tibia proximal (1 cas) (Pl.XIV, fig.e) et surtout à partir de greffons de tibia proximal (6 cas/6) associés à du fémur distal. Le développement de ces prestations est généralement faible. Leur nature a pu être déterminée avec certitude dans 5 cas : elle peut être fémorale (1 cas) ou tibiale (4 cas). Dans 2 autres cas, il semble qu'elle soit aussi tibiale. Il faut remarquer que le porte-greffe a régénéré une prestation généralement de même nature (tibiale) que le régénérat intercalaire mais qu'une différence de niveau existe entre ces 2 éléments; ainsi à une zone tibiale proximale à polarité normale régénérée par le porte-greffe peut succéder une zone tibiale distale à polarité inversée à laquelle fait suite une zone tibiale distale à polarité normale (Pl.XIII, fig.a). Il semblerait alors que les 2 zones tibiales distales soient symétriques l'une de l'autre par rapport à la zone où s'effectue l'inversion de polarité; cette zone coïnciderait avec le niveau initialement proximal du greffon. A l'inverse des cas d'associations où le greffon ne régénère pas en direction distale, le régénérat intercalaire obtenu ici n'est pas de nature plus proximale que le greffon.

III - DISCUSSION.

Dans les expériences mettant en jeu un segment (trochanter) ou des fragments de segments (tibia proximal et distal) entrant en régénération à proximité des tissus du porte-greffe, on obtient des prestations à orientation proximo-distale normale qui se ressemblent. Elles comportent toujours du tarse, souvent du tibia distal, mais rarement du tibia proximal et dans le cas des greffons trochantériens du fémur et du trochanter. Par conséquent, les greffons expriment en général des potentialités inférieures à celles qu'ils extériorisent en position normale et, dans leurs prestations, plus une partie est située distalement, plus elle a de chances d'apparaître. Le fait que les potentialités exprimées soient inférieures à la normale relève vraisemblablement d'une action du porte-greffe. Ce dernier réalise de son côté très souvent (35 cas / 52) une morphogenèse complémentaire, c'est-à-dire segmentée. Dans celle-ci, à l'inverse de la prestation du greffon, les parties régénérées ont d'autant plus de chance d'apparaître qu'elles sont plus proches en qualité du niveau récepteur. Ainsi, il apparaît plus souvent du tibia proximal que du tibia distal à partir du niveau récepteur fémur distal. Or, on constate dans certains cas une quasi-identité entre le niveau le plus distal issu du porte-greffe et le niveau le plus proximal issu du greffon. Le cas est particulièrement net quand il se constitue un unique tibia presque normal provenant pour sa partie proximale du porte-greffe et pour sa partie distale du greffon (Pl.XIII, fig.b). Néanmoins, comme nous l'avons déjà constaté à propos des prestations obtenues par régénération depuis la base fémorale, la régulation n'aboutit pas toujours à une patte de morphologie normale. Par exemple, à un tibia régénéré par le porte-greffe peut succéder un apex tibial issu du greffon. Cependant les éléments en surnombre provenant du greffon ont un développement limité et apparaissent un peu comme des verrues à la surface du régénérat, comme s'ils étaient refoulés en tant que parties étrangères au contexte régénéré par le porte-greffe. Par conséquent, lors de la réalisation des ajustements réciproques entre les 2 prestations, on ne se trouve pas en présence de processus inhibiteurs jouant, par

exemple, au niveau de la qualité tibia distal, mais plutôt de la qualité distale seule. Remarquons par ailleurs que conformément à l'hypothèse du gradient segmentaire de EOHN, on ne rencontre aucune morphogenèse dans les associations fémur distal - tibia distal.

D'autre part, dans cette hypothèse, nous pourrions rencontrer des morphogenèses intercalaires à polarité inversée dans les associations fémur distal - trochanter proximal et fémur distal - tibia proximal. En fait, avec un greffon trochantérien, ces morphogenèses se rencontrent rarement, mais il y a alors une importante morphogenèse complémentaire de la part du porte-greffe. Avec un greffon de type tibia proximal, par contre, la morphogenèse intercalaire à polarité inversée apparaît régulièrement mais est souvent limitée. A quelle raison peut être due cette différence ? Dans le cas d'un greffon du type tibia proximal, il persiste presque nécessairement, dans nos conditions opératoires, une frange peu différenciée proximale à laquelle correspond, après régénération à partir du greffon, la qualité tibia distal. Par contre, un greffon trochantérien est affecté dans sa totalité par la morphogenèse régénératrice et nous paraît perdre davantage sa différenciation que le greffon tibial. L'importance de la prestation complémentaire issue du porte-greffe serait corrélative du degré de dédifférenciation de la base du greffon. Inversement, lors de la redifférenciation de ce dernier, le type de morphogenèse serait alors fonction de la prestation en cours de formation à partir du porte-greffe. Autrement dit, dans le cas du greffon tibial, la conservation d'une certaine différenciation favoriserait la genèse des régénérats intercalaires à polarité inversée qui paraissent manifestement issus du greffon (Pl. XIII, fig. a). Cependant, l'importance de ces régénérats serait réduite par suite de la régénération complémentaire issue du porte-greffe.

En conclusion, les résultats s'avèrent finalement complexes. Les associations comportant un greffon en régénération déterminant très fréquemment un processus de régénération complémentaire de la part du porte-greffe. Ce processus pourrait être dû à une certaine perte de différenciation dans le greffon en régénération. Il y a d'autre part limitation réciproque entre prestations du greffon et du porte-greffe.

Pour une partie des cas étudiés, l'hypothèse du gradient segmentaire proximo-distal de BOHN permet d'expliquer les résultats.

CONCLUSION DE LA IIème PARTIE

Les associations de deux niveaux différents de l'axe proximo-distal de la patte peuvent déterminer 2 types de morphogenèse, l'une intercalaire, l'autre complémentaire.

1) morphogenèse intercalaire

Il s'agit d'une régénération sans segmentation. Selon BOHN (1966) elle dépendrait d'un gradient proximo-distal de nature segmentaire qui se répèterait de façon identique d'un segment à l'autre. Dans ce gradient la valeur absolue du niveau, par exemple fémorale ou tibiale, n'aurait aucune importance; au contraire, le niveau relatif dans chacun de ces articles, par exemple proximal ou distal, serait seul à prendre en considération. En ce qui concerne son déterminisme, cette morphogenèse serait déclenchée par toute association de niveaux de gradient segmentaire différents, par exemple proximal + distal. De ce point de vue, certains seulement de nos résultats sont conformes à cette hypothèse. En effet, l'association est parfois stérile alors que, théoriquement, une morphogenèse intercalaire devrait se produire (tableau XX). D'autre part, l'importance du régénérat ne s'avère pas strictement proportionnelle à la différence des niveaux associés, au contraire de ce qu'a constaté BOHN chez Leucophaea. Par contre, en ce qui concerne la polarité des régénérats, il semble effectivement qu'elle corresponde au sens de décroissance du gradient segmentaire.

2) morphogenèse complémentaire.

Ce type de morphogenèse que BOHN ne semble pas avoir rencontré met en place une prestation segmentée à polarité normale. La présence des articulations nous fait déborder du cadre étroit du gradient segmentaire.

Néanmoins cette morphogenèse aboutit assez rarement à la réalisation d'une patte normale. Ce processus se produit très souvent lorsque le greffon entre en régénération à proximité de la zone de contact avec le porte-greffe. Dans ces cas, nous pensons qu'une certaine perte de différenciation dans les tissus greffés appellerait les tissus du récepteur à régénérer.

D'après les résultats de la morphogenèse complémentaire, il semble que plusieurs processus interviennent lors de la différenciation des segments. D'une part, un niveau récepteur donné aurait tendance à inhiber la différenciation, à partir d'un greffon, de prestations plus proximales que la sienne. D'autre part, les sens de différenciation paraissent être disto-proximal dans une masse terminale en régénération et proximo-distal dans des tissus entrant en morphogenèse quand, distalement, ^{étroit} existent des tissus plus ou moins différenciés. Ces résultats sont en accord avec ceux que nous avons obtenus lors des morphogenèses trochantériennes déclenchées par la régénération dans la base fémorale. Cette double possibilité pourrait éventuellement se manifester lors de tout processus de régénération. A titre d'hypothèse de travail, on peut concevoir que dans un blastème il se formerait un centre apical où la différenciation progresserait disto-proximale alors que dans la base du blastème, au voisinage des tissus plus différenciés de la souche, une tendance à la différenciation en sens inverse se ferait jour.

TROISIEME PARTIE

MORPHOGENESE PROVOQUEE PAR UNE HETEROGENEITE DE DIFFERENCIATION ENTRE LES
FACES OPPOSEES DE LA PATTE

Nous avons montré que la régénération, après autotomie, résulte d'une activation trochantérienne vraisemblablement provoquée par la lésion (Ière partie). Or, les segments autres que le trochanter ne paraissent pas capables de donner naissance, après blessure, à une morphogénèse. D'autre part, la mise en contact de certains niveaux de l'axe proximo-distal peut déterminer une morphogénèse de type régénératrice. Cependant, lors d'une régénération consécutive à une amputation, de telles associations ne se réalisent jamais. Par conséquent, la régénération, procédant d'un autre niveau que celui de l'autotomie, paraît devoir dépendre d'un 3ème type de processus causal que nous tenterons de préciser dans cette IIIème partie. En premier lieu, nous étudierons les processus de morphogénèse surnuméraire provoquée expérimentalement au niveau de la patte de Carausius. En deuxième lieu, à partir des conclusions de cette étude, nous essaierons d'analyser les différents facteurs intervenant dans la formation d'un centre morphogénétique.

CHAPITRE VI

MORPHOGENESE SURNUMERAIRE AU NIVEAU DE LA PATTE. SON DETERMINISME

C'est en abordant l'étude de l'orientation des régénérats que nous nous sommes trouvés en présence du processus de morphogénèse surnuméraire. Initialement nous avons envisagé le problème suivant .

Dans un moignon coxo-trochantérien, le trochanter est capable à lui seul de restituer les caractéristiques essentielles du régénérat : forme, longueur, pigmentation, quelle que soit la coxa à laquelle il se trouve associé. D'autre part, en ce qui concerne l'orientation d'un régénérat, nous avons constaté qu'un moignon coxo-trochantérien régénère conformément à l'orientation qu'on lui impose, sans se trouver affecté par celle des tissus récepteurs. Dans un tel moignon, est-ce le trochanter qui décide de l'orientation du régénérat ? Que se passera-t-il si on lui donne une orientation différente de celle de la coxa ? En d'autres termes, une dysharmonie d'orientation artificiellement introduite entre le trochanter et la coxa se maintiendra-t-elle dans l'état initial ou

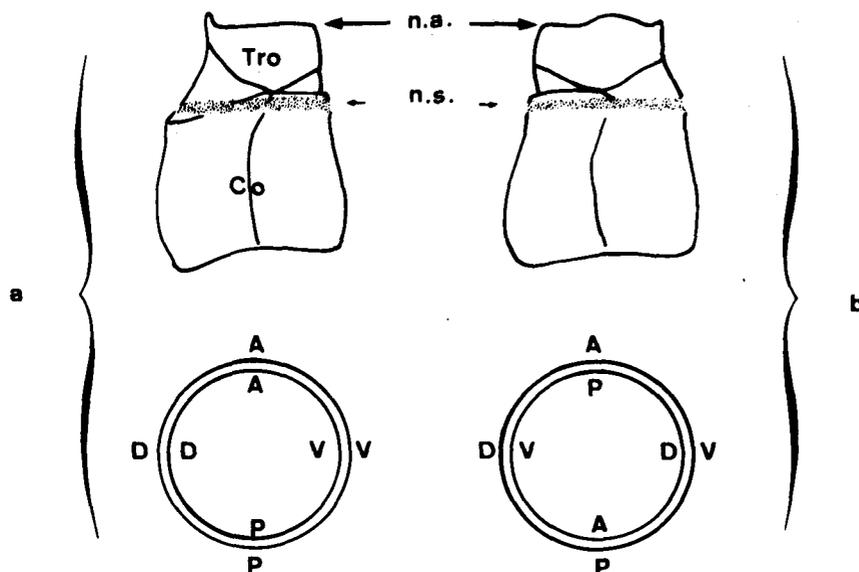


Figure 19 - Association entre un élément distal et un élément proximal de moignon coxo-trochantérien
 (n.a : niveau d'autotomie; n.s : niveau de section entre ces 2 éléments) -
 a : association témoin - vue de la face postérieure (en haut) - vue de dessus schématique
 (en bas) - b : association après rotation de 180° de l'élément distal - vue de la face postérieure
 de l'élément proximal (en haut) - vue de dessus schématique (en bas). Le cercle interne
 correspond à l'élément distal : A, D, P, V : initiale de chacune des faces respectivement
 antérieure, dorsale, postérieure et ventrale.

aboutira-t-elle à un processus de régulation ?

I - REGENERATION EN CAS DE DYSHARMONIE D'ORIENTATION ENTRE COXA ET TROCHANTER. FORMATION DE REGENERATS SURNUMERAIRES.

A - DESCRIPTION GLOBALE DE LA REGENERATION.

1 - Opérations.

Il s'est avéré difficile d'implanter un trochanter selon une orientation précise dans une coxa à cause des saillies des condyles articulaires antérieur et postérieur. Pour faciliter les opérations, nous avons donc isolé par section à partir du moignon coxo-trochantérien :

- un élément distal, essentiellement trochantérien. Il comprend outre le trochanter et la majeure partie de la membrane articulaire coxo-trochantérienne, une frange coxale basse sur les faces ventrale, antérieure et postérieure.

- le reste de la coxa constitue un moignon que nous appellerons élément proximal.

Deux séries d'opérations ont été réalisées, l'élément proximal servant de récepteur :

a - réimplantation orthotope de l'élément distal (témoin).

b - réimplantation orthotope de l'élément distal après rotation de 180 ° (fig.19).

2 - Résultats (tableau XXI).

Dans la série témoin, sur 36 cas, 4 donnent un régénérat déficient (2) ou minuscule (2) d'ailleurs rapidement éliminé. Dans les 32 autres se forme un régénérat complet dont l'orientation est normale. Par contre, les résultats de la série b sortent de l'ordinaire. Au niveau de l'élément distal, la rotation de 180 ° équivaut à une inversion des polarités antéro-postérieure et dorso-ventrale. Le régénérat formé présente cette double inversion et la conserve (3 cas). Peut-être y-a-t-il parfois une légère détorsion qui substitue à la rotation de 180 ° un angle de 90 ° à 150 ° (5 cas). Malgré ces inversions des polarités, le régénérat est bien centré sur l'axe coxal et nous l'avons dénommé régénérat axial (Pl. XVII, fig.a,d). En outre, dans chaque cas, il se forme 1 ou plusieurs

Tableau XXI - Influence d'une rotation de 180° de l'élément distal sur la régénération du moignon osseux-trochantérien. Analyse numérique des schistomélies obtenues.
el. : élément.

Type d'opération (1)	Nombre de cas (2)	Régénération unique (3)	Schistomélie (A)	Nombres de centres (c) et de branches (b) surnuméraires par schistomélie								Nombre global de formations surnuméraires			Total (12) + (13) + (14) (15)
				0 (5)	1 (6)	2 (7)	3 (8)	4 (9)	5 (10)	6 (11)	(c + b) x 1 (6) + (7) (12)	(c + b) x 3 (8) + (9) (13)	(c + b) x 3 (10) + (11) (14)		
A) Implantation orthotopie de l'élément distal sans rotation - témoin	36	36	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
B) Rotation de 180°															
1) Réimplantation orthotopie	38	0	38	0	1	9	5	19	0	4	10	(5 + 19) x 2 = 48	4 x 3 = 12	70	
2) Réimplantation orthotopie après élimination de la trachée et du nerf axiaux	16	1	15	1	0	1	1	10	0	3	1	(1 + 10) x 2 = 22	3 x 3 = 9	32	
3) Implantation tétraprotopie homopleurale el-distal : prothoracique el-proximal : métathoracique	9	0	9	0	1	3	0	3	0	2	4	3 x 2 = 6	2 x 3 = 6	16	
Totaux	65	1	62	1	2	15	6	32	0	9	15	76	27	118	

BUS
LILLE

(Pl.XVIII, fig.a)

(2 ou 3) régénérats surnuméraire (Pl.XVII fig.a,b). L'ensemble composé par le régénérat axial et le ou les régénérats surnuméraires constitue une schistomélie.

En résumé, nous retiendrons donc que le trochanter confère aussi son orientation au régénérat. Ce point étant éclairci, nous nous sommes attachés à examiner de façon précise les schistomélies obtenues.

B - EXAMEN DES SCHISTOMELIES

Nous établirons en premier lieu l'évolution des schistomélies dans le temps. Nous étudierons ensuite le nombre des branches surnuméraires. Enfin, nous considérerons leur répartition spatiale de deux points de vue différents. D'abord nous déterminerons leurs niveaux d'apparition le long de l'axe proximo-distal et les variations corrélatives de leur composition. Puis, tenant compte de l'orientation de l'appendice dans les 2 plans : antéro-postérieur, dorso-ventral, nous chercherons à préciser dans ce système la localisation de la base des branches surnuméraires et leur orientation.

D'autre part, conscient du fait que la compréhension du déterminisme de l'apparition des branches surnuméraires revêt une importance primordiale pour l'étude du déterminisme des morphogénèses normales, nous avons réalisé des expériences complémentaires en utilisant le même principe que précédemment : la rotation de 180° d'un élément distal par rapport à un élément proximal. Ainsi, afin de préciser les rôles respectifs de l'élément distal et de l'élément proximal dans la genèse des branches surnuméraires, nous avons procédé à des associations hétéronomes entre éléments provenant de pattes à morphologies différentes. En outre, nous avons cherché à établir s'il existe un quelconque rapport entre la naissance des branches surnuméraires et les tronçons trachéens ou nerveux sectionnés lors de l'opération. Nous avons donc éliminé ces tronçons soit dans l'élément distal, soit dans le proximal, soit encore dans les 2 éléments. Si ces séries expérimentales ne nous ont guère permis de résoudre les problèmes envisagés, les schistomélies qu'elles ont fournies se sont révélées comparables aux précédentes. Nous les avons donc groupées avec ces dernières pour notre examen.

1 - Evolution des schistomélies dans le temps

La lère exuviation post-opératoire (passage du stade 2 au stade 3) libère généralement un régénérat axial unique plus ou moins différencié. Il consiste au minimum en un cône bas, sans ébauche de subdivision en articles ; sa hauteur ne dépasse pas alors une demi-coxa. Au maximum il s'agit d'un régénérat dont tous les articles sont visibles. Entre ces extrêmes se situent des cas intermédiaires où taille et degré de différenciation vont de pair. Lorsque la segmentation est assez nette, l'orientation dorso-ventrale s'avère, dès ce stade, conforme à celle de l'élément distal, c'est à dire inversée. Par contre, l'orientation antéro-postérieure également inversée ne sera discernable qu'après quelques mues supplémentaires. D'autre part, le régénérat présente, généralement dans sa partie proximale, une ou plusieurs plages ou éminences plus ou moins saillantes où l'hypoderme d'un blanc opaque est revêtu d'une cuticule souple (Pl. XXI , fig. a, b). Les plus développés de ces mamelons peuvent être comparés au cône de régénération axial qui résulterait d'une autotomie survenue dans la 2ème moitié d'une intermue. Ce sont là des centres ou champs morphogénétiques qui, au cours de l'intermue suivante, élaborent les branches surnuméraires.

A l'exuviation entre les stades 3 et 4, une schistomélie apparaît là où auparavant n'existait qu'un appendice simple. Le régénérat axial s'y distingue des branches surnuméraires par sa pigmentation foncée, et, s'il avait déjà atteint précédemment un certain degré de segmentation, par la différenciation plus poussée de son tarse ; il est aussi, généralement, plus long qu'elles. Ultérieurement, la schistomélie croît de façon harmonieuse et ses branches se différencient de façon comparable. Elles acquièrent les soies, les épines, la pigmentation ainsi que la morphologie propres aux différents segments de la patte.

Très rarement nous avons vu au cours du stade 4 se développer un centre morphogénétique surnuméraire évoluant d'ailleurs normalement. A partir du stade 5, c'est à dire après la 3e exuviation post-opératoire, aucun processus morphogénétique nouveau n'a été relevé bien que l'animal soit encore capable de régénérer une patte.

Tableau XXII - Régénération à partir du moignon coxo-trochantérien après rotation de 180° de l'élément distal. Niveaux d'apparition et de séparation des branches surnuméraires.

Niveau d'apparition (= élément proximal des branches surnuméraires)	Niveau de séparation	Nombre de cas dans les séries expérimentales			Récapitulation
		Implantation orthotope	Implantation orthotope + élimination trachée et nerf axiaux	Implantation hétérotopie homopleurale	
Trochanter	apex coxal	28	6	5	39 16 5 12 6 1 79
	fémur proximal	9	6	1	
	fémur distal	3	0	2	
	tibia	7	4	1	
	tarse	2	0	4	
	pas de séparation	1	0	0	
Fémur proximal	fémur proximal	1	3	0	4 5 4 2 19
	fémur distal	1	4	0	
	tibia	4	0	2	
	tarse	1	3	0	



2 - Nombre de branches surnuméraires

A part 7 cas où il se nécrose, le régénérat axial se développe convenablement et suivant l'orientation imposée par l'opération. Nous n'en avons donc pas fait mention dans nos tableaux récapitulatifs qui ne concernent que les branches surnuméraires.

Dans 62 cas sur 63, il se forme 1, 2 ou 3 branches surnuméraires (Pl.XVII , fig.a,b,c; Pl.XVIII , fig. a:). Les schistomélies à 2 branches surnuméraires sont les plus nombreuses, viennent ensuite celles à 1 puis 3 branches surnuméraires (tableau XXI). Entre les 3 séries, les variations numériques peuvent être parfois importantes. Cependant, il faut avant tout remarquer que quelque soit le type d'opération, on peut enregistrer la présence de 2 ou 3 branches surnuméraires. En particulier, l'élimination des tronçons nerveux et trachéens axiaux ne limite pas le nombre de ces formations surnuméraires.

3 - Répartition spatiale des branches surnuméraires

a) Niveaux de séparation et d'apparition des branches surnuméraires (tableau XXII)

La séparation entre les branches surnuméraires ou entre celles-ci et le régénérat axial s'effectue à des niveaux variés (Pl.XVII , fig.a,c). Néanmoins proximement à ces niveaux elles se prolongent en général plus ou moins et sont diversement associées en tronc (s) commun (s). Par conséquent, outre le niveau de séparation, il importe d'établir le niveau d'apparition de chaque branche surnuméraire ; 98 cas ont ainsi pu être analysés. La différenciation la plus proximale consiste soit en trochanter (79 cas), soit en fémur proximal (19 cas). Dans ces derniers cas, l'observation de la base des branches surnuméraires, peu développées, était particulièrement délicate et il est possible que nous n'ayons pas remarqué des prestations trochantériennes très peu différenciées. Par ailleurs, dans 20 cas, la différenciation du centre morphogénétique visible au stade 3 à l'apex coxal, n'a pas pu être suivie. D'après les prestations d'autres centres morphogénétiques apparus au même endroit, il est certain que ces 20 centres auraient constitué des branches comportant constamment du trochanter. Par conséquent, la base des branches

Tableau XXIII - Schistomélies obtenues par rotation de 180° de l'élément distal. Composition des branches surnuméraires.

Faces d'apparition : A : antérieure ; D : dorsale ; P : postérieure ; P.D : postéro-dorsale ; V : ventrale.

Prestation surnuméraire	Face où se situe la prestation surnuméraire	Nombre de cas suivant la série opératoire		
		Implantation orthotope	Implantation orthotope + élimination nerf, trachée axiaux	Implantation hétérotope homopleurale
1) - Branche normale	A ou D ou P ou V	46	23	14
2) - Branche déficiente				
Articles proximaux normaux +				
a) Fe : 1 face incorporée dans la schistomélie	V	2		
b) Fe isolé, effilé, court	A D	1 1		
c) Tibia globuleux	A D	1	1	
d) Tibia effilé	A P.D. V	1 3	1	1
e) Tarse grêle, sans onychium	A D	3	1	

Tableau XXIV - Analyse des Schistomélies obtenues par rotation de 180° de l'élément distal du moignon coxo-trochanterien. Localisation des bases des branches surnuméraires dont la déviation pour le plan dorso-ventral est indiquée. Faces : A : antérieure ; D : dorsale ; P : postérieure ; V : ventrale ; les positions bissectrices entre 2 faces sont indiquées sur les initiales de ces 2 faces ; ex : AV : position bissectrice antéro-ventrale.

Séries expérimentales	Déviations	Positions des bases des branches surnuméraires									
		A	AV	V	PV	P	PD	D	AD	A ou P	totaux
1°) Implantation orthotope	0°	6		12		5	1	13	4		41
	45°			1				1			2
	90°					2					2
	180°	5			1	4				1	11
	?	1		4	1	1		6	1		14
2°) Implantation orthotope + élimination des nerf et trachée axiaux	0°	2		5	1		1	6	1	2	18
	45°										0
	90°	1		2							3
	180°									1	1
	?	1		2	1	2		4			10
3°) Implantation hétérotope homopleurale	0°			4	1	1			3		9
	45°				1						1
	90°	1		1				1			3
	180°	1			1						2
	?							1			1
Totaux		18	0	31	7	15	2	32	9	4	118

surnuméraires consiste régulièrement, dans la quasi-totalité des cas, en une prestation trochantérienne. Il importe de rappeler ici que, suivant la procédure de greffe, le raccord entre l'élément distal et l'élément proximal s'effectue au niveau de l'apex coxal et qu'à ce dernier fait normalement suite une différenciation de nature trochantérienne. Il paraît donc exister une relation étroite entre le niveau de raccord et le niveau le plus proximal des branches surnuméraires.

Les séparations entre les branches des schistomélies s'effectuent dans le tarse, le tibia, plus fréquemment dans le fémur et dans plus de la moitié des cas à l'apex coxal. Cette variabilité du niveau de séparation se comprend si l'on admet que les prestations axiales et surnuméraires proviennent de champs morphogénétiques voisins. En effet, si deux champs se recouvrent partiellement, nous savons qu'il en résulte une inhibition mutuelle des prestations qu'engendreraient les secteurs qu'ils ont en commun (BERRILL, 1963). Imaginons par exemple que les parties de 2 champs qui se recouvrent évolueraient en une face dorsale sur toute la hauteur du fémur. Lors de la différenciation des champs, il s'ensuivra la disparition de cette face fémorale dorsale pour chacune des prestations. Par conséquent, l'importance du recouvrement détermine l'étendue des déficiences à la fois suivant l'axe proximo-distal et dans les plans transversaux perpendiculaires à cet axe. Dans notre cas, ceci se traduit par des fusions atteignant des niveaux variés le long de la patte (fémur, tibia ou tarse) accompagnées de disparitions plus ou moins importantes de secteurs périphériques (une face ou davantage).

b) Composition des branches surnuméraires (tableau XXIII)

En général, les branches surnuméraires comportent tous les segments distaux par rapport au niveau de séparation. En outre, entre le niveau de séparation et le niveau d'apparition, elles présentent des segments ou des fragments de segments possédant en général 3 des 4 faces de la patte. Quand, à l'apex coxal, apparition et séparation coïncident, une branche surnuméraire comprend alors tous les segments du trochanter à l'onychium (Pl. XVII, fig. b). Néanmoins, pour 16 cas, certaines de ces parties distales présentent une morphologie déficiente ou manquent. Dans l'ensemble, les résultats

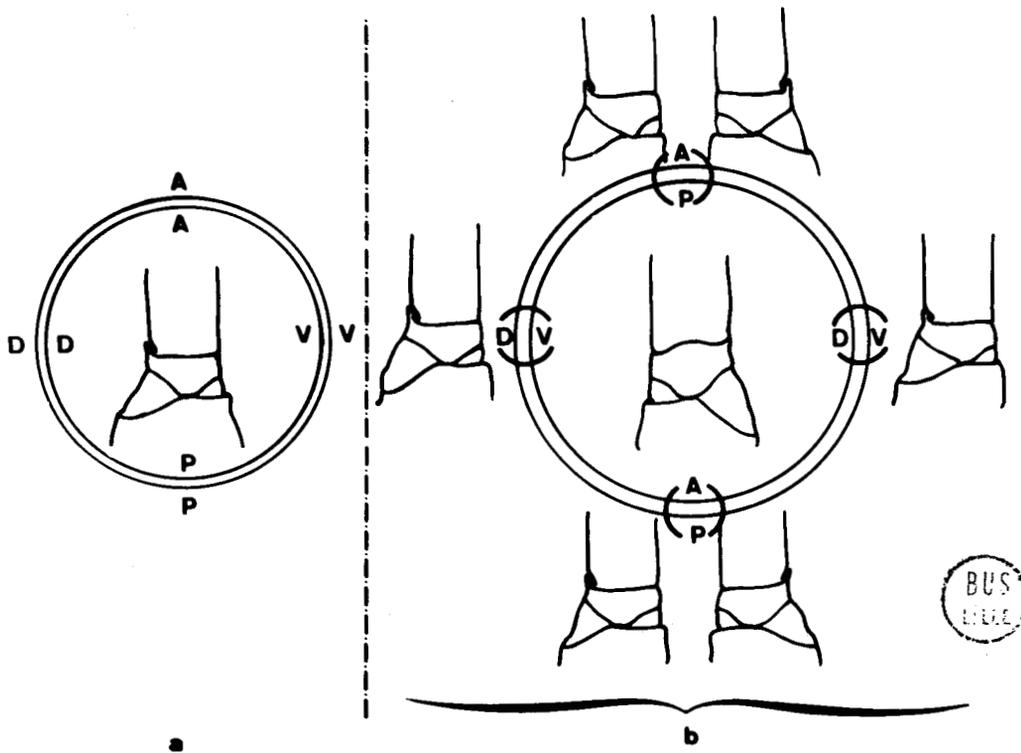


Figure 20 - Résultat de la rotation de 180° de l'élément distal du moignon coxo-trochantérien
 (b) - (a) : association témoin. Les 2 cercles concentriques représentent une vue schématique d'une section transversale au niveau de raccord entre les éléments distal (cercle interne) et proximal (cercle externe). Le régénérat axial est figuré à l'intérieur du cercle interne et les régénérats surnuméraires à l'extérieur du cercle externe. Sur les faces antérieure (A) et postérieure (P) de l'élément proximal, on observe l'un ou l'autre des 2 régénérats surnuméraires représentés.

s'ordonnent en une série continue où les déficiences sont progressivement de plus en plus importantes depuis l'onychium jusqu'au fémur.

c) Localisation des bases des branches surnuméraires
(tableau XXIV)

Nous faisons ici abstraction des niveaux d'individualisation pour ne prendre en considération que les zones de la périphérie du régénérat axial où se localisent les branches surnuméraires. Nous constatons alors que leurs bases se situent essentiellement sur les 4 faces : antérieure, postérieure, dorsale et ventrale (100 cas). ^(fig. 20) Dans les 18 autres cas, elles se répartissent dans les plans bissecteurs des faces contiguës.

L'apparition des branches surnuméraires paraît plus fréquente dans le plan dorso-ventral ($32 + 31 = 63$) que dans le plan antéro-postérieur ($37 = 18 + 15 + 4$ cas où il est impossible de trancher entre la position antérieure ou la postérieure). Par rapport à une répartition théorique égale (de ces 100 branches) entre les 2 plans, c'est à dire 50 pour chacun des plans antéro-postérieur et dorso-ventral, les différences observées ($13 = 63 - 50$ ou $50 - 37$) sont statistiquement significatives pour un risque de 5 % ($\chi = 2,6$). Néanmoins, comme nous le verrons à la suite des études entreprises pour comprendre le déterminisme de la formation des branches surnuméraires, il ne semble pas qu'on doive attacher une importance particulière à ces différences.

D'autre part, pour ce qui concerne les schistomélies ternaires, c'est à dire comportant 2 branches surnuméraires, nous avons étudié la fréquence des différentes combinaisons possibles quant à la position des bases des branches surnuméraires, c'est-à-dire, soit l'opposition (cas d'une branche ventrale + une branche dorsale ou une branche antérieure + une branche postérieure), soit la contiguité (par exemple cas d'une branche ventrale + une branche antérieure). Si les cas d'opposition (24) sont plus fréquents que les cas de contiguité (14), il n'y a pas entre ces 2 possibilités de différence significative (tableau XXV).

d) Orientation des branches surnuméraires (fig. 20).

Nous n'envisagerons que l'orientation dorso-ventrale seule visible sur de jeunes régénérats. En effet, l'orientation antéro-postérieure

Tableau XXV - Schistomélies ternaires obtenues par rotation de 180° de l'élément distal. Répartition des branches surnuméraires suivant les différentes faces.
 (Les centres morphogènes sont inclus dans les diverses catégories mais leur nombre est indiqué entre parenthèses). Faces : A : antérieure ; D : dorsale ; P : postérieure ; V : ventrale ; 2 lettres associées indiquent une position bissectrice entre 2 faces.

Séries opératoires	Branches localisées dans les plans dorso-ventral et antéro-postérieur							Branches localisées dans les plans bissecteurs						
	en positions opposées			en positions contiguës				en positions opposées			en positions contiguës			
	V + D	A + P	A + V	A + D	P + D	P + V		D + AV	D + PV	V + AD	PV + AD	A + AD	PD + AD	
1°) Implantation orthotope	7 (3)	7	1	2	2	1		1	1 (1)	1 (1)		1		
2°) Implantation orthotope + élimination nerf trachée	4 (1)		2	1	2 (1)	1						1		
3°) Implantation hétérotopie homopleurale	1									2				
Totaux	19 (4)		12 (1)					5 (2)			2			
positions opposées 19 (4) + 5 (2) = 24 (6)														
positions contiguës 12 (1) + 2 = 14 (1)														

Tableau XXVI - Analyse des schistomélies. Récapitulation des rapports entre la localisation des bases des branches surnuméraires et la déviation de l'orientation de leur plan dorso-ventral par rapport à l'orientation dorso-ventrale normale.

Localisation des branches surnuméraires	Nombre de cas	Déviation des branches surnuméraires				
		indéterminée	0°	45°	90°	180°
1°) - Plan antéro-postérieur	37	5	16	0	4	12
2°) Plan dorso-ventral	63	17	40	2	4	0
3°) Plans bissecteurs	18	3	12	1	0	2

BUS
1963

n'est perceptible que sur des régénérats ayant subi 3 intermues après l'apparition de la segmentation. Or, les schistomélies exuvient difficilement et nombre d'entre elles sont éliminées avant d'avoir acquis une différenciation antéro-postérieure suffisante .

Cette orientation a été évaluée sous forme d'une différence angulaire ou déviation entre les plans dorso-ventraux respectifs des branches surnuméraires et des coxasréceptrices. Ainsi, lorsque le régénérat a conservé l'orientation imposée par l'opération la déviation est de l'ordre de 180° . Ces évaluations angulaires sont approximatives. Cependant, les 4 faces de la patte, situées presque à angle droit les unes par rapport aux autres, offrent des repères assurant une bonne approximation.

- branches du plan dorso-ventral (tableau XXVI)

L'orientation a pu être déterminée dans 46 cas. Pour 40 d'entre eux la déviation est nulle : la face ventrale de la branche surnuméraire se situe en position ventrale. Rappelons que le régénérat axial a, quant à lui, une orientation dorso-ventrale inversée. Par conséquent, les orientations dorso-ventrales d'une quelconque de ces 40 branches surnuméraires et du régénérat axial sont symétriques l'une de l'autre par rapport à un plan passant entre ces deux formations et parallèle au plan sagittal. Si la branche surnuméraire est apparue sur la face ventrale, elle oppose sa face dorsale à la face dorsale du régénérat axial ; par contre, si elle s'est formée sur la face dorsale, elle présente sa face ventrale en regard de celle du régénérat axial.

Dans les 6 autres cas, la valeur de la déviation est comprise entre 0° et 90° . Pour 3 d'entre eux, le régénérat axial n'est d'ailleurs pas dévié de 180° et la relation de symétrie des cas précédents existe également. Celle-ci n'est cependant plus valable pour les 3 derniers cas.

- branches du plan antéro-postérieur (tableau XXVI)

32 cas ont été étudiés. Pour 4 d'entre eux la déviation est de 90° ; pour 12 autres, de 180° . Dans ces derniers cas, une branche surnuméraire est symétrique de l'axiale par rapport à un plan parallèle au plan dorso-ventral et passant entre ces 2 branches.

Tableau XXVII - Schistométries obtenues par rotation de 180° de l'élément distal. Déviation, par rapport au plan dorso-ventral normal, des branches surnuméraires localisées sur les faces antérieure et postérieure, et de celles qui les accompagnent.

1ère branche surnuméraire		2ème branche surnuméraire			
		Face d'individualisation			
		Postérieure	Ventrale	Dorsale	Absente
Déviation = d		d = 0°	90° d 180°	d = 0°	d = 0°
		(1)	(2)	(3)	(4)
Antérieure (a)	d = 0°	3	2	3	0
	(b): 90° d 180°	2	1	3	2
	(c): d = 0°			1	0
Postérieure	(d): 90° d 180°			1	1
	(e): Antérieure (e) d = 0° ou Postérieure			1	1
	(f): 90° d 180°			1	1



Pour les 16 autres cas la déviation est nulle alors que pour le régénérat axial elle est de 180° . Il n'y a plus alors de relation de symétrie par rapport à un plan entre branches axiales et surnuméraires.

Remarquons combien cette répartition entre les 2 positions extrêmes, 0° (16 cas) et 180° (12 cas), est proche de l'égalité. Nous discuterons ce résultat de façon plus détaillée quand nous aborderons l'étude des rapports entre les gradients transversaux et la morphogénèse (Ch. IX, p. 173).

En dernier lieu, pour les branches surnuméraires bien différenciées, localisées dans le plan antéro-postérieur et appartenant à des schistomélies binaires et ternaires, nous avons récapitulé les différentes associations de contiguité ou d'opposition rencontrées en précisant l'orientation dorso-ventrale de chacune des branches (tableau XXVII).

Pour les associations de type opposition (colonnes 1 et 2), les 4 possibilités (a 1, a 2, b 1, b 2) sont représentées de façon très comparables (3 cas, 2 cas, 2 cas, 1 cas). Pour les associations de type contiguité, (colonnes 3 et 4) 8 possibilités se présentent. Une seule fait défaut. Nous ne saurions d'ailleurs préciser s'il s'agit de l'association antérieure (d = o) + dorsale (d = o), ou de l'association postérieure (d = o) + dorsale (d = o). En effet, dans le tableau XXVII, le cas de la case e 4 compense l'une ou l'autre absence des cases a 4 ou c 4. Les 7 autres possibilités s'extériorisent de façon inégale mais, étant donnée la faiblesse des effectifs, nous ne pouvons dégager sur le plan numérique aucune conclusion solide.

Finalement, nous retiendrons surtout que 11 possibilités sur 12 sont présentes. Par conséquent, l'orientation dorso-ventrale des branches surnuméraires développées dans le plan antéro-postérieur semble indépendante à la fois de celles du régénérat axial et des autres branches surnuméraires.

En résumé, la rotation de 180° de l'élément distal détermine constamment la genèse de 1 à 3 formations surnuméraires. La composition, la répartition et l'orientation de ces formations montrent que.:

a - elles sont issues de champs morphogénétiques se recouvrant ou non et se superposant ou non au champ morphogénétique dont provient le régénérat axial. Par suite, elles fusionnent plus ou moins entre elles ou avec le régénérat axial. Leurs parties libres comportent en général tous les articles

distaux par rapport au niveau de séparation.

b - elles s'individualisent au niveau où s'est effectué le raccord entre le greffon et le moignon récepteur, c'est à dire l'apex coxal ; en effet, qu'elles soient libres dès ce niveau ou plus ou moins fusionnées avec tout autre élément des schistomélies, elles comportent régulièrement du trochanter comme élément le plus proximal.

c - par conséquent, le contact entre greffon et porte-greffe doit jouer un rôle essentiel dans leur genèse.

d - leur distribution périphérique est répartie préférentiellement dans les plans antéro-postérieur et dorso-ventral de l'appendice.

e - sur une face, il ne se constitue qu'une formation surnuméraire. Si la schistomélie comporte 2 ou 3 prestations surnuméraires, celles-ci sont indifféremment situées sur des faces contiguës ou opposées.

f - l'orientation dorso-ventrale des branches surnuméraires situées dans le plan dorso-ventral est presque toujours normale; par rapport au régénérat axial, ces branches se conforment donc à la loi de symétrie déduite par HARRISSON (1921) de l'étude des schistomélies de membres de Batraciens. Par contre, pour cette même orientation dorso-ventrale, seulement 12 des 26 branches surnuméraires localisées dans le plan antéro-postérieur ont, comme le régénérat axial, une orientation inversée. Les autres ont une orientation normale ou ne sont déviées que de 90° et la loi de symétrie ne leur est plus applicable.

C - DISCUSSION

Quand nous avons observé ces résultats, la production expérimentale de schistomélies binaires et ternaires avait déjà été obtenue chez les Insectes au niveau de la patte (BODENSTEIN, 1933 a, 1937 ; BALAZUC, 1945) ou des cerques (FURUKAWA, 1937) par l'établissement de dysharmonies entre les orientations d'un greffon et d'une souche réceptrice. En ceci, les résultats concordaient de façon assez remarquable avec ceux des très nombreuses études réalisées sur les bourgeons de membres de Batraciens. Parmi ces dernières, comme le signalait FURUKAWA (1940), celles de HARRISSON (1921) et SWETT (1926) avaient mis en évidence l'importance de la dysharmonie affectant l'orientation antéro-postérieure, alors que celles de RUUD (1926) insistaient sur la dysharmonie concernant

l'orientation dorso-ventrale. FURUKAWA en concluait que les deux types de dysharmonies peuvent également induire l'apparition de formations surnuméraires. Mais, par quel mécanisme agiraient-elles ? On s'accordait généralement pour leur reconnaître deux pouvoirs :

- celui de diviser en 2 le centre morphogénétique du greffon,
- celui d'isoler physiologiquement la souche, lui laissant ainsi la possibilité de constituer un 3^e centre morphogénétique.

Les 3 centres se manifestant, on obtiendrait une schistomélie ternaire comportant 2 branches surnuméraires. En l'absence d'un de ces centres, la schistomélie serait binaire.

Dans les observations réalisées sur les Insectes, un seul cas de schistomélie quaternaire avait été rapporté par FURUKAWA qui, de son propre **aveu**, le considérait d'ailleurs comme douteux. Or, en ceci nos résultats diffèrent de ceux de nos devanciers. Sur 63 cas analysés, 9 consistent en schistomélies quaternaires indubitables comportant 3 branches surnuméraires. ^(Pl. XVIII, fig. a) L'interprétation admise jusqu'à présent ne permet pas d'expliquer ces cas. Or, nos observations permettent d'en envisager une autre.

Considérons les cas de schistomélies ternaires et rappelons que la rotation de 180° équivaut à l'établissement d'une double dysharmonie : l'une dans le plan antéro-postérieur, l'autre dans le plan dorso-ventral. Pour certaines schistomélies, les 2 branches surnuméraires sont situées à l'opposé l'une de l'autre, de part et d'autre du régénérat axial, dans l'un ou l'autre de ces plans. Admettons que dans ces cas les 2 éléments surnuméraires correspondent à une seule des 2 dysharmonies, celle du plan où ils se situent ; l'autre dysharmonie ne se serait pas manifestée. Pour les autres schistomélies, les branches surnuméraires sont contiguës et appartiennent donc pour l'une au plan antéro-postérieur, pour l'autre au plan dorso-ventral. Nous devons cette fois admettre une action simultanée des 2 dysharmonies, responsables chacune de la naissance de seulement une branche surnuméraire. Quant à l'apparition de 3 branches surnuméraires, elle résulterait d'une action conjointe des 2 dysharmonies, l'une d'entre elles ayant provoqué la naissance de 2 branches, l'autre la formation de la 3^{ème}.

Résumons notre hypothèse ; elle admet les trois points suivants :

- 1 - une dysharmonie entraîne l'apparition de branches surnuméraires uniquement dans le plan où elle se situe ;
- 2 - à une dysharmonie correspond un maximum de 2 branches surnuméraires ;
- 3 - les 2 dysharmonies peuvent ou non s'exprimer simultanément.

Cette hypothèse implique évidemment des expériences complémentaires. En premier lieu, le système nerveux, qui joue un rôle prépondérant dans de nombreux phénomènes de régénération, en particulier chez les Batraciens, serait-il directement impliqué dans la manifestation des dysharmonies, c'est-à-dire dans la naissance des prestations surnuméraires ? D'autre part, quels effets peuvent déterminer des dysharmonies d'orientation n'affectant qu'un seul plan, soit antéro-postérieur, soit dorso-ventral ?

II - DETERMINISME DE LA MORPHOGENESE SURNUMERAIRE ; MISE EN EVIDENCE D'UNE HETE-ROGENEITE ENTRE LES FACES OPPOSEES D'UNE PATTE.

A - ROLE DU NERF ET DU TRONC TRACHEEN AXIAUX



1 - Opérations

La séparation par section, de l'élément distal et de l'élément proximal, détermine l'apparition de 3 extrémités de tronçons nerveux et trachéens axiaux. Celles-ci se trouvent respectivement au niveau du plan d'autotomie et de part et d'autre, distalement et proximatement, du niveau de section. Chacune de ces extrémités pourrait être responsable de la naissance d'un processus morphogénétique. Il en résulterait la formation de schistomélies à plusieurs branches surnuméraires. Il faut cependant remarquer, à priori, que la réimplantation orthotope simple d'un élément distal ou la greffe hétéronome d'un trochanter sur une coxa, ne provoquent pas de morphogénèse surnuméraire (tableau XXI). Néanmoins, dans ces cas, les troncs trachéens et nerveux de l'élément distal et du proximal sont sensiblement replacés dans le prolongement l'un de l'autre. Par contre, après rotation de 180°, les axes de l'élément distal et du proximal sont généralement décalés l'un par rapport à l'autre de même que leurs tronçons nerveux et trachéens. Les extrémités libres de ces derniers pourraient alors induire des morphogénèses surnuméraires. Trois séries

expérimentales ont donc été réalisées. Elles consistent en la réimplantation orthotope, après rotation de 180°, d'un élément distal dans un élément proximal et après élimination du nerf et de la trachée axiaux,

- a - dans l'élément distal,
- b - dans l'élément proximal,
- c - dans les 2 éléments.

2 - Résultats

Dans tous les cas, la régénération axiale s'effectue ; dans 15 cas sur 16, elle est accompagnée de 1 à 3 prestations surnuméraires (tableau XXI).

En conclusion, on peut donc affirmer que ni la régénération axiale, ni la morphogenèse surnuméraire ne sont déterminées par les extrémités nerveuses et trachéennes axiales.

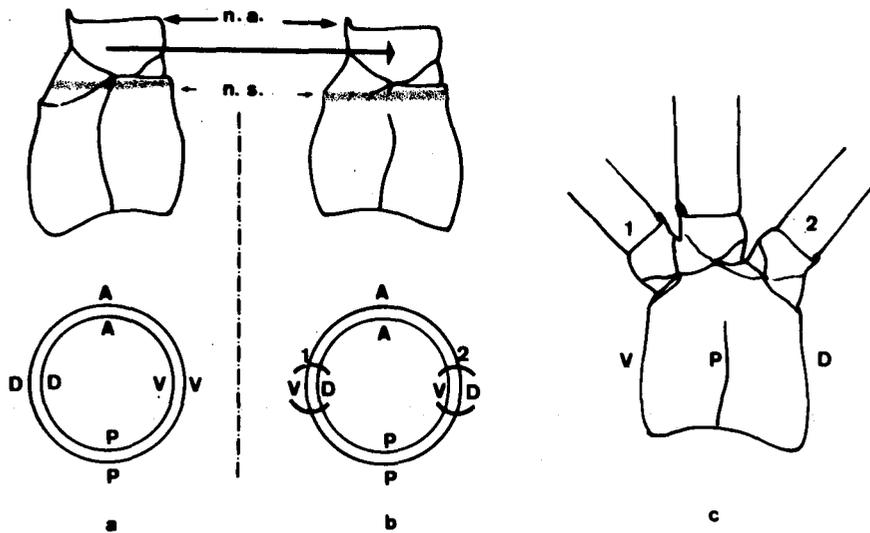
B - DYSHARMONIES SUIVANT UN SEUL PLAN, ANTERO-POSTERIEUR OU DORSO-VENTRAL

Nous envisagerons successivement le plan dorso-ventral puis le plan antéro-postérieur. Pour chacun d'eux, 2 séries d'expériences utilisant l'association par homogreffe d'un élément distal et d'un élément proximal ont été réalisées. Dans l'une, les éléments associés proviennent du même segment thoracique ; dans l'autre, ils sont issus de segments différents, en l'occurrence les segments prothoracique et métathoracique.

1 - Plan dorso-ventral

a) Principe opératoire

Un élément distal est transféré sur un élément proximal situé symétriquement. L'association n'entraîne de dysharmonie que dans le plan dorso-ventral. En effet, les orientations antéro-postérieures du greffon et du porte-greffe sont les mêmes (fig.21).



b) Résultats (tableau XXVIII)

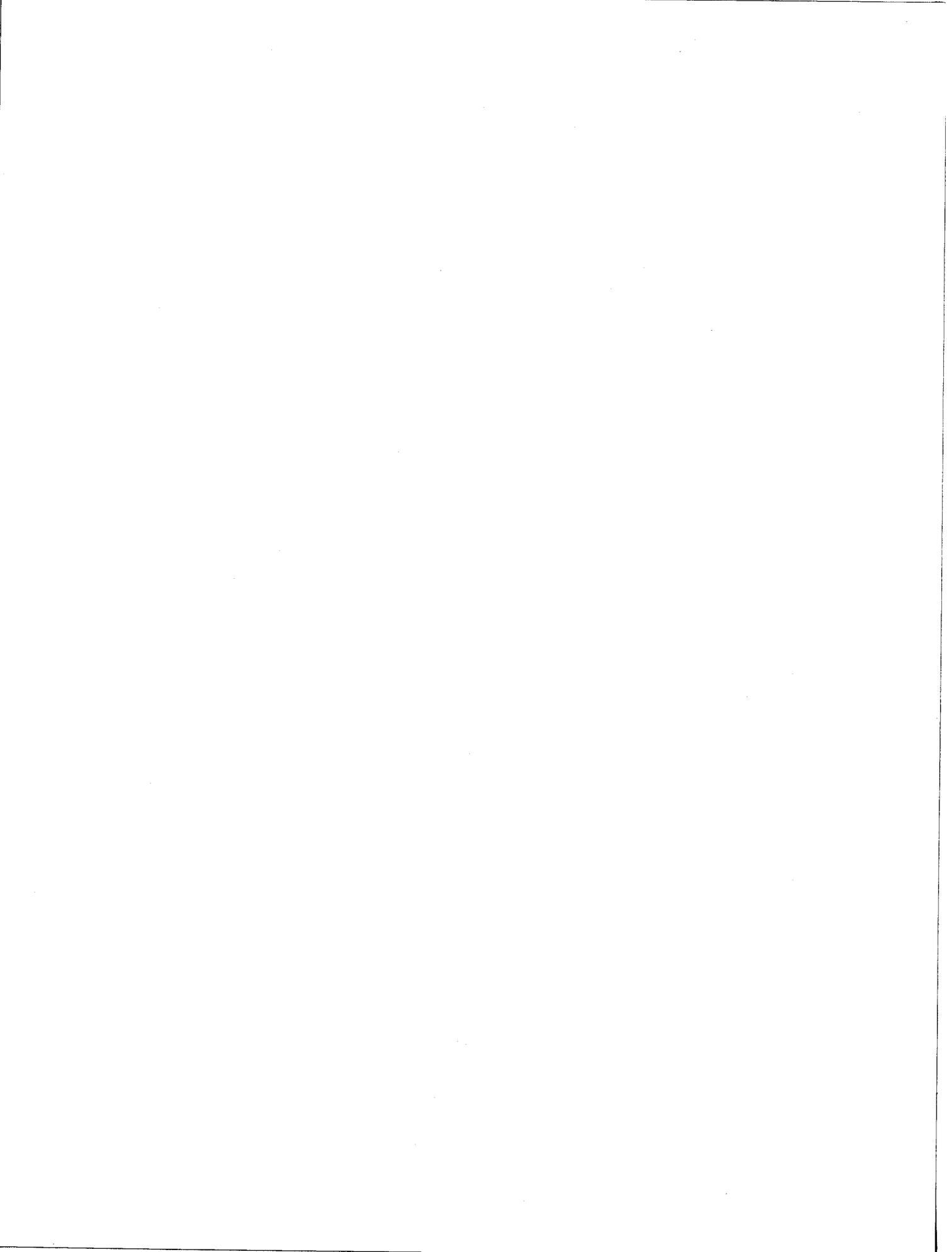
Dans les 2 séries, le régénérat axial dont l'orientation dorso-ventrale est inversée, est accompagné de 1 ou plus fréquemment 2 branches surnuméraires (Pl. XVII, fig. e, f) dont nous étudierons la composition, la localisation et l'orientation.

- Composition

On observe des branches comportant tous les articles distaux par rapport au niveau de séparation qui varie depuis l'apex coxal (cas le plus fréquent) jusqu'à la base tibiale (22 cas) (Pl. XVII, fig. e, f). L'élément le plus proximal est alors de nature trochantérienne. Cependant, en nombre assez grand (9 cas) apparaissent des branches incomplètes distalement ou mal différenciées (tableau XXIX).

- Localisation et orientation

Dans tous les cas, les branches surnuméraires se constituent dans le plan dorso-ventral, en position soit dorsale (15 cas), soit ventrale (21 cas), de part et d'autre du régénérat axial. Statistiquement, par rapport à une répartition égale de ces branches entre les faces dorsale et ventrale (50 %) les quantités observées ne diffèrent pas de façon significative ($\chi^2 = 0,96$).

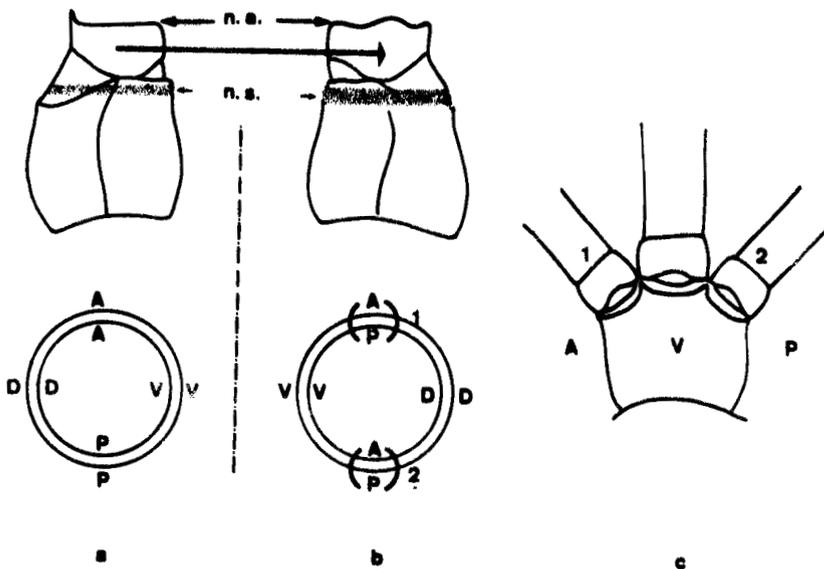


L'orientation dorso-ventrale a pu être étudiée dans 24 cas et s'est toujours avérée normale. Chaque branche surnuméraire est, de ce point de vue, symétrique du régénérat axial par rapport à un plan antéro-postérieur passant entre elle et le régénérat axial.

2 - Plan antéro-postérieur

a) Principe opératoire

Le transfert d'un élément distal sur un élément proximal situé symétriquement est cette fois accompagné d'une rotation de 180° de l'élément distal. De ce fait, les orientations dorso-ventrales des 2 éléments coïncident, mais les orientations antéro-postérieures s'affrontent (fig.22).



b) Résultats

Le régénérat axial présente généralement une orientation dorso-ventrale normale. Néanmoins, il est régulièrement accompagné de une ou plus souvent deux branches surnuméraires (tableau XXVIII), dont nous étudierons la composition, la localisation et l'orientation.

- composition

Comme pour le plan dorso-ventral, les branches surnuméraires comportent du trochanter comme élément le plus proximal et leur séparation

Tableau XXIX - Formations surnuméraires abortives ou incomplètes obtenues par création d'une dysharmonie d'orientation dans le plan dorsol-ventral.

(A) ou antéro-postérieur (B).

Tro : trochanter ; Fe : fémur ; Ti : tibia.

La face d'apparition est indiquée éventuellement : A : antérieure ; D : dorsale ; P : postérieure ; V : ventrale.

Séries opératoires - Transplantations hétéropleurales	Nombre de cas	Composition de la prestation surnuméraire							Tro	Tro + Fe effilé	Tro + Fe + Ti + 1 article effilé
		Muscle transitoire	Muscle boursofflée	Muscle + onychium	Pointe	Formation segmentée grêle, confuse					
A - Translation simple de l'élément distal											
1) - Associations entre éléments d'un même segment thoracique	7	2 (1 V) (1 D)	3 (1 V) (2 D)	1 (V)		1 (D)					
2) - Associations entre segments prothoraciques et méta- thoraciques	2							2 (V) (D)			
B - Translation + Rotation de 180° de l'élément distal											
1) - Associations entre éléments d'un même segment thoracique	5	1 (P)		2 (A)		1 (A)				1 (A)	
2) - Associations entre éléments prothoraciques et méta- thoraciques	2	1 (A)						2 (1 D) (1 A)			



s'effectue généralement à l'apex coxal, parfois dans la base fémorale (35 cas). Dans quelques cas (8), les branches surnuméraires peu développées sont déficientes distalement ou consistent en masses globuleuses ininterprétables (tableau XXIX).

- Localisation - Orientation

Dans tous les cas, les branches surnuméraires se situent dans le plan antéro-postérieur, en avant (21 cas) ou en arrière (29 cas) du régénérat axial (Pl. XVII, fig. d). Statistiquement, par rapport à une répartition égale entre les faces antérieure et postérieure, les différences observées ne sont pas significatives ($\chi^2 = 1,1$).

En ce qui concerne l'orientation, seul le plan dorso-ventral a été considéré. Dans 29 des 35 branches surnuméraires étudiées l'orientation de ce plan est normale. Les 6 autres cas montrent une faible déviation, d'environ 45°, par rapport à la normale. Ceci se produit, soit lorsqu'un régénérat supplémentaire accompagne le régénérat axial dont l'orientation est elle-même déviée de 45° environ (2 cas), soit lorsque deux régénérats surnuméraires se forment en position légèrement dorsale (2 cas).

Finalement, quel que soit le cas, entre les branches surnuméraires et le régénérat axial existe une relation de symétrie par rapport à un plan dorso-ventral passant entre les deux types de formation.

3 - Discussion

Nos résultats sont très nets : lorsqu'une dysharmonie est instaurée dans un plan (antéro-postérieur ou dorso-ventral), elle y provoque l'apparition de 1 ou 2 branches surnuméraires. Celles-ci sont localisées de part et d'autre du régénérat axial et s'individualisent généralement à l'apex coxal. Il existe donc une corrélation extrêmement précise entre ce type de dysharmonie et, d'une part, le nombre des formations surnuméraires, d'autre part, leur localisation spatiale.

Or, nos prédécesseurs n'ont pas pu dégager de leurs résultats des conclusions aussi précises. Pour expliquer la genèse des branches surnuméraires, ils retenaient l'hypothèse d'une réorganisation de la souche et du greffon en

plusieurs centres morphogénétiques, conséquence des dysharmonies d'orientation. Cependant, ils ne pouvaient pas préciser davantage les modalités de cette réorganisation. Tout au plus, envisageait-on que le nombre maximum de branches surnuméraires (2) dépendait de l'existence de trois centres morphogénétiques issus, l'un de la souche, les deux autres de la division du greffon. Pour expliquer le processus de division, NEEDHAM (1964), tenant compte d'expériences réalisées sur des Crustacés (GLAIZAL, 1962 ; VARESE, 1960) admettait la possibilité d'une fission longitudinale du blastème ou encore de la souche, provoquée par un quelconque dommage. De toute façon, la filiation exacte entre les diverses branches des schistomélies et, soit la souche, soit le greffon, restait généralement problématique (BALAZUC, 1945). Seul BODENSTEIN (1937) avait montré que deux branches proviendraient du greffon et la 3^e de la souche. D'autre part, la relation étroite que nous constatons entre le niveau le plus proximal des formations surnuméraires et celui du contact entre greffon et porte-greffe n'avait pas non plus été soulignée par nos devanciers.

La précision des nouveaux éléments d'interprétation que nous apportons permet de reconsidérer le problème de l'origine des branches surnuméraires. Envisageons un cas de dysharmonie suivant l'axe antéro-postérieur ayant fourni deux branches surnuméraires. Celles-ci se forment là où les deux faces, antérieure et postérieure, sont artificiellement mises en contact (fig. 22). Examinons maintenant un cas analogue pour la dysharmonie dorso-ventrale ; la formation des branches surnuméraires s'effectue cette fois là où s'affrontent les faces ventrale et dorsale (fig. 21). Par conséquent, la genèse de ces formations surnuméraires semble relever de la mise en contact de deux faces normalement opposées c'est à dire de la réalisation d'une association hétérogène. Cette hypothèse permet d'expliquer la plupart des résultats que nous avons enregistrés jusqu'à présent et prévoit même parfois plus de cas de morphogenèse surnuméraire qu'on n'en observe. Par exemple, lorsque les deux types de dysharmonies coexistent, lors de la rotation de 180° de l'élément distal, il pourrait apparaître 4 formations surnuméraires mais nous n'en avons au maximum observé que 3. D'autre part, dans 18 cas des 118 de ce dernier type d'expériences, les prestations surnuméraires ne sont pas localisées dans l'axe d'une face, mais en position bissectrice par rapport à deux faces contiguës.

Néanmoins, avant d'envisager quels correctifs pourraient rendre compte de ces exceptions, il nous paraît préférable d'examiner des cas expérimentaux plus simples que les précédents afin de voir s'ils peuvent étayer le principe énoncé.

C - DYSHARMONIE SUR UNE SEULE FACE COXALE

1 - Principe opératoire

Dans les séries expérimentales précédemment exposées, les associations hétérogènes entre faces opposées sont au minimum au nombre de deux. Par ailleurs ces expériences mettent en jeu deux ensembles complexes : un élément distal et un élément proximal. Dans un but de simplification, nous avons cherché à établir une seule association hétérogène comparable aux précédentes. Deux protocoles sont possibles : on peut greffer soit une face trochantérienne soit une face coxale à la place d'une face opposée correspondante. Dans les deux cas, le contact s'établit sensiblement à la limite coxo-trochantérienne. En pratique, nous avons eu recours à la 2^e possibilité : greffe de face coxale. En effet, la première possibilité, greffe de face trochantérienne, plus délicate à réaliser, entraîne des nécroses du trochanter qui annulent l'effet de l'opération. D'autre part, les greffons ont été placés en position hétéropleurale. De cette façon l'association du greffon et du contexte récepteur établit l'équivalent d'une dysharmonie suivant un seul plan. Suivant le 2^e plan, greffon et contexte récepteur présentent la même orientation.

2 - Procédure opératoire

Des associations hétérogènes ont été réalisées au niveau de chaque face coxale par homogreffe. Les faces coxales opposées ont des hauteurs différentes : les faces antérieure et dorsale sont basses alors que les faces postérieure et ventrale sont hautes. Ces dernières peuvent recevoir un greffon ayant la hauteur de toute la face opposée. Par contre, sur les faces antérieure et dorsale nous avons greffé les parties les plus distales des faces opposées. De cette façon, au niveau proximal du trochanter de la face réceptrice se trouve associé le niveau le plus distal d'une face coxale opposée. Pratiquement, nous découpons dans la face réceptrice une fenêtre dont les dimensions sont

toujours légèrement inférieures à celles du greffon. Une fois en place, ce dernier se trouve retenu par le bord du cadre récepteur lorsque la pression sanguine tend à le refouler. La greffe est suivie de l'autotomie de la patte réceptrice, immédiatement ou un jour plus tard. Dans ce dernier cas, au moment de l'autotomie, l'ancrage du greffon est déjà fermement assuré par la formation, à son pourtour, d'une croûte sanguine ; par ailleurs, la circulation de l'hémolymphe est normalement rétablie. Les cas de nécrose trochantérienne sont de ce fait peu nombreux.

D'autre part, deux séries d'expériences témoins ont été réalisées afin d'évaluer respectivement l'influence éventuelle des simples blessures opératoires et des réactions tissulaires dans les homogreffes :

1ère série témoin : après avoir été découpée et prélevée, une face coxale est réimplantée à sa propre place (effet des blessures)

2e série témoin : homogreffe d'une face dans une fenêtre de la même face d'une patte homologue (effet de l'homogreffe).

3 - Greffes réalisées dans le plan antéro-postérieur

Les faces antérieure et postérieure ont indifféremment servi de faces réceptrices .

a) Greffon : face coxale antérieure ; fenêtre réceptrice : face coxale postérieure. Les pattes donneuse et réceptrice sont du même segment thoracique (fig 23).

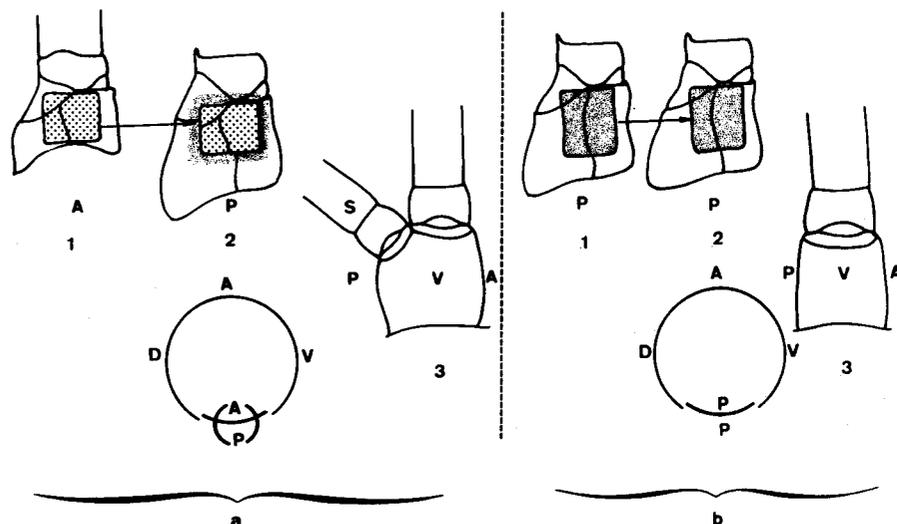


Tableau XXX - Schistomélies obtenues par création d'une hétérogénéité sur 1 face coxale du plan antéro-postérieur.
Localisation et composition des branches surnuméraires.

Séries opératoires	Nombre de cas	Régénérat axial, unique	Localisation des branches surnuméraires (Complètes : C ; déficientes : D)			
			Face opérée (antérieure ou postérieure) :			Plan dorso-ventral
			Formation abortive	Centre morphogénétique	Formation segmentée	
1) Témoins						
a) Réimplantation orthotopie de face postérieure	19	14 dont 1 déficient	0	0	0	5 (D)
b) Homogreffes de face postérieure	19	16	0	0	0	3 (D)
Totaux	38	30				8 (D)
2) Associations hétérogènes						
a) face coxale postérieure en position antérieure	18	2	0	0	16 (C)	0
b) face coxale antérieure en position postérieure association homonome	42	6 (dont 1 déficient)	2	12	21 (C)	3 (D)
c) face coxale antérieure en position postérieure association hétéronome	38	12	12	0	14 (1 D; 13 C)	0
Totaux	98	20	14	12	51	3



Résultats (tableau XXX)

1ère série témoin : réimplantation orthotope

Dans 13 cas sur 19, il se forme un régénérat normal. Sur les six autres cas, cinq comportent une schistomélie binaire dédoublée dans le sens dorso-ventral à l'apex tibial .

La branche ventrale se développe en une ébauche tarsale grêle, sans extrémité distale, alors que la branche dorsale présente un tarse bien différencié. Dans le 6e cas, entre le fémur et le tibia, le régénérat présente un article trapu, assez globuleux dont la nature, tibiale ou fémorale, n'a pu être déterminée avec certitude (cas analogue à celui de Pl. XXVIII, fig. a).

2ème série témoin : homogreffe

16 régénérats sur 19 sont tout à fait normaux. Les trois autres sont des schistomélies binaires dédoublées dans le sens dorso-ventral. Seule leur branche ventrale consiste en une ébauche anormale, déficiente distalement, soit tibiale, soit tarsale.

- Association hétérogène

42 cas ont été examinés. Dans 6 cas un seul régénérat se forme ; il est soit normal (5), soit déficient à partir du tibia (1). Parmi les 36 autres cas, une morphogénèse surnuméraire s'est préparée (12 cas) mais n'a pu être suivie, ou s'est traduite par l'apparition de schistomélies binaires (22 cas) ou ternaires (2 cas). Dans deux des schistomélies binaires, la prestation surnuméraire, abortive, se limite à une pointe de faible hauteur s'individualisant à l'apex coxal. Dans ces 42 cas, le greffon persiste en conservant intégralement sa différenciation (pilosité, pigmentation, motifs cuticulaires) qui permet de l'identifier. Sa croissance en position hétérotope, est, semble-t-il, normale. En l'absence de formation surnuméraire, son apex s'articule avec le condyle trochantérien reconstitué après régénération de l'appendice. Pour l'étude des branches surnuméraires, nous considérerons successivement leur localisation et leur orientation, puis leur composition.

- Localisation - Orientation

20 des 22 schistomélies binaires présentent une branche surnuméraire en position postérieure. Les deux autres se dédoublent dans le

sens dorso-ventral vers l'apex tibial. Des deux schistomélies ternaires, l'une possède deux branches surnuméraires sur la face postérieure (Pl. XVIII, fig. b) ; la 2e a une branche surnuméraire postérieure et, par ailleurs, se dédouble à l'apex tibial dans le sens dorso-ventral. Toutes les branches de ces schistomélies ont une orientation normale.

- Composition

Les branches postérieures comportent du trochanter comme prestation la plus proximale (Pl. XVIII). Cependant, les séparations s'effectuent à des niveaux généralement distaux : pour 17 cas sur 25, entre le fémur distal et le tarse.

Dans les cas de dédoublement dorso-ventral (3 cas), il s'avère impossible de distinguer un régénérat axial et une branche surnuméraire. En effet, le tronc commun aux deux branches est tout à fait normal jusqu'au niveau de dichotomie situé dans l'apex tibial ou le tarse. Distalement, la branche dorsale qui se différencie la première, est complète ; quant à la ventrale, si elle est déficiente distalement (tarse grêle et effilé, sans onychium) elle est bien orientée et prolonge le tronc commun autant que la branche dorsale.

b) Greffon : face coxale antérieure ; fenêtre réceptrice : face coxale postérieure. Il s'agit d'associations hétéronomes. La patte donneuse est prothoracique, la réceptrice est métathoracique ou inversement (38 cas).

Résultats (tableau XXX)

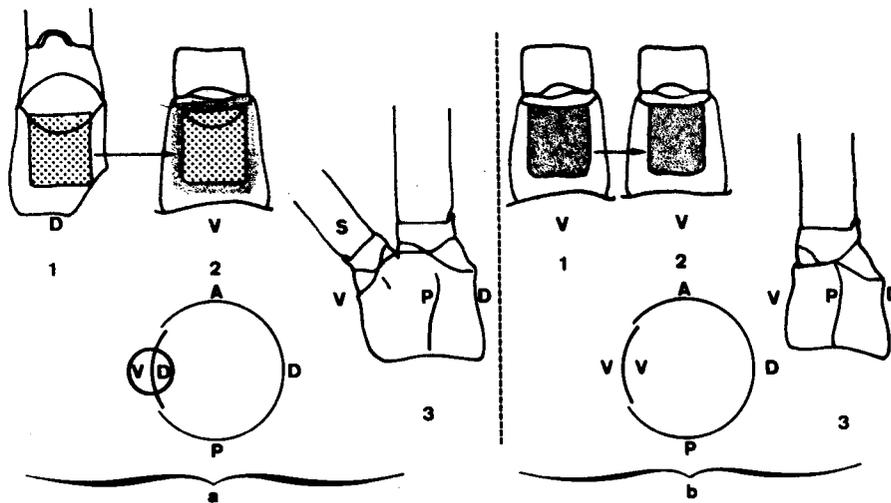
Stériles dans près d'un tiers des cas (12), les associations donnent des formations abortives dans un autre tiers (12). Ces formations consistent en membrane articulaire, ou ^{en} pointe courte, ou encore simplement en trochanter. Dans les 14 derniers cas, une morphogenèse surnuméraire importante se produit et donne 13 branches complètes distalement, la 14e presque normale et complète a ses deux derniers articles tarsaux grêles et courts. Abortives ou non, ces prestations surnuméraires apparaissent uniquement sur la face opérée et dans la mesure où leur orientation a pu être appréciée, elle s'avère identique à celle du régénérat axial, c'est à dire normale.

c) Greffon : face coxale postérieure ; fenêtre réceptrice : face coxale antérieure.

Résultats (tableau XXX)

16 cas sur 18 comportent un régénérat surnuméraire localisé sur la face antérieure, c'est-à-dire réceptrice, du régénérat axial. Son orientation dorso-ventrale, identique à celle du régénérat axial, est normale. Dans la plupart des cas, la ramification s'effectue dans la partie distale du fémur ou dans le tibia. Cependant la prestation surnuméraire comporte régulièrement du trochanter (Pl. XVIII, fig. c, d, e, f). Aucun dédoublement dorso-ventral n'a été observé.

4 - Greffes réalisées dans le plan dorso-ventral (fig.24)
(tableau XXXI).



Dans les expériences témoins (127 cas), seul un régénérat axial se constitue, excepté dans un cas où, en outre, une branche surnuméraire grêle s'individualise à la base dorsale du tibia (Pl. XIX, fig. 3).

Dans les associations hétérogènes (35 cas), hormis dans deux cas, le régénérat axial est accompagné d'un centre morphogénétique localisé à l'apex de la face coxale opérée. Ces centres évoluent habituellement en branches surnuméraires complètes, sauf sur la face ventrale où ils avortent assez souvent.

Tableau XXXI - Analyse des schistomélies obtenues par création d'une hétérogénéité sur 1 face coxale du plan dorso-ventral.

Séries opératoires	Nombre de cas	Régénérat unique normal	Formation surnuméraire sur la face opérée		
			centre morphogène	mamelon abortif	branche segmentée
A1 - Face coxale ventrale greffée en position dorsale	20	2	2	1	15 dont 1 déficiente distalement
B1 - Face coxale dorsale greffée en position ventrale	15	0	7	3	5
Totaux	35	2	9	4	20
Séries témoins					
A2 - Réimplantation orthotope de face dorsale en position dorsale	72	71			1 (grêle)
A3 - Homogreffe orthotope de face dorsale en position dorsale	12	12	-	-	0
B2 - Réimplantation orthotope de face ventrale en position ventrale	18	18	-	-	0
B3 - Homogreffe orthotope de face ventrale en position ventrale	25	25	-	-	0
Totaux	127	126			1



Enfin, si le régénérat axial a une orientation dorso-ventrale normale, celle des branches surnuméraires est toujours inversée (Pl. XIX, fig. d, e, f).

5 - Discussion - Conclusion

Une association hétérogène se traduit presque constamment par l'apparition sur la face opérée d'une prestation surnuméraire. La composition de celle-ci de même que son orientation qui dépend de la face d'apparition, sont tout à fait conformes aux résultats précédemment exposés. Cependant, dans quelques cas d'associations réalisées dans le plan antéro-postérieur, ^(3 cas) et même chez des témoins (10 cas), un dédoublement dorso-ventral ou une morphogenèse axiale anormale se manifestent. Dans les cas de schistomélies, la constitution des deux branches et leur orientation normale, nous rappellent tout à fait certaines prestations obtenues par régénération à partir de la base fémorale (p. 42, 3 a; fig. 5k). Or dans les expériences présentes, nous provoquons l'autotomie en sectionnant la patte dans la base fémorale et la persistance d'un fragment fémoral est alors tout à fait possible. Ces différents cas (13 cas) relèvent donc vraisemblablement d'une anomalie de régénération axiale. Une telle anomalie peut d'ailleurs coïncider avec une morphogenèse surnuméraire comme le montre 1 cas de schistomélie ternaire ayant une branche surnuméraire sur la face postérieure et se dédoublant d'autre part dans le plan dorso-ventral. Enfin dans 1 cas, deux prestations surnuméraires sont apparues sur la face opérée. Nous verrons (p. 150, ^{discussion}) comment le fait peut s'expliquer. Si nous déduisons des résultats de nos associations entre faces opposées les cas où se manifeste un dédoublement attribuable à une morphogenèse axiale anormale, ces associations donnent lieu finalement à une morphogenèse surnuméraire dans 109 cas sur 133, c'est-à-dire dans environ 82 % des cas. Par ailleurs, mise à part une seule série où le pourcentage est nettement inférieur ($26/38 = 68\%$), on enregistre normalement des pourcentages variant entre 90 et 100 % et nous pouvons considérer notre hypothèse de départ comme étant amplement vérifiée.

Il nous faut maintenant remarquer que toutes les expériences présentées jusqu'ici dans cette 3e partie comportent un processus de régénération axiale. En son absence l'association hétérogène de 2 faces opposées se révélerait-elle aussi efficace ?

Tableau XXXII - Résultats de la création sur pattes entières d'une hétérogénéité dans une face coxale par greffe d'une face coxale opposée.

Fe : fémur ; Ta : tarse ; Ti : tibia ; Tro : trochanter.

Les nombres entre parenthèses (3^e colonne à partir de la gauche) indiquent les cas de transformation partielle du trochanter en fémur sur la face ventrale.

Séries opératoires	Nombre de cas	Pas de morphogénèse surnuméraire	Prestation surnuméraire sur la face opérée				Tro + Fe + Ti + Ta	Total	Niveau d'individualisation
			Mamelon abortif	centre morphogène	formation segmentée mal différenciée				
1) - Greffe hétéropleurale de face antérieure en position postérieure	36	20	2	3	3	8	16	apex coxal	
2) - Témoin : réimplantation orthotopie de face postérieure	26	26							
3) - Greffe hétéropleurale de face dorsale en position ventrale	12	5	1 après autotomie	1		6	7 (1 après autotomie)	apex coxal	
4) - Témoin : réimplantation orthotopie de face ventrale	18	18 (1)							
5) - Témoin : homogreffe homopleurale de face ventrale en position ventrale	18	18 (6)							
6) - Greffe hétéropleurale de face ventrale en position dorsale	16	12	1	1		2	4	apex coxal	
7) - Témoin : réimplantation orthotopie de face dorsale	16	16							
T O T A L 1 + 3 + 6 (hétérogénéité)	64	37	4	4	3	16	27	apex coxal	
U X 2 + 4 + 5 + 7 (témoins)	78	78							



D - MORPHOGENESE SURNUMERAIRE EN L'ABSENCE DE FORMATION D'UN REGENERAT AXIAL

Le principe du remplacement d'une face coxale par une face coxale opposée a de nouveau été utilisé mais la patte réceptrice ne subit pas cette fois d'autotomie.

1 - Séries opératoires

3 types d'associations ont été réalisées, les faces postérieure, dorsale et ventrale servant respectivement de territoires récepteurs. Les opérations témoins consistent en réimplantations orthotopes et en homogreffes orthotopes.

2 - Résultats (tableau XXXII)

Les expériences témoins n'engendrent aucune morphogénèse surnuméraire (78 cas). Tout au plus déterminent elles, lorsqu'elles portent sur la face ventrale, des fémoralisations de la zone distale du trochanter analogues à celles que nous avons traitées dans la 1ère partie.

Par contre, 27 associations hétérogènes sur 64 déterminent ou la formation d'un centre morphogénétique (4 cas) ou celle d'une branche secondaire (23 cas). Celle-ci, qui apparaît le plus souvent comme un régénérat typique (16 cas), est toujours localisée sur la face opérée et s'individualise dans la zone de contact entre tissus greffés et récepteurs (Pl. XIX, fig. a). Ces branches surnuméraires ont une orientation dorso-ventrale normale lorsqu'elles naissent sur la face postérieure, mais inversée si elles se forment dans le plan dorso-ventral, en position ventrale comme dorsale. Enfin, dans 16 cas, leur composition est normale à partir du trochanter alors que dans 4 cas, elle comporte quelques segments indéterminables car l'ensemble est de faible taille.

Signalons par ailleurs, comme résultat annexe, que dans la majeure partie des cas où l'association hétérogène s'avère fertile, le trochanter de la patte opérée se trouve affecté par la morphogénèse qui se déroule à proximité. Il s'allonge et se dépigmente ; sa cuticule devient lisse et brillante comme lorsqu'il commence à se fémoraliser (Pl. IV, fig. a).

Tableau XXXIII - Comparaison du taux des efficacités des associations hétérogènes, en matière de morphogénèse surnuméraire suivant les séries opératoires. Les centres morphogénétiques ont été comptés, mais non les cas de morphogénèse abortive.

Séries opératoires (1)	Nombre de cas (2)	Nombre de centres morphogènes possibles (3)	Formations surnuméraires			Rapport $\frac{(6)}{(3)}$
			Sur la face opérée (4) ou dans le plan d'hété- rogénéité	En position bissectrice (5)	Total (6) = (4) + (5)	
A. Autotomie						
1)- Une hétérogénéité par opération						
- face antérieure	18	18	16	0	} 91	91/133 = 68 %
- face postérieure	80	80	46	0		
- face ventrale	15	15	12	0		
- face dorsale	20	20	17	0		
2)- 2 hétérogénéités par opération						
- plan antéro-postérieur	33	66	50	0	} 86	86/114 = 75 %
- plan dorso-ventral	24	48	36	0		
3)- 4 hétérogénéités par opération rotation de 180°						
	63	252	100	18	118	118/252 = 46 %
B. Patte fonctionnelle						
Une hétérogénéité par opération						
- face antérieure	36	36	14	0	} 27	27/64 = 37 %
- face ventrale	12	12	7	0		
- face dorsale	16	16	3	0		



Dans certains cas, un secteur de sa zone distale ventrale se transforme d'ailleurs en une prestation fémorale cernée par un liseré d'autotomie néoformé (Pl. XIX, fig. b). En quelque sorte, il s'adapte à l'état initialement peu différencié du centre morphogénétique surnuméraire. Cette transformation est réversible : au fur et à mesure que la prestation surnuméraire se différencie, ou si elle se trouve éliminée, il réacquiert progressivement sa différenciation caractéristique. Quant au reste de la patte opérée, il subit généralement une croissance tout à fait normale et l'appendice demeure fonctionnel.

3 - Conclusion

Les associations hétérogènes réalisées au niveau coxal sur des pattes entières donnent des résultats comparables à ceux qu'on obtient en opérant sur le moignon coxo-trochantérien. Cependant, l'efficacité de l'opération est plus faible que lorsqu'un processus de régénération axiale est impliqué.

Ces faits consacrent néanmoins un point capital : la possibilité de déclencher, sans ablation, et qui plus est dans un article resté fonctionnel, un processus de morphogénèse tout à fait identique à un processus de régénération.

III - DISCUSSION - CONCLUSION

Une association hétérogène de deux faces coxales opposées détermine, avec une fréquence variable, la formation d'un centre morphogénétique surnuméraire, aussi bien sur un moignon coxo-trochantérien que sur une patte entière. Quelle importance faut-il attribuer aux variations de fréquence observées ? (tableau XXXIII).

Considérons d'abord les cas comportant une régénération axiale. Dans les expériences mettant en jeu une seule hétérogénéité (greffes de face coxale), sur 133 cas, on observe la naissance d'une morphogénèse surnuméraire dans 91 cas (pourcentage 68 %). Lorsque la dysharmonie d'orientation est établie dans un plan, et que deux centres peuvent se former à l'opposé l'un

de l'autre, sur 114 possibles, il s'en manifeste 86 (75 %). Enfin, la rotation de 180° de l'élément distal d'un moignon coxo-trochantérien, susceptible d'engendrer quatre prestations surnuméraires, provoque, sur 252 centres morphogénétiques possibles, l'apparition de 118 branches différenciées (pourcentage 46 %). Dans les deux premiers types d'expériences, le rapport entre hétérogénéité et morphogenèse surnuméraire s'avère comparable (68 % et 75 %) et supérieur à celui du dernier type (46 %). Il nous faut cependant remarquer combien l'efficacité peut varier dans le cas où une seule hétérogénéité est mise en jeu, suivant les séries (tableau XXX). En particulier, l'une d'elles ne fournit de prestations surnuméraires bien différenciées que dans 39 % des cas (14/38). Les associations stériles ou à morphogenèse abortive s'observent lorsque l'apex du greffon est séparé du trochanter récepteur par une plage coxale assez importante. Le niveau où s'établissent les rapports entre le greffon et les tissus récepteurs peut donc décider de la formation ou de l'absence d'un centre morphogénétique. Dans les greffes d'élément proximal, de telles variations de niveau se produisent forcément, soit parce que la frange coxale attenante au trochanter est plus ou moins haute, soit parce que la coxa réceptrice a été sectionnée plus ou moins bas. De plus, l'inversion des deux systèmes d'axes lors de la rotation de 180° impose techniquement une implantation du greffon relativement profonde par suite de dissemblances entre faces opposées. Ces raisons techniques peuvent donc expliquer la relative faiblesse de rendement en cas de rotation de 180° de l'élément distal ; dans ce type d'opération, nous n'avons d'ailleurs comptabilisé que les cas de branches surnuméraires différenciées. Dans les autres séries, l'observation, plus facile, a permis de repérer en outre des centres morphogénétiques abortifs ou suivis seulement pendant une intermue qui ont été inclus dans nos résultats. Sur patte fonctionnelle, si nous faisons abstraction des 4 cas de morphogenèse abortive, le rapport entre les cas de morphogenèse surnuméraire (24) et d'hétérogénéité (64) s'établit à 37 %. Ce pourcentage est voisin de celui obtenu dans les plus mauvais résultats enregistrés en présence d'une régénération axiale (39 %). Par conséquent, il ne semble pas nécessaire d'invoquer pour ce dernier cas une cause autre que celle invoquée plus haut pour expliquer la faiblesse du rendement opératoire. Signalons encore par ailleurs que sur pattes fonctionnelles,

l'utilisation de greffons trochantériens élève jusqu'à 100 % le pourcentage d'efficacité (p.156 : associations hétérogènes; p.165: série 3).

Finalement, la variabilité des résultats paraît relever des capacités réactionnelles locales, mais l'hétérogénéité nous semble être le facteur morphogénétique causal fondamental. Il ressort donc qu'une différence qualitative distingue deux faces opposées et peut empêcher l'établissement, entre elles, d'une simple continuité, par le déclenchement d'une morphogenèse. A la lumière de ces résultats il nous semble maintenant possible d'expliquer tout processus de régénération d'appendice. Qu'il y ait autotomie ou amputation, la fermeture de la plaie consiste nécessairement en un affrontement des tissus (au moins de l'hypoderme) des faces opposées. Le centre morphogénétique résultant serait à même de restituer, comme c'en est effectivement le cas, les segments distaux par rapport au niveau où il se constitue. Cette morphogenèse agirait en quelque sorte pour séparer de nouveau les faces opposées l'une de l'autre sauf au niveau de l'onychium, compensant ainsi l'hétérogénéité causée par la fermeture de la plaie. Au niveau d'autotomie, un tel mécanisme ne peut que renforcer les potentialités régénératrices que de simples lésions parviennent par ailleurs à solliciter.

Récemment, des résultats comparables aux nôtres ont été obtenus sur des appendices d'insectes. Ainsi, PENZLIN (1965) relate l'obtention de schistoméliés ternaires par rotation de 180° d'une extrémité tibiale chez Periplaneta americana L.. L'expérience témoin (réimplantation orthotope sans rotation) n'ayant comme chez Carausius aucun effet, il en déduit que la blessure ne suffit pas pour déclencher le processus morphogénétique. Et il attribue la formation des branches surnuméraires à la modification des rapports de voisinage normaux due à la rotation. Ultérieurement (1965) il énonce l'idée que cette modification, qu'il qualifie de facteur perte (Verlustfaktor), serait la cause essentielle du déclenchement de la régénération. Or, d'après nos résultats, plutôt que la perte de certaines relations, c'est l'acquisition de nouveaux rapports (= hétérogénéité) qui détermine la morphogenèse et il se trouve que l'amputation a pour corollaire l'acquisition de ces nouveaux rapports.

Par ailleurs, l'exposé partiel de nos observations et de la conception qu'elles nous ont inspirée (BART, 1965 a, b) coïncida avec la publication par BOHN (1965 b) de résultats obtenus lors de l'étude du degré de détermination

des systèmes d'axes transversaux (antéro-postérieur, dorso-ventral) et longitudinal de la patte ^{de} Leucophaea maderae FABR. Cet auteur opère au niveau tibial et obtient des résultats analogues aux nôtres, en créant des dysharmonies suivant un axe ainsi qu'en greffant des secteurs tibiaux en position opposée. Cependant, dans ses expériences, les rotations de 180° sont fréquemment compensées par une régulation d'orientation, véritable détorsion, qui réduit l'écart angulaire initial à 90° (2/3 des cas) et même à 45° (5 cas/26). L'absence partielle de morphogénèses surnuméraires rencontrée dans ces cas où elles devraient être les plus fréquentes se comprend d'ailleurs bien : la régulation d'orientation supprime les affrontements hétérogènes, causes de morphogénèse. Il conclut finalement que : "les dimensions et les symétries du régénérat peuvent être interprétées d'une manière unitaire, si l'on fait dépendre de gradients physiologiques les différences structurales existant dans la direction des axes des membres. On attribue à ces gradients le pouvoir de déclencher les processus de régénération, de les diriger ou de les arrêter. Des expériences ultérieures montreront si cette hypothèse de travail se confirme".

Par conséquent, des expériences comparables réalisées au niveau coxal sur Carausius morosus BR. et au niveau tibial sur Leucophaea maderae FABR. aboutissent à des résultats presque identiques et à des conceptions très voisines dans leur principe. En particulier, celles-ci soulignent l'existence, suivant chacun des axes transversaux de la patte, d'une différence qualitative entre les faces opposées, responsable de la naissance des processus de régénération ou, plus généralement, de morphogénèse.

QUATRIEME PARTIE

CORRELATIONS ENTRE HETEROGENEITE DE DIFFERENCIATION ET MORPHOGENESE

Les faces opposées de la coxa d'une patte sont donc caractérisées par une hétérogénéité de différenciation responsable de morphogèneses surnuméraires et sans doute aussi normales. Nous avons donc entrepris de préciser la distribution et les modalités d'action de cette hétérogénéité. En premier lieu, nous essaierons de la localiser parmi les différents tissus de la patte. Ceci nous amènera à considérer comment une qualité, par exemple ventrale, se conserve de la coxa jusqu'à l'onychium. En deuxième lieu, nous envisagerons comment se forme et se développe un centre morphogénétique surnuméraire. En particulier, nous essaierons de déterminer les parts respectives du greffon et du portegreffe dans sa constitution. En troisième lieu, nous chercherons à établir comment, dans un plan donné, transversal à l'appendice, on peut concevoir les rapports entre les différenciations caractéristiques des quatre faces.

CHAPITRE VII

LOCALISATION TISSULAIRE DE L'HÉTÉROGÉNÉITÉ DE DIFFÉRENCIATION À POUVOIR MORPHOGÉNÉTIQUE

I - INTRODUCTION

À l'apex coxal, le manchon hypodermique recouvert par sa cuticule entoure différents tissus : conjonctif de remplissage, masses musculaires, ramifications nerveuses et trachéennes de calibres variés. Entre les tissus du greffon et ceux du récepteur, les réimplantations orthotopes après rotation de 180° entraînent des associations complexes quant au degré de perturbation des relations initiales. Or, nous voulons ici mettre en jeu le moins de tissus possible afin de dissocier leurs éventuels effets morphogénétiques respectifs. Nous y parvenons partiellement par les greffes d'une face coxale : le greffon consiste en un secteur hypodermique auquel adhèrent des fragments de musculature et de conjonctif qui englobent forcément des ramifications trachéennes et nerveuses, mais ces différents éléments sont cette fois uniquement de nature périphérique. L'élimination totale des ramifications trachéennes et nerveuses nous paraît irréalisable et la musculature est d'autre part intimement associée

à l'hypoderme. Cependant, il existe des secteurs hypodermiques où ne s'insèrent pas de muscles et que ne double qu'une membrane basale. Pour la patte, c'est le cas de la majeure partie de la face coxale ventrale (Pl. XX, fig. a) et aussi de presque toute la longueur de la face fémorale ventrale ; ailleurs, c'est aussi le cas de plages articulaires (par exemple coxo-pleurales) et de secteurs importants de sternite et de tergite. D'autre part, l'hypoderme tarsal n'est doublé que par un peu de conjonctif.

Il s'avère donc possible de réaliser des associations hétérogènes en utilisant des greffons essentiellement hypodermiques de même qu'en greffant des masses profondes comportant surtout du muscle et du conjonctif et, accessoirement, des ramifications nerveuses et trachéennes.

Avec ces types de greffons, notre étude débutera au niveau des faces opposées de la patte. Elle permettra de mettre en évidence une hétérogénéité de différenciation dans l'hypoderme. Ensuite, nous testerons le pouvoir morphogénétique de secteurs hypodermiques provenant de zones qui ne sont pas normalement impliquées dans la morphogénèse d'une patte (membrane articulaire coxo-pleurale, sternite, tergite).

II - MISE EN EVIDENCE D'UNE HETEROGENEITE HYPODERMIQUE DANS LA PATTE

A - OPERATIONS

Dans les diverses associations réalisées dans le plan dorso-ventral, une face coxale sert de territoire récepteur. Les greffons sont de trois types : tissus profonds, hypoderme doublé de conjonctif, hypoderme seul.

1 - Tissus profonds

Du muscle coxal prélevé du côté dorsal est implanté à l'apex coxal ventral par une incision réalisée à la limite de la coxa et de la membrane articulaire coxo-trochantérienne.

Pour les types 2 et 3 suivants, un secteur de patte, après avoir été découpé, est implanté à la place d'une fenêtre découpée dans une face coxale. Les polarités proximo-distales du greffon et des tissus récepteurs sont respectées. Les diverses séries réalisées sont consignées dans le tableau XXXIV.

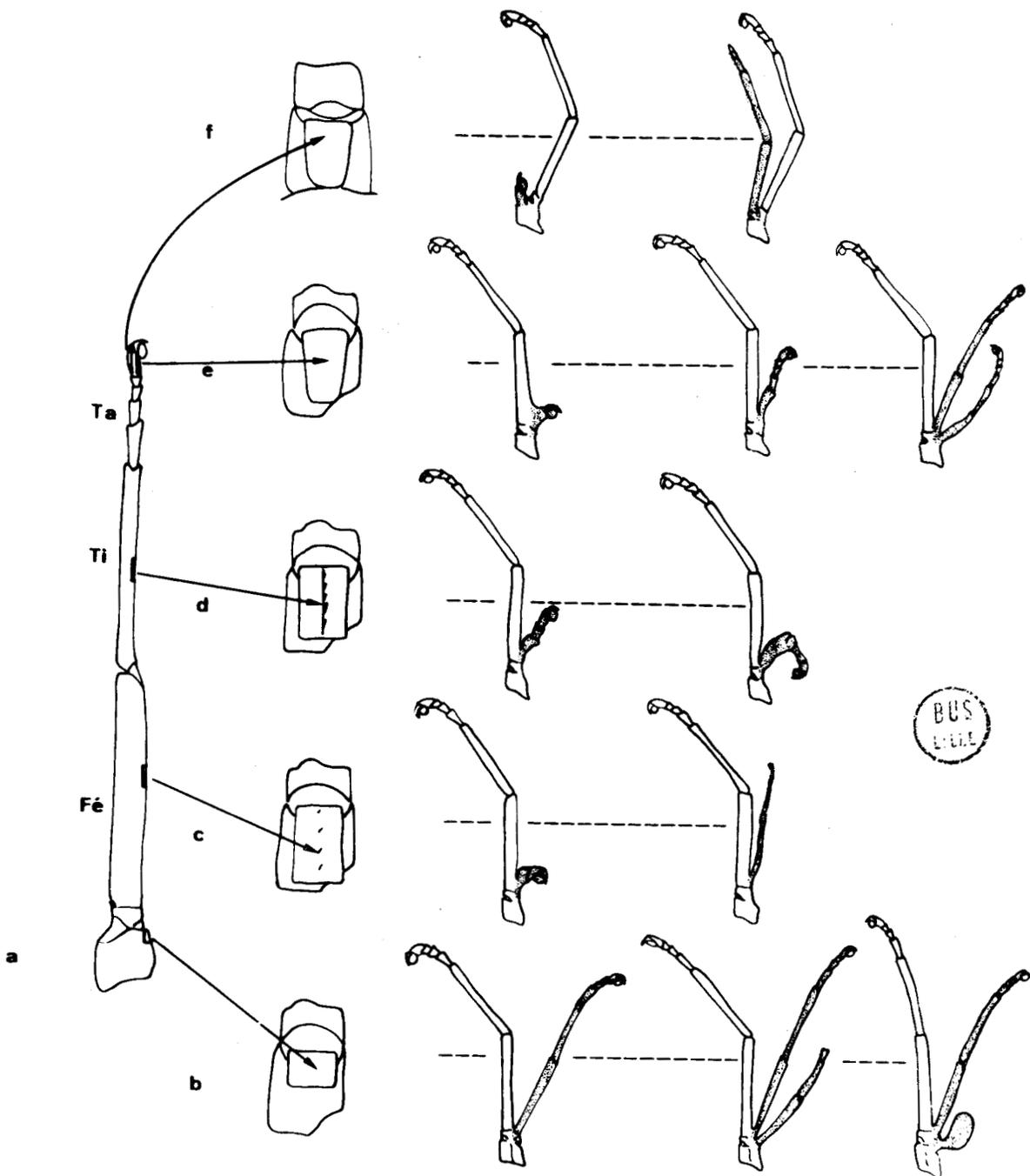


Figure 25 - Divers types d'associations hétérogènes réalisées dans le plan dorso-ventral et leurs résultats les plus typiques.
 a : niveau de prélèvement des greffons - b, c, d, e : greffes dans la face coxale dorsale - f : greffe dans la face coxale ventrale.
 Les prestations surnuméraires sont en grisé. Le régénérat axial est vu par la face postérieure et sa face ventrale est à gauche.

2 - Hypoderme doublé de conjonctif

Le greffon est une face dorsale ou ventrale du 5e article tarsal. La différence entre la largeur des faces coxales réceptrices et celle du greffon est compensée par l'utilisation de donneurs plus âgés (stade V) que les récepteurs (stade II) (fig. 25, **e**, **f**).

3 - Hypoderme seul

Il provient de la coxa ou du fémur.

- Origine coxale. Sur la face ventrale, la plage hypodermique utilisable fournit des greffons de faible hauteur. Ils sont implantés dorsalement à cheval sur l'apex coxal et la plage articulaire coxo-trochantérienne (fig. 25, b).

- Origine fémorale. L'anatomie fémorale permet le prélèvement de greffons d'une taille suffisante pour remplacer une face coxale sur toute sa hauteur (fig. 25 c).

Pour les greffons des types 2 et 3, les associations hétérogènes sont réalisées par transfert du greffon en position coxale opposée par greffe hétéropleurale. D'autre part, des associations témoins, homogènes quant à la qualité des faces associées (greffon et porte-greffe se situent sur la même face) sont réalisées par greffe homopleurale. Il nous faut en effet pouvoir apprécier l'effet morphogénétique possible dû à l'association de niveaux différents de l'axe proximo-distal (cf partie II, Ch. IV). Après la greffe, la patte réceptrice subit l'autotomie.

B - RESULTATS

Nous examinerons uniquement ici l'effet morphogénétique des associations (tableau XXXIV). La composition des prestations surnuméraires sera étudiée en détail dans le chapitre suivant (Ch. VIII p. 143 - D).

1) Greffe de tissus profonds

Dans la majorité des cas, aucune nécrose ou expulsion immédiate des tissus greffés ne se produit. La régénération axiale s'effectue normalement et aucune formation surnuméraire ne se constitue. La patte a une

Tableau XXXIV - Morphogénèses surnuméraires obtenues à partir de greffes de différents types de tissus.
 Les greffes sont hétéropleurales dans le cas des associations hétérogènes et homopleurales dans le cas des associations témoins. Le greffon est indiqué en premier et la zone réceptrice en second.
 D : dorsale ; Fe : fémur ; 5e Ta : 5e article du tarse ; V : ventrale.

Associations	Nombre de cas	Pas de morphogénèse surnuméraire	Morphogénèse surnuméraire
1) - Greffes de tissus profonds			
- muscle coxal dorsal greffé à l'apex coxal ventral	24	24	0
2) - Greffes d'hypoderme doublé de conjonctif			
a - Face D 5e Ta - coxa V	13	8	5
b - face V 5e Ta - coxa D	21	0	21
c - face D 5e Ta - coxa D (témoin)	24	23	1
3) - Greffes d'hypoderme			
a - face coxale V - coxa D.	15	0	15 (5 cas à 2 branches surnuméraires)
b - face Fe. V. - coxa D.	20	1	19
c - face Fe. V. - coxa V. (témoin)	20	20	0

BUS
L.L.L.

croissance ultérieure normale. Parfois la coxa est un peu plus forte du côté opéré.

2) Grefte d'hypoderme doublé de conjonctif

L'association témoin n'est accompagnée de morphogenèse qu'une fois sur ~~24~~ 24. La prestation observée, minuscule, est apparemment segmentée. Par contre, les associations hétérogènes sont constamment (21/21) ou fréquemment fertiles (5/13).

3) Grefte d'hypoderme

Tous les greffons coxaux (15/15) comme fémoraux (19/20) déterminent, en association hétérogène, l'apparition d'une morphogenèse surnuméraire. Certains greffons coxaux (5/15) provoquent même la formation de deux prestations (Pl. XXV, fig. a). Nous envisagerons une explication de ce dernier type de résultat dans le chapitre suivant (Ch. VIII, p. 150 - 1).

C - DISCUSSION

Nos observations montrent que :

1) - un greffon hypodermique doublé de conjonctif ou, bien mieux, un greffon hypodermique seul, suffisent, en association hétérogène, pour déclencher une morphogenèse comparable à celle que provoquent les greffons comportant de l'hypoderme et des tissus profonds (muscle, conjonctif, nerf, trachées) ;

2) - une association hétérogène de tissus profonds, essentiellement musculaires, n'engendre aucune morphogenèse surnuméraire.

En ce qui concerne le déclenchement d'une morphogenèse surnuméraire, les associations hétérogènes ont une efficacité comparable, qu'elles mettent en jeu des niveaux de l'axe proximo-distal identiques ou différents. Nous en déduirons que la qualité d'une face est la même, dans le plan dorso-ventral sur toute la longueur de la patte. BOHN (1965 b) en associant des fragments de fémur et de tibia a pu, pour ces deux segments, faire la même constatation que nous. Par conséquent, l'hypoderme d'une face s'avère indubitablement différent de celui de la face opposée. Si l'hypoderme joue effectivement le

rôle essentiel dans le déclenchement de la morphogenèse, encore faut-il maintenant s'assurer que le processus débute effectivement à son niveau. C'est pourquoi nous avons entrepris une étude histologique complémentaire.

III - ETUDE HISTOLOGIQUE DES REGENERATIONS AXIALE ET SURNUMERAIRE

A - MATERIEL - METHODES

Nous avons essayé d'étudier les divers types d'associations qui ont permis l'élaboration de notre hypothèse relative à l'hétérogénéité. Seules les associations comportant une hétérogénéité se sont révélées relativement faciles à exploiter par examen de coupes longitudinales du moignon coxo-trochantérien orientées conformément au plan de la patte contenant l'association. Les principaux cas examinés sont les suivants :

- face coxale antérieure greffée en position postérieure,
- face coxale ventrale greffée en position dorsale,
- face coxale dorsale greffée en position ventrale.

Ces greffes effectuées généralement le 2^e jour du stade II sont suivies de l'autotomie de la patte réceptrice. Nous tiendrons également compte des résultats des deux opérations suivantes :

- association, par affrontement dans une fenêtre sternale, de deux faces coxales respectivement antérieure et postérieure (l'étude morphologique sera effectuée dans le chapitre IX, p. 161, b).

- greffe de face ^{coxale} antérieure en position coxale postérieure associée à une tentative d'interposition d'un filtre millipore entre le greffon et les tissus récepteurs.

Mis à part ces deux derniers cas, les fixations ont été faites de 2 en 2 jours à partir du 4^e jour post-opératoire jusqu'au début de l'intermue suivante. Les coupes de 5 à 7 μ d'épaisseur ont été colorées par le glychémalun de MEYER et l'érythrosine.

B - RESULTATS

Nous examinerons successivement la régénération axiale et l'évolution des centres morphogénétiques surnuméraires.

1 - Régénération axiale

La fermeture de la plaie par réalisation d'une continuité hypodermique à l'apex du trochanter est suivie d'une abondante sécrétion de liquide de type exuvial (6e-7e jours post-opératoires), puis d'une intense activité mitotique dans tout le trochanter (7e-8e jours jusqu'au 12e post-opératoires). Cette prolifération engendre d'abord un feuillet hypodermique épais à cellules hautes et étroitement juxtaposées constituant une sorte de doigt sous la cuticule du moignon coxo-trochantérien (Pl. XX, fig. b, c, e). Sa croissance s'accompagne ensuite (10e - 12e jours post-opératoires) d'un repliement signalant le début de la phase de segmentation du régénérat. L'exuviation survient en moyenne 16 à 18 jours après l'opération.

2 - Evolution des centres morphogénétiques surnuméraires

La genèse d'un centre débute assez tardivement et de façon très discrète. Au plus tôt vers les 7e - 8e jours post-opératoires, on peut repérer, au niveau de contact distal entre greffon et porte-greffe, des cellules hypodermiques plus colorables à noyau généralement un peu plus grand que celui des cellules voisines (Pl. XX, fig. c, d, e, f). Dans cette zone se localisent préférentiellement les mitoses par ailleurs peu nombreuses à ce niveau coxal. De plus, sous cette plage hypodermique s'accumulent des cellules sans doute d'origine sanguine. Cette accumulation se produit aussi au niveau de contact proximal entre greffon et porte-greffe, de même qu'elle se rencontre dans le cas d'un affrontement entre hypodermes coxal et sternal par exemple (Pl. XX, fig. g). Par suite des multiplications cellulaires, alors que le régénérat axial est en cours de repliement, il se forme un amas hypodermique lenticulaire, généralement plus épais que l'hypoderme coxal voisin (Pl. XX, fig. c, d, e, f). Cet amas est caractérisable par sa colorabilité cytoplasmique et la présence de mitoses. A ^{ce} ^{de} stade l'évolution, le repliement du régénérat axial s'accompagne d'un tassement de la coxa qui rend l'observation difficile. Par contre, sitôt après la lère exuviation post-opératoire, les centres surnuméraires, d'importance variable, sont aisément étudiables. Ils consistent alors en un épais feuillet hypodermique doublé d'une trame conjonctive lâche. Les cellules hypodermiques expulsent très précocement du liquide exuvial et

repreignent leurs divisions (1er ou 2e jours de l'intermue) (Pl. XXI, fig. a, b, c).

En ce qui concerne ces centres surnuméraires, c'est par conséquent au niveau de l'hypoderme que se déroulent les phases initiales les plus visibles de leur formation.

IV - DISCUSSION

Pour préciser le rôle morphogénétique de l'hypoderme, deux types d'arguments ou d'études peuvent être retenus : les arguments expérimentaux et les études histologiques.

Sur le plan expérimental, STEINBERG (1951) étudiant la morphogenèse imaginale de la patte chez Galleria mellonella a pu obtenir des formations de type patte uniquement hypodermiques à la suite de greffe d'hypoderme dans la cavité générale. SUSTER (1938) a vu se former des vésicules analogues chez Sphodromantis. De ce dernier résultat, WIGGLESWORTH (1953) a tiré la conclusion que "la capacité morphogénétique de réaliser la morphologie externe semble résider exclusivement dans l'hypoderme". D'ailleurs pour deux autres Arthropodes, le crustacé Isopode Asellus et l'insecte Periplaneta orientalis, ZHINKIN (1944) se fondant sur des travaux de KOPEC (1923) n'hésite pas à affirmer que les potentialités de développement sont entièrement confinées dans l'hypoderme.

Utilisant à la fois les arguments expérimentaux et histologiques, LECAMP (1940), travaillant sur Carausius, écrit : "la région apicale coxo-trochantérienne s'est montrée organisatrice dans la morphogenèse des régénérats; elle correspond à peu près au lieu d'activité initiale de l'hypoderme dans le processus de régénération". De même, STEINBERG (1959) déduit de ses observations histologiques que "les premiers stades de la régénération sont associés à l'activité du tissu de recouvrement -l'hypoderme- qui détermine la potentialité de régénération".

Examinons maintenant les résultats des études purement histologiques. Sur Carausius, HELDMANN (1929) et FRIEDRICH (1930) ont montré l'importance de l'activité hypodermique, mais n'ont pas pu préciser si ce tissu joue le rôle morphogénétique initiateur lors de la régénération. Dans une étude récente sur la blatte Periplaneta americana, PENZLIN (1963) se borne à montrer que la fermeture de la plaie par l'hypoderme précède la phase mitotique. Enfin,

NEEDHAM (1965) considère chez Asellus que la formation et le développement d'un blastème de régénération hypodermique pourraient être dus à un contact entre, d'une part l'hypoderme et, d'autre part le nerf et le vaisseau sanguin localisés dans l'axe de l'appendice.

En ce qui concerne les phases initiales de la régénération, ces études histologiques ne contredisent pas, mais ne confirment pas non plus les conclusions tirées essentiellement d'arguments expérimentaux. En fait, le processus est très complexe et met en jeu de nombreux éléments : hypoderme, hémocytes, muscles, conjonctif, nerf, trachées. A ce jour, aucune étude expérimentale n'a tenté d'éliminer électivement certains constituants afin d'en déterminer plus sûrement le rôle. Or, au niveau des centres surnuméraires, nous reproduisons une situation histologique simple, analogue à celle des disques imaginaires. Nous constatons alors qu'en l'absence d'innervation propre de ces centres, le début du processus morphogénétique associe l'hypoderme et des cellules conjonctives vraisemblablement d'origine sanguine et donc normalement libres. Comme la fixation de telles cellules s'effectue aussi en d'autres endroits où se raccordent simplement ^(sans morphogénèse) des plages hypodermiques, ce phénomène ne doit pas relever spécifiquement de la morphogénèse. Il semble donc que l'activation hypodermique représente la phase initiale du processus morphogénétique. Dans les cas de greffe musculaire, l'élimination, par lyse, phagocytose ou enkystement, du matériel greffé pourrait être incriminée pour expliquer l'inefficacité de l'opération. En fait, sur trois cas étudiés histologiquement après qu'ils aient subi trois mues post-opératoires, deux montrent encore un peu de matériel greffé mais enkysté et dégénèrescent. On peut néanmoins penser qu'un greffon susceptible de persister aussi longtemps serait éventuellement à même de manifester des potentialités morphogénétiques au moins pendant l'intermue opératoire. D'autre part, signalons que l'hypoderme fémoral ventral, pourtant rapidement éliminé, par une sorte de rejet, du contexte coxal dorsal, déclenche cependant une morphogénèse.

Par conséquent, alors que BOHN (1965 b) ne savait pas s'il fallait attribuer à l'hypoderme ou aux tissus profonds ou encore à leur ensemble la responsabilité du déclenchement de la morphogénèse, nous pouvons conclure que l'hypoderme est le tissu responsable. A l'inverse de ce que LECAMP (1940) affirmait : "La nécessité, pour l'hypoderme, de se compléter, par prolifération,

en une enveloppe interne continue, n'est qu'un simple facteur mécanique de la régénération", nous dirons que l'hypoderme est régionalement différencié et qu'une section de la patte entraîne l'association de différenciations en quelque sorte complémentaires, association nécessaire, et ; suffisante pour déclencher une morphogenèse régénératrice.

Ce type de résultat s'intègre de façon satisfaisante parmi ceux relatifs à la morphogenèse embryonnaire. Au cours de l'embryogenèse, l'hypoderme s'autodifférencie et induit la différenciation mésodermique (BOCK, 1939 ; HAGET, 1950 ; ALLEAUME, 1963 ; FOURNIER, 1968). De plus, SAHOTA et BECKEL (1967) ont récemment établi que l'orientation de certains muscles de Galleria dépend de territoires hypodermiques définis jouant, là aussi, mais cette fois au cours de la vie larvaire, un rôle organisateur fondamental. La potentialité morphogénétique hypodermique que nous mettons en évidence représenterait, comme dans le dernier cas cité, le maintien pendant la vie larvaire de la potentialité organisatrice manifestée pendant l'ontogenèse.

V - POTENTIALITES MORPHOGENETIQUES DE DIFFERENTS HYPODERMES

Nous examinerons le cas de l'hypoderme articulaire de la membrane coxo-pleurale puis ceux des hypodermes du sternite et du tergite.

A - MEMBRANE ARTICULAIRE COXO-PLEURALE

1 - Opérations

Cette plage hypodermique est prélevée à la base antérieure d'une patte et greffée, de façon homopleurale, dans une fenêtre à l'apex d'une face coxale postérieure (fig. 29 b).

2 - Résultats

Trois greffes seulement sur 51 déclenchent une morphogenèse surnuméraire. Celle-ci avorte dans deux cas et le 3^e donne une branche bien différenciée. Dans les 48 autres cas, le greffon persiste sous sa forme membranaire et se développe parfois en une masse boursouflée assez importante. Pour les trois cas sus-cités, il est possible qu'un fragment coxal, de la base

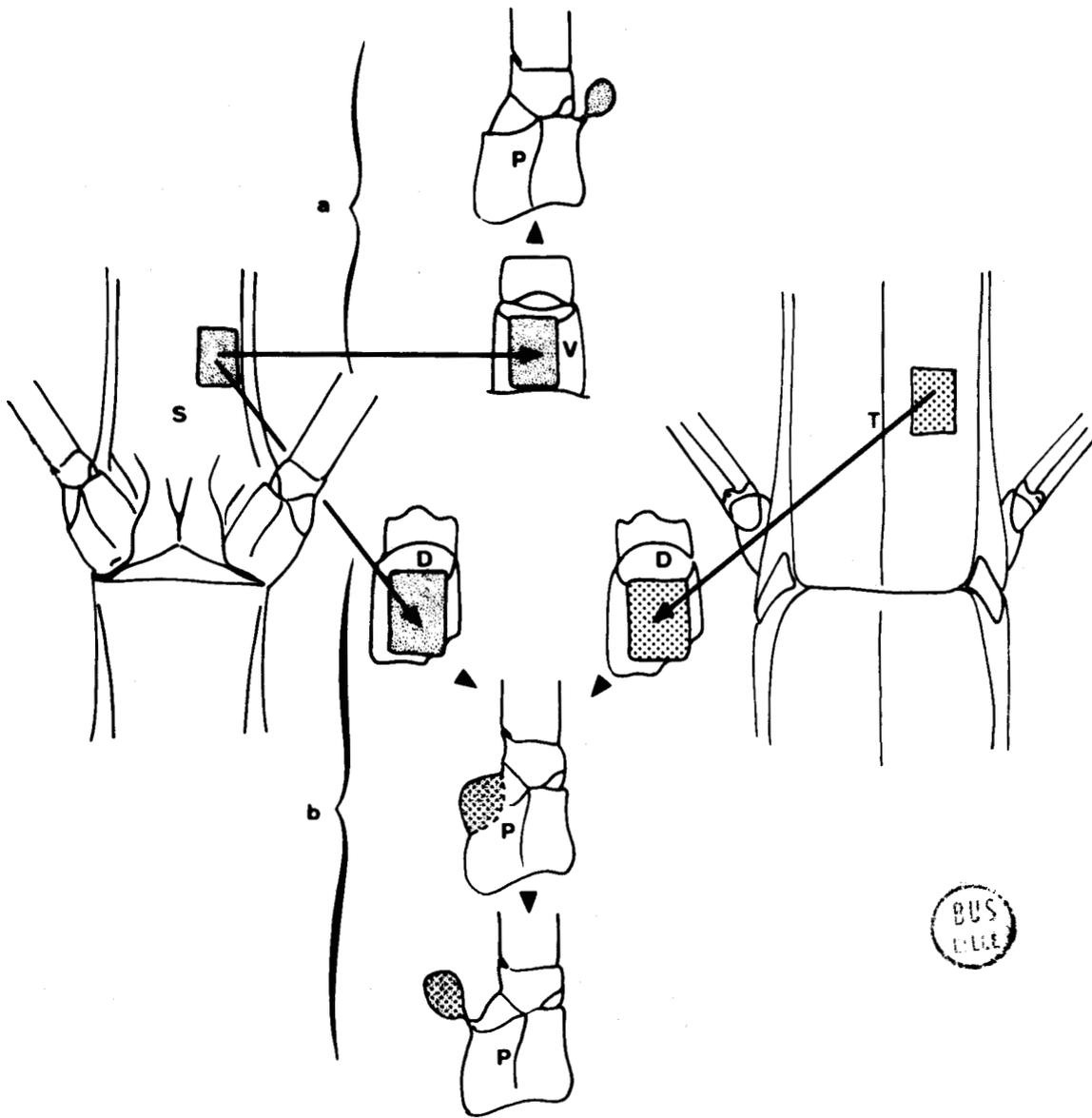


Figure 26 - Résultats de greffes de fragments d'hypoderme de sternite (S) dans une face coxale ventrale (a) et de fragments d'hypoderme de sternite ou de tergite (T) dans une face coxale dorsale (b).
D, P, V : respectivement, faces dorsale, postérieure, ventrale.

de la face coxale antérieure, prélevé et greffé avec la membrane articulaire, soit responsable de l'ébauche de morphogenèse (cf Ch. VIII, p. 151 - B).

B - HYPODERMES DU STERNITE ET DU TERGITE

1 - Opérations

Des greffons rectangulaires dont la longueur correspond à la direction antéro-postérieure sont découpés dans le sternite (ventral) ou le tergite (dorsal). Ils sont implantés dans une fenêtre découpée dans une face coxale ventrale ou dorsale. La patte réceptrice subit ensuite l'autotomie.

Séries opératoires (fig. 26)

a) Les directions antéro-postérieure du greffon et proximo-distale de la coxa coïncident ; le greffon provenant du sternite (8 cas) ou du tergite (6 cas) est greffé en position dorsale.

b) Les directions postéro-antérieure du greffon et proximo-distale de la coxa coïncident.

- le greffon issu du sternite est greffé sur la face coxale ventrale (18 cas)

- le greffon issu du sternite est greffé sur la face coxale dorsale (24 cas)

- le greffon issu du tergite est greffé sur la face coxale dorsale (21 cas).

2 - Résultats

L'ensemble des résultats de ces différentes associations est homogène. La régénération axiale est normale. A la première mue post-opératoire, le greffon forme une excroissance d'aspect variable, conique, cylindrique ou en forme de lame, insérée dans la base coxale (Pl. VI, fig. c, e, f). Ultérieurement, cette formation qui se pédiculise plus ou moins peut être éliminée ou persister sans jamais se développer notablement (fig. 26).

C - CONCLUSION

Dans nos conditions expérimentales, ces hypodermes de provenances diverses ne manifestent aucune activité morphogénétique même en association apparemment hétérogène. De plus, les greffons hypodermiques provenant du sternite et du tergite sont parfois sujets à des réactions d'élimination. Une fois éliminés, leur place se trouve comblée par une prolifération que n'accompagne aucune morphogenèse, exactement comme lorsqu'un greffon s'est nécrosé.

VI - CONCLUSION GENERALE

Parmi la gamme des différenciations hypodermiques, seules les qualités rencontrées au niveau d'un appendice comme la patte s'avèrent capables de provoquer une morphogenèse. Les qualités de secteurs hypodermiques qui normalement ne participent jamais à une genèse d'appendice sont incapables de susciter une réaction morphogénétique dans la patte.

CHAPITRE VIII

MODALITES DE FORMATION ET DE DEVELOPPEMENT D'UN CENTRE MORPHOGENETIQUE

I - INTRODUCTION

Les faces de même qualité (par exemple antérieure) d'une souche et d'un régénérat sont en prolongement. Comment peut-on concevoir la réalisation de cette continuité. Il semble que les différentes faces de l'appendice situées proximale au niveau d'amputation participent de façon égale à la formation d'un blastème de régénération. Cependant, les cellules qui édifient une face proviennent-elles effectivement de la face correspondante de la souche ? Le blastème est en effet conique ou cylindrique, et les limites morphologiques entre les faces disparaissent. On peut donc imaginer que la redistribution du matériel du blastème n'entraîne pas exactement la restitution d'une qualité à partir de la même qualité. Néanmoins, nous avons montré (1^{re} partie, ch. II, p. 37) qu'une face trochantérienne, par exemple ventrale, peut s'engager presque seule dans une morphogenèse et réaliser une prestation ayant essentiellement sa qualité (en l'occurrence la qualité ventrale).

Considérons maintenant les branches surnuméraires des schistomélies obtenues expérimentalement par rotation de 180° d'un élément distal. Pour expliquer leur origine, deux hypothèses ont été avancées. D'une part, elles pourraient provenir d'une collaboration du greffon ^{et} du porte-greffe et auraient donc une composition chimère. D'autre part, d'origine pure, chacune d'elles serait issue, soit uniquement du greffon, soit uniquement de la souche. La première hypothèse a toujours été négligée et c'est la seconde qu'on a retenue. BODENSTEIN (1937) aurait d'ailleurs constaté en utilisant chez Vanessa des associations de type hétéronome que greffon et souche édifieraient chacun une branche surnuméraire. Or, nous avons obtenu régulièrement après implantation d'une seule face coxale en position opposée une néoformation surnuméraire ayant quatre faces. Dans l'hypothèse d'une pureté d'origine des prestations surnuméraires, il faudrait admettre qu'une seule face coxale serait capable de

restituer les différenciations des quatre faces. Elle devrait, en particulier, fournir la qualité de la face opposée. D'après nos résultats obtenus à partir de faces trochantériennes, le fait ne paraît guère possible. Reconsidérons donc le problème.

Admettons que dans un processus de régénération chaque face conserve sa qualité même pendant la phase de dédifférenciation et assure l'édification de son prolongement dans le régénérat. Examinons dans cette hypothèse le cas d'une association hétérogène, par exemple : face coxale ventrale greffée en position coxale dorsale. Les deux éléments, greffon et porte-greffe, collaboreraient à la réalisation de la formation surnuméraire. En particulier, chacun d'eux donnerait, dans son prolongement, une face ayant sa propre qualité : au greffon correspondrait une face ventrale et aux tissus récepteurs une face dorsale. Or, nous retrouvons effectivement cette situation (cf p.95, 109-4). Il reste néanmoins à expliquer l'origine des deux autres faces, ici, antérieure et postérieure ; nous examinerons ce problème dans le ch. IX.

Notre hypothèse s'avère donc plausible. Cependant, elle implique que les tissus récepteurs, dans l'exemple cité, perdent leur polarité proximo-distale pour en acquérir une nouvelle. Dans une lère partie, nous étudierons par conséquent cette possibilité dans nos conditions expérimentales. En 2e lieu, nous essaierons d'établir clairement une filiation entre chacun des deux éléments d'une association hétérogène et les parties surnuméraires néoformées. Enfin, en 3e lieu, nous examinerons les importances respectives des aptitudes régénératrices du contexte ^{récepteur} et du greffon dans le développement de la morphogenèse surnuméraire.

II - POLARITE PROXIMO-DISTALE DANS LA MORPHOGENESE SURNUMÉRAIRE

Nous avons montré (IIe partie, ch. IV, p. ⁶³/₆₈) qu'il est possible d'obtenir des régénérats intercalaires dont la polarité proximo-distale est l'inverse de celle du reste de la patte. Par conséquent, quelle que soit l'origine de ces formations, il s'est produit lors de leur mise en place une inversion de polarité proximo-distale. Nous avons complété ces résultats en étudiant dans deux autres cas la possibilité d'inversion de cette polarité. L'étude porte dans le 1er cas sur le périmètre complet d'une section

d'appendice et dans le 2ème cas sur un front de section d'une face coxale.

A - REGENERATION APRES RETOURNEMENT PROXIMO-DISTAL D'UN FRAGMENT FEMORAL

1 - Opération

Une patte est sectionnée une première fois dans le fémur basal, puis de nouveau à la limite coxo-trochantérienne. Ainsi se trouve isolé un fragment comportant le trochanter et une partie fémorale ayant environ la hauteur du trochanter. Après retournement proximo-distal exécuté dans le plan dorso-ventral, ce fragment est implanté en position orthotope dans la coxa.

2 - Résultats

Une nécrose affecte régulièrement l'extrémité libre du fragment retourné, et en particulier le trochanter ; cependant, dans un certain nombre de cas, la partie fémorale persiste, isolée du trochanter par le diaphragme d'autotomie. Le mode de retournement détermine la création de deux zones d'associations hétérogènes en positions respectivement ventrale et dorsale ; leur manifestation complique les résultats. Néanmoins, 7 cas ont pu être analysés. Dans 2 d'entre eux, le greffon donne naissance à un court fragment tibial et à un tarse tétramère. La polarité proximo-distale de l'ensemble tibia-tarse est normale, donc inverse de celle du greffon. Dans chacun des 5 autres cas, il se constitue 3 apex tarsaux ; tous présentent une polarité proximo-distale normale. L'un d'eux provient à coup sûr uniquement du greffon.

3 - Conclusion

Le retournement proximo-distal n'empêche aucunement la régénération ; de plus le régénérat possède une polarité proximo-distale normale. Dans les tissus en régénération, une inversion de la polarité existant au moment du retournement est venue compenser ce dernier. Ces résultats concordent avec ceux que BOHN a obtenus en opérant de façon analogue sur des fragments de tibia (1965 b).

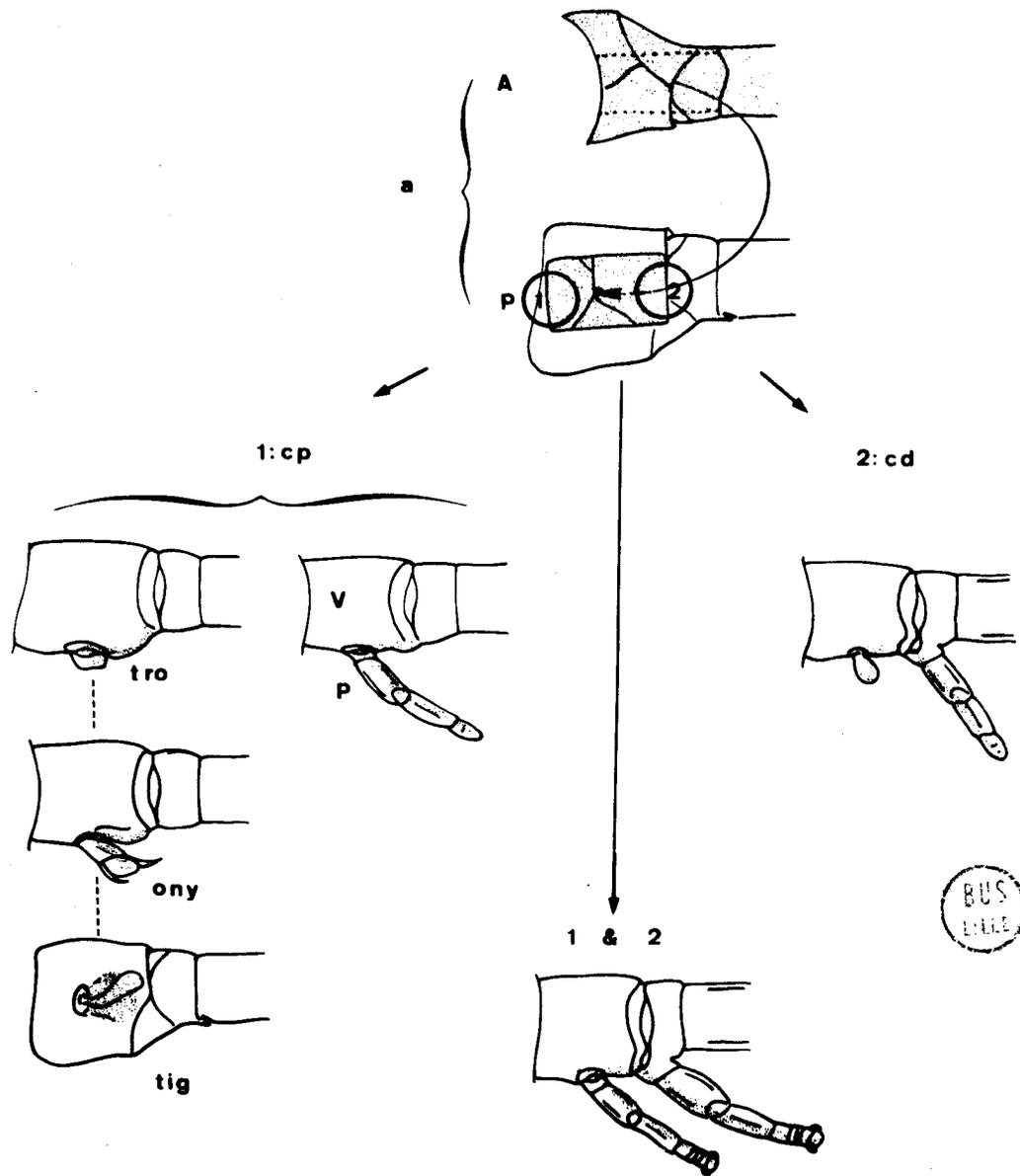


Figure 27 - a : Association hétérogène entre une face coxo-trochantérienne antérieure (A) et une face coxo-trochantérienne postérieure (P) (greffe homopleurale).
 Résultats : 1 : centre morphogénétique proximal (c.p.). 4 types de résultats sont représentés.
 Tro : trochanter ; ony. : onychium ; tig. : tigelle - 2 : centre morphogénétique distal (c.d.).
 1 et 2 : cas de manifestation simultanée des deux centres sous forme d'un régénérat complet.

B - EVOLUTION D'UNE ASSOCIATION HETEROGENE REALISEE SUR UNE FACE DANS LE CAS D'UN RETOURNEMENT PROXIMO-DISTAL DU GREFFON

Dans ce cas, nous avons étudié les potentialités morphogénétiques quand les deux éléments d'une association hétérogène ont leurs polarités proximo-distales disposées à l'inverse l'une de l'autre, de façon non à s'affronter mais à se fuir.

1 - Principe et séries opératoires

a) Principe (fig. 27)

Une face coxale ou coxo-trochantérienne est greffée de façon homopleurale dans une fenêtre coxale de la face opposée. Le greffon est implanté de façon à ce que son front de section distal se situe en position proximale dans la coxa réceptrice. La partie distale de cette dernière est de ce fait en contact avec le front de section proximal du greffon. Bien que la greffe soit homopleurale, grâce au retournement proximo-distal du greffon, les polarités dorso-ventrales de ce dernier et des tissus récepteurs sont les mêmes. Seules diffèrent donc les polarités proximo-distales. En outre, les associations réalisées sont de type homonome ou hétéronome : le greffon est associé respectivement à une face coxale de patte, soit de même niveau thoracique, soit d'un autre niveau. Après l'implantation, la patte réceptrice subit l'autotomie.

b) Séries

- Greffon coxal

- Associations homonomes : sur les trois types de pattes, une face antérieure est greffée en position postérieure.

- Association hétéronome : face postérieure prothoracique greffée en position antérieure métathoracique.

- Greffon coxo-trochantérien

- Associations hétéronomes : face antérieure prothoracique greffée en position postérieure mésothoracique.

- face antérieure mésothoracique greffée en position postérieure prothoracique.

Tableau XXXV - Morphogenèse surnuméraire obtenue à partir d'associations hétérogènes accompagnées d'un retournement proximo-distal du greffon.

A : antérieure ; méso. : mésothoracique ; méta, métathoracique ; P : postérieure, pro. : prothoracique.

Séries opératoires	Nombre de cas	Pas de morphogenèse surnuméraire	Morphogenèse surnuméraire						Coexistence des 2 centres
			Issue du centre proximal			Issue du centre distal			
			Abortive	Importante	Total	Abortive	Importante	Total	
1) - Greffon coxal									
a) - Association homonome face A, greffée en position P.	36	7	18	11	29	4	2	6	4
b) - Association hétéronome face P, pro. en position A, méta.	6	0	0	0	0	0	6	6	0
Totaux (1)	42	7	18	11	29	4	8	12	4
2) - Greffon cono-trésantérien Associations hétéronomes									
a) - face A, pro. en position P, méso.	8	0	8	0	8	1	4	5	4
b) - face A, méso. en position P, pro.	4	0	4	0	4	0	2	2	2
c) - face A, méta. en position P, pro.	6	0	2	3	5	2	3	5	4
d) - face A, méta. en position P, méso.	6	0	1	5	6	1	5	6	6
Totaux (2)	24	0	15	8	23	4	14	18	16
Totaux 1 + 2	66	7	33	19	52	8	22	30	20

BUS
ELLE

- face antérieure métathoracique greffée en position postérieure, soit prothoracique, soit mésothoracique.

2 - Résultats (tableau XXXV)

Ils sont caractérisés par la présence de 1 ou de 2 régénérats surnuméraires (Pl. XXI, fig. d ; Pl. XXII). Dans le dernier cas, les régénérats correspondent aux deux niveaux de contact proximal et distal entre le greffon et les tissus récepteurs. A chacun de ces niveaux peut se constituer un centre morphogénétique. Quand il ne se forme qu'un régénérat surnuméraire, il provient, soit du centre proximal, soit du centre distal.

L'aspect morphologique des prestations issues de ces deux centres ainsi que la variabilité des résultats seront examinés dans la IVe partie de ce chapitre. Nous ne considérons ici que les corrélations entre, d'une part les polarités proximo-distales du greffon et du porte-greffe et d'autre part la naissance d'une morphogenèse. En ce qui concerne le centre proximal, il nous suffit de remarquer qu'à son niveau, ces polarités s'affrontent exactement comme dans le cas où un centre morphogénétique se constitue après section d'un appendice. Au niveau du centre distal où les polarités se fuient, une morphogenèse survient dans 30 cas sur 66 et peut donner naissance à une prestation bien différenciée comportant tous les segments, du trochanter jusqu'à l'onychium. La polarité proximo-distale de cette prestation est normale sur toutes ses faces et n'est ni celle du greffon ni celle des tissus récepteurs.

C - CONCLUSION

Dans le cas du front de section d'une face comme dans le cas du front de section correspondant aux quatre faces d'un segment complet, nous constatons que la polarité proximo-distale existante est susceptible de s'inverser. En effet, en ce qui concerne une face dans nos diverses associations hétérogènes, les polarités proximo-distales du greffon et du porte-greffe ont été associées de trois façons différentes. Dans la plupart des cas, elles sont orientées dans le même sens et, dans le dernier type d'expérience relaté, elles s'affrontent (centre proximal) ou se fuient (centre distal). Néanmoins, des prestations surnuméraires ayant une polarité proximo-distale normale sur toutes leurs faces

ont pu se développer. Dans l'hypothèse où la prestation surnuméraire proviendrait uniquement du greffon ou du porte-greffe, comme dans l'hypothèse d'une collaboration de ces deux éléments, il nous faut admettre que la polarité de l'un comme de l'autre peut s'inverser quand se constitue le centre morphogénétique. Nous en déduisons que l'établissement de la polarité proximo-distale n'est pas commandée par la polarité des tissus situés proximale ou même distalement à un centre morphogénétique, mais qu'elle s'instaure dans le centre lui-même, suivant un processus que nous envisagerons plus loin (p. 186).

III - PARTS RESPECTIVES DES DEUX ELEMENTS D'UNE ASSOCIATION HETEROGENE DANS LA CONSTITUTION D'UNE BRANCHE SURNUMERAIRE

Dans cette étude, nous examinerons en premier lieu les résultats relatifs à l'orientation des prestations surnuméraires obtenues après retournement proximo-distal d'un greffon placé en association hétérogène. Ensuite, nous essaierons de voir quelle filiation peut exister entre les tissus néoformés et les tissus différenciés d'une association hétérogène. A cette fin, nous étudierons successivement trois types d'associations mettant en jeu des greffons d'une nature différente de celle des tissus du porte-greffe :

- association de tissus de pattes à potentialités structurales identiques mais réalisant des morphologies différentes.

- associations, de tissus de patte et d'antenne, à potentialités structurales différentes.

Enfin, associations de tissus de pattes à potentialités structurales différentes, dont les résultats sont plus délicats à interpréter que ceux des associations précédentes.

A - ORIENTATION DES PRESTATIONS SURNUMERAIRES APRES RETOURNEMENT PROXIMO-DISTAL DU GREFFON

Les expériences (p. 131B) associent un greffon antérieur et une face coxale réceptrice postérieure. Deux centres peuvent se constituer, respectivement à la base (centre proximal) et à l'apex (centre distal) du greffon. Examinons l'orientation des prestations issues de chacun de ces centres.

1 - Centre proximal

Les prestations possèdent une orientation complètement normale : les quatre faces sont disposées exactement comme celles du régénérat axial. En particulier, les faces de qualité antérieure et postérieure sont en positions respectivement antérieure et postérieure (Pl. XXII, fig. c ; Pl. XXIII, fig. a). Pour ce type de régénérat surnuméraire il n'y a donc aucune relation de symétrie par rapport au régénérat axial. En outre, il faut remarquer que la face de qualité antérieure de ces prestations prolonge le greffon qui est de même qualité. De même, leur face de qualité postérieure est dans le prolongement de la base de la face coxale postérieure réceptrice.

2 - Centre distal

Ce centre engendre des branches à orientation dorso-ventrale normale, mais dont la face de qualité antérieure se situe en position postérieure et la face de qualité postérieure est en position antérieure. Il y a donc cette fois entre la branche surnuméraire et le régénérat axial la relation de symétrie mise en évidence antérieurement (p. ⁹⁵_{bas}). Comme pour la prestation issue du centre proximal, c'est dans le prolongement du greffon (qualité antérieure) que se situe la face de qualité antérieure, et dans le prolongement du porte-greffe (qualité postérieure) qu'on rencontre la face de qualité postérieure.

3 - Conclusion

En résumé, plus que la présence ou l'absence d'une relation de symétrie vis à vis du régénérat axial, nous retiendrons qu'une face de la qualité du greffon prolonge ce dernier à chacune de ses extrémités dans les prestations surnuméraires, de même qu'en position opposée, dans la prestation surnuméraire, une face de la qualité du porte-greffe fait suite aux tissus du porte-greffe. Les rapports entre les qualités du greffon ou du porte-greffe et celles des faces des prestations surnuméraires sont donc identiques à ceux qui existent dans le cas où le greffon ne subit pas de retournement proximo-distal.

B - ASSOCIATIONS HETERONOMES DE TISSUS DE PATTES A POTENTIALITES
STRUCTURALES IDENTIQUES

Considérons le cas où une face coxale issue d'une patte prothoracique est greffée dans une face coxale opposée d'une patte méso- ou métathoracique de façon à provoquer la formation d'une prestation surnuméraire. Comme les morphologies prothoraciques d'une part, méso- ou métathoracique d'autre part, sont nettement différentes, nous pouvons espérer, par cet artifice expérimental, distinguer les parts respectives du greffon et du porte-greffe dans cette prestation. Nous étudierons donc successivement les résultats d'associations réalisées suivant ce principe dans le plan antéro-postérieur et dans le plan dorso-ventral.

1 - Associations entre faces antérieure et postérieure

a) Séries opératoires

Deux séries ont été effectuées :

Série 1 : homogreffe hétéropleurale de face coxale antérieure métathoracique dans une fenêtre coxale postérieure prothoracique.

Série 2 : homogreffe hétéropleurale de face coxale antérieure prothoracique dans une fenêtre coxale postérieure mésothoracique.

b) Résultats

Désireux d'obtenir des prestations surnuméraires libres dès l'apex coxal afin que la morphologie de leur fémur soit étudiable, nous avons implanté nos greffons assez proximalemeut dans la coxa. De nombreuses associations sont alors stériles ou ne donnent qu'une morphogénèse abortive ; les prestations surnuméraires bien différenciées sont assez rares. De plus, certaines de ces dernières n'ont pas atteint une différenciation suffisamment poussée pour servir dans notre étude. Finalement nous avons pu examiner cinq cas dans la série 1 et 4 dans la série 2. Morphologiquement les résultats sont toujours sans équivoque (Pl. XXIII) : le greffon et la face fémorale surnuméraire qui lui correspond ont mêmes qualité et nature, c'est à dire la qualité antérieure et respectivement les natures métathoracique (série 1) et prothoracique (série 2). Par contre, la face fémorale située en position opposée est

de la qualité (postérieure) et de la nature (prothoracique : série 1 ; mésothoracique : série 2) des tissus récepteurs. Autant qu'on puisse en juger, les faces ventrale et dorsale du fémur sont chimères : à leur niveau on assiste à un affrontement des tissus de la nature du greffon et du porte-greffe. Distalement, au fémur, l'analyse morphologique donne des résultats incertains pour le tibia mais nets pour le tarse. Dans l'axe de sa face ventrale, ce dernier présente des caractéristiques conformes au greffon. Ainsi, dans la série 1 il possède des épines métathoraciques et dans la série 2 des soies prothoraciques. Dans le cas de cette dernière série, il y a cependant coexistence d'épines de soies.

Enfin, rappelons que dans la série 2, les pattes donneuse (prothoracique) et réceptrice (mésothoracique) diffèrent notablement par la taille ; la patte prothoracique est plus longue que la mésothoracique et ceci est perceptible au niveau des longueurs fémorales. La prestation surnuméraire chimère observée présente dans ce cas en fin de croissance un fémur nettement plus long que celui du régénérat axial. Pourtant, ce dernier régénérat est apparu une mue plus tôt que la branche surnuméraire (Pl. XXIII, fig. d).

2 - Associations entre faces ventrale et dorsale

a) Séries opératoires

Série 1 : homogreffe hétéropleurale de face coxale ventrale prothoracique en position coxale dorsale métathoracique.

Série 2 : homogreffe hétéropleurale de face coxale ventrale métathoracique en position coxale dorsale prothoracique.

b) Résultats

Dans chaque série, trois cas sont exploitables. La morphologie d'ensemble du fémur surnuméraire est du type récepteur mais sa face de qualité ventrale présente, dans ces six cas, la nature du greffon ; celle-ci se repère en effet grâce à la pilosité. De même, la face ventrale du 1er article tarsal possède dans la série 1 des soies prothoraciques et dans la série 2 des épines métathoraciques.

La face prolongeant le greffon est donc de même nature que lui.

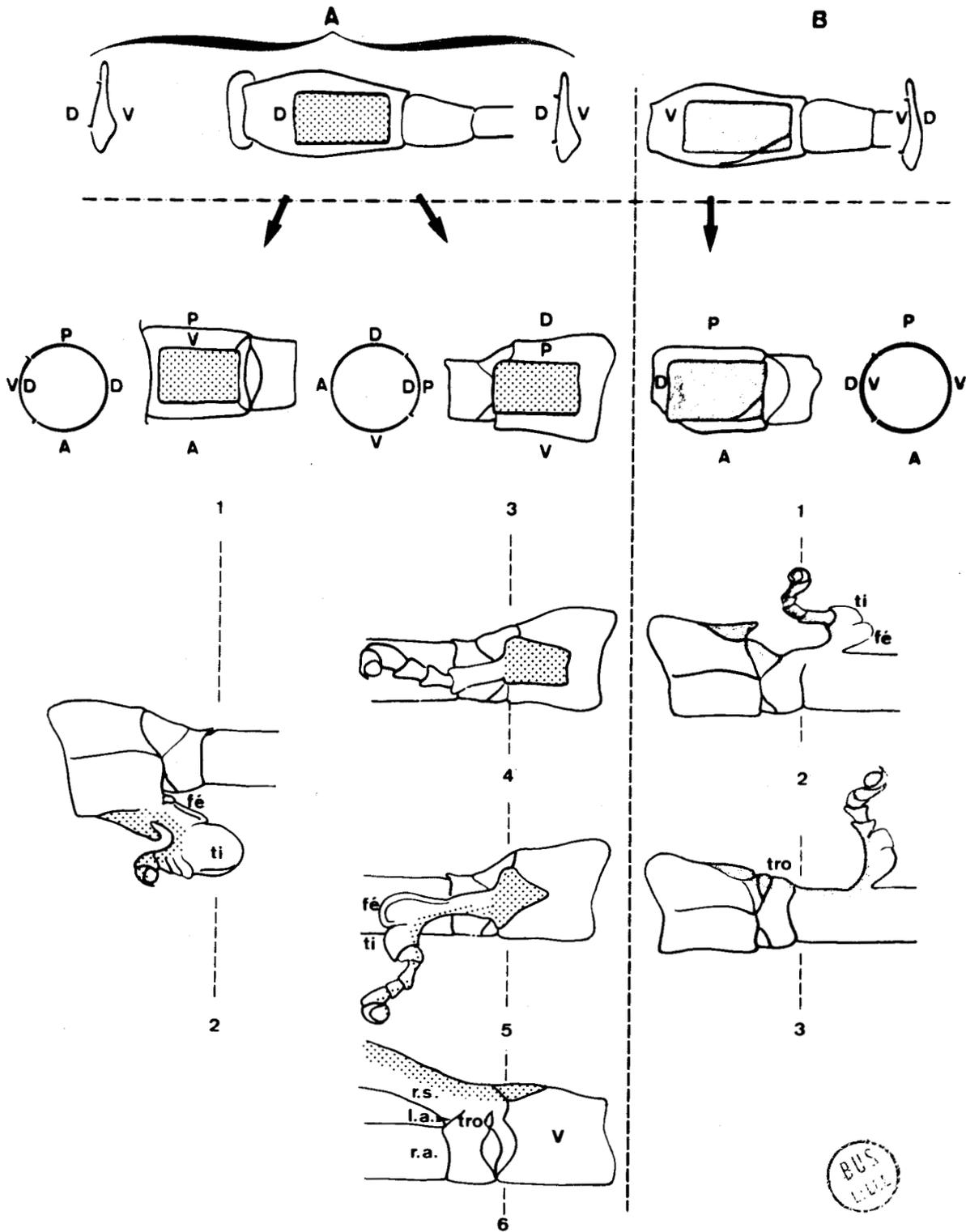


Figure 28 - Greffes de face dorsale (A) et ventrale (B) de scapule dans une face coxale.
 La 1ère rangée représente le scapule donneur vu de la face donneuse dorsale (D) ou ventrale (V) ou en section transversale. La 2e rangée représente 3 types d'associations donnant lieu à des morphogénèses surnuméraires vues de la face coxale réceptrice et en coupe transversale schématisée.
 A-1 : greffe de face dorsale de scapule dans une face coxale ventrale ; 2 : résultat le plus typique - A-3 : greffe de face dorsale de scapule dans une face coxale postérieure. 4, 5 : 2 types de résultats (face postérieure) ; 6 : base du régénérat surnuméraire représenté en 5 mais vu de la face ventrale ; elle ne comporte du trochanter (tro) avec liseré d'autotomie (l.a.) que dans le prolongement des tissus récepteurs. r.a. : régénérat axial ; r.s. : régénérat surnuméraire - B-1 : greffe de face ventrale de scapule en position coxale dorsale. 2, 3 : 2 types de résultats.

3 - Conclusion

Dans tous les cas où les associations hétéronomes effectuées dans les plans antéro-postérieur et dorso-ventral ont fourni une prestation surnuméraire étudiable, le fémur de celle-ci est constamment de composition chimère. Il présente mêmes qualité et nature que le greffon sur la face qui prolonge ce dernier alors que la face opposée est de mêmes nature et qualité que les tissus récepteurs.

C - ASSOCIATIONS DE TISSUS A POTENTIALITES STRUCTURALES DIFFERENTES (PATTE ET ANTIENNE)

1 - Principe et séries opératoires

a) Principe

Au niveau de l'antenne, quand la régénération procède à partir du scape, elle est de type hétéromorphe (SCHMITT-JENSEN 1913 ; CUENOT 1921 ; BRECHER 1924) dans quelques cas exceptionnels (BRECHER, 1924), elle donne naissance à deux segments assimilés à un fémur et un tibia suivis d'un tarse tétramère typique ; dans la très grande majorité des cas, seul le tarse apparaît. Nous envisagerons donc ici les résultats obtenus par greffes de faces de scape à potentialités essentiellement tarsales dans une face coxale. L'implantation d'une face dorsale ou ventrale de scape dans une quelconque face coxale a toujours été réalisée de façon à faire coïncider l'orientation axio-latérale de la face de scape utilisée avec l'orientation soit antéro-postérieure (greffes dans le plan dorso-ventral), soit dorso-ventrale (greffes dans le plan antéro-postérieur) des tissus récepteurs.

b) Séries (fig. 28)

Cinq séries opératoires différentes ont été effectuées en utilisant comme récepteur une coxa, parfois prothoracique, ou généralement mésothoracique.

La face ventrale du scape a été greffée de façon hétéropleurale, dans une fenêtre coxale située, soit postérieurement (1ère série), soit dorsalement (2ème série). La face dorsale du scape quant à elle a été implantée

Tableau XXXVI - Morphogenèse surnuméraire obtenue par greffes de face ventrale de scapè à la place d'une face coxale

Séries opératoires	Nombre de caa	Régénérat axial normal	Prestation surnuméraire sur la face réceptrice			
			Centre morphogénétique non suivi	Branche différenciée	Niveau d'apparition	
					apex coxa	base fémur axial
1) - Greffe hétéropleurale en position coxale postérieure	16	16	0	0		
2) - Greffe homopleurale en position coxale dorsale	10	10	2	7	5	3 + 1 caa (apex fémur axial)
			9			

- Analyse des prestations surnuméraires différenciées obtenues par greffe homopleurale de face ventrale de scapè en position coxale dorsale.

Fe : fémur ; Ta : tarse ; Ti : tibia ; Tro : trochanter.

Qualité	Face prolongeant le greffon				Face opposée au greffon			
	Tro + Fe	Tro + plage indéterminée + Ta	Ta	Indéterminés	Fe + Ti	Fe + Ti + Ta	Ti + masse indéterminée	Absents
- Ventrale		5					0	
- Dorsale		0					6	
- Indéterminée		2					0	
- Absente		0					1	
Développement								
- important	1						6	
- faible			6				1 (absente, coalescence des 2 régénérats)	
Segments formés								
	1	1	3	2	1	4	1	1



de façon hétéropleurale ou homopleurale dans une fenêtre coxale située soit dorsalement (3ème série), soit postérieurement (4ème série), soit ventralement (5ème série). Dans tous les cas, la patte réceptrice subit l'autotomie immédiatement après l'implantation.

2 - Résultats (fig. 28)

Pour chaque série, nous étudierons successivement la fertilité des associations sur le plan de la naissance des formations surnuméraires, puis nous analyserons ce qui nous préoccupe directement ici : la structure de ces prestations.

a) Greffes de face ventrale de scape (tableau XXXVI)

1ère série : face ventrale de scape greffée en position coxale postérieure.

L'opération ne provoque pas de morphogenèse surnuméraire. Le greffon ne subit aucun refoulement particulier et grandit de façon notable en conservant sa pigmentation et sa pilosité propres (Pl. XXIV, fig. a).

2ème série : face ventrale de scape greffée en position coxale dorsale.

Sur 10 cas, la face opérée présente à l'apex du greffon soit un centre morphogénétique (2 cas), soit une prestation surnuméraire (7 cas). Dans 6 de ces 7 cas, la formation est de faible taille et montre un développement prépondérant dans le prolongement des tissus récepteurs. De ce côté, on trouve généralement deux segments mal développés, assimilables l'un à un fémur, l'autre à un tibia, auxquels fait suite un tarse tétramère. Par contre, dans le prolongement du greffon il se forme une face ventrale de tarse (4 cas) précédé dans un cas par une formation trochantérienne et une plage de nature indéterminée (Pl. XXIV, fig. b). Dans le 7ème cas, la prestation surnuméraire consiste en une face ventrale comportant trochanter et fémur située dans le prolongement du greffon et fusionnée avec le fémur axial presque jusqu'à l'apex de ce dernier (Pl. XXIV, fig. c).

Tableau XXXVII - Résultats des greffes de face dorsale de scape à la place d'une face coxale.

Séries opératoires	Nombre de cas	Régénérat axial normal	Prestation surnuméraire sur la face coxale réceptrice			
			abortive	branche différenciée importante	Niveau d'individualisation	
					apex coxa	base fémur axial
1) - Greffe hétéropleurale en position coxale dorsale	14	14	0	0		
2) - Greffe homopleurale en position coxale postérieure	13	13	1	7	6	2
3) - Greffe hétéropleurale en position coxale ventrale	14	14	1	7	8	0

Tableau XXXVIII - Prestations surnuméraires provenant d'une greffe de face dorsale de scape en position coxale postérieure.
Fe : fémur ; Ta : tarse ; Ti : tibia ; Tro : trochanter.

	Face prolongeant le greffon			Face opposée au greffon		
	base indéterminée + Ta	Ti + Ta	Ta	Tro + Fe + Ti + Ta	Fe + Ti + Ta	Ta
Développement - assez important	0				2	
- faible	2				0	
- identique	5				5	
Segments formés	2	1	4	2	2	3

Tableau XXXIX - Prestations surnuméraires provenant d'une greffe de face dorsale de scape en position coxale ventrale.
Fe : fémur ; Ta : tarse ; Ti : tibia ; Tro : trochanter.

	Face prolongeant le greffon			Face opposée au greffon		
	Zone basale indéterminée + Ta	Indéterminés	Tro + Fe + Ti + Ta	Fe + Ti + Ta	Fe + Ti	
Qualité - ventrale	0				7	
- dorsale	7				0	
Développement - important	0				7	
- faible	7				0	
Segments formés	6	1	3	3		1

BUS
LILLE

b) Greffes de face dorsale du scape (tableaux XXXVIII à XXXIX)

3ème série : greffe homopleurale en position coxale ventrale. Sur le plan de la morphogenèse surnuméraire, l'association se révèle stérile.

4ème série : greffe homopleurale en position coxale postérieure (tableau XXXVIII).

Une formation surnuméraire apparaît dans sept cas sur treize. Sa présence semble coïncider plus particulièrement avec une position postéro-ventrale de l'apex du greffon. L'orientation dorso-ventrale des branches surnuméraires est la même que celle du régénérat axial. Par rapport à ce dernier, leur taille est généralement assez faible, ce qui paraît être en rapport avec leur composition. De ce point de vue, la face prolongeant le greffon et la face opposée sont différentes. Dans le prolongement du greffon, on trouve régulièrement un tarse tétramère (7 cas) ; en outre, dans deux cas, entre le greffon et ce tarse s'interpose du trochanter et un court segment indéterminable. Du côté opposé au greffon, la prestation surnuméraire comporte en plus du tarse, du fémur et du tibia dans 4 des 7 cas. Examinons en détail la plus démonstrative de ces prestations (Pl. XXIV, fig. d, e ; fig. 28, A - 5 - 6). Elle comporte un article basal de type chimère dont la face située antérieurement, de nature fémorale, est nettement plus développée que la face située postérieurement. Celle-ci présente quelques groupes de soies.

La partie fémorale de ce segment est composée d'une face de qualité présumée postérieure (située antérieurement) et sans doute d'une demi-face ventrale. La limite entre ces deux faces est occupée par une carène fémorale typique ; en outre, proximale, il s'est constitué uniquement en regard de la partie considérée comme une demi-face fémorale ventrale, un demi-segment trochantérien qui possède une lunule sensorielle peu développée. Un liseré de type liseré d'autotomie marque la limite entre d'une part la zone fémorale, d'autre part la zone trochantérienne. Il s'interrompt à peu près dans l'axe de la face située en position ventrale. Cet axe pourrait marquer la limite entre la prestation trochantéro-fémorale localisée du côté des tissus récepteurs et la prestation indéterminée qui prolonge le greffon.

Tableau XL - Composition des prestations surnuméraires obtenues par la greffe d'une face de scapè à la place d'une face coxale (récapitulation)

Fe : fémur ; Ta : tarse ; Ti : tibia ; Tro : trochanter.

Séries opératoires	Nombre de cas	Segments de la face prolongeant le greffon						Segments de la face située à l'opposé du greffon					
		Tro + Fe	Tro + Ta	Ti + Ta	Base indé-terminée + Ta	Ta	Indétermi-nables	Tro + Fe + Ti + Ta	Fe + Ti + Ta	Fe + Ti + Ta	Ti + Ta	Coalescence avec rég. axial	
1) - Greffe homopleurale de face ventrale de scapè en position coxale dorsale	7	1	1			3	2		4	1	1		1
2) - Greffe homopleurale de face dorsale de scapè en position coxale postérieure	7			1	2	4		2	2				3
3) - Greffe hétéropleurale de face dorsale de scapè en position coxale ventrale	7				6		1	3	3	1			
Récapitulation	21	1	1	1	8	7	3	5	9	2	1	3	1



5ème série : greffe hétéropleurale de face dorsale de scape en position coxale ventrale (tableau XXXIX)

8 greffes sur 14 sont suivies de la naissance d'une prestation surnuméraire. L'une d'elles, abortive, consiste en une formation globuleuse peu importante, garnie de quelques soies. Bien qu'elles se segmentent, les 7 autres ne se développent pas beaucoup (Pl. XXIV, fig. h). De même que dans les formations surnuméraires des autres séries, on peut y distinguer une partie distale consistant en un tarse tétramère presque normal et une partie proximale. Dans cette série, celle-ci est constamment la plus courte, mais, comme dans les autres cas, ses faces situées respectivement vers le greffon ou vers les tissus récepteurs diffèrent fondamentalement. La face qui, en position ventrale, prolonge le greffon, est insegmentée et relie ce dernier au 1er article du tarse tétramère surnuméraire. De ce côté, le tarse est de qualité dorsale mais sa segmentation n'est pas toujours nette (fig. 28, A, 1, 2). Par contre, la face opposée, proche du régénérat axial, est plus longue et présente généralement plusieurs articles courts de nature parfois difficile à définir. Néanmoins, on peut y distinguer un trochanter grâce à la présence d'une lunule sensorielle, et un fémur. Quand sur cette face, s'interpose un article entre le fémur et le 1er article du tarse tétramère, nous l'avons considéré comme étant un tibia. A en juger d'après le tarse, le fémur et le trochanter, cette face est de qualité ventrale.

En résumé, pour l'ensemble de ces séries, considérons successivement, d'une part la nature de la face surnuméraire prolongeant le greffon, d'autre part celle de la face opposée (tableau XL).

a) Face prolongeant le greffon

L'analyse a été possible dans 18 des 21 cas. Dans 17 cas, la prestation comporte essentiellement une face de tarse tétramère, soit seule (7 cas), soit accompagnée, le plus souvent, d'une base indéterminable, courte, ou d'un trochanter ou encore d'un secteur de tibia. Comparativement au tarse, ces éléments proximaux sont toujours peu importants sauf dans un cas où une face ventrale de trochanter et de fémur se développe autant que les formations correspondantes du régénérat axial.

b) Face opposée au greffon

Sur 21 cas, elle ne consiste en une face de tarse tétramère que dans quatre cas. Par contre, dans 16 cas, elle présente en outre au moins deux articles d'une autre nature, l'un fémoral, l'autre tibial. Si le segment tibial est régulièrement court et mal développé, le fémur, bien que de taille restreinte, présente une morphologie assez caractéristique. De plus, dans 1/4 des cas existe une zone trochantérienne.

3 - Discussion

Ces associations de scape et de coxa nous intéressent particulièrement par l'idée qu'on peut en dégager quant aux participations respectives du greffon et du porte-greffe dans la formation d'un régénérat surnuméraire. Cependant, ces expériences nous indiquent en outre certaines homologies entre les faces du scape et de la patte que nous examinerons brièvement en premier lieu. Nous reviendrons ensuite au problème qui nous préoccupe.

a) Homologies entre faces du scape et de la coxa

En place, le scape régénère un tarse tétramère dont les faces respectivement ventrale et dorsale prolongent les siennes. Il n'est donc pas surprenant de constater que les associations des qualités ventrale du scape et dorsale de la coxa ou encore des qualités dorsale du scape et ventrale de la coxa déterminent la naissance d'un centre morphogénétique. Inversement, il paraît normal que les associations homogènes : face ventrale (ou dorsale) de scape + face ventrale (ou dorsale) de coxa se révèlent stériles. On peut par conséquent dire que les qualités ventrale et dorsale du scape sont respectivement comparables à celles de la coxa. Néanmoins, les associations de face dorsale de scape et de face coxale postérieure provoquent aussi la formation de prestations surnuméraires. Nous envisagerons plus loin (Ch. IX, p. 179) comment ce fait peut être interprété.

b) Parts du greffon et du porte-greffe dans les prestations surnuméraires

En ce qui concerne les faces qui prolongent chacun des éléments d'une association hétérogène, deux aspects sont à envisager : leur qualité d'abord, leur nature ensuite.

- qualité

Les prestations obtenues dans le plan dorso-ventral (14 cas sur 21) montrent, en prolongement du greffon, une qualité identique à la sienne et, à l'opposé, dans le prolongement des tissus récepteurs, la même qualité que celle de ces derniers. Ce résultat est conforme à celui que nous avons observé pour l'ensemble des prestations surnuméraires étudiées jusqu'ici. En ce qui concerne les prestations obtenues dans le plan antéro-postérieur (7 cas sur 21), la différence entre les faces de qualité antérieure et postérieure n'est pas assez nette pour permettre une conclusion.

- nature

Comme nous l'avons signalé dans le résumé de nos résultats, il existe une différence quant à la nature des segments des faces surnuméraires situées, d'une part, dans le prolongement du greffon, d'autre part du côté opposé. D'où peut provenir cette différence si ce n'est de leurs origines respectives ? Dans cet esprit, la face qui prolonge le greffon proviendrait de ce dernier et la face opposée serait issue des tissus récepteurs. La structure de la face prolongeant le greffon correspond en général à ce que nous savons des potentialités régénératrices du scape. En effet, elle présente essentiellement du tarse et accessoirement un fragment de tibia (un cas) et du trochanter (un cas) ; dans un cas cependant, elle consiste uniquement en trochanter et fémur. Bien que les segments autres que le tarse soient relativement rares, on pourrait objecter qu'ils seraient susceptibles de provenir des tissus récepteurs. Mais le fait qu'ils soient de la qualité du greffon et donc de la qualité opposée à la face coxale réceptrice nous permet, pensons-nous, de réfuter cette possibilité. En effet, lors des greffes de scape en positions coxales dorsale et postérieure, il arrive que, proximatement à la branche surnuméraire implantée dans le fémur du régénérat axial, une face trochantérienne de qualité dorsale ou postérieure se reconstitue entre le greffon et la branche surnuméraire. On peut suivre les étapes de cette reconstitution qui s'effectue progressivement à partir des tissus situés sur les faces contiguës à la face opérée en bordure de cette dernière. Il est donc hors de doute que les tissus récepteurs sont dans ces cas responsables du processus et la qualité de leur prestation est alors normale pour la position que celle-ci occupe. Or, dans les

cas qui nous préoccupent, la qualité de la face trochantérienne n'est pas conforme à la position occupée. D'autre part, il faut signaler que, sur l'ensemble des associations hétérogènes tentées, nombreuses ont été les nécroses de greffons. Dans tous les cas, la plaie est comblée par une certaine prolifération des tissus environnants qui restitue la qualité disparue et non la qualité opposée. La prestation qui prolonge le greffon provient donc très vraisemblablement de ce dernier.

Du côté opposé au greffon, la structure de la prestation surnuméraire comporte presque constamment du fémur et du tibia. Ceci ne se conçoit bien que si l'on admet qu'elle provient directement des tissus coxaux récepteurs. Quant à la relative rareté d'une prestation trochantérienne, elle n'est pas anormale étant donné que la prestation surnuméraire fusionne fréquemment avec le fémur du régénérat axial jusqu'au 1/4 de sa hauteur. Enfin, dans trois cas, cette face ne comporte que du tarse. A ce sujet, les potentialités morphogénétiques restreintes du greffon ont, dans l'ensemble, pour effet de limiter la croissance du membre chimère. L'inhibition du développement affecte surtout le segment tibial ; il se pourrait que dans ces trois cas elle ait en même temps annihilé l'expression des potentialités fémorales.

Par conséquent, l'ensemble des résultats obtenus s'interprète de façon satisfaisante, si on admet le principe d'une collaboration du greffon et des tissus récepteurs dans l'élaboration des prestations surnuméraires.

D - ASSOCIATIONS DE TISSUS A POTENTIALITES STRUCTURALES DIFFERENTES PROVENANT DE LA PATTE

1 - Séries opératoires (fig. 25)

Pour la mise en évidence d'une hétérogénéité hypodermique dans la patte, nous avons réalisé des associations hétérogènes en implantant dans une face ^{coxale des greffons prélevés sur une face} du fémur ou du tarse (5^e article) (cf tableau XXXIV). Outre les résultats morphologiques de ces séries, nous examinerons ici ceux de l'association d'un secteur de face ventrale du tibia et d'une face coxale dorsale.

Avant toute étude, rappelons que de l'apex coxal à l'onychium tout niveau de la patte est capable de régénérer les parties situées distalement. Ainsi, le fémur redonne un apex fémoral, un tibia et un tarse tétramère ; le

Tableau XII - Composition des prestations surnuméraires issues d'associations hétérogènes entre niveaux différents de la patte ; la coxa sert de territoire récepteur. Les résultats situés à droite du double trait concernent des prestations qui se situent hors du cadre des potentialités qu'expriment habituellement les greffons.
 Fe : fémur ; Ta : tarse ; Ti : tibia ; Tro : trochanter.

Associations	Nombre de cas	Centre morphog.	Formation abortive	articles tarsaux	excroissances + onychium	tigelle	Tigelle + article apical	Ta	Ti ? + Ta	Ti + Ta	Fe + onychium	Fe + Ti + Ta	Tro + Fe + Ti + Ta
1) - Fémur ventral + coxa dorsale	19		3	4		2			8		1	1	
												face int. très courte (Fe)	
2) - Tibia ventral + coxa dorsale	12	1	1					3		1	1	4	1
dont : face de qualité ventrale absente partiellement	7									1	1	4	Fe et Ti 1
3) - Ta (5e) ventral + coxa dorsale	21	2		2	5	1	2			5		3	1 (régénérat double)
dont : face de qualité ventrale absente partiellement	5			2	1					1		1	
4) - Ta (5e) dorsal + coxa ventrale	5		1		2								2

BUS
LIBRE

tibia régénère un apex tibial et un tarse tétramère ; le dernier article tarsal, enfin, restitue un onychium. Cependant, au niveau du fémur, on constate parfois une régénération déficiente comportant un apex fémoral suivi d'un tarse.

2 - Résultats

Composition des prestations surnuméraires (fig. 25). Rappelons que les associations hétérogènes donnent très souvent sinon constamment une morphogenèse surnuméraire (cf tableau XXXIV).

Dans tous les cas, les néoformations s'individualisent à un niveau compris entre l'apex coxal et le $1/3$ proximal du fémur du régénérat axial. Les différents types de prestations ont été récapitulés dans le tableau XLI. Malgré leur diversité, ces prestations ont des points communs :

a) - Dans toutes les associations (y compris les associations témoins) on constate généralement la disparition du greffon. Même après formation d'une branche surnuméraire, la coxa et le trochanter peuvent se reconstituer sur la face opérée.

b) - Les formations surnuméraires sont généralement grêles. Dans la mesure où, par exemple, nous y reconnaissons du tibia ou du tarse, ces segments possèdent rarement le calibre normal ou toutes les carènes (Pl. XXV, fig. c, d). Le tarse, d'autre part, s'effile parfois sans porter d'onychium. Par ailleurs, leur différenciation ne s'est poursuivie au-delà du stade V qu'exceptionnellement. Ces formations ont été le plus souvent rapidement éliminées (passage du stade IV au stade V), sans doute à cause de l'étroitesse de leur base.

L'éventail des formations obtenues est très large (tableau XLI, Pl. XXV) ; il s'étend, au moins pour 3 des 4 séries, du simple mamelon ou de la tigelle jusqu'à une branche comportant fémur, tibia et tarse et parfois du trochanter. Dans un de ces derniers cas, la prestation est même double. Quand le greffon est de nature fémorale, la prestation surnuméraire est déficitaire eu égard aux prestations que chacun des deux éléments de l'association hétérogène, coxa et fémur, peuvent respectivement fournir. Par contre, dans toutes les autres séries, on constate l'apparition, dans plusieurs cas, de segments d'une nature plus proximale que le greffon. Ainsi, pour un greffon tibial il apparaît du fémur à 6 reprises. De même, alors que le greffon provient

du 5e article tarsal, deux prestations consistent en quelques articles tarsaux ; qui plus est, avec ce dernier type de greffon, on enregistre la présence de trochanter dans trois cas, de fémur dans six cas, et de tibia dans onze cas (fig. 25).

Cependant, pour nombre de ces cas, s'impose la même constatation que pour les prestations issues de greffes de scape dans la coxa : la face qui prolonge le greffon ne présente en général que les articles tarsaux et c'est sur la face opposée que se rencontrent les prestations tibiales et fémorales (Pl. XXV, fig. e). Néanmoins, quand les greffons proviennent du tarse, nous avons observé des prestations très bien développées comportant toutes les faces. Par ailleurs, pour trois de ces cas possédant du fémur, fait surprenant, l'orientation dorso-ventrale de la prestation surnuméraire n'est pas inversée comme dans tous les autres cas mais normale (Pl. XXVI, fig. a).

3 - Discussion

Dans les formations surnuméraires, tous les greffons issus du fémur et du tibia (31 cas) se prolongent par une prestation conforme à leurs potentialités ou inférieure à celles-ci alors que la face qui leur est opposée paraît provenir des tissus récepteurs. Dans ces cas, les potentialités structurales du greffon restent, au mieux, ce qu'elles sont en place ; ces résultats cadrent avec notre hypothèse d'une collaboration entre greffon et portegreffe. Par contre, les greffons tarsaux donnent des prestations sans commune mesure avec leurs potentialités. Pour ces derniers cas, deux possibilités peuvent être envisagées.

a) - Les tissus récepteurs, seuls, ont pu donner les prestations surnuméraires. Pour les raisons exposées plus haut (p. 142) dans notre discussion des résultats de greffes de scape, cette hypothèse ne paraît guère vraisemblable pour les cas où la prestation surnuméraire a une orientation inversée par rapport à la normale. Même pour les quelques cas où la prestation a une orientation normale, nous ne voyons pas comment pourrait s'expliquer l'apparition sur une face (par exemple dorsale) de la qualité opposée, (ventrale) comme le fait se produit, puisque ces prestations ont les quatre faces normales.

b) - A la suite de son implantation, le greffon aurait acquis des potentialités morphogénétiques extraordinaires.

Aucune de ces deux solutions ne nous paraît vraiment satisfaisante et des expériences complémentaires seront nécessaires pour résoudre ce problème.

E - DISCUSSION GENERALE - CONCLUSION

Nous examinerons en premier lieu la conception retenue par nos prédécesseurs qui admet une pureté d'origine pour chacune des branches surnuméraires d'une schistomélie ternaire. Ensuite, nous considérerons l'hypothèse d'une collaboration entre greffon et porte-greffe qui a guidé nos recherches.

1 - Pureté d'origine des branches surnuméraires d'une schistomélie ternaire

Le greffon et la souche associés après rotation de 90° ou 180° du greffon édifieraient chacun une branche surnuméraire. Cette hypothèse est en fait dérivée de la théorie de Bruch-Dreifachbildungen (formation triple par fracture) énoncée par PRZIBRAM (1921) pour expliquer les schistomélies rencontrées dans la nature. Cette théorie se fondait sur les résultats obtenus par DELLA-VALLE (1913) chez les Batraciens. Cet auteur a en effet observé la formation d'un régénérat à partir de chacune des surfaces libres résultant d'une section incomplète d'un membre (surfaces libres de la souche et de l'élément situé distalement à la section).

Si la théorie peut convenir pour certains cas (cf p. 148), elle ne semble plus défendable, comme le signalait d'ailleurs BODENSTEIN (1937), dans la mesure où le greffon et le porte-greffe se soudent ou s'affrontent par tout leur pourtour car il n'existe alors plus aucune surface libre.

Pourtant, ce dernier auteur, à la suite d'études expérimentales utilisant chez Vanessa des associations de tissus de pattes à morphologies différentes, conclut néanmoins, d'après la morphologie et la pilosité des différentes branches, que l'une provient du greffon et l'autre de la souche réceptrice. BOHN (1965 b), en utilisant le même principe expérimental, prend comme critère d'étude la taille du 1er article tarsal de chaque formation surnuméraire. Dans certaines conditions, il constate que cet article d'une branche est assez fréquemment plus long que celui de l'autre branche. Bien que ne s'étant livré à aucune analyse statistique, il en déduit qu'une branche doit provenir du greffon et l'autre de la souche. Comme il ne précise pas si les mesures ont

été faites sur des tarsi complètement développés ou non, nous remarquerons que chez Carausius, la taille d'un régénérat ne devient caractéristique que progressivement ; en particulier, les différences initiales entre articles nouvellement formés peuvent être modifiées au bout de quelques mues. Outre la réserve relative aux travaux de BOHN, une objection s'oppose selon nous à une pureté d'origine de chaque branche. Comme on peut le constater, le greffon se soude simplement à la souche réceptrice par certaines faces. Les cellules engagées à ces endroits dans le raccord ne peuvent, de ce fait, participer à la régénération. Par conséquent, lors de la genèse du centre morphogénétique, la qualité de ces cellules serait absente. Or BOHN (1965 b) a lui-même montré que des associations de mêmes qualités (donc déficientes en certaines autres qualités), par exemple "une moitié (tibiale) ventrale associée à une autre moitié (tibiale) ventrale, sont incapables d'assurer une morphogenèse complète". Dans sa conclusion, il généralise en disant : "Pour l'édification d'un régénérat, une section transversale complète, possédant les quatre qualités (ventrale, dorsale, antérieure et postérieure) est indispensable.

Pour expliquer la genèse des branches surnuméraires complètes à partir d'un secteur de la périphérie de la patte, il lui faudrait admettre que les cellules participant à la morphogenèse acquièrent les qualités de toute la périphérie de la patte et en particulier la qualité opposée à celle qu'elles possèdent initialement. Ceci impliquerait une grande labilité de différenciation. Or, ^{il} à lui-même établi que les qualités des différentes faces de la patte et de l'antenne sont relativement stables ainsi qu'en témoignent les détorsions observées après rotation de 90° ou de 180° d'un moignon sur une souche réceptrice. Cette stabilité de la différenciation, dans les conditions normales, est une notion importante qui concorde avec les résultats des réassociations cellulaires obtenues après dissociations de disques imaginaires de *Drosophila* (NOTHIGER, 1964 ; GARCIA-BELLIDO, 1966-1967). En ce qui concerne la nécessité de la présence des quatre qualités pour la réalisation d'un régénérat morphologiquement normal, nous ne pouvons d'ailleurs qu'aborder dans le sens de BOHN. Ainsi, une face trochantérienne entrant isolément en morphogenèse ne donne naissance qu'à une prestation incomplète ayant essentiellement sa propre qualité. Quand il s'agit d'une face ventrale qui entraîne partiellement les

faces contiguës, antérieure et postérieure, la prestation est quand même incomplète et en particulier déficiente distalement (cf Ière partie, p. 37). Enfin, l'embryologie nous offre chez Carausius des expériences naturelles sous forme de monstres doubles en Y. Certains d'entre eux présentent parfois une 3ème série de pattes dans l'axe de leur face ventrale. De ces appendices, la qualité dorsale est absente et ils sont toujours déficients distalement : ils se terminent en général par un fémur ou un tibia effilé (Pl. XXVII, fig. h et fig. 32, g). Enfin, BOHN (1965, II) étaye son argumentation en se fondant sur certains cas de régénérats surnuméraires qu'il dénomme "Interponent Regenerat". D'après son illustration (p. 470, fig. 15 a), une branche provient très vraisemblablement du greffon qui aurait régénéré en direction proximale et l'autre est sans doute issue de la souche par une régénération en direction distale. Pour la branche élaborée par le greffon, la polarité proximo-distale est inverse de la normale. Cependant, comme il l'indique lui-même, dans ce cas, les deux régénérats résultent probablement chacun d'un processus de régénération indépendant de l'autre dans sa phase initiale.

Ces quelques cas pourraient s'expliquer d'après la théorie de PRZIBRAM, mais la situation qui leur donne naissance est à notre avis nettement différente de celle de la majorité des cas où une prestation surnuméraire se forme sur un secteur variable mais donné de la périphérie de la zone de raccord.

2 - Hypothèse personnelle d'une collaboration du greffon et du porte-greffe

Cette conception permet d'interpréter de façon satisfaisante la majorité des résultats.

En premier lieu, il y a toujours identité de qualité entre le greffon et la face de la prestation surnuméraire qui le prolonge, de même qu'entre les tissus récepteurs et la face opposée au greffon. La relation de symétrie existant entre les branches surnuméraires et axiale qui préoccupait tant nos prédécesseurs s'explique alors simplement, bien plus simplement qu'en faisant appel comme HARRISSON (1921) à d'hypothétiques corrélations entre les bourgeons morphogénétiques à l'origine d'une schistomélie.

En 2ème lieu, quand la nature du greffon diffère de celle des tissus récepteurs, nous observons le plus souvent l'apparition de prestations chimères qui confirment tout à fait notre hypothèse. A ce sujet, les conclusions de BODENSTEIN rapportées au début de cette discussion nous surprennent beaucoup. Reconnaissons par ailleurs que certaines prestations obtenues à partir de greffons tarsaux ne s'intègrent pas simplement dans nos résultats. D'ailleurs, ils ne s'expliquent pas plus facilement si on veut les faire dériver uniquement du greffon ou uniquement de la souche.

3 - Conclusion

En définitive, nous concluons en disant que le processus morphogénétique surnuméraire, déclenché par le contact de différenciations opposées, nécessite la collaboration des différenciations du greffon et du porte-greffe pour mettre en place une prestation de structure normale et complète.

IV - INFLUENCE DES APTITUDES REGENERATRICES SUR LE DEVELOPPEMENT D'UN CENTRE MORPHOGENETIQUE

Nous tiendrons compte, ici, des résultats de l'étude des parts respectives du greffon et du porte-greffe dans la formation d'un centre morphogénétique en considérant plus particulièrement le degré de développement des prestations surnuméraires. Auparavant, examinons les résultats complémentaires provenant de trois types d'associations hétérogènes :

- A - greffe d'hypoderme coxal ventral en position coxale dorsale,
- B - associations de deux niveaux coxaux dont normalement un seul régénère,
- C - association d'un greffon à potentialités morphogénétiques importantes (coxo-trochantérien) et d'un contexte à potentialités plus faibles (fémur).

A - GREFFE D'HYPODERME COXAL VENTRAL EN POSITION COXALE DORSALE

Cette expérience, envisagée dans le cadre de la localisation de la différenciation hétérogène (Ch. VII, p.120-C) consiste en l'implantation de greffons hypodermiques de faible hauteur à cheval sur la membrane articulaire

coxo-trochantérienne et l'apex coxal (fig. 25 a, b).

1 - Résultats

L'association donne lieu dans tous les cas (15) à une morphogénèse surnuméraire simple (10 cas) ou double (5 cas). Les prestations surnuméraires se localisent dans l'axe de la face dorsale ; quand il y en a deux, l'une d'elles s'insère plus proximale que l'autre. Nous examinerons d'abord le cas d'une branche simple et celui de la branche distale d'une prestation surnuméraire double, puis le cas de la branche proximale.

a) Branche simple ou branche distale (15 cas)

Elle s'individualise à l'apex coxal tout en se séparant généralement du régénérat axial dès la base fémorale ; sauf dans un cas où il s'agit d'un simple nodule, elle possède tous les articles distaux par rapport au niveau d'individualisation. L'orientation dorso-ventrale est toujours inverse de la normale.

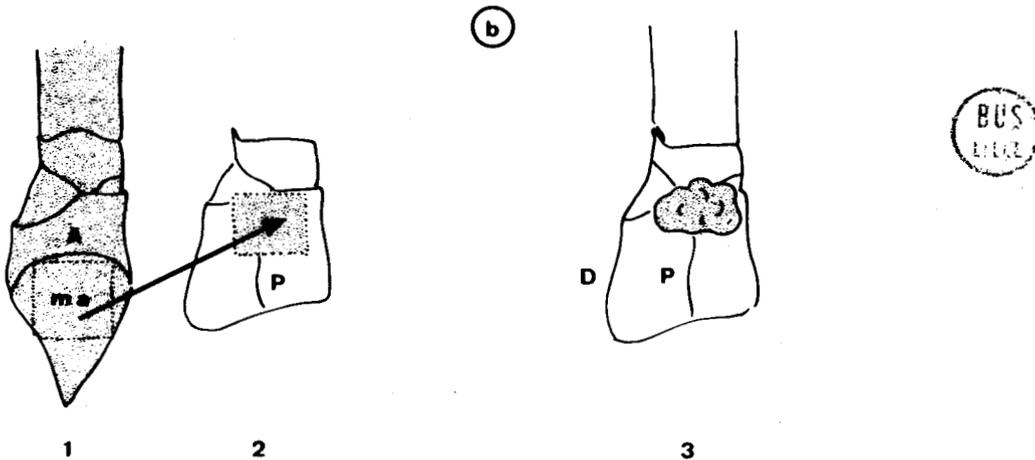
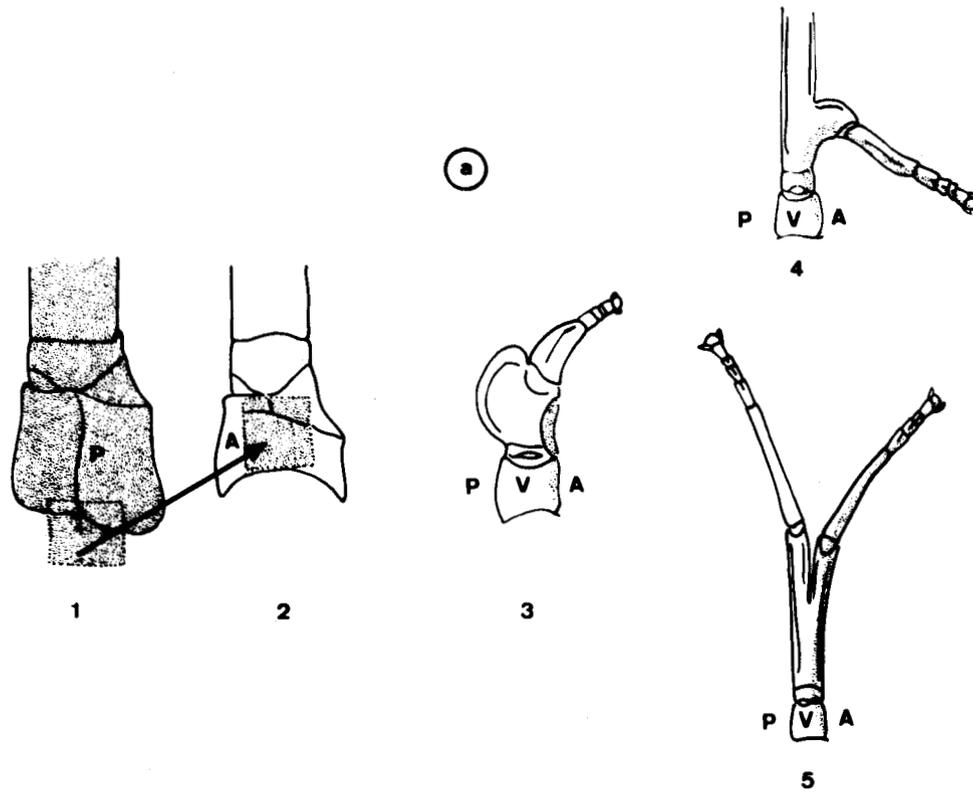
b) Branche proximale (5 cas)

Elle s'individualise toujours à l'apex coxal. Dans un cas, cette branche fusionne avec la branche distale jusqu'à la base du tarse et n'a de libres que quelques articles tarsaux terminés par un onychium. Dans les quatre autres cas, elle est libre dès l'apex coxal. Il s'agit alors, soit d'une masse globuleuse (un cas) dont l'évolution ultérieure n'a pu être suivie, soit (3 cas) d'une prestation importante ayant un trochanter et un fémur nets ; le tibia, bien différencié dans deux cas, est globuleux dans le 3ème. L'évolution n'ayant pas pu être étudiée au delà du stade IV, ce 2ème régénérat surnuméraire n'a toujours montré qu'une ébauche tarsale (Pl. XXV, fig. a). Dans les cinq cas, l'orientation dorso-ventrale est normale.

D'après le niveau où elles s'insèrent, ces branches proximales ne peuvent naître, selon nous, qu'à partir du contact proximal entre le greffon et la coxa réceptrice.

2 - Discussion

Le contact proximal associe un niveau ventral provenant de la mi-hauteur coxale et un niveau dorsal récepteur assez distal. Dans 1/3 des cas



BUS
1942

Figure 29 - a : Association hétérogène d'un niveau coxal proximal qui normalement ne régénère pas et d'un niveau qui normalement régénère.
 1 : greffon issu de la face postérieure (P.) - 2 : greffon en place dans la face coxale antérieure (A.) - 3 : résultat à la 1ère exam post-opératoire - 4, 5 : 2 types de résultats ultérieurs : déficience (4) ou non (5) du régénérat surnuméraire sur la face prolongeant le greffon.
 b - Greffe d'hypoderme de membrane articularie coxo-sternale antérieure dans une face coxale postérieure (1 et 2) - 3 : résultat : le greffon donne un nodule de membrane articularie.

il donne lieu à une morphogenèse surnuméraire (5 cas/15). Or, LECAMP (1940) a montré qu'une section de la coxa à mi-hauteur n'est que rarement suivie de régénération, ce que nous avons d'ailleurs pu vérifier. Il semble néanmoins qu'un niveau coxal moyen puisse éventuellement participer à une morphogenèse presque normale à condition d'être associé à un autre niveau plus apte à régénérer. En fonction de ce résultat, nous avons voulu préciser les raisons de l'inaptitude à régénérer qui caractérise la moitié proximale de la coxa. Nous nous sommes en particulier demandé si cette inaptitude relève d'une insuffisance d'hétérogénéité ou d'un manque de compétences régénératrices. Pour essayer d'en décider nous avons associé de façon hétérogène, dans le plan antéro-postérieur, un niveau très proximal de la coxa qui normalement ne régénère jamais avec un niveau à potentialités morphogénétiques élevées, c'est-à-dire, soit l'apex coxal, soit l'apex trochantérien.

B - ASSOCIATIONS DE DEUX NIVEAUX COXAUX DONT NORMALEMENT UN SEUL REGENERE

Les associations hétérogènes réalisées dans le plan antéro-postérieur sont ou non précédées d'un retournement proximo-distal du greffon.

1 - Pas de retournement proximo-distal du greffon

a) Opération (fig. 29 a).

Dans la plupart des cas, les opérations ont porté sur des pattes méso- et métathoraciques. Le greffon est prélevé à la base d'une face postérieure de telle sorte que son front de section distal se situe entre le niveau où la coxa s'articule au corps et sa mi-hauteur. Après transplantation de façon hétéropleurale dans une face antérieure, ce front de section vient affronter le niveau proximal du trochanter. Nous réalisons par conséquent l'association d'un niveau coxal compris entre la base et la mi-hauteur de la coxa (greffon) avec un niveau coxal tout à fait apical ou un niveau trochantérien proximal (récepteur).

b) Résultats

23 des 26 cas montrent, outre le régénérat axial, un centre morphogénétique ou un régénérat surnuméraire.

Outre trois cas de morphogenèse abortive, on constate l'existence de quelques cas où l'apex tarsal du régénérat surnuméraire se termine sans porter d'onychium. De plus, il y a généralement une certaine déficience de développement de la face fémorale correspondant au greffon.

2 - Retournement proximo-distal du greffon

a) Séries opératoires

Les principe et séries opératoires ont été exposés dans ce chapitre à propos des corrélations entre la polarité proximo-distale et la genèse d'un centre surnuméraire (p. 131 B). Nous avons alors mentionné la présence possible, pour un même greffon, de deux centres morphogénétiques situés respectivement aux niveaux de contact proximal et distal entre greffon et porte-greffe. Le centre proximal correspond à l'association d'un apex coxal ou trochantérien avec une base coxale. Le distal naît du contact entre une base coxale et, soit un apex coxal, soit une base trochantérienne. Dans chacune des six séries réalisées, le greffon se trouve constamment refoulé en direction distale, ce qui a pour inconvénient d'atténuer, au niveau du centre proximal, la différence de niveau proximo-distal recherchée entre greffon et porte-greffe. Pour limiter le phénomène au maximum, l'association correspondant à ce centre proximal a été réalisée le plus proximale possible dans la coxa réceptrice. Etant donné que la face donneuse, antérieure, est nettement moins haute que la postérieure (cf Pl. I, fig. h, i), dans le cas où le greffon est uniquement de nature coxale, le centre distal se situe alors initialement environ aux $3/4$ distaux de la coxa et non à la base du trochanter.

b) Résultats (cf. tableau XXXV)

- centre proximal

Sa position la plus proximale se situe un peu en dessous de la mi-hauteur coxale (Pl. XXI, fig. d) ; le plus souvent, il s'observe vers les $3/4$ distaux de la coxa. Dans 59 cas sur 66, il se manifeste par une formation, soit abortive (35), soit bien développée (29). Dans quatre cas considérés comme semi-abortifs, la prestation, initialement bien développée et segmentée mais grêle, se sclérose et n'est pas remplacée ultérieurement.

Relativement variées d'aspect et de composition, les prestations abortives ont en commun un développement très faible. Au plus, elles consistent en formations plus ou moins cylindriques, portant souvent des traces de segmentation, mais très grêles ; leur hauteur atteint rarement celle de la coxa. Dans d'autres cas, il se constitue entre la base coxale réceptrice et le greffon une plage articulaire qui entoure un nodule où une lunule trochantérienne sensorielle, de qualité ventrale, peut être reconnue. Mis à part un cas où se forme un onychium, les autres sont ininterprétables morphologiquement et consistent, soit en un centre précocement éliminé, soit en une excroissance boursouflée sclérotisée.

Peu nombreuses, les branches bien différenciées (29 cas sur 52) sont aussi parfois incomplètes distalement (6 cas sur 29). La déficience se manifeste à partir de niveaux variés du tarse, du tibia ou même du fémur. En outre, même pour des branches complètes, on constate transitoirement une certaine déficience sur la face fémorale prolongeant la base coxale réceptrice.

- Centre distal

Moins fréquent que le proximal (30 cas sur 66), il assure plus souvent que ce dernier une morphogenèse importante (22 cas/30). En général, la prestation observée ne présente pas de déficience distale mais montre transitoirement, dans quelques cas, une face fémorale courte dans le prolongement du greffon.

3 - Discussion

Des associations comportant un niveau coxal proximal peuvent donner naissance à des prestations surnuméraires. Nous en déduisons que le degré d'hétérogénéité de ces associations est donc suffisant ; par conséquent, le degré de différenciation de la qualité d'une face au niveau coxal proximal semble tout à fait comparable à celui qu'on rencontre le long du reste de la patte.

En ce qui concerne l'aptitude à régénérer de la base coxale, considérons successivement le centre proximal puis le centre distal.

- Centre proximal

Un contexte, qui normalement ne régénère pas, reçoit un greffon à fortes potentialités régénératrices. La morphologie, le plus souvent est abortive. Nous y voyons là une preuve indirecte de la nécessité d'une collaboration du greffon et du porte-greffe dans la morphogenèse surnuméraire puisque le greffon est tout à fait capable de participer à la création d'un centre morphogénétique lorsqu'il est placé au contact des niveaux à potentialités régénératrices. Dans 14 cas cependant, une branche surnuméraire complète se forme et s'insère en général à la moitié ou aux $2/3$ distaux de la coxa. Nous pouvons alors penser qu'un niveau relativement moyen de la coxa a pu, associé à un niveau distal, participer à la morphologie surnuméraire.

- Centre distal

Cette fois, c'est un contexte à fortes potentialités morphogénétiques qui reçoit un greffon qui normalement ne régénère pas. Les centres morphogénétiques sont moins nombreux qu'au niveau proximal (30 contre 59) mais plus efficaces (22 branches bien développées contre 14).

A propos de la relative rareté de ces centres distaux, remarquons deux faits. En premier lieu, par suite d'une implantation très proximale d'un greffon coxal (36 cas), le centre distal se situe aux $3/4$ distaux de la coxa, niveau moins apte à régénérer que la base trochantérienne. Seuls 6 centres se manifestent alors. Par contre, lorsque le contact s'établit initialement à la base du trochanter (cas des greffons coxo-trochantériens), sur 24 associations, 18 donnent un centre morphogénétique. En 2ème lieu, il est encore possible qu'outre la coxa nous ayons parfois conservé une frange de membrane articulaire coxo-pleurale dont nous avons montré qu'elle est incapable de participer à une morphogenèse. Par conséquent, la morphogenèse surnuméraire est proportionnellement plus fréquente au niveau du centre distal qu'au niveau du centre proximal. De plus, il semble bien que le greffon ait participé aux morphogenèses qu'on y enregistre comme semble l'indiquer une certaine déficience fémorale sur la face qui le prolonge.

Finalement, les potentialités morphogénétiques seraient faibles dans la base coxale, mais pourraient être révélées plus facilement par un contexte récepteur que par un greffon à fortes potentialités morphogénétiques.

C - ASSOCIATION D'UN GREFFON A POTENTIALITES MORPHOGENETIQUES IMPORTANTES ET D'UN CONTEXTE A POTENTIALITES PLUS FAIBLES

Avant d'exposer le résultat de ce type d'association qui consiste en l'implantation d'un greffon coxo-trochantérien dorsal dans le 1/3 distal d'une face fémorale ventrale, nous considérerons, en préliminaire, celui d'associations hétérogènes entre éléments uniquement fémoraux. Cette dernière expérience est destinée simplement à vérifier l'efficacité de l'hétérogénéité à partir d'éléments uniquement fémoraux et à définir dans ce cas la composition de la prestation surnuméraire.

1 - Association hétérogène de deux éléments fémoraux

a) Opérations

Elles sont de deux types :

- Un secteur fémoral rectangulaire est prélevé sur une face antérieure et greffé (homogreffe hétéropleurale) dans une fenêtre pratiquée dans une face fémorale postérieure d'une patte entière (9 cas).

- Opération témoin : homogreffe homopleurale d'un secteur fémoral postérieur dans une face fémorale postérieure de patte entière (10 cas).

b) Résultats

Seules les associations hétérogènes déterminent une morphogénèse surnuméraire, mais dans seulement 2 des 9 cas. La branche surnuméraire, dont l'orientation dorso-ventrale est normale, est très courte ; elle comporte un court segment tibial et un tarse hypotypique, de 1 ou 2 articles, terminé par un onychium. Si les prestations surnuméraires sont rares, nous ferons remarquer que le processus se déroule sur une patte entière et fonctionnelle et à partir de la seule hétérogénéité antéro-postérieure. La rareté n'est donc pas anormale, car dans des conditions analogues, au niveau coxal, les morphogénèses surnuméraires sont également assez peu fréquentes (cf tableau XXXII).

2 - Implantation d'un greffon coxo-trochantérien dans une face fémorale

a) Opérations

Comme dans le cas précédent, deux types d'associations,

Tableau XLII - Résultats d'homogreffes de face coxo-trochantérienne en position fémorale postérieure.
 Fe : fémur ; Ony. : onychius ; Ta : article tarsal ; Ti : tibia.

Séries opératoires	Prestations surnuméraires					Composition				
	Nombre de cas	Abortives	bien développées			1 article + ony.	Tibia	tibia	Fe, Ti,	Fe, Ti,
							1 Ta. ony.	2 à 4 Ta. ony.	1 Ta. ony.	2 à 4 Ta. ony.
1) - Greffe homopleurale de face postérieure en position postérieure (témoin)	10	0	0							
2) - Greffe hétéropleurale de face antérieure en position postérieure	18	1	17	- face située postérieurement (vers greffon)	1	4	9	2	1	
				- face située antérieurement (vers tissus récepteurs)	1	6	10	0	0	

WUS
LILLE

hétérogène et témoin, sont effectuées:

- Implantation d'une face coxo-trochantérienne antérieure dans une face fémorale postérieure (homogreffe hétéropleurale);

- Témoin : implantation d'une face coxo-trochantérienne postérieure dans une face fémorale postérieure (homogreffe homopleurale).

b) Résultats (tableau XLII)

- Implantations témoins (10 cas) : Elles ne provoquent aucune morphogenèse surnuméraire. Dans tous les cas, la partie coxale persiste, identifiable grâce à sa pigmentation et à sa différenciation cuticulaire, mais sa croissance est assez faible. Le fragment de trochanter, par contre, disparaît rapidement. Dans quelques cas, la perte de ses caractéristiques morphologiques et pigmentaires le réduit à une plage blanchâtre d'aspect peu différencié. Celle-ci évolue dans deux cas en une petite éminence qui finit par disparaître. Dans les autres cas, la disparition trochantérienne s'effectue sans que nous ayons décelé de stade dédifférencié intermédiaire.

- Associations hétérogènes

Dans 17 cas sur 18, il se développe une prestation surnuméraire intéressante à la fois par sa composition et le manque de symétrie corrélatif. Les segments surnuméraires, très courts et souvent atypiques, ont pu être déterminés grâce aux critères suivants :

- fémur : existence d'une carène ou d'une articulation de type fémoro-tibial ;
- tibia : présence, proximale d'une articulation fémoro-tibiale, et distale d'un tarse ;
- tarse : succession de plusieurs articles portant ventralement des euplantules ; dans les 17 cas, le dernier article est un onychium.

Le trochanter et la coxa greffés disparaissent complètement et les segments proximaux par rapport au tarse sont rarement plus longs que ses propres articles. La prestation surnuméraire fait saillie et son raccord avec le fémur récepteur s'accompagne assez souvent de la différenciation dans ce dernier d'un véritable apex (Pl. XXVI, fig. b). En effet, dans 12 cas, à la

base de la prestation, la carène fémorale postéro-ventrale disparaît ; il s'y substitue une plage articulaire fémoro-tibiale. De plus, de part et d'autre de celle-ci, proximatement et distalement, la face postérieure réceptrice se redresse vers la prestation surnuméraire à laquelle elle s'articule. Cette différenciation nécessite pour la partie fémorale réceptrice située distalement une inversion de la polarité proximo-distale. Dans ces 12 cas, la prestation saillante comporte uniquement du tibia et du tarse. Dans les cinq autres cas, la carène ne s'estompe pas mais la base de la branche surnuméraire est néanmoins cernée par une plage articulaire provenant sans doute de l'hypoderme fémoral récepteur (Pl. XXVI, fig. b).

Considérons maintenant les faces de la prestation situées respectivement en position postérieure et antérieure. La face située postérieurement, c'est-à-dire du côté du greffon dont elle provient vraisemblablement présente, des articulations assez nettes. On peut y reconnaître régulièrement du tarse, du tibia et, en outre, dans trois cas, un petit secteur fémoral (Pl. XXVI, fig. b). La face située antérieurement, issue du fémur récepteur, ne présente par contre que du tibia et du tarse ; dans ce dernier, les articles sont parfois soudés entre eux et, transitoirement, la griffe onychiale est absente.

3 - Discussion

Nous envisagerons d'abord la naissance des morphogénèses surnuméraires et l'évolution des greffons. Ensuite, nous discuterons de la composition des branches surnuméraires.

a) Naissance des morphogénèses surnuméraires ; évolution des greffons

Dans le cas où le greffon comporte du trochanter, les morphogénèses surnuméraires sont très fréquentes. En l'absence de régénération axiale, le greffon trochantérien, grâce à ses fortes potentialités morphogénétiques, facilite vraisemblablement la naissance de la morphogénèse. Soulignons cependant que celle-ci n'a lieu qu'à partir d'associations hétérogènes. D'autre part, la coxa greffée réussit à persister en l'absence de régénération, mais est éliminée en cas de morphogénèse. Quant au trochanter, il disparaît, même en l'absence de morphogénèse.

b) Composition des branches surnuméraires

A l'apparition de la prestation surnuméraire, les différences entre la face prolongeant le greffon et celle qui prolonge le fémur récepteur sont importantes, mais s'amenuisent en cours de croissance. Ceci est dû au fait que la prestation du greffon ne diffère guère de celle des tissus récepteurs : elle ne comporte que rarement du fémur, sous forme d'ailleurs d'un court fragment. Or, ces greffons ont pour potentialités normales celles d'élaborer du trochanter et du fémur. Il est par conséquent indéniable que le contexte récepteur limite en quelque sorte les potentialités du greffon au même niveau que les siennes. Bien qu'il y ait collaboration du greffon et du contexte, l'importance du rôle joué par ce dernier se trouve soulignée car la prestation est ici moins développée que celle qu'on obtient en greffant un secteur fémoral dans un contexte coxal. Les résultats constatés ici s'apparentent étroitement à ceux obtenus en greffant un trochanter complet à l'extrémité, soit d'un fémur sectionné distalement, soit d'un tibia sectionné proximement.

Remarquons d'autre part, que dans les résultats d'associations de scape ou de tibia et de coxa exposés plus haut (p¹³⁷~~143~~), le greffon (scape ou tibia) limite le développement des segments fémoral et tibial issus du contexte récepteur, mais n'en empêche pas la formation. Par contre, ici, un greffon coxo-trochantérien, à fortes potentialités morphogénétiques associé, à un contexte à potentialités pourtant supérieures à celles du scape, est bien plus limité dans sa prestation puisqu'il ne donne que très rarement du fémur.

V - CONCLUSION

Dans une association, les tissus du greffon et du porte-greffe situés de part et d'autre de la zone de contact constitue en commun un centre morphogénétique. Ils perdent alors partiellement leur différenciation. En particulier, leur polarité proximo-distale disparaît et une nouvelle polarité qui, peut être tout à fait contraire à la précédente, s'installe dans le champ morphogénétique. Cependant, ces tissus conservent leur qualité transversale initiale (par exemple dorsale) et la transmettent à la partie du régénérat qui les prolonge. De ce fait, la réalisation d'une prestation complète nécessite sans doute les quatre

qualités transversales. Dans le cas où le centre morphogénétique naît d'un greffon et d'un porte-greffe à potentialités morphogénétiques différentes, le contexte, plus que le greffon, semble conditionner le développement de la prestation.

CHAPITRE IX

GRADIENTS TRANSVERSAUX ET HETEROGENEITE

I - INTRODUCTION

Nous avons jusqu'à présent considéré des cas relativement simples où deux faces opposées se trouvent associées, ce qui nous a permis de conclure à l'existence entre elles d'une hétérogénéité importante. Ceci étant, comment, dans le plan hypodermique, peut donc s'effectuer le passage d'une qualité à la qualité opposée ? Au niveau de la coxa ou du trochanter, il n'y a apparemment aucune discontinuité jouant le rôle de cloison ou de barrière entre faces voisines. En ce qui concerne la qualité de leur différenciation, bien qu'on puisse concevoir d'une face à l'autre des variations qualitatives brusques, il est plus satisfaisant d'imaginer un passage progressif d'une qualité par exemple ventrale, aux qualités adjacentes, antérieure et postérieure.

D'autre part, les centres morphogénétiques surnuméraires sont souvent moins larges que les faces coxales où ils apparaissent, en particulier dans le plan antéro-postérieur. Or, les appendices qui en proviennent présentent néanmoins presque constamment quatre faces normales. Ainsi, un centre apparu sur la face coxale antérieure et ne s'étendant pas jusqu'aux axes des faces ventrale et dorsale donne cependant naissance à des faces typiquement ventrale et dorsale. Il nous semble que le fait ne puisse s'expliquer simplement qu'en admettant l'existence de ces deux dernières qualités dans la face antérieure réceptrice ou dans la face postérieure implantée. Nous avons donc entrepris d'éprouver cette hypothèse. En premier lieu nous mettrons en évidence au niveau d'une face la présence des qualités de deux faces contiguës.

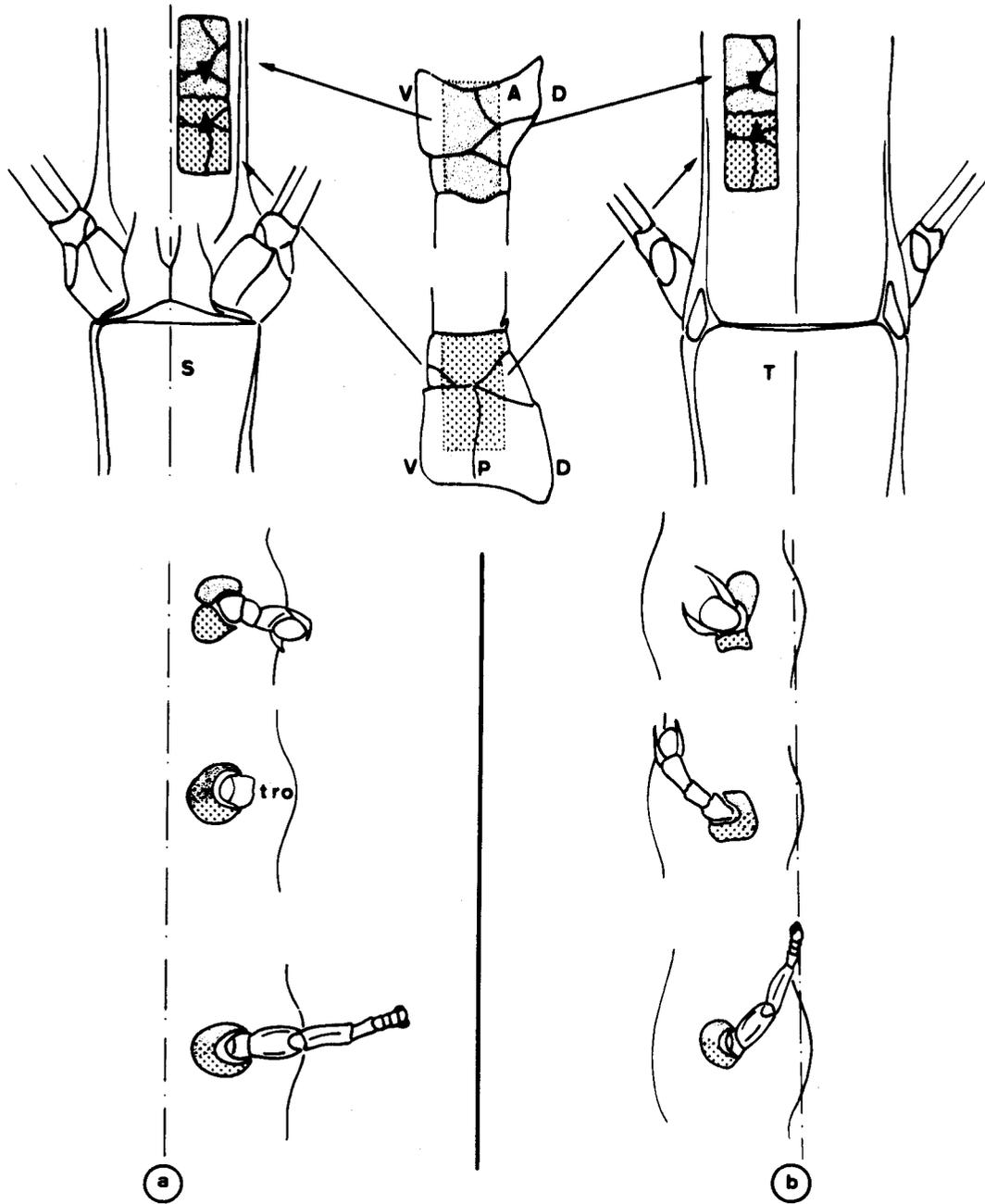


Figure 30 - Association de faces coxo-trochantériennes antérieure (A) et postérieure (P) dans du sternite (S) en a et dans du tergite T en b. Dans chaque cas, 3 résultats caractéristiques ont été représentés. Ils consistent en une formation de tarse ou de trochanter (tro), ou encore d'une patte (dernière rangée).

Ensuite, nous examinerons les résultats des greffes d'une face coxale à la place d'une face coxale contiguë.

II - MISE EN EVIDENCE, AU NIVEAU D'UNE FACE, DES QUALITES DES FACES CONTIGUES

Nous considèrerons d'une part, l'évolution d'un centre morphogénétique isolé résultant de l'association de faces antérieure et postérieure, et d'autre part, l'évolution d'une association hétérogène entre les mêmes faces dans le cas où greffon et porte-greffe ont des polarités dorso-ventrales contraires.

A - EVOLUTION D'UN CENTRE MORPHOGENETIQUE ISOLE

1 - Principe et séries opératoires

Deux faces coxo-trochantériennes opposées, antérieure et postérieure, provenant d'une même patte, s'affrontant par leurs extrémités distales, sont placées dans une fenêtre rectangulaire, à grand axe antéro-postérieur, découpée dans le sternite (1ère série) ou le tergite (2ème série) d'un individu récepteur (fig. 30). Le donneur étant au stade II ou III, le récepteur, d'un stade plus âgé, est au stade III ou IV.

Les greffons, issus de pattes méso- et métathoraciques, sont implantés dans le même segment du côté dont ils proviennent (greffes homopleurales). En greffe également homopleurale, les greffons prothoraciques sont associés dans la partie antérieure du mésothorax.

2 - Résultats

Nous examinerons successivement le comportement des greffons, puis les processus morphogénétiques.

a) Comportement des greffons

Les deux faces sont acceptées de façons très différentes par le contexte récepteur, ^{suyvant} qu'il s'agisse du sternite ou du tergite.

La partie coxale du greffon antérieur, identifiable grâce à sa pigmentation, conserve le plus souvent une position étalée, ne faisant guère saillie. Bien que sa croissance soit très faible, en fin d'expérience, il

Tableau XLIII - Résultats d'associations hétérogènes de greffons coxo-trochantériens antérieur et postérieur dans le sternite ou le tergite.
 Fe : fémur ; ony. : onychium ; Ta : article tarsal ; Tro : trochanter.

Lieu d'implantation	Nombre de cas	Aucune morphogénèse	Nombre de cas	Abortive	Identi- fiable	Morphogénèse								
						Composition								
						Tro	Tro + Fe	1 griffe + 1 arollium	1 ony.	quelques Ta + ony.	Tro + ony.	Tro + 2 Ta - ony.	Patte	
1) - Sternite	21	3	18	5	13	2	1	2	1	3				4
						3		6						
2) - Tergite	32	3	29	17	12			2	4	2		1	2	1
								8						
Totaux	53	6	47	22	25	3		14				1	2	5

persiste régulièrement sur les animaux adultes une plage coxale antérieure. Par contre, la partie coxale du greffon postérieur est fréquemment refoulée. Elle fait alors saillie, se redressant souvent jusqu'à prendre une position perpendiculaire à la surface réceptrice. Au cours du développement, sa taille diminue plutôt qu'elle ne s'accroît et, dans certains cas, le greffon disparaît.

D'autre part, la présence des greffons détermine souvent, à leur niveau, un élargissement notable de la moitié du sternite ou du tergite réceptrice. Ceci se traduit dans le tergite par un refoulement de la carène axiale ainsi que du bord latéral (Pl. XXVI, fig. e, f), tandis que dans le sternite, seul le bord latéral est déformé.

b) Morphogénèses

Nous étudierons successivement la formation des centres morphogénétiques, les rapports entre greffons et la composition des prestations.

- Formation d'un centre morphogénétique (tableau XLIII)

Dans de nombreux cas ce processus a lieu dans la zone d'affrontement des greffons. Dès la lère mue post-opératoire, les zones trochantériennes, plus ou moins soudées l'une à l'autre, ont perdu leurs caractéristiques morphologiques et pigmentaires et chacune l'aspect d'une plage blanchâtre.

- Rapports entre greffons

Initialement séparées, les parties coxales marquent une nette affinité l'une pour l'autre. Leurs côtés ventraux (10 cas) ou dorsaux (1 cas) ou encore les deux (11 cas) se rejoignent. Ainsi, à partir des limites les plus ventrales des deux faces coxales antérieure et postérieure, il se reconstitue finalement une face coxale ventrale (Pl. XXVI, fig. c, d). Si ce processus s'effectue des deux côtés, il en résulte la formation d'une coxa complète de faible taille qui ne s'articule cependant pas avec les tissus récepteurs.

- Composition des prestations (tableau XLIII)

De nombreux centres morphogénétiques avortent et ne donnent que de petites masses indifférenciées, tigelles, mamelons, disparaissant

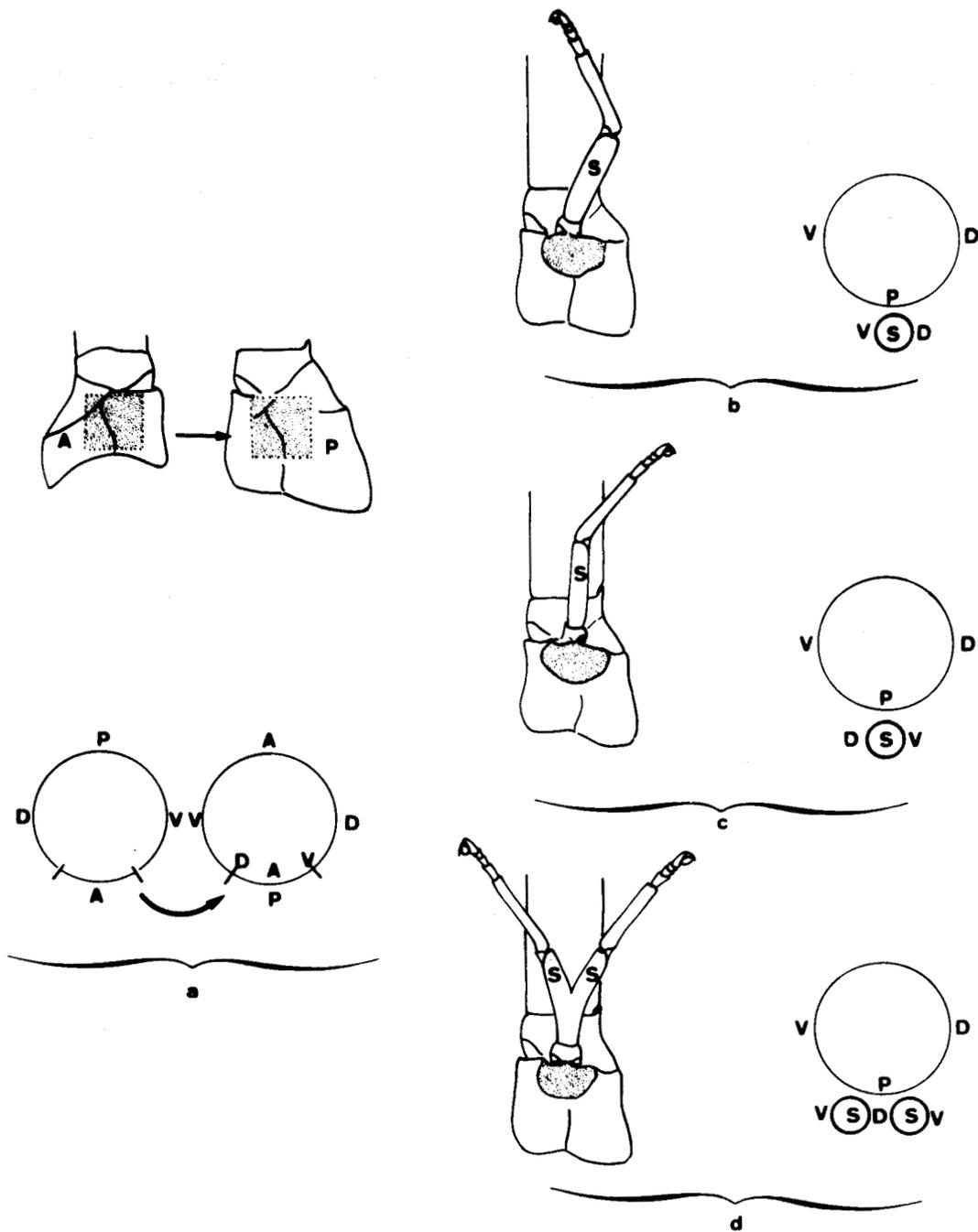
rapidement ou fournissant des nodules sans morphologie caractéristique. Ce n'est que dans environ la moitié des cas (25/53) qu'une formation interprétable apparaît. De faible taille, elle comporte (fig. 30) :

- soit uniquement de la prestation proximale : trochanter ou trochanter et minuscule plage fémorale;
- soit uniquement de la prestation distale : onychium complet ou partiel (Pl. XXVI, fig. f) ou 1 à 3 articles tarsaux accompagnés par un onychium ;
- soit enfin des articles proximaux et distaux. L'agencement entre eux peut être anormal : un article tarsal succède à une zone trochantérienne, ou normal : tous les segments, du trochanter à l'onychium, sont présents (5 cas) (Pl. XXVI, fig. c, d). Dans l'ensemble, les prestations uniquement distales sont les plus fréquentes (14/25). Dans 4 cas, elles sont incomplètes ; il leur manque une griffe en regard du greffon postérieur, ce qui pourrait être dû à l'élimination précoce plus ou moins complète de ce greffon.

3 - Discussion

Une association hétérogène placée dans le sternite ou le tergite peut y déterminer une morphogénèse, plus ou moins normale et généralement peu importante. D'après les différentes prestations, il semble qu'à partir du centre morphogénétique la différenciation du régénérat puisse s'effectuer proximo-distalement ou, plus fréquemment, disto-proximement.

En outre, et c'est le fait important pour le problème qui nous préoccupe ici, à partir des faces antérieure et postérieure, une patte complète, à quatre faces normales, peut se former. Les greffons coxo-trochantériens qui ne comportent de zone ni typiquement ventrale ni typiquement dorsale sont donc capables de fournir les qualités ventrale et dorsale typiques. Admettons que, dans un plan transversal, une régénération ^{d'une} qualité puisse se dérouler de façon analogue à une régénération en direction proximo-distale. Nos observations pourraient s'interpréter en considérant que les qualités ventrale et dorsale typiques ont été régénérées, soit à partir de secteurs de mêmes qualités greffés avec les faces antérieure et postérieure, soit à partir des mêmes qualités existant dans les faces antérieure et postérieure. Pour essayer de résoudre cette alternative nous avons eu recours à l'expérience suivante.



BUS
LILLE

Figure 31 - Association hétérogène antéro-postérieure dans le cas où les polarités dorso-ventrales du greffon et du porte-greffe sont contraires (a).
 b, c, d : 3 types de résultats vus par la face postérieure (P.) réceptrice et en section transversale - b : 1 seul régénérat surnuméraire (S) dont l'orientation dorso-ventrale est identique à celle du régénérat axial - c : 1 seul régénérat surnuméraire (S) dont l'orientation dorso-ventrale est contraire à celle du régénérat axial - d : 2 régénérats surnuméraires correspondant à la combinaison des cas b et c.

B - ASSOCIATION HETEROGENE ANTERO-POSTERIEURE DONT LE GREFFON ET LE
PORTE-GREFFE ONT DES POLARITES DORSO-VENTRALES CONTRAIRES

1 - Principe et séries opératoires

Une face antérieure ou postérieure possède une certaine polarité dorso-ventrale. Qu'advient-il si une face (antérieure par exemple) est implantée dans une face postérieure de façon à ce que leurs polarités dorso-ventrales soient contraires ? Quel type de prestation surnuméraire l'association antéro-postérieure fournira-t-elle dans ce cas ? Pratiquement, la situation envisagée a été réalisée sous forme de greffes homopleurales orthotopes d'une face coxale ou coxo-trochantérienne antérieure dans une face coxale postérieure, en faisant coïncider les polarités proximo-distales du greffon et du porte-grefte (fig. 31). Deux types d'expériences servent d'expériences témoins. Le 1er type consiste en la greffe hétéropleurale d'une face coxale ou coxo-trochantérienne postérieure en position coxale postérieure. De cette façon, l'hétérogénéité antéro-postérieure n'est pas mise en jeu, mais, par contre, les polarités dorso-ventrale du greffon et du porte-grefte sont en opposition. Le 2ème type consiste simplement en la greffe homopleurale d'une face coxo-trochantérienne postérieure en position postérieure. En effet, étant donné les potentialités morphogénétiques exprimées, en place, par une face trochantérienne lésée (Ie partie, Ch. II, p.29 - 3), cette expérience était indispensable pour pouvoir apprécier dans les morphogénèses, la part revenant, soit à l'hétérogénéité antéro-postérieure, soit au conflit entre les polarités dorso-ventrales.

Le tableau XLIV récapitule les diverses séries opératoires :

		Greffon		Types d'homogreffes (T : cas des greffes témoins)	
Face coxale réceptrice		Face d'origine	Segments greffés	homopleurale	hétéropleurale
A) La patte réceptrice reste entière					
1	P	A	Co	x	
2	P	P	Co		x (T)
3	P	A	Co + Tro	x	
4	P	P	Co + Tro	x (T)	
5	P	P	Co + Tro		x (T)
B) Autotomie de la patte réceptrice					
6	P	A	Co	x	
7	P	P	Co		x (T)

Tableau XLIV - Récapitulation des expériences relatives à l'incidence de la polarité dorso-ventrale sur les résultats d'associations hétérogènes entre faces opposées.

2 - Résultats

a) Expériences témoins

Les diverses expériences témoins (séries 2, 4, 5, 7 du tableau XLIV) ne donnent lieu à aucune morphogenèse surnuméraire.

Les greffons coxaux et la partie coxale des greffons coxo-trochantériens persistent en conservant leur propre différenciation et en se pigmentant généralement plus que les tissus récepteurs. Les greffons coxaux participent fréquemment à la reconstitution d'une articulation avec le condyle articulaire de la face postérieure du trochanter, bien que leur polarité dorso-ventrale soit contraire à celle du trochanter. Les parties trochantériennes fournissent

parfois des prestations minuscules rapidement éliminées. Le plus souvent elles prennent une coloration blanchâtre et se soudent à la base du trochanter récepteur.

b) Greffe de face antérieure en position postérieure sur patte entière (séries 1 - 3 du tableau XLV)

- Série 1 : greffon coxal

Dans la majeure partie des cas, le greffon conserve toute sa différenciation et se distingue en particulier par sa pigmentation sombre. Parfois, il se constitue à son apex une formation abortive, plage hypodermique sclérotisée, légèrement boursouflée, s'étendant jusqu'à la zone condylienne trochantérienne. L'apex du greffon est alors dépigmenté. Dans trois cas, cette plage n'atteint pas le condyle et la partie articulaire coxale se trouve reconstituée à partir des tissus récepteurs situés à la périphérie du greffon ; on assiste alors à la différenciation d'une articulation en position anormale, soit ventrale, soit dorsale, par rapport à la plage antérieure greffée qui se trouve ainsi contournée par les tissus récepteurs.

Des prestations surnuméraires se forment (14 cas sur 26) un peu plus fréquemment qu'en l'absence d'inversion de l'orientation dorso-ventrale du greffon (16 cas/36 cf tableau XXXII-1). Dans 6 cas, la formation surnuméraire comporte tous les segments, du trochanter à l'onychium, et son orientation dorso-ventrale est nette. Cette dernière est normale, c'est à dire conforme au porte-greffe, dans 5 de ces 6 cas. Dans le 6^{ème} cas, la branche surnuméraire, unique, présente deux faces de qualité ventrale situées, l'une en position ventrale, l'autre en position dorsale ; la qualité dorsale en est absente.

- Série 3 : greffon coxo-trochantérien

Dans tous les cas, la greffe entraîne la naissance de prestations surnuméraires qui, en fonction de leur composition se répartissent en quatre catégories .

catégorie 1 - La prestation, de structure normale, est unique, mais son orientation dorso-ventrale est toujours contraire à la normale (Pl. XXVII, fig. a). Rappelons à ce sujet que dans certaines schistomélies obtenus par rotation de 180° d'un élément distal trochantérien par rapport à

un élément proximal coxal, les branches surnuméraires, localisées sur les faces antérieure et postérieure présentent, environ dans la moitié des cas (12 cas sur 32), une orientation dorso-ventrale également contraire à la normale. Le fait n'est pas surprenant car l'association hétérogène comporte là aussi une opposition des polarités dorso-ventrales du greffon et du porte-greffe.

catégorie 2 - La prestation, double pour certaines parties, n'a qu'un apex (3 cas). Dans un cas, la branche surnuméraire, large et forte, présente, depuis la base jusqu'à l'onychium, deux faces ventrales situées l'une en position ventrale, l'autre en position dorsale. A l'apex tarsal, il y a deux onychiums situés dos à dos. Les deux autres cas sont comparables, mais leur branche surnuméraire s'effile distalement, soit dans le tarse qui comporte quatre articles fins, sub-cylindriques, mais pas d'onychium (Pl. XXVII, fig. c, d), soit à mi-tibia ; elle se signale alors par son étroitesse.

catégorie 3 - La prestation surnuméraire se dédouble à la base du tibia (3 cas). Proximale à au niveau de division, trochanter et fémur ont une composition double. Dans deux cas, la branche dorsale, dont l'orientation dorso-ventrale est opposée à la normale, comprend un tibia et un tarse bien différenciés et la branche ventrale, dont l'orientation est normale, présente un développement comparable ou consiste en un tibia portant une ébauche tarsale (Pl. XXVII, fig. b). Dans le 3ème cas, la branche dorsale comporte un tibia et deux articles tarsaux grêles et la branche ventrale est un mamelon peu différencié. La qualité de la très courte face fémorale de cette branche, située en position ventrale, n'a pu être déterminée.

catégorie 4 - Enfin, dans un cas, il existe une branche bien différenciée dont l'orientation est contraire à la normale ; elle est accompagnée d'une petite masse saillante, conique, d'aspect peu différencié, située en position postéro-ventrale, à l'apex coxal.

Sur le plan structural, les branches surnuméraires sont généralement normales, mais dans trois cas, sur la face située antérieurement, l'articulation tibio-tarsale manque.

Signalons enfin que les morphogénèses surnuméraires provoquent assez fréquemment une transformation partielle du trochanter de la patte réceptrice en fémur sur la face ventrale (cf Pl. XIX, fig. b).

Tableau XLVI - Résultats d'associations hétérogènes entre faces opposées du plan antéro-postérieur quand les orientations dorso-ventrales du greffon et de la face réceptrice sont contraires. La patte opérée subit l'autotomie.
br. surn. : branche surnuméraire ; r.a. : régénérat axial.

Séries opératoires	Nombre de cas	R. a. unique	Régénérat comportant des éléments surnuméraires. Composition			
			2 br. surn. fusionnées avec le r. a. (1 seul apex)	1 br. surn. libre - 1 br. surn. fusionnée avec le r. a. (2 apex)	r. a. libre + 2 br. surn. à apex fusionnées en 1 libre (2 apex)	r. a. + 2 br. surn. à apex (3 apex)
1) - Face coxale antérieure greffée en position coxale postérieure (gr. homopleurale)	23	2	4	1	4	12
2) - Témoins : face coxale postérieure greffée en position coxale postérieure (gr. hétéropleurale)	12	12				

c) Greffe de face antérieure coxale en position postérieure + autotomie de la patte réceptrice (tableau XLVI)

Les résultats sont apparemment très complexes et l'analyse descriptive en est très difficile. Si deux greffes restent stériles, dans les 21 autres cas apparaissent des prestations surnuméraires plus ou moins importantes, localisées sur la face postérieure dans un secteur compris entre les génératrices prolongeant les bords ventral et dorsal du greffon. Ces formations sont généralement fusionnées avec le régénérat axial jusqu'à l'apex fémoral. Ainsi, à la face postérieure du fémur se substituent des secteurs surnuméraires qui lui confèrent, en section transversale, un périmètre anormalement grand (Pl. XXVII, fig. e). Ceci empêche tôt ou tard la schistomélie d'exuvier normalement et, de ce fait, la qualité de certains secteurs surnuméraires n'a pas pu être suivie assez longtemps pour être établie avec certitude. Dans cette étude, nous examinerons successivement les deux points : nombre et importance des prestations surnuméraires, puis qualités, localisation et orientation des parties fémorales des prestations surnuméraires.

- Nombre et importance des prestations surnuméraires.

Suivant le degré de ramification des schistomélies, nos résultats se répartissent en trois catégories qui constituent une série relativement continue.

α - 2 branches surnuméraires libres : schistomélie ternaire (12 cas)

- 3 cas. Des deux branches surnuméraires, l'une est libre dès l'apex coxal (2 cas) ou la base fémorale (1 cas) ; la 2ème fusionne avec le régénérat axial jusqu'à mi-tibia ou jusqu'à l'onychium. A partir de l'apex coxal, il s'agit, soit d'une formation indifférenciée dont nous n'avons pas pu suivre l'évolution, soit d'une prestation comportant un trochanter et un fémur que coiffe un mamelon abortif. A partir de la base fémorale, la branche surnuméraire est une tigelle peu différenciée qui n'évolue guère.

- 5 cas. Les branches surnuméraires sont libres à partir de l'apex fémoral (Pl. XXVII, fig. f) ou de la base tibiale. Elles consistent, soit en un tibia suivi d'un tarse normal (4 cas), soit, d'une part, en un ensemble tibia + tarse et, d'autre part, en une tigelle effilée dans doute tibiale.

- 4 cas. Dans ces quatre cas, la ramification de la schistomélie s'effectue à partir du 1er article tarsal et donne deux apex tarsaux surnuméraires libres.

β - 1 branche surnuméraire libre : schistomélie binaire (5 cas)

La ramification se produit régulièrement à l'apex fémoral.

- 1 cas. Les deux branches de la schistomélie ont des tailles très inégales. Le régénérat axial est en effet fusionné sur toute sa longueur avec une formation surnuméraire. La branche surnuméraire isolée ne comporte qu'un tibia.

- 4 cas. La branche surnuméraire unique résulte cette fois de la coalescence de deux prestations. Dans deux de ces quatre cas (Pl. XXVII, fig. g), la branche surnuméraire est complète jusqu'à l'onychium alors que dans les deux autres, elle consiste en une tige tibiale, grêle, effilée qui semble provenir de la collaboration de deux faces ventrales. Le tarse est alors absent.

χ - régénérat unique (4 cas)

Dans deux cas, ce régénérat résulte, jusqu'à l'apex onychial qui est triple, de la coalescence du régénérat axial avec deux régénérats surnuméraires aussi développés que lui.

Dans les deux autres cas, le régénérat unique comporte deux secteurs fémoraux surnuméraires auxquels ne correspond aucune branche isolée.

En résumé, on constate une certaine constance du nombre des prestations surnuméraires (2) mais celles-ci varient en importance, partiellement en fonction de leur degré d'isolement par rapport au régénérat axial. En aucun cas nous n'avons eu une branche complète, libre dès l'apex coxal et, tout au moins fusionnent-elles régulièrement jusqu'à l'apex fémoral entre elles, ou avec le régénérat axial. Par ailleurs, certaines coalescences avec le régénérat s'accompagnent d'une ^{absence} d'apparition des éléments distaux, tibia et tarse. Dans les cas extrêmes, il ne persiste en fait que des secteurs surnuméraires peu importants à la base du fémur axial.

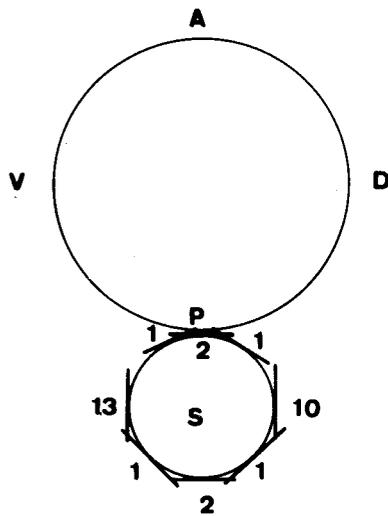


Figure 32 - Récapitulation schématique, en coupe transversale, des diverses positions possibles de la face ventrale des régénérats surnuméraires, obtenus dans le cas où les polarités dorso-ventrales du greffon et du porte-greffe sont contraires. Le régénérat axial correspond au cercle de grand diamètre. Le cercle S correspond à la formation surnuméraire. Les faces ventrales surnuméraires sont représentées par un segment tangent au cercle S accompagné du nombre des cas observés.

- Qualité, localisation et orientation des faces
fémorales des prestations surnuméraires.

Les faces fémorales identifiables sont essentiellement de qualité ventrale ou dorsale.

La qualité dorsale, peu fréquente, ne se rencontre que dans deux cas. Dans l'un d'eux, elle se localise en positions respectivement dorsale et ventrale. Dans le 2ème, elle se trouve en position postérieure (Pl. XXVII, fig. g).

La qualité ventrale apparaît dans tous les cas ; les faces ventrales se répartissent avec des fréquences variables à la périphérie d'un cercle imaginaire dont le centre se situerait dans le plan de l'axe de la face postérieure et dont le diamètre vaudrait sensiblement la largeur de cette face postérieure. Ces faces ventrales font face à l'extérieur de ce cercle. On les trouve ainsi dans les positions ventrale (13 cas), postéro-ventrale (1 cas), postérieure (2 cas), postéro-dorsale (1 cas), dorsale (10 cas), antéro-dorsale (1 cas), antérieure (2 cas), antéro-ventrale (1 cas). Les trois dernières positions correspondent aux deux cas où s'est franchement extériorisée la qualité dorsale (fig. 32).

Lorsque deux faces dorsales ou ventrales coexistent, elles sont très généralement réparties symétriquement de part et d'autre d'un plan antéro-postérieur passant par l'axe des faces antérieure et postérieure de la patte. Quelle que soit leur position, ces faces se raccordent sans aucune discontinuité à la face contigüe, dorsale ou ventrale du régénérat axial. Ainsi, les faces surnuméraires ventrales situées en position ventrale fusionnent assez souvent, partiellement, avec la face ventrale axiale. D'autre part, quand ces faces ventrales surnuméraires sont en position dorsale, on peut observer presque côte à côte une lunule sensorielle trochantérienne surnuméraire typiquement ventrale et un cuilleron d'autotomie dorsal appartenant au régénérat axial. Remarquons que cette juxtaposition de qualités opposées ne suscite alors aucune morphogénèse surnuméraire nouvelle. Ceci pourrait éventuellement indiquer que les hétérogénéités n'auraient de pouvoir morphogène qu'en s'affrontant proximodistalement.

3 - Discussion

Les associations hétérogènes réalisées ici en l'absence ou non d'autotomie sont caractérisées par une opposition des polarités dorso-ventrales

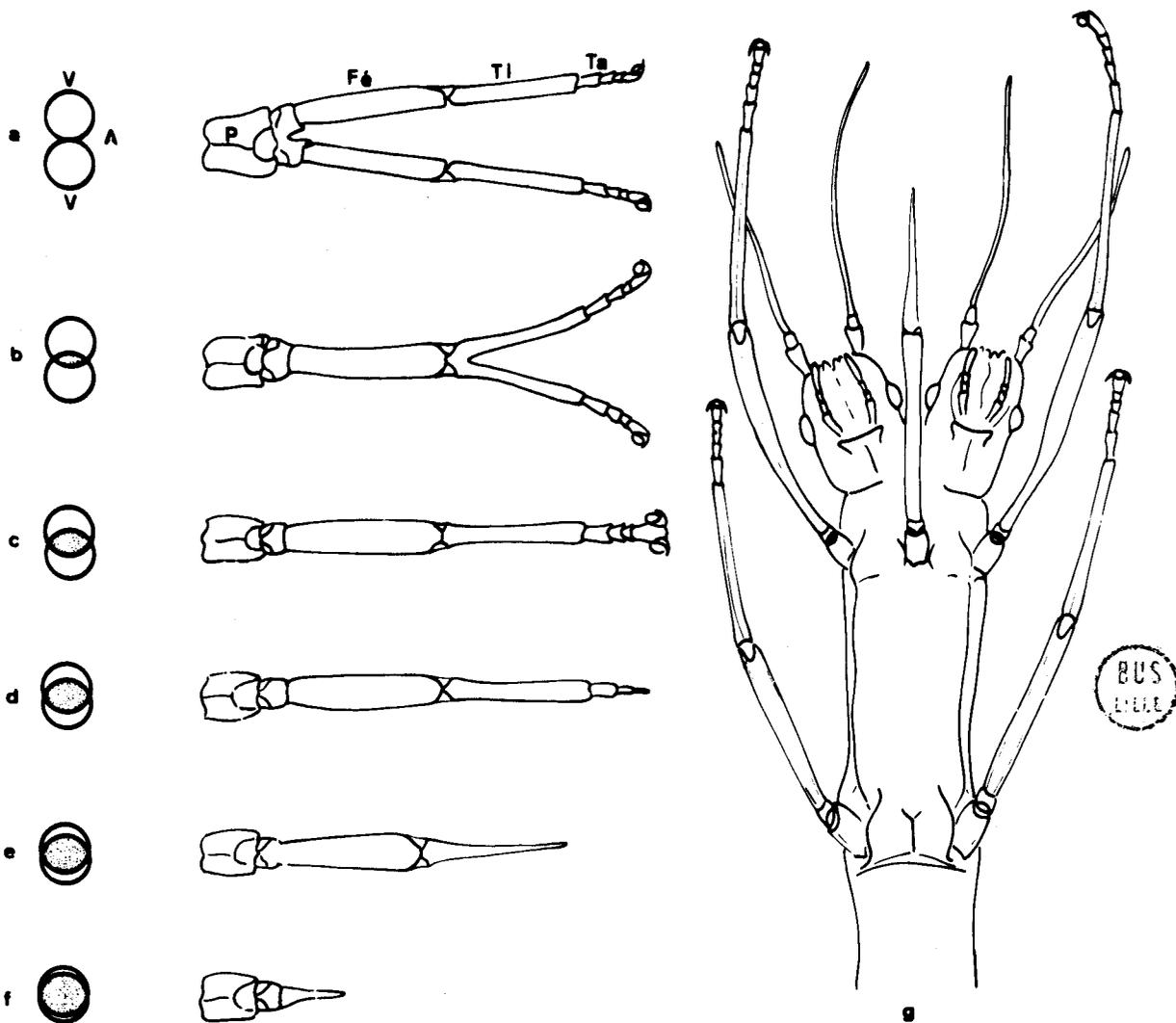


Figure 33 - Résultats de la superposition de 2 centres surnuméraires : gamme des résultats observés.
 Ceux-ci se trouvent en regard des schémas des 2 centres diversement associés (a, b, c, d, e, f) -
 g : cas de monstre en Y présentant une patte prothoracique axiale déficiente dans le tibia et ayant
 2 faces ventrales (identique au cas e).

du greffon et du porte-greffe. Par rapport aux associations où ces polarités concordent, les résultats se singularisent, d'une part, par le nombre et la composition des branches surnuméraires obtenues pour un seul greffon, d'autre part, par l'orientation dorso-ventrale de ces branches. Ces deux aspects seront envisagés successivement en nous servant en premier lieu des résultats relativement simples observés sur des pattes réceptrices entières.

a) Nombre de centres surnuméraires par greffon

Sur patte entière, 10 cas sur 18 ne donnent qu'une formation surnuméraire simple. Dans les 8 autres cas, la prestation surnuméraire en rapport avec l'apex du greffon est double et présente en général deux faces ventrales. Elle est caractérisée, soit par une dichotomie effective plus ou moins prononcée, soit par une coalescence de deux formations accompagnée dans certains cas d'une disparition de la morphologie de certains articles distaux (tarse), ou de l'absence de ces derniers (absence de tarse, absence partielle de tibia et absence de tarse). Ces faits s'observent une fois après greffe coxale et 7 fois après greffe coxo-trochantérienne. Malgré leur apparente disparité, les résultats de ces 8 cas paraissent représenter divers aspects d'une même situation initiale. Celle-ci comporterait deux centres morphogénétiques voisins (fig. 33) dont la superposition entraînerait des fusions et disparitions de faces ou d'articles dans les prestations surnuméraires. Nos résultats s'ordonnent en effet en une série régulière où l'existence de deux centres est évidente dans la mesure où apparaissent deux apex complets (Pl. XXVII, fig. b, f, g), mais plus discrète quand n'existe qu'un seul apex (Pl. XXVII, fig. c, d). Dans ces derniers cas, notre conclusion se fonde sur l'existence en général de deux faces ventrales pour une extrémité unique. Il existe d'ailleurs des appendices de ce type d'origine naturelle. En effet, certains embryons doubles en Y présentent une 3ème rangée de pattes dans l'axe de la face ventrale, suivant la ligne de rencontre des deux extrémités antérieures. Morphologiquement, ces appendices déficients distalement, présentent deux faces ventrales ; ils se terminent en s'effilant à un niveau variable (fémur, tibia ou tarse) en fonction du degré de superposition des champs morphogénétiques de la patte de même niveau que chacune des extrémités antérieures

de l'embryon monstrueux tente d'édifier (Pl. XXVII, fig. h et fig. 33 g). Par conséquent, à un seul greffon de ces associations hétérogènes antéro-postérieures, correspondraient donc deux centres morphogénétiques plus ou moins complets. Or, une association hétérogène antéro-postérieure déclenche normalement la formation d'un seul centre morphogénétique à l'apex du greffon, dans la mesure où les polarités dorso-ventrales du greffon et du porte-greffe concordent. D'après nos expériences témoins, l'opposition de ces polarités est, à elle seule, insuffisante pour déclencher une morphogenèse surnuméraire, mais il nous faut admettre qu'elle est responsable de l'apparition de deux centres morphogénétiques, une fois associée à l'hétérogénéité antéro-postérieure. Comment ces deux centres peuvent-ils se constituer ?

Examinons les cas où deux apex complets se sont formés. Ceux-ci se localisent de part et d'autre de l'axe de la face réceptrice. Or, nous avons vu que, pour être complète, une prestation requiert la présence dans le centre morphogénétique des quatre qualités : antérieure, postérieure, dorsale et ventrale. Il nous faut donc admettre ici, que le greffon et le porte-greffe ne possèdent pas uniquement les qualités antérieure ou postérieure mais aussi les qualités ventrale ou dorsale. On peut, en particulier, concevoir que de part et d'autre de l'axe d'une face, les parties respectivement en position dorsale ou ventrale présentent au moins partiellement la qualité dorsale ou la qualité ventrale. Dans cet esprit, dans une association antéro-postérieure avec opposition des polarités dorso-ventrales, la partie de qualité dorsale du greffon affronte un milieu récepteur relativement ventral et l'inverse se produit pour la qualité ventrale du greffon (fig. 35). Ainsi, de chaque côté de l'axe de la face réceptrice pourrait donc se former un centre morphogénétique comportant les quatre qualités. Dans la mesure où ces deux centres seraient suffisamment éloignés l'un de l'autre, ils pourraient s'extérioriser séparément, au moins pour leurs prestations les plus distales. Par contre, un recouvrement éliminant plus ou moins une qualité aboutirait à la formation de régénérats à apex déficient. Cette interprétation nous permet d'expliquer toutes les prestations surnuméraires doubles, même les plus discrètes que nous ayons obtenues après autotomie de la patte réceptrice. En effet, si deux centres surnuméraires plus ou moins superposés ont en outre des parties communes avec le centre dont est issu le régénérat axial, on comprend qu'on n'obtienne alors sur la face

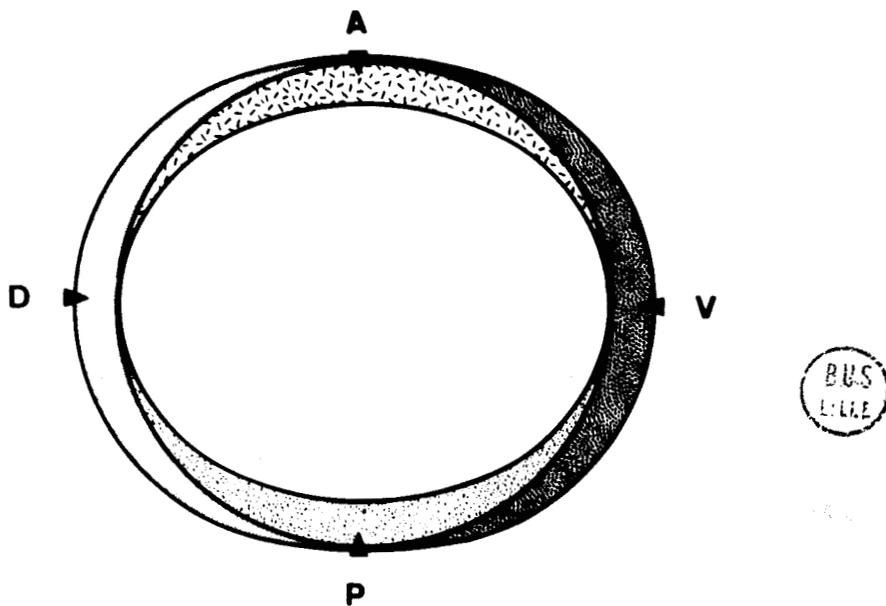


Figure 34 - Distribution hypothétique des 4 gradients qualitatifs respectivement antérieur (A), ventral (V), dorsal (D) et postérieur (P) dans l'hypoderme de la patte (section transversale).

postérieure de ce dernier que des secteurs surnuméraires d'importance variable.

Pourquoi, alors, rencontre-t-on des prestations surnuméraires simples ? Pour essayer d'interpréter ce fait, envisageons maintenant l'orientation dorso-ventrale des formations surnuméraires.

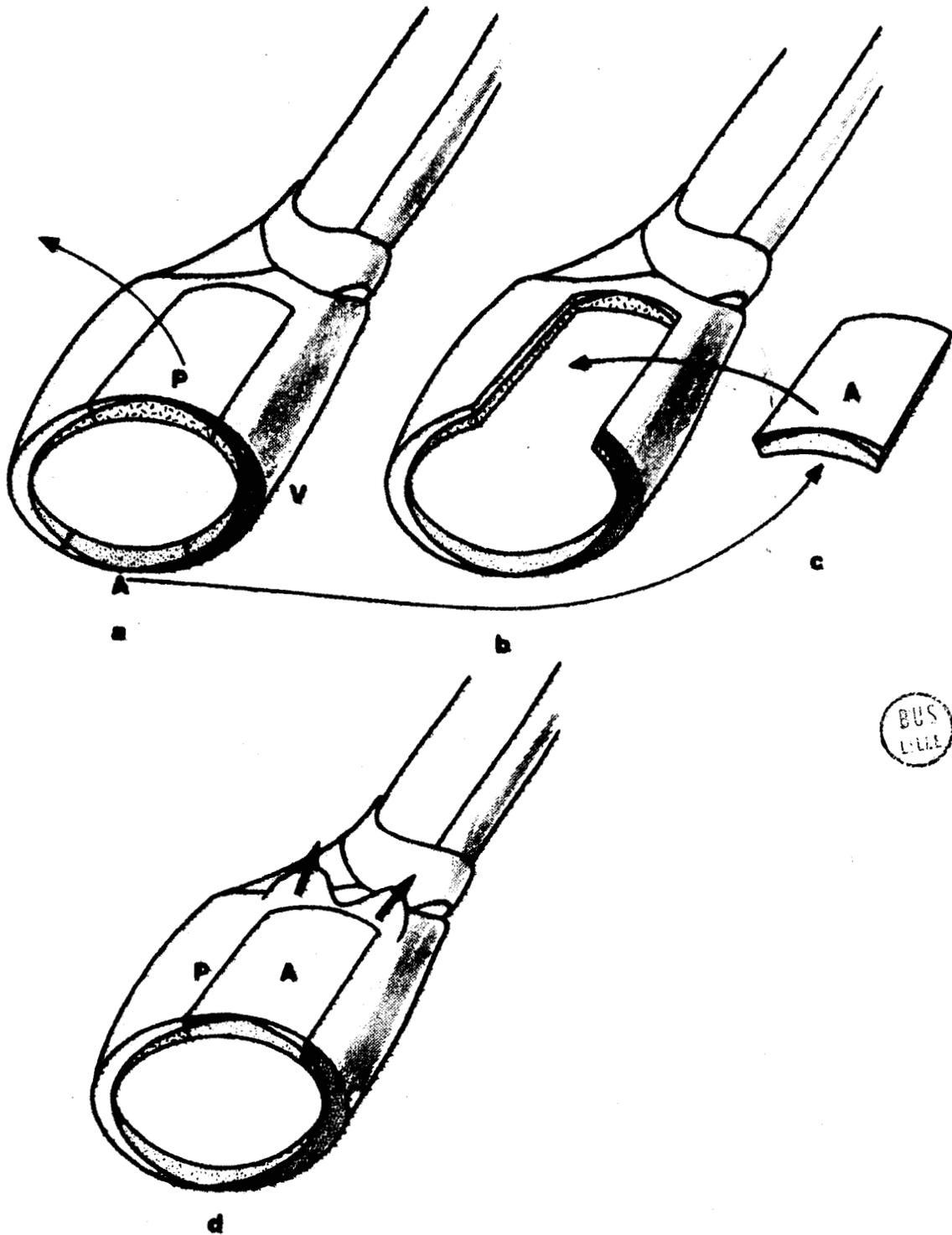
b) Orientation dorso-ventrale des branches surnuméraires

Dans les prestations surnuméraires obtenues sur pattes fonctionnelles, on constate que la qualité ventrale apparaît très fréquemment alors que la qualité dorsale est relativement rare. D'autre part, ces qualités sont toujours pures : en aucun cas ne s'est formée une chimère des deux qualités dorsale et ventrale. Or, dans les associations, initialement, la partie ventrale de la face antérieure greffée est associée à la qualité dorsale du porte-greffe. Dans tous les cas, de ces deux qualités, une seule finalement s'exteriorise. Peut-on admettre qu'elle provienne uniquement du greffon ou uniquement du porte-greffe ? Nous avons montré que le greffon et le porte-greffe collaborent dans la réalisation d'une prestation surnuméraire. En particulier, la face porte-greffe édifie, dans la prestation surnuméraire, une face de sa propre qualité, qui la prolonge. Or, ici, la prestation surnuméraire peut présenter, même sur la face considérée, une polarité dorso-ventrale contraire à la polarité initiale des tissus récepteurs. Cette polarité initiale s'est donc dans doute physiologiquement inversée. Par conséquent, quand les deux qualités dorsale et ventrale sont en présence, l'une, généralement la ventrale, domine l'autre au point de l'inhiber complètement et de s'imposer aux tissus où cette dernière existait.

Examinons dans cet esprit les différents types de prestations surnuméraires .

- Branche unique à polarité dorso-ventrale normale. Les qualités respectivement dorsale et ventrale du greffon sont dominées par les qualités ventrale et dorsale du contexte récepteur (fig. 31 b).

- Branche unique à polarité dorso-ventrale contraire à la normale. A l'inverse du cas précédent, ce sont les qualités ventrale et dorsale du greffon qui s'imposent (fig. 31 c).



BUS
L. L. L.

Figure 35 - Interprétation, en termes de gradients de qualité, d'une association hétérozygote, dans le cas où les polarités dorso-ventrales du greffon et du porte-greffe sont contraires.
 a : exemple de découpe d'une fenêtre dans la face postérieure (P) et de prélèvement d'un greffon de face antérieure (A) - En b : aspect de la fenêtre réceptrice du greffon (c) - d : résultat de la greffe en termes de gradients. Les flèches indiquent les zones où se constituent les centres morphogénétiques.

- Cas de branches à deux faces ventrales (ou dorsales) situées en positions dorsale et ventrale. D'un côté, le contexte récepteur impose sa qualité au greffon et l'inverse se produit de l'autre côté (fig. 31 d).

Remarquons que ce phénomène de dominance résout le problème que nous posaient les branches surnuméraires simples. Par suite de la dominance de la qualité du greffon ou de celle du contexte récepteur, d'un côté comme de l'autre, il se substitue une homogénéité des polarités dorso-ventrales à l'opposition initiale. On conçoit alors qu'il ne se forme qu'un seul centre surnuméraire à partir de tout le front de contact entre greffon et porte-greffe.

Cette dominance de l'une ou l'autre qualité peut s'interpréter comme le résultat d'un conflit entre deux éléments compétitifs dont l'intensité serait variable. Ce résultat se conçoit bien si nous admettons, pour chacune des qualités, dorsale et ventrale, qu'elles s'étendent sous forme d'un gradient décroissant depuis l'axe de la face dorsale ou ventrale jusqu'à l'axe des faces contiguës antérieure et postérieure où il s'annulerait vraisemblablement (fig. 34). Que ces gradients existent jusqu'à proximité de l'axe d'une face contiguë nous paraît peu discutable étant donné que des associations hétérogènes à partir de greffons étroits prélevés dans l'axe d'une face donneuse peuvent déterminer la formation d'une prestation grêle, mais présentant les quatre qualités. Il nous semble par ailleurs raisonnable d'admettre pour les qualités antérieure et postérieure ce que nous avons mis en évidence pour les qualités dorsale et ventrale. Nous pensons donc que, dans le plan hypodermique, se combinerait quatre gradients, un antérieur, un postérieur, un dorsal et un ventral. Remarquons maintenant à propos des expériences ici relatées qu'une hétérogénéité complexe existe sur toute la longueur du front de section apical du greffon (fig. 31 a). Cette hétérogénéité est vraisemblablement maximum au milieu de ce front pour les qualités antérieure et postérieure et à ses extrémités pour les qualités ventrale et dorsale (fig. 35). En coupe transversale, ces extrémités se situent sensiblement sur les bissectrices des angles formés par les plans antéro-postérieur et dorso-ventral.

Examinons, en fonction de ces données, les cas exposés précédemment (IIIème partie, p. 89) de réimplantation orthotope du trochanter, après rotation de 180°, dans la coxa. Cette expérience reproduit sur les quatre faces du pourtour de contact la situation que les expériences présentes réalisent

sur une face seulement. Considérons donc deux faces contiguës, par exemple postérieure et dorsale. Pour la face postérieure, un des deux centres possibles pourrait se constituer en position bissectrice postéro-dorsale ; pour la face dorsale, l'un des deux centres éventuels se localiserait aussi en position bissectrice postéro-dorsale. Dans la mesure où ces deux tendances morphogénétiques oeuvreraient conjointement, on pourrait par conséquent obtenir une branche surnuméraire en position bissectrice par rapport aux faces postérieure et dorsale. C'est ce que nous avons effectivement constaté dans un certain nombre de cas.

Après avoir mis en évidence l'existence vraisemblable de ces quatre gradients de qualités différentes, nous avons cherché à établir les potentialités morphogénétiques d'associations relativement peu hétérogènes. Dans ce but, nous avons associé des faces contiguës.

C - ASSOCIATIONS DE FACES CONTIGUES

Ces associations ont été réalisées en greffant une face coxale ou coxo-trochantérienne ventrale ou antérieure dans une face coxale contiguë. Pour chaque type de greffon, face ventrale ou face antérieure, nous exposons successivement les conditions opératoires et les résultats.

1 - Greffon : face ventrale

a) Séries opératoires

Une partie de face ventrale comportant coxa et trochanter est implantée en position homopleurale dans une face coxale antérieure ou postérieure. La patte réceptrice subit ou non l'autotomie. Quatre séries ont donc été réalisées :

- sur patte entière : greffe de face ventrale en position postérieure,
- " : greffe de face ventrale en position antérieure,
- sur moignon coxo-trochantérien, greffe de face ventrale en position postérieure,
- " " " , greffe de face ventrale en position antérieure.

De plus, dans une série témoin, nous avons greffé une face ventrale coxo-trochantérienne dans une face ventrale de moignon coxo-trochantérien.

b) Résultats (tableau XLVII A)

En l'absence d'autotomie, il se forme simplement quelques prestations abortives.

Sur moignon coxo-trochantérien, par contre, l'expérience témoin donne en outre des prestations segmentées déficientes dans le tarse. De même, dans 5 cas sur 29, les associations entre faces contiguës donnent une branche surnuméraire bien développée dont le tarse n'est cependant complet que dans un cas. L'orientation dorso-ventrale de ces branches est normale.

c) Conclusion

Nous savons (Ière partie) que la face ventrale du trochanter s'engage facilement dans une morphogenèse importante. Dans la série témoin, elle donne ainsi des prestations segmentées qui, cependant, sont déficientes distalement. L'association avec une face coxale contiguë donne deux types de résultats. En premier lieu, sur patte entière, aucune morphogenèse notable n'est enregistrée. Par contre, sur moignon coxo-trochantérien on observe, dans des proportions analogues, des prestations comparables à celle de la série témoin et, en outre, une prestation à tarse complet. Le fait que cette dernière prestation soit complète nous indique qu'elle ne provient sans doute pas uniquement de la face ventrale greffée.

2 - Greffon : face antérieure

a) Séries opératoires

Le greffon issu d'une face antérieure est implanté dans une fenêtre d'une face coxale dorsale. Nous distinguerons deux séries opératoires (fig. 36) : dans la première, le greffon, coxo-trochantérien, est implanté en position homopleurale (fig. 36 a). Dans la 2ème, le greffon, coxal, est implanté en position hétéropleurale (fig. 36 b). La patte réceptrice subit ensuite l'autotomie. En cas de greffe homopleurale, le bord antéro-ventral du front de section de la face antérieure se trouve placé dans un contexte

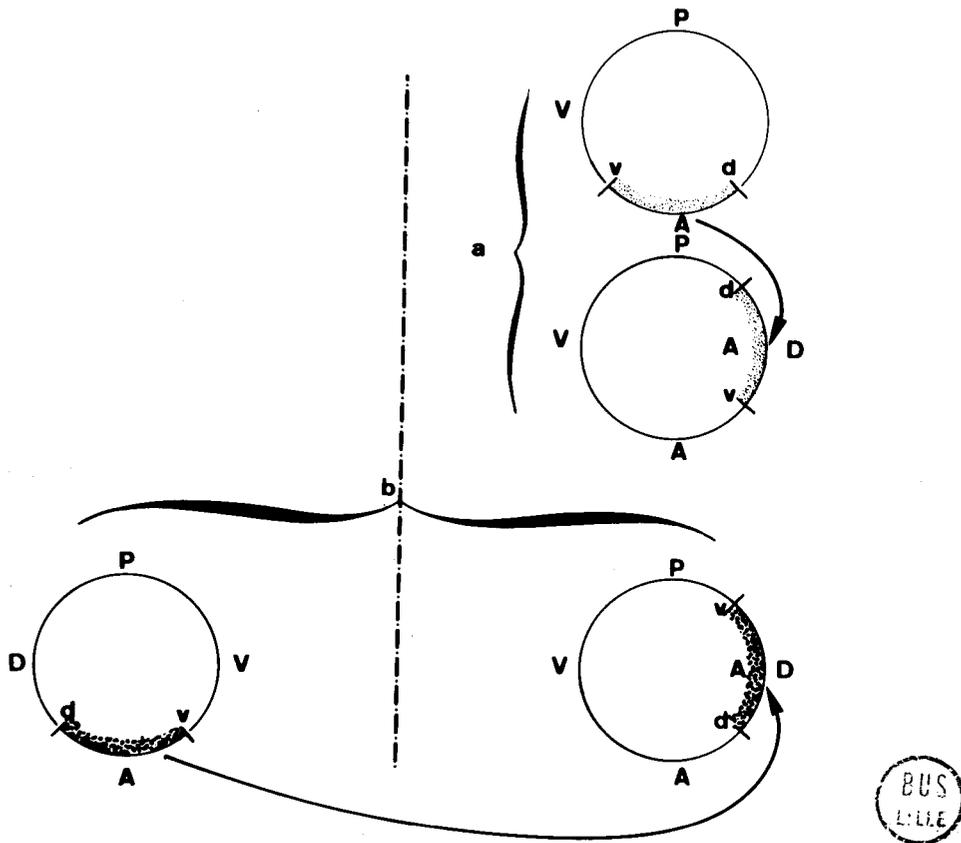


Figure 36 - Associations de faces contiguës vues en coupe transversale.
 a : greffe homopleurale d'une face antérieure (A) en position dorsale (D) - b : greffe hétéropleurale d'une face antérieure (A) en position dorsale (D).

antéro-dorsal, alors que dans le cas d'une greffe hétéropleurale, ce même bord est associé à un contexte postéro-dorsal.

b) Résultats (tableau XLVII B)

1ère série : greffe homopleurale

Sur 23 cas, 3 donnent une branche surnuméraire, complète jusqu'à l'onychium, dont l'orientation dorso-ventrale est contraire à la normale. En outre, dans quelques cas, on observe l'apparition d'un nodule sclérotisé à l'apex du greffon.

2ème série : greffe hétéropleurale

Sur 19 cas, 12 donnent lieu à une morphogénèse intéressante. Dans ces 12 cas, dans le prolongement du greffon qui provient d'une face antérieure s'édifie une face de qualité ventrale (Pl. XXVIII). L'association de cette face ventrale néoformée avec la face dorsale du régénérat axial détermine tôt ou tard, dans 7 cas, la formation d'une branche surnuméraire, parfois incomplète (Pl. XXVIII a, b, c). Dans les cinq autres cas, il se forme simplement une face ventrale de trochanter avec, dans son axe, une lunule sensorielle nette. Dans l'un de ces cinq cas, le contact avec la face dorsale du régénérat axial est marqué par l'existence d'une minuscule plage fémorale cernée par un liseré d'autotomie (Pl. XXVIII, fig. d), mais dans les quatre autres, il s'établit sans provoquer de morphogénèse.

Outre le fait que la prestation qui prolonge le greffon est de qualité ventrale, on constate, au moins dans cinq cas, que le greffon lui-même a acquis cette qualité. En particulier, à chacune de ses extrémités, qui étaient initialement antéro-ventrale et antéro-dorsale, il s'articule avec la prestation surnuméraire par un condyle coxo-trochantérien. Or, ce dernier, se rencontre normalement dans l'axe des faces antérieure et postérieure et correspond typiquement à la qualité soit antérieure, soit postérieure (Pl. XXVIII, fig. b, d).

c) Conclusion

Les greffes d'une face coxale dans une face coxale contiguë peuvent donc aussi déterminer une morphogénèse surnuméraire. Celle-ci est plus fréquente quand la greffe est de type hétéropleurale ^{que} lorsqu'elle est de

Tableau XLVII - Résultats de greffes d'une face coxale ou coxo-trochantérienne dans une face coxale contiguë.

Fe : fémur ; Ta : tarse ; Ti : tibia ; Tro : trochanter.

Séries opératoires	Nombre de cas	Absence de morphogénèse surnuméraire	Formation abortive ininterprétable	Morphogénèse surnuméraire sur la face opérée : composition de la prestation			
				Face ventrale de trochanter	Tro + Fe + Ti affilé	Tro + Fe + Ti + Ta (incomplet)	Tro + Fe + Ti + Ta
A) Greffon coxo-trochantérien de face ventrale							
1- Patte réceptrice entière							
- face réceptrice : antérieure	12	10	2				
- face réceptrice : postérieure	11	1	10				
2- Autotomie de la patte réceptrice							
- face réceptrice : antérieure	5	0	2			2	1
- face réceptrice : postérieure	4	0	2			2	
- face réceptrice : ventrale	16	0	8			8	
B) Greffon : face antérieure.							
Autotomie de la patte réceptrice							
1- Greffon coxo-trochantérien ; face réceptrice : dorsale. Greffe homopleurale	23	8	12				3
2- Greffon coxal ; face réceptrice dorsale. Greffe hétéropleurale	19	7		5	2		5

BUS
LYLE

de type homopleurale. Néanmoins, dans les deux cas, il est remarquable de constater que la prestation du greffon, originellement de qualité antérieure, peut être de qualité ventrale pure.

3 - Discussion

Nous envisagerons d'abord le problème du déclenchement des morphogénèses surnuméraires puis celui de la stabilité d'une qualité.

a) Déclenchement des morphogénèses surnuméraires

Les associations de deux faces contiguës déterminent des morphogénèses surnuméraires dans des proportions variables. Quand il s'agit d'associations homopleurales, elles sont peu efficaces sauf lorsque le greffon comporte une face trochantérienne ventrale. Il semble donc que les différences qualitatives entre faces contiguës soient assez faibles et rarement suffisantes pour provoquer des morphogénèses. Dans le cas des greffons coxo-trochantériens ventraux, le degré d'hétérogénéité serait plus fréquemment révélé à cause de la réactivité particulière de la face trochantérienne ventrale (cf Ière partie, p. 37).

Comparativement, ce type d'expérience (quand l'association est homopleurale) équivaut aux rotations de 90° d'un élément distal par rapport à une base suivies de réimplantation orthotope. Si BOHN (1965 b) ne constate alors aucune apparition de formation surnuméraire de type "exponent", BODENSTEIN (1937) et BALAZUC (1945) en signalent. BODENSTEIN n'obtient cependant que des schistomélies binaires légères. L'unique branche surnuméraire présente en effet un développement minime. Quant à BALAZUC, il mentionne des schistomélies binaires transitoires et des schistomélies ternaires, mais l'illustration de ce dernier cas indique un développement convenable pour une des deux branches surnuméraires et un développement extrêmement faible, sinon négligeable pour l'autre.

Dans ces cas, comme dans nos greffes homopleurales, les quatre qualités sont présentes dans la zone de contact entre greffon et porte-greffe. Les résultats nous indiquent que leur association n'est donc pas toujours suffisante pour qu'une morphogénèse se produise. Le déclenchement de cette dernière

nécessite, en outre, qu'entre ces qualités associées existe un degré d'hétérogénéité suffisant comme l'indiquent nos greffes de type hétéropleural. En effet, dans les greffes homopleurales, d'un côté du greffon, par exemple, originellement antéro-dorsal, il existe une certaine hétérogénéité antéro-postérieure et de l'autre côté une hétérogénéité dorso-ventrale. En aucun cas, une partie du front de section ne cumule les deux hétérogénéités. Par contre, dans les greffes hétéropleurales, le bord originellement antéro-ventral du front de section du greffon se trouve associé à un contexte postéro-dorsal. De ce côté, les deux hétérogénéités antéro-postérieure et dorso-ventrale coexistent. Or, dans ce type de greffe, un greffon coxal détermine fréquemment une morphogénèse surnuméraire.

b) Stabilité de la qualité du greffon

A l'occasion de ce dernier type de morphogénèse, une face ventrale apparaît dans le prolongement du greffon de qualité antérieure que nous avons greffé dans un milieu de qualité dorsale. De plus, dans certains cas, à la qualité antérieure du greffon se substitue la qualité ventrale. Comment expliquer ce fait étant donné que la persistance du greffon est indéniable (Pl. XXVIII, fig. d). En fonction des résultats exposés jusqu'ici, nous admettons qu'en un quelconque point de l'hypoderme, sauf peut-être dans l'axe de chaque face, deux qualités sont présentes à des degrés divers. Après greffe dans une face contiguë, sans doute sous l'influence de la qualité du contexte récepteur, la qualité du greffon la plus différente de celle du contexte pourrait s'extérioriser. Dans le cas présent, dans un greffon prélevé sur la face antérieure et placé en position dorsale, la qualité ventrale s'imposerait à l'ensemble des cellules du greffon.

Enfin, l'hypothèse que nous ont suggérée nos observations permet d'interpréter deux résultats acquis antérieurement, d'une part dans les cas de régénération à partir de la base fémorale et, d'autre part dans les cas de régénération surnuméraire à partir de greffons de scape.

- régénération à partir de la base fémorale

L'absence presque complète d'une face fémorale à la suite d'une section oblique (p. 47 ; fig. 7) n'empêche pas la formation d'un régénérat à quatre faces. Ceci peut se comprendre en admettant que les faces contiguës

à la face absente ont pu restituer celle-ci puisqu'elles en possèderaient partiellement la qualité.

- régénération surnuméraire à partir de greffons de scape

Une face dorsale de scape homologable à une face dorsale de coxa, peut provoquer une morphogenèse surnuméraire lorsqu'elle est implantée dans une face coxale postérieure. Or, cette dernière possède partiellement la qualité ventrale et il est possible que la face de scape renferme la qualité antérieure. Ceci suffirait à expliquer que l'association soit, dans ce cas, suffisamment hétérogène pour provoquer une morphogenèse.

III - CONCLUSION

Dans un plan transversal de la patte, il existerait quatre gradients hypodermiques correspondant respectivement aux quatre qualités, antérieure, postérieure, ventrale et dorsale. Chacun d'eux, caractérisant essentiellement une face, s'étendrait de part et d'autre de celle-ci jusqu'aux axes des deux faces contiguës. Leur intensité, variable, serait maximum dans l'axe de leur face et s'annulerait dans l'axe des faces contiguës. Les gradients caractéristiques des qualités de deux faces voisines se combineraient donc dans le quadrant compris entre les axes de ces faces. La prestation d'un point de l'hypoderme situé dans un contexte donné résulterait d'un certain équilibre entre les deux qualités présentes. Dans certains cas, cet équilibre serait susceptible de se déplacer pour s'adapter à une modification du contexte. Dans la mesure où celle-ci serait trop importante (cas où l'hétérogénéité entre le point considéré et le contexte serait maximum par exemple) l'adaptation ne pourrait pas avoir lieu ; il s'y substituerait une réaction morphogénétique.

CONCLUSION DE LA IVe PARTIE

Une hétérogénéité de différenciation existe entre les quatre faces d'une patte et s'étend de la base coxale à l'onychium. Elle serait due à l'existence de quatre gradients hypodermiques relativement stables, caractéristiques respectivement de la qualité de chacune des quatre faces, et se combinant entre faces contiguës. L'hétérogénéité entre les gradients de deux faces opposées et parfois de deux faces contiguës détermine la naissance d'un champ morphogénétique. Cette naissance s'effectuerait à partir des différentes parties d'une association hétérogène (deux faces par exemple : cas expérimental comme dans nos expériences ; quatre faces en cas de section transversale) par collaboration des tissus situées autour de la zone de contact entre ces parties. Corrélativement à l'entrée en contact, localisée dans le centre du champ morphogénétique, les tissus seraient déterminés à fournir une prestation distale (par exemple onychium). En fonction de la position de cette dernière se définirait dans le champ morphogénétique une polarité proximo-distale qui peut être l'inverse de celle que possédaient auparavant les tissus.

CONCLUSION GENERALE

Notre travail a consisté essentiellement en une analyse expérimentale des conditions locales du déclenchement d'une morphogenèse de type régénératrice. Chez le phasme Carausius morosus Br. nous avons mis en évidence quatre processus efficaces dont trois n'avaient encore jamais été décrits. Ils nous permettront de présenter une conception globale de la causalité du déclenchement d'une morphogenèse et plus précisément de l'accomplissement d'une régénération d'appendice. Nous considérerons d'abord les processus déclenchant des morphogenèses puis nous examinerons quelle peut être leur intervention dans la régénération. Enfin, nous envisagerons quel est le degré de généralité des conclusions dégagées à partir de notre matériel d'étude.

I - DECLENCHEMENT D'UNE MORPHOGENESE

En premier lieu, nous rappellerons quels sont les processus efficaces et, en deuxième lieu nous les comparerons entre eux pour essayer d'en déduire une interprétation du mécanisme d'une régénération.

A - PROCESSUS PROVOQUANT UNE MORPHOGENESE

Les quatre processus sont les suivants :

- 1) association, par contact, de deux faces opposées,
- 2) association de deux niveaux différents de l'axe proximo-distal de la patte,
- 3) au niveau trochantérien, des lésions de ce segment,
- 4) enfin, au niveau trochantérien également, une régénération procédant à partir de la base fémorale.

Voyons pour chacun d'eux les conditions de mise en évidence et leurs principaux effets morphogénétiques.

1) Association par contact de deux faces opposées (Ch. VI).

D'après l'examen des branches surnuméraires de schistomélies obtenues expérimentalement, nous avons établi que lorsque deux faces opposées (respectivement dorsale et ventrale ou antérieure et postérieure) sont mises en contact, une morphogenèse se déclenche généralement. Le résultat de cette morphogenèse est analogue à celui d'une régénération normale. La formation qui en est issue possède le plus souvent tous les segments situés distalement par rapport au niveau où les faces opposées s'affrontent. De ces faits, nous avons déduit qu'il existe entre les faces de la patte une différence qualitative ou, plus exactement, une hétérogénéité de différenciation responsable du déclenchement des morphogenèses surnuméraires et, plus généralement, de tous les processus de régénération consécutifs à une section d'appendice (BART, 1965 a, b). En effet, dans ces cas, la fermeture de la plaie détermine l'entrée en contact des faces opposées, condition nécessaire et suffisante pour provoquer la formation d'un centre morphogénétique. Jusqu'alors deux hypothèses avaient été envisagées pour expliquer l'apparition de formations **surnuméraires** : celle de Bruchdreifachbildungen de PRZIBRAM (1921) (formation triple par fracture) et celle d'une réorganisation de champs morphogénétiques de HARRISON (1921). Discutons les successivement.

a) Hypothèse de PRZIBRAM

Fondée sur des observations réalisées chez des Batraciens (DELLA-VALIE, 1913), cette hypothèse admet que toute section incomplète d'un appendice provoque un processus de régénération à partir de chaque face de la section à condition que les bords de la plaie restent séparés l'un de l'autre. Or, il est possible d'obtenir des branches surnuméraires chez les Insectes (BODENSTEIN, 1937 ; FURUKAWA, 1937-1940 ; BALAZUC, 1945 ; PENZLIN, 1965 ; BART, 1965 ; BOHN, 1965) comme d'ailleurs chez les Batraciens, dans le cas où les deux faces d'une plaie sont étroitement accolées. Ce fait ôte tout caractère de généralité à l'hypothèse de PRZIBRAM.

b) Hypothèse de HARRISON

D'après les schistomélies qu'il a obtenues à partir de bourgeons de membres de Batraciens, cet auteur considère qu'un bourgeon constitue

un champ morphogénétique. Si on le sépare en deux éléments qu'on réassocie ensuite en introduisant entre eux une dysharmonie d'orientation, celle-ci déterminerait l'évolution d'un élément en un champ et celle du second élément en un ou deux champs morphogénétiques. Chez les Insectes, cette 2ème hypothèse avait été retenue par FURUKAWA (1940) et initialement (1937) par BODENSTEIN qui, secondairement (1953), en revint à l'interprétation de PRZIBRAM. Or, les raisons d'une évolution de chaque élément en un champ suivie d'une subdivision de l'un d'eux restaient obscures.

Notre théorie du pouvoir morphogène d'une hétérogénéité de différenciation permet, au contraire, d'expliquer les cas observés chez les Insectes et de comprendre pourquoi se forme un champ morphogénétique. Elle peut donc être avantageusement substituée à ces deux hypothèses.

De même qu'il existe dans le sens transversal, une hétérogénéité à pouvoir morphogène, nous avons constaté qu'une hétérogénéité à pouvoir analogue se rencontre dans le sens longitudinal de la patte.

2) Association de deux niveaux différents de l'axe proximo-distal (Ch. IV et V).

L'étude de la différenciation proximo-distale et de ses corrélations éventuelles avec une morphogenèse a été réalisée en associant des niveaux différents de segments différenciés ou subissant une régénération à proximité de la zone d'association. Certaines de ces associations ont provoqué la naissance d'une morphogenèse d'origine généralement inconnue qui s'est intercalé entre les deux éléments des associations. En particulier, cette morphogenèse nous a donné des régénérats à polarité proximo-distale inverse de la normale comme en avaient observés STAUDINGER (1930), BODENSTEIN (1937), FURUKAWA (1940) et récemment BOHN (1965-1966). Ce dernier auteur a interprété ses résultats en admettant l'existence d'un gradient proximo-distal de nature segmentaire. Selon lui, ce gradient, caractéristique d'un segment -par exemple le fémur- et non de la patte entière, se répèterait de façon identique au moins dans le tibia. Une discontinuité dans ce gradient provoquerait une morphogenèse intercalaire tendant à rétablir l'intégrité du gradient. Certains de nos résultats peuvent être expliqués par cette hypothèse. Néanmoins, nous avons obtenu des prestations intercalées . entre le greffon et le porte-greffe mais segmentées.

Pour l'opposer au type de régénération "intercalaire" au sens de BOHN, c'est-à-dire réalisée dans le cadre d'un gradient segmentaire, nous avons dénommé cette dernière morphogenèse régénération "complémentaire". En effet, l'apparition de la segmentation nous place hors du cadre d'un simple segment. Cette régénération complémentaire a surtout été obtenue en utilisant des greffons en cours de régénération ; de polarité proximo-distale normale, elle est manifestement issue du porte-greffe.

Il s'avère, par conséquent, qu'au même titre qu'une hétérogénéité transversale, existe une hétérogénéité longitudinale qui peut provoquer l'apparition de parties de pattes segmentées ou non.

3) Lésions du trochanter (Ch. II).

Avec ce processus apparaît une nouvelle cause, autre qu'une hétérogénéité, susceptible de provoquer une morphogenèse de prestation segmentée. En effet, les blessures nécrosantes affectant un secteur du trochanter, aussi bien dans sa partie proximale que dans sa partie distale, provoquent, à partir de cette dernière, l'apparition d'une formation segmentée comparable à un régénérat mais incomplète dans ses éléments les plus distaux (tarse). Aucun autre niveau de la patte ne réagit de cette façon et un tel comportement n'a, à notre connaissance, jamais été décrit chez les Insectes, ni même chez les autres animaux capables de régénération. Ce segment manifeste donc une remarquable originalité qu'on ne peut s'empêcher de rapprocher de la spécialisation très particulière du niveau d'autotomie (POSSOMPES, 1961-1962). Le déclenchement de cette réactivité trochantérienne, particulièrement affirmée du côté ventral, paraît être dû à des blessures ouvertes. En effet, des lésions internes du trochanter se sont montrées inefficaces. Ce résultat demande confirmation, mais il nous semble que ce segment puisse constituer un système expérimental particulièrement sensible pour aborder l'étude du rôle des facteurs de blessure et de nécrose dans la régénération.

4) Morphogenèse trochantérienne provoquée par une régénération à partir de la base fémorale (Ch. III)

Ce dernier type de processus confirme combien les potentialités morphogénétiques du trochanter peuvent s'extérioriser facilement. Ainsi, une

régénération qui procède à partir de la base fémorale détermine une morphoallaxie trochantérienne (BART, 1966) dans la mesure où la hauteur du fragment fémoral ne dépasse pas deux fois celle du trochanter. Les formations issues de cette double morphogenèse sont le plus souvent anormales. En effet, le fémur restitue toujours du tarse, souvent du tibia et fréquemment du fémur alors que le trochanter reforme un trochanter, souvent du fémur, parfois du tibia, rarement du tarse. Il semble, de ce fait, que le sens de différenciation soit proximo-distal dans la prestation issue du trochanter et disto-proximal dans le régénérat issu du fémur.

En résumé, la morphogenèse est déclenchée dans les deux premiers processus par l'existence d'une certaine hétérogénéité, transversale ou longitudinale, entre deux éléments mis en contact ; dans le 3ème, la morphogenèse à partir du trochanter s'effectue en l'absence de toute association hétérogène, mais à la suite d'une blessure de ce segment ; enfin, dans le 4ème processus, la régénération à partir de la base fémorale déclenche une morphogenèse dans le trochanter, alors qu'aucun des deux facteurs, hétérogénéité ou blessure de ce dernier segment, n'est en cause. Bien que d'inégale importance, et bien qu'en particulier l'hétérogénéité nous paraisse un facteur causal jouant un rôle fondamental, ces trois facteurs sont, à première vue, différents, et il pourrait sembler vain de leur attribuer un mode d'action commun dans le déclenchement de la régénération. Ceci nous paraît pourtant possible.

B - TENTATIVE D'EXPLICATION UNITAIRE DU DECLENCHEMENT DES MORPHOGENESES

Notre interprétation des faits se fonde sur deux aspects de la différenciation des régénérats, c'est-à-dire, d'une part, l'établissement de la polarité proximo-distale, d'autre part, le sens de différenciation des prestations obtenues à partir de blastèmes de régénération situés en position terminale.

Examinons ces deux points successivement.

1) Etablissement de la polarité proximo-distale (Ch. VII)

Labile, cette polarité peut disparaître à l'occasion d'une morphogénèse et être remplacée par une polarité proximo-distale inverse. Ce résultat confirme ceux déjà obtenus chez les Insectes (STAUDINGER, 1930 ; BODENSTEIN, 1937 ; FURUKAWA, 1940 ; BOHN, 1965 b-1966). L'établissement d'une nouvelle polarité entre les tissus de la base et du régénérat implique évidemment l'apparition, dans ce dernier, d'une qualité relativement plus distale que dans la base.

2) Sens de différenciation dans des blastèmes terminaux

Différents blastèmes terminaux : base fémorale (Ch. III), blastèmes transplantés en position hétérotopie (Ch. V), blastèmes résultant de l'association de deux faces coxo-trochantériennes opposées dans du sternite ou du tergite (Ch. IX) donnent généralement une prestation où les segments ont d'autant plus de chances d'apparaître qu'ils sont normalement situés plus distalement. Ainsi, il se forme plus souvent du tarse que du tibia etc... Dans de tels blastèmes, la différenciation procède sans doute disto-proximement, ce qui équivaudrait à la mise en place en premier lieu des éléments les plus distaux.

A ce sujet, FABER (1965), d'après une étude expérimentale de la différenciation de blastèmes de régénération de Batraciens a émis l'idée que les cellules de tels blastèmes manifestent spontanément une tendance marquée à fournir des prestations de nature distale, tendance qu'il a nommée "distalization". A partir d'études analogues, STOCUM (1968) met en doute le fait que tout le blastème soit "distalisé", mais confirme qu'à un état de dédifférenciation maximum du blastème correspond ultérieurement une prestation distale. L'opinion de FABER reprenait en quelque sorte la loi de différenciation basipète des régénérats à laquelle, selon ABELOOS (1932, p. 118), "T.H. MORGAN et CHILD ont reconnu une grande importance", mais en l'exprimant en termes de dédifférenciation : "la distalisation est liée à la dédifférenciation et la conclusion la plus évidente est que des cellules en cours de dédifférenciation, à la suite d'un traumatisme, sont toujours distalisées" ("distalization is bound up with dedifferentiation and the most obvious conclusion is that cells dedifferentiating

as a result of a trauma are always distalized"). En accord avec cette idée de FABER, nous admettrons, étant donné les résultats énoncés plus haut, et sous réserves de vérifications complémentaires, que le contact entre différenciations hétérogènes d'un plan transversal (faces opposées) provoquerait dans ces dernières une dédifférenciation. Celle-ci se situerait dans le centre du futur champ morphogénétique, dans la zone de contact, et correspondrait à une "distalisation" plus ou moins poussée aboutissant le plus souvent à déterminer la formation de la structure la plus distale possible : l'onychium. De ce fait, entre la périphérie consistant en tissus ayant conservé leur différenciation, et le centre du champ morphogénétique, s'établirait la nouvelle polarité proximo-distale.

Il peut paraître paradoxal d'admettre qu'une hétérogénéité de différenciation aboutisse à une "distalisation", c'est-à-dire à la différenciation, secondairement, d'un onychium. En effet, cette structure est la seule, sur une patte, où les faces opposées puissent se trouver associées sans qu'il y ait de morphogenèse. La formation d'un onychium devrait donc supprimer l'hétérogénéité initiale sans entraîner la morphogenèse d'un appendice. Le paradoxe n'est qu'apparent car cette zone "distalisée" est en relation immédiate avec les tissus différenciés dont elle devrait être normalement éloignée et selon ABELOOS, reprenant les vues de PRZIBRAM (1919) : "On peut supposer que cette discontinuité dans la série des niveaux morphologiques représentés dans l'organe en régénération, discontinuité qui résulte de l'absence des organes intercalaires, est la cause qui détermine le processus de croissance au cours de la seconde phase de la régénération". Par conséquent, dans l'hypothèse d'une "distalisation", l'hétérogénéité entre faces opposées se trouverait convertie en une hétérogénéité proximo-distale, dont nous avons montré qu'elle peut provoquer des morphogenèses. De même, on peut penser que dans le processus de morphogenèse trochantérienne provoquée par une régénération fémorale, la dédifférenciation partielle de la masse fémorale permet l'établissement d'une semblable hétérogénéité proximo-distale à laquelle le trochanter serait particulièrement sensible. Enfin, les blessures du trochanter provoqueraient au niveau d'une zone extrêmement réactive (en l'occurrence la zone distale de ce segment) une certaine dédifférenciation, plus ou moins poussée, équivalant à une distalisation localisée plus ou moins marquée. Dans tous les cas, le degré de

"distalisation", et par conséquent le degré d'hétérogénéité proximo-distale qui en résulte, serait finalement responsable de la morphogenèse.

A titre d'hypothèse de travail, nous retiendrons donc l'interprétation schématique suivante d'un processus de régénération.

En premier lieu, l'association, par contact, de territoires hétérogènes ou la stimulation par blessure d'un territoire compétent (trochanter) induirait dans ces territoires une certaine dédifférenciation. Celle-ci équivaudrait à une "distalisation", c'est-à-dire une situation capable de fournir une différenciation plus ou moins distale. Entre cette zone "distalisée" et les tissus voisins ayant conservé leur différenciation existerait une discontinuité quant au degré de "distalisation". Le processus de régénération interviendrait alors pour combler cette discontinuité. La régénération ne serait en fait que la conséquence d'une discontinuité dans ce que nous conviendrons d'appeler un gradient proximo-distal.

Examinons maintenant de façon plus détaillée comment ces processus morphogénétiques interviennent dans la genèse d'un régénérat et quelles indications ils nous apportent quant à la façon dont ce dernier se constitue.

II - GENESE D'UN REGENERAT

Nous considérerons ici la formation du centre morphogénétique puis son développement en une prestation segmentée.

A - FORMATION DU CENTRE MORPHOGENETIQUE

Nous distinguerons les cas de régénération consécutive d'une part, à une autotomie, d'autre part à une amputation.

1) Autotomie

Après autotomie, le trochanter, dans son ensemble, subit une morphallaxie et évolue en un blastème. La dédifférenciation qui l'affecte résulte vraisemblablement de la lésion, lors de l'autotomie, de ses cellules contiguës au niveau d'autotomie. En effet, la lésion de ces cellules sur un secteur, par exemple une face, provoque l'apparition d'une morphogenèse trochantérienne uniquement à partir de la face opérée. Ceci permet d'envisager la régénération

d'un appendice comme la restitution à partir de chaque face trochantérienne de la face correspondante du régénérat. Il semble donc que, dans ce cas, l'hétérogénéité entre faces opposées ne joue pas un rôle essentiel.

2) Amputation

La morphogenèse est sans doute due, dans ce cas, à l'affrontement des faces opposées, mais se déroule-t-elle de la même façon qu'après autotomie ? A ce sujet, l'examen de certaines morphogenèses surnuméraires apporte des renseignements intéressants. Des associations hétérogènes de deux éléments à potentialités morphogénétiques différentes (Ch. VIII) nous ont donné des prestations de morphologie chimère ce qui s'interprète simplement en admettant que la morphogenèse a nécessité une collaboration entre ces deux éléments. En effet, le régénérat présente généralement dans les prolongements respectifs du greffon et du porte-greffe une différenciation ayant leurs qualité et nature. Cette conception a l'avantage supplémentaire d'expliquer pourquoi il existe une relation de symétrie entre les différentes branches de toute schistomélie. De ce fait, les interprétations faisant dériver les formations surnuméraires uniquement, soit du greffon, soit du porte-greffe (BODENSTEIN, 1937 ; BOHN, 1965 b), nous paraissent improbables. En ce qui concerne les morphogenèses régénératrices normales, on peut déduire, en outre, que chaque face restituerait sa qualité dans le régénérat. Sur ce point, les résultats relatifs à la morphogenèse survenant après autotomie concorderai^{ent} avec ceux des morphogenèses consécutives aux amputations.

Par ailleurs, des associations d'hypodermes de faces opposées suffisent à provoquer des morphogenèses (Ch. VII). Par conséquent, la reconstitution de la continuité hypodermique après toute amputation n'est pas, à coup sûr, une phase quelconque, mais un moment décisif dans le processus de régénération. L'hypoderme étant le siège de l'hétérogénéité de différenciation joue donc le rôle essentiel et les observations histologiques nous indiquent que le centre morphogénétique se forme initialement par prolifération hypodermique. Ce résultat s'intègre bien parmi les notions d'embryologie expérimentale soulignant le rôle directeur de l'hypoderme dans la morphogenèse embryonnaire (BOCK, 1939, HALET 1953). Dans l'hypoderme différencié, les qualités transversales, dont nous avons vu qu'elles ont sans doute une certaine stabilité, n'existent vraisemblablement

blement pas sous la forme d'une juxtaposition de qualités pures, c'est-à-dire, antérieure jouxtant ventrale etc..., mais sont sans doute distribuées sous forme de gradients. A chaque qualité caractéristique d'une face correspondrait un gradient dont l'intensité serait maximum dans l'axe de la face et minimum, sinon nulle, dans l'axe des faces contiguës. Les qualités de deux faces contiguës seraient combinées et la différenciation d'un point de l'hypoderme, quant aux qualités transversales, serait en fait la résultante de deux qualités sauf, peut-être, dans l'axe des faces. Cette conception permet de comprendre que, malgré une stabilité relativement grande de ces qualités transversales, on puisse cependant observer l'apparition d'une qualité, par exemple ventrale, à partir d'une face contiguë, en l'occurrence antérieure.

B - DEVELOPPEMENT DU BLASTÈME EN UNE PRESTATION SEGMENTÉE

Une hétérogénéité proximo-distale entre niveaux de patte différenciés provoque une morphogenèse qui, dans certains cas, peut-être interprétée dans le cadre d'un gradient proximo-distal segmentaire (BOHN, 1966). Mais cette hypothèse ne permet pas d'expliquer la différenciation d'un blastème de régénération. Cette différenciation met en effet en place une prestation segmentée dont certains segments consécutifs (fémur, tibia) présentent cependant des traits de différenciation proximo-distale communs, ce qui concorde par ailleurs avec l'hypothèse du gradient segmentaire. Nous n'en voulons pour exemple que les cas de segments chimères tibio-fémoraux (Ch. III, Pl. VII-VIII) de morphologie parfois tout à fait harmonieuse.

Par ailleurs, l'association de niveaux différenciés provoque parfois l'apparition d'une segmentation, mais ce dernier phénomène est particulièrement fréquent quand sont associés un blastème de régénération et un niveau différencié. Une certaine dédifférenciation paraît donc indispensable pour qu'apparaisse la segmentation. De toute façon, il semble que dans un blastème il existe un gradient proximo-distal différent du gradient segmentaire.

Dans ce blastème normalement situé en position terminale, la différenciation procéderait généralement dans le sens basipète. Cependant, dans les cas expérimentaux où un blastème est intercalaire, la différenciation pourrait au contraire procéder dans le sens basifuge. Si les deux processus, basipète et basifuge coexistent, leur affrontement montre qu'ils sont capables de se limiter réciproquement, mais de façon généralement imparfaite. L'existence de telles

inhibitions permet néanmoins d'envisager que, dans une régénération normale, la différenciation de la souche limite la prestation du blastème en inhibant l'apparition de sa propre qualité.

Ce problème de la segmentation du blastème s'avère donc très complexe. En réalité, il est comparable à celui que pose la segmentation de l'ébauche embryonnaire en métamères. A ce propos, on a pu mettre en évidence, dans les tergites de segments abdominaux différenciés, l'existence d'un gradient antéro-postérieur se répétant de façon identique (LOCKE, 1959 ; STUMPF, 1965 à 1967) ou un peu différente (BARBIER, 1966), dans les segments successifs ; ceci nous rappelle l'hypothèse partiellement valable du gradient segmentaire de BOHN. Il existe donc une étroite parenté entre les différenciations par segmentation de la patte et de l'organisme entier, mais, dans les deux cas, les processus qui président à cette segmentation restent à élucider.

Pour conclure, on peut se demander quel est le degré de généralité des mécanismes que nous avons mis en évidence chez Carausius morosus. En ce qui concerne le déclenchement d'une morphogenèse, les quatre processus nous paraissent d'importance inégale. Dans la phase initiale de la régénération chez Carausius deux d'entre eux seulement interviennent dans les conditions normales, l'activation trochantérienne par blessure et l'hétérogénéité entre qualités transversales, et seront considérés ici.

L'activation trochantérienne se présente comme un phénomène très particulier, sans portée générale, mais il serait intéressant de rechercher chez d'autres insectes où existent des niveaux d'autotomie si les segments situés proximale à ces niveaux possèdent une réactivité morphogénétique particulière.

Par contre, l'hétérogénéité transversale nous paraît être un facteur dont l'importance est fondamentale. Tout d'abord rappelons que BOHN (1965 b) a obtenu à ce sujet sur un autre Insecte, la blatte Leucophaea maderae FABR., des résultats identiques aux nôtres et qu'il en a déduit une conception de la régénération voisine de la nôtre : il attribue à des gradients transversaux (dorso-ventral et antéro-postérieur) et longitudinal le pouvoir de déclencher les processus de régénération et d'en diriger l'accomplissement. D'autre part, chez les Batraciens, des formations surnuméraires se forment, comme chez les Insectes, dans le cas où une dysharmonie d'orientation existe entre deux

éléments. En outre, des morphogénèses surnuméraires ont été récemment obtenues à la suite d'associations hétérogènes chez des Métazoaires aussi différents qu'une Planaire (STEPHAN et SCHILT, 1967), un Crustacé Isopode (HOARAU, 1967, 1969), une Annélide Polychète (BOILLY-MARER, 1969), un ARACHNIDE (LHEUREUX, communication personnelle). Par ailleurs, chez les Protozoaires, les travaux de TARTAR (1956, 1966) et UHLIG (1959, 1960) (revue de FAURE-FREMIET, 1967) indiquent clairement qu'une morphogénèse résulte de la juxtaposition de territoires cytoplasmiques hétérogènes. Enfin, nous rappellerons, à propos des germes d'Amphibiens, qu'il est possible d'obtenir des lèvres blastopores dorsales surnuméraires, résultat que DAICQ et PASTEELS (1937) ont attribué à l'interaction de deux champs gradients liés l'un au vitellus, l'autre au croissant gris. Selon nous, une unité étonnante existe entre tous ces cas : une morphogénèse se produirait dans la mesure où il existe une hétérogénéité suffisante entre deux qualités. Par conséquent, il serait important d'interpréter ces hétérogénéités en termes biochimiques. Comme d'autre part, il est certain que chez les Batraciens et les Annélides, en particulier, des lésions du système nerveux provoquent aussi des morphogénèses, la comparaison des événements biochimiques dans les cas de morphogénèses provoquées par hétérogénéité ou par lésion nerveuse s'avèrerait sans doute fructueuse.

R E S U M E

D'ordre essentiellement expérimental, notre étude traite du déclenchement local de morphogénèses de type régénératrices et du développement d'un centre morphogénétique en une prestation segmentée. Les résultats que nous avons acquis chez le phasme Carausius morosus Br. sont les suivants.

1) A la suite d'une autotomie, le processus de régénération d'une patte s'effectue à partir du trochanter. A lui seul, ce segment restitue les caractéristiques essentielles du régénérat (morphologie, longueur, pigmentation et pilosité). Des associations hétéronomes entre trochanter et coxa montrent que ce dernier segment n'exerce aucune influence morphogénétique susceptible de modifier profondément la prestation trochantérienne.

2) Des blessures ouvertes, portées à un niveau quelconque du trochanter d'une patte entière et sur un secteur plus ou moins important de sa périphérie, déterminent une transformation généralement partielle de ce segment sur la face ou le secteur opérés. La patte opérée reste fonctionnelle tandis que la gamme des prestations trochantériennes s'étend d'un simple nodule fémoral à une prestation segmentée comportant fémur, tibia et tarse. La face trochantérienne ventrale se révèle particulièrement réactive. Toute prestation issue d'une face trochantérienne possède la qualité de cette face et ne donne en aucun cas une patte entière.

3) La simple rupture du plan hypodermo-cuticulaire au niveau d'autotomie trochantéro-fémoral fait partie des blessures efficaces. De ce fait, le déclenchement de la morphogénèse à la suite d'une autotomie peut être attribuée à une certaine activation de l'apex trochantérien sur tous les points de sa périphérie. Après autotomie, la formation d'un régénérat peut être considérée comme la restitution par toute génératrice du trochanter de la génératrice correspondante du régénérat.

4) Lorsque la régénération s'effectue à partir de la base fémorale, le trochanter peut entrer en morphogenèse. Chacun des deux éléments, trochanter et base fémorale, donne alors une prestation segmentée qui se différencierait dans les sens respectivement basifuge et basipète. Les deux prestations se limitent réciproquement dans leur développement par le jeu d'inhibitions. Celles-ci interviennent pour empêcher, moins l'apparition de tout un segment que celle des différenciations distales ou proximales des segments. La substitution d'un blastème de régénération tibial à la base fémorale donne des résultats comparables, mais la prestation du greffon est toujours plus limitée que celle de la base fémorale tandis que la prestation trochantérienne est d'autant plus importante.

5) Dans une patte différenciée existe une certaine différenciation proximo-distale susceptible de provoquer des morphogenèses. L'association de deux niveaux, soit distaux, soit proximaux, du fémur ou du tibia ne provoque généralement pas de morphogenèse. Au contraire, l'association d'un niveau proximal et d'un niveau distal peut provoquer une morphogenèse s'intercalant entre ces deux niveaux et de polarité proximo-distale normale ou contraire à la normale. Certains de ces résultats peuvent être interprétés en partie suivant l'hypothèse de l'existence d'un gradient proximo-distal de type segmentaire (BOHN, 1966). De toute façon, le régénérat formé n'a jamais une longueur conforme à celle que prévoit l'hypothèse du gradient segmentaire.

6) Dans le cas précédent, comme en associant deux niveaux différents de l'axe proximo-distal mais en provoquant cette fois une régénération à partir du greffon, on peut obtenir une morphogenèse segmentée à partir du porte-greffe.

Cette morphogenèse paraît assimilable à celle survenant au niveau du trochanter quand une régénération procède à partir de la base fémorale. Dans ces deux cas, la morphogenèse serait provoquée par une certaine dédifférenciation de la zone terminale en régénération.

7) Diverses associations, introduisant une dysharmonie entre les orientations antéro-postérieure ou dorso-ventrale des deux éléments -coxa et trochanter- d'un moignon coxo-trochantérien, déterminent la formation de schistomélies comportant de une à trois branches surnuméraires. Ces dernières résultent en fait de la mise en contact de faces de la patte normalement opposées. Celles-ci sont donc qualitativement différentes et cette hétérogénéité de différenciation permet d'expliquer la naissance d'un processus de régénération consécutif à une amputation. En effet, la fermeture de la plaie entraîne nécessairement le contact entre les faces opposées.

8) L'hétérogénéité de différenciation existe dans l'hypoderme qui joue vraisemblablement le rôle initiateur dans la morphogénèse. L'étude histologique de la formation d'un centre morphogénétique surnuméraire confirme cette idée.

9) Des formations surnuméraires ont pu être obtenues à partir d'associations de tissus à potentialités morphogénétiques différentes. Morphologiquement, elles s'interprètent de façon satisfaisante en admettant que chacun des éléments de l'association édifie la partie du régénérat qui le prolonge. Ce résultat concorde avec l'idée d'une restitution par chaque génératrice du trochanter de la génératrice correspondante du régénérat et, en outre, explique simplement les relations de symétrie observées entre les différentes branches d'une schistomélie.

10) La différenciation hypodermique existerait sous forme de quatre gradients caractéristiques respectivement de chacune des quatre faces, antérieure, ventrale, postérieure et dorsale. Les gradients caractéristiques des qualités respectives de deux faces contiguës seraient combinés dans le quadrant situé entre les axes de ces deux faces. Dans certains cas, l'association de deux faces contiguës serait suffisamment hétérogène pour déclencher une morphogénèse. Celle-ci s'accompagnerait d'une transformation partielle de la différenciation de l'une des faces.

11) Dans les tissus affectés par un processus de morphogénèse, la polarité proximo-distale peut s'inverser. A ce propos, nous admettons qu'une dédifférenciation, phase initiale de la morphogénèse, équivaut à une certaine distalisation, c'est-à-dire une aptitude à fournir une prestation plus distale que celle du niveau où est déclenchée la morphogénèse.

12) Une interprétation globale du déterminisme local du déclenchement de la formation d'un centre morphogénétique et de son développement en une prestation différenciée proximo-distalement est proposée à titre d'hypothèse de travail.

BIBLIOGRAPHIE

- 1 - ABELOOS M., 1932 - La régénération et les problèmes de la morphogenèse.
Gauthier-Villars ed., 253 pages.
- 2 - ABELOOS M., 1955 - Le problème morphogénétique dans la régénération des
Annélides Polychètes.
Bull. Soc. Zool. Fr., LXXX, 4, 228-256.
- 3 - ABELOOS M., 1902 - Territoires de régénération chez les Crustacés
Isopodes marins.
87ème Congrès des Sociétés Savantes, 1165-1170.
- 4 - ALLEKUME N., 1963 - Etude expérimentale des capacités d'autodifférencia-
tion de l'ectoderme et de l'endomésoderme présomptifs au stade
blastale, chez Calliphora erythrocephala Meig.
Procès verbaux Société des Sc. Phys. et Nat. de Bordeaux, vol.
1962-63, 58-62.
- 5 - BALAZUC J., 1947 - La tératologie des Coléoptères et expériences de
transplantation sur Tenebrio molitor L.
Mémoires du Muséum d'Histoire Naturelle, Nelle série, tome XXV,
293 pages.
- 6 - BALAZUC J., 1955 - La tératologie des Orthoptéroïdes. A propos de quel-
ques nouveaux faits observationnels et expérimentaux.
Boll. Lab. Ent. agr. Portici, Naples, 14, 1955, 48-64.
- 7 - BARBIER R., 1966 - Etude de l'hypoderme de Galleria mellonella L. (Lépi-
doptère, Pyralidae) à l'aide d'homogreffes larvaires.
C.R. Acad. Sc. Paris, 262, 2073-2076.

- 8 - BARBIER R., 1965 - Etude de la différenciation du tégument de Galleria mellonella L. (Lépidoptère Pyralidae) par la technique des autogreffes. C.R. Acad. Sc. Paris, 261, 1413-1416.
- 9 - BART A., 1965 a - Sur l'origine des formations surnuméraires au cours de la régénération des pattes chez Carausius morosus Br. C.R. Acad. Sc. Paris, 261, 1901-1903.
- 10 - BART A., 1965 b - Induction expérimentale d'une morphogenèse accompagnant ou non la régénération de la patte de Carausius morosus Br. C.R. Acad. Sc. Paris, 261, 5619-5622.
- 11 - BART A., 1966 a - Rôle de l'hypoderme dans le déclenchement de la morphogenèse régénératrice chez Carausius morosus Br. C.R. Acad. Sc. Paris, 262, 1452-1454.
- 12 - BART A., 1966 b - Transformation expérimentale du trochanter en fémur chez Carausius morosus Br. C.R. Acad. Sc. Paris, 262, 2163-2165.
- 13 - BART A., 1967 - Evolution du trochanter en l'absence partielle de continuité avec le fémur chez Carausius morosus Br. Bull. Soc. Zool. Fr., 92, 2, 401-407.
- 14 - BATESON W., 1894 - Material for the study of variation. Londres. Mac Millan et C° ed., 1 vol. 8°, 598 p.
- 15 - BERRIL N.J., 1963 - Morphogenetic field, their growth and development. Develop. Biol. 7, 342-347.
- 16 - BOCK E., 1939 - Bildung und Differenzierung der Keimblätter bei Chrysope.périla (L). Z. Morphol. Oekol. Tiere, 35, 615-700.

- 17 - BODENSTEIN D., 1933 - Die Unterdrückung der Beinregeneration bei Dixippus morosus durch Transplantation von Hypodermis auf die Wundfläche. Zugleich eine Methode der Transplantation bei ametabolen Insekten. Zool. Anz. C III, 209-213.
- 18 - BODENSTEIN D., 1933 a - Beintransplantationen an Lepidopterenraupen. I. Transplantationen zur Analyse der Raupen und Puppenhäutung. Arch. EntwMech. Org. 128, 564-583.
- 19 - BODENSTEIN D., 1933 b - II. Zur Analyse der Regeneration der Brustbeine von Vanessa urticae-Raupen. Arch. EntwMech. Org. 130, 747-770.
- 20 - BODENSTEIN D., 1935 - III. Zur Analyse der Entwicklungspotenzen der Schmetterlingsbeine. Arch. EntwMech. Org. 133, 156-192.
- 21 - BODENSTEIN D., 1937 - IV. Zur Analyse experimentellerzeugter Beinemfachtbildungen. Arch. EntwMech. Org. 136, 745-785.
- 22 - BODENSTEIN D., 1941 - Investigations on the problem of metamorphosis. VIII. Studies on leg determination in insects. J. exper. Zool. 87, 31-53.
- 23 - BODENSTEIN D., 1953 - Regeneration in : Insect Physiology. John Wiley et Sons ed., New-York, 866-878.
- 24 - BODENSTEIN D., 1955 - Contributions to the problem of regeneration in Insects. J. exper. Zool. 129, 209-224.
- 25 - BODENSTEIN D., 1957 - Studies on nerve regeneration in Periplaneta americana J. exper. Zool. 136, 89-115.

- 26 - BODENSTEIN D., 1959 - Role of hormones and nerves in regeneration in
Physiology of Insect development.
F.L. CAMPBELL ed., Chicago, Univ. Chicago Press, 151-157.
- 27 - BOHN H., 1965 a - Analyse der Regenerationsfähigkeit der Insektenextre-
mität durch Amputations-und Transplantationsversuche an Larven der
afrikanischen Schabe Leucophaea maderae FABR. (Blattaria).
I. Mitt. Regenerationspotenzen.
Arch. EntwMech. Org. 156, 49-74.
- 28 - BOHN H., 1965 b - Id. II. Mitt. Achsendetermination.
Arch. EntwMech. Org. 156, 449-503.
- 29 - BOHN H., 1966 - Transplantationsexperimente mit interkalärer Regeneration
zum Nachweis eines sich segmental wiederholenden Gradienten im Bein
von Leucophaea (Blattaria).
Verh. Deutsch. Zool. Ges. Göttingen, Suppl. 30, 499-508.
- 30 - BOILLY-MARER Y., 1969 - Induction expérimentale de parapodes surnuméraires
chez l'Annélide Polychète Nereis pelagica L.
C.R. Acad. Sc. Paris, 268, 1300-1302.
- 31 - BORDAGE E., 1897 b - Sur la régénération tétramérique du tarse des Phas-
mides.
C.R. Acad. Sc. Paris, 124, 1536-1538.
- 32 - BORDAGE E., 1898 a - Régénération chez les Phasmides après des sections
artificielles et non autotomiques.
Bull. Soc. Entomol. France 16, 306-307.
- 33 - BORDAGE E., 1898 b - Sur la régénération chez les Phasmides.
Ann. Soc. Entomol. France 67, 87-91.

- 34 - BORDAGE E., 1899 - Sur un mode particulier de protection des appendices en voie de régénération après section artificielle chez les Insectes. C.R. Acad. Sc. Paris 129, 501-504.
- 35 - BORDAGE E., 1905 - Recherches anatomiques et biologiques sur l'autotomie et la régénération chez divers Arthropodes. Bull. Biol. Fr. Belg., 39, 308-454.
- 36 - BRECHER L., 1924 - Die Bedingungen für Fühlerfüsse bei Dixippus (Carausius) morosus Br. et Redt. (Homöosis bei Arthropoden, VII Mitteilung.) Arch. f. mikr. Anat. EntwMech. Bd 102, 549 - 572.
- 37 - BULLIERE D., 1967 - Etude de la régénération chez un Insecte Blattoptéroïde, Blabera craniifer Burm (Dictyoptère). I. Influence du niveau de la section sur la régénération de la patte métathoracique. Bull. Soc. Zool. Fr., 92, n° 3, 523-536.
- 38 - BULLIERE D., 1968 - Etude de la régénération chez un Insecte blattoptéroïde Blabera craniifer Burm. (Dictyoptère). II. Influence du moment de l'amputation dans l'intermue sur la régénération de la patte métathoracique. Bull. Soc. Zool. Fr., 93, n° 1, 69-82.
- 39 - BULLIERE D., 1968 - Etude de la régénération chez un Insecte Blattoptéroïde Blabera craniifer Burm. (Dictyoptère). III. Influence de la régénération d'une patte métathoracique sur la durée de l'intermue et le nombre de stades larvaires. Bull. Soc. Zool. Fr., 93, n° 2, 251-257.
- 40 - BUTLER E.G., 1955 - Regeneration of the urodele forelimb after reversal of its proximo-distal axis. J. Morph., 96, 265-281.

- 41 - CAPPE de BAILLON P., 1927 - Recherches sur la tératologie des Insectes.
Encyclopédie entomologique, 8, Paris, P. Lechevalier ed., 291 pages.
- 42 - CAPPE de BAILLON P., 1928 - Embryologie tératologique chez les Phasmides
(Menexenus semiarmatus Westw. et Clitumnus artemis Br.).
Bull. Biol. Fr. et Belg., 62, 378-387.
- 43 - CAPPE de BAILLON P., 1929 - Diplogénèse et formations multiples chez les
Insectes.
Bull. Biol. Fr. Belg., LXIII, 456-485.
- 44 - CAPPE de BAILLON P., 1933 - Tératologie comparée du Platycnemis pennipes
Pall. (Odonates, Agrionidae) et du Carausius morosus Br. (Orthopt.
Phasmidae).
Bull. Biol. Fr. et Belg., 67, 1, 1-33.
- 45 - CHAUVIN R., 1949 - Physiologie de l'Insecte.
Institut National de la Recherche Agronomique, 619 pages.
- 46 - COWDEN R.R., BODENSTEIN D., 1961 - A cytochemical investigation of
striated muscle differentiation in regenerating limbs of the roach
Periplaneta americana.
Embryologia Jap., 6, 36-50.
- 47 - CUENOT L., 1921 - Sur les différents modes de régénération des antennes
chez le phasme Carausius morosus.
C.R. Acad. Sc. Paris 1921, 172, 1009-1011.
- 48 - CUENOT L., 1921 - Régénération des pattes à la place d'antennes sectionnées
chez un phasme.
C.R. Acad. Sc. Paris, 172, 949-952.
- 49 - DALCQ A., PASTEELS J., 1937 - Une conception nouvelle des bases physio-
logiques de la morphogénèse.
Arch. Biol. 48, 669-710.

- 50 - DELLA-VALLE P., 1913 - La doppia rigenerazione inversa nelle fratture delle zampe di Triton. Analisi della lege di Bateson in relazione ai fenomeni di polarità e di differenziazione.
Boll. della Soc. Nat. Napoli, XXV, 95-160.
- 51 - DENT J.N., 1954 - A study of regenerates emanating from limb transplants with reversed proximo-distal polarity in the adult newt.
Anat. Rec. 118, 841-856.
- 52 - DURCHON M., 1967 - Rôle du système nerveux dans la régénération chez les Annélides.
Bull. Soc. Zool. Fr., 92, 2, 319-330.
- 53 - FABER J., 1965 - Autonomous morphogenetic activities of the amphibian regeneration blastema.
Proc. Regeneration in Animals, North-Holl. Publ. Co., Amsterdam, 404-419.
- 54 - FAURE-FREMIET E., 1967 - La régénération chez les Protozoaires.
Bull. Soc. Zool. Fr. 92, 2, 249-272.
- 55 - FRIEDRICH H., 1930 - Zur ^{Kenntnis} der Regeneration der Extremitäten bei Carausius (Dixippus) morosus Br.
Z. Wissensch. Zool. 137, 578-605.
- 56 - FURUKAWA H., 1937 - Reduplication experimentally produced in the earwig Anisolabis maritima.
Kontyû 11, 126.
- 57 - FURUKAWA H., 1940 a - Transplantation-experiments on appendages of Anisolabis maritima (Dermaptera). I. Three-components of antenna transplanted as a whole.
Jap. J. Zool. 8, 479-488.

- 58 - FURUKAWA H., 1940 b - II. Fate of isolated antennal segments in the early stage.
Jap. J. Zool. 8, 488-510.
- 59 - FURUKAWA H., 1940 c - III. Transplantation of forceps.
Jap. J. Zool. 8, 510-535.
- 60 - FURUKAWA H., 1940 d - IV. Fate of grafted leg segments and abdominal end.
Jap. J. Zool. 9, 109-125.
- 61 - GALLIEN L., 1958 - Problèmes et concepts de l'embryologie expérimentale.
Gallimard éd., 586 pages.
- 62 - GARCIA-BELLIDO A., 1916 - Pattern reconstruction by dissociated imaginal disc cells of Drosophila melanogaster.
Develop. Biol. 14, 278-306.
- 63 - GARCIA-BELLIDO A., 1967 - Histotypic reaggregation of dissociated imaginal disc cells of Drosophila melanogaster cultured in vitro.
Arch. Entw Mech. Org. 158, 3, 212-217.
- 64 - GIAIZAC M., 1962 - Sur la régénération de l'uropode du Crustacé Idotea baltica Aud.
C.R. Acad. Sc. Paris 254, 2452-2453.
- 65 - HAGET A., 1950 - Mise en évidence d'une induction exercée par l'ectoderme sur le mésoderme dans la morphogenèse embryonnaire de Leptinotarsa (Insecte Col.).
C.R. Acad. Sc., Paris, 23, 1788-1790.
- 66 - HAGET A., 1953 - Analyse expérimentale des facteurs de la morphogenèse embryonnaire chez le Coléoptère Leptinotarsa.
Bull. Biol. Fr. Belg., 87, 123-217.

- 67 - HAGET A., 1965 - Premières expériences de suppression des nerfs moteurs dans les pattes d'un embryon d'Insecte (Leptinotarsa decemlineata Say).
C.R. Soc. Biol., 159, 1, 144-146.
- 68 - HARRISON R.G., 1921 - On relation of symmetry in transplanted limbs.
J. Exper. Biol., 1921, 32, 1-136.
- 69 - HARVEY W.R., WILLIAMS C.M., 1961 - The injury metabolism of the Cecropia silkworm. I. Biological amplification of the effects of localized injury.
J. Ins. Physiol., 7, 2, 81-99.
- 70 - HELDMANN G., 1929 - Die Gewebsentwicklung bei der Regeneration der Beine von Dixippus morosus.
Arch. EntwMech. Org., 115, 852-875, 4 pl.h.t.
- 71 - HOARAU F., 1967 - Etude des schistomélies obtenues après transplantation de l'antenne chez Helleria brevicornis Ebner.
C.R. Acad. Sc. Paris, 264, 959-962.
- 72 - HOARAU F., 1969 - La régulation dans les territoires de régénération chez l'Isopode terrestre Helleria brevicornis Ebner.
Ann. Embr. Morph., II, 1, 87-104.
- 73 - KIM Ch.W., 1959 - The differentiation centre inducing the development from larval to adult leg in Pieris brassicae (Lepidopt.)
J. Embryol. exp. Morph. 7, 572-582.
- 74 - KOPEC S., 1923 - The influence of the nervous system on the development and regeneration of muscles and integument in insects.
J. Exp. Zool., 37, 15-25.
- 75 - KORSCHOLT E., 1927 - Regeneration und transplantation. I. Regeneration
Berlin Gebrüder Bornträger ed.

- 76 - KUSKE G., 1963 - Untersuchungen zur Metamorphose der Schmetterlingsbeine.
Arch. EntwMech. Org., 154, 354-377.
- 77 - LAWRENCE P.A., 1966 - Gradients in the insect segment : the orientation
of hairs in the milkweed bug Oncopeltus fasciatus.
J. Exp. Biol., 44, 607-620.
- 78 - LAWRENCE P.A., 1967 - The insect epidermal cell-a simple model of the
embryo, in Insects and Physiology (BEAMENT et TREHERNE ed.). 53-68.
- 79 - LECAMP M., 1936 - Sur le déterminisme de la courbure coaptative du fémur
des membres antérieurs chez les Phasmes.
C.R. Acad. Sc. Paris, 202, 694-696.
- 80 - LECAMP M., 1937 - Sur le déterminisme morphologique des régénérations
des membres chez les Phasmes.
C.R. Acad. Sc. Paris, 204, 910-911.
- 81 - LECAMP M., 1938 - Sur la régénération des membres chez les Phasmes
(Carausius morosus Br.).
C.R. Acad. Sc. Paris, 205, 779-780.
- 82 - LECAMP M., 1939 - Contribution à l'étude de la régénération des membres
chez les Phasmes.
Trav. Stat. Zool. Wimereux, 13, vol. jub. CAULLERY, 407-412.
- 83 - LECAMP M., 1940 - Sur le déterminisme de la régénération des membres
chez les Phasmes.
C.R. Acad. Sc. Paris, 211, 302-304.
- 84 - LOCKE M., 1959 - The cuticular pattern in an insect, Rhodnius prolixus Stal.
J. Exp. Biol., 36, 459-477.

- 85 - LOCKE M., 1960 - The cuticular pattern in an insect - the intersegmental membranes.
J. Exp. Biol., 37, 398-406.
- 86 - LOCKE M., 1964 - The structure and formation of the integument in insects.
in Physiology of Insecta (M. ROCKSTEIN ed.) III, 379-470.
- 87 - LOCKE M., 1966 - Cell Interactions in the repair of wounds in an insect
(Rhodnius prolixus).
J. Ins. Physiol., 12, 389-395.
- 88 - LOCKE M., 1967 - The development of patterns in the integument of insects.
Adv. Morph., 6, 33-83.
- 89 - LOCKE M., 1967 - What every cell knows in Insects and Physiology.
BEAMENT et TREHERNE ed., 69-82.
- 90 - LÜSCHER M., 1948 - The regeneration of legs in Rhodnius prolixus Hemiptera.
J. Exper. Biol., 25, 334-343.
- 91 - LÜSCHER M., 1967 - Insects as a medium for the study of differentiation.
in Insects and Physiology (BEAMENT et TREHERNE ed.), 39-52.
- 92 - MARCEL R., 1967 a - Inhibition de la régénération antérieure chez Eisenia foetida f. typica Sav.
Bull. Soc. Zool. Fr., 92, 345-351.
- 93 - MARCEL R., 1967 b - Rôle du système nerveux dans l'inhibition de la régénération antérieure chez Eisenia foetida f. typica Sav.
C.R. Acad. Sc. Paris, 265, 693-694.
- 94 - MARCEL R., 1968 - Effets inhibiteur et trophique dans la régénération céphalique de Eisenia foetida Sav. f. typica (Annélide Oligochète).
Ann. Embr. Morph., 1, 4, 417-425.

- 95 - NEEDHAM A.E., 1952 - Regeneration and wound healing.
London : Methuen and Co. Ltd, 152 pages.
- 96 - NEEDHAM A.E., 1965 - Regeneration in the Arthropoda and its endocrine Control.
Proc. Regeneration in Animals ; North-Holl. Publ. Co, Amsterdam ;
283-323.
- 97 - NÖTHIGER R., 1964 - Differenzierungsleistungen in Kombinatenscheiben hergestellt aus imaginalscheiben verschiedener Arten, Geschlechter und Körpersegmente von Drosophila.
Arch. EntwMech. Org., 155, 269-301.
- 98 - NÜESCH H., 1952 - Ueber den Einfluss der Nerven auf die Muskelentwicklung bei Telea polyphemus (Lepid.).
Rev. Suisse Zool. 59, 294-301.
- 99 - NÜESCH H., 1968 - The role of the nervous system in Insect morphogenesis and regeneration.
Annu. Rev. Entomol., U.S.A., 13, 27-44.
- 100 - O'FARRELL A.F., STOCK A., 1958 - Some aspects of regeneration in the cockroaches.
Proc. 10th. int. Cong. Entomol (1956), 2, 253-259.
- 101 - PAULIAN R., 1938 - Contribution à l'étude quantitative de la régénération chez les Arthropodes.
Proc. Zool. Soc. London, 108, 297-383.
- 102 - PENZLIN H., 1963 - Über die Regeneration bei Schaben (Blattaria). I. Das Regenerationsvermögen und die Genese des Regenerats.
Arch. EntwMech. Org. 154, 434-465.

- 103 - PENZLIN H., 1965 - Experimentelle Erzeugung von Dreifachbildungen bei einem heterometabolen Insekt.
Naturwissenschaften, 52, 9, 217.
- 104 - PENZLIN H., 1965 - Die Bedeutung von Hormonen für Regeneration bei Insekten.
Zool. Jb. Physiol. 71, 584-594.
- 105 - PENZLIN H., 1965 - Einige neuere Ergebnisse und Probleme der experimentellen Analyse der Regeneration bei Evertebraten.
Wissensch. Z. Univ. Rostock, 14, 5-6, 595-618.
- 106 - PFLUGFELDER O., 1939 - Beeinflussung von Regenerationsvorgängen bei Dixippus morosus Br. durch Exstirpation und Transplantation der C. allata.
Z. wiss. Zool. 152, 159-184.
- 107 - PFLUGFELDER O., 1958 - Entwicklungsphysiologie der Insekten (2. Auflage).
Leipzig, Akademische Verlagsgesellschaft, Geest et Portig K.G.,
490 pages.
- 108 - POHLEY H.J., 1957 - Ein Beitrag zum Problem der Dreifachbildungen.
Untersuchungen am Hinterflugels der Mehlmotte Ephestia kühniella Z.
Arch. EntwMech. Org. 150, 146-161.
- 109 - POSSOMPES B., 1961 - Structures et mécanismes liés à l'autotomie chez les Phasmes. Le niveau d'autotomie.
C.R. Acad. Sc. Paris, 253, 25, 3089-3091.
- 110 - POSSOMPES B., 1962 - Structures et mécanismes liés à l'autotomie chez les Phasmes. Mécanisme déclencheur.
C.R. Acad. Sc. Paris, 254, 3, 574-576.

- 111 - PRZIBRAM H., 1919 - Tierische Regeneration als Wachstumsbeschleunigung.
Arch.EntwMech. Org., XLV, 1-2, 1-38.
- 112 - PRZIBRAM H., 1921 - Die Bruch-Dreifachbildungen im Tierreiche.
Arch. EntwMech. Org., XLVIII, 205-444.
- 113 - PRZIBRAM H., 1931 - Fühler- und Beinregeneration bei Phasmiden.
Anz.Akad. Wiss.Wien math. nat. Kl. 68, 160 - 166.
- 114 - RINTERKNECHT E., 1963 - Etude de la reconstitution des téguments chez
Locusta migratoria L. (adulte).
Bull. Soc. Zool. Fr., LXXXVIII, 2-3, 251 - 262.
- 115 - RINTERKNECHT E., 1964 - Etude de la reconstitution des téguments
larvaires chez Locusta migratoria du stade IV. Interférence avec
la mue.
Bull.Soc. Zool. Fr., LXXXIX, 4, 383 - 392.
- 116 - RINTERKNECHT E., 1964 - Etude de la reconstitution des téguments lar-
vaires chez Locusta migratoria du stade V. Etude comparative avec
le stade IV.
Bull. Soc. Zool. Fr., LXXXIX, 4, 451-459.
- 117 - RINTERKNECHT E., 1967 - Etude de la reconstitution de la cuticule à la
suite d'une excision tégumentaire chez Locusta migratoria.
Arch. Zool. exp. gén., 108, 3, 461 - 502, 5 pl.h.t.
- 118 - RINTERKNECHT E., 1967 - Etude de la cicatrisation chez Locuata migratoria
L. (Orthoptère).
Thèse Doct. Sci. Nat. Strasbourg, Arch.Orig.Centre document.
CNRS n° 1614, 96 pages.

- 119 - ROSE S.M., 1955 - Specific inhibition during differentiation.
Ann. N.Y. Acad. Sc. 60, 7, 1136-1159.
- 120 - SAHOTA T.S., BECKEL W.E., 1967 - Orientation determination of developing flight muscles in Galleria mellonella.
Can. J. Zool., 45, 4, 407-420.
- 121 - SAHOTA T.S., BECKEL W.E., 1967 - The influence of epidermis on the developing flight muscles in Galleria mellonella.
Can. J. Zool., 45, 4, 421-434.
- 122 - ~~SCHMITT~~-JENSEN H.O., 1915 - Homoeotic regeneration of the antennae in a Phasmid or Walking stick.
Smithsonian Report for 1914, Washington, 523.
- 123 - SETTLES H.E., 1967 - Supernumerary regeneration caused by ninety degree skin rotation in the adult newt Triturus viridescens.
Diss. Abst. U.S.A., 1968, 28, 9, 3564.
- 124 - SINGER M., 1965 - A theory of the trophic nervous control of amphibian limb regeneration, including a re-evaluation of quantitative nerve requirements.
Proc. Regeneration in Animals ; North-Holl. Publ. Co, Amsterdam, 20-32.
- 125 - SMITH S.D., 1963 - Specific inhibition of regeneration in Clymenella torquata.
Biol. Bull., 125, 542-555.
- 126 - STAUDINGER F., 1930 - Heteromorphosen an Stigmen und anderen Gebilden bei Carausius morosus Brunner.
Arch. EntwMech. . Org., CXXII, 316-378.

- 127 - STEINBERG D.M., 1959 - Regeneration of homografted and heterografted limbs in the stick insects (Phasmodea).
Dokl. Akad. Nauk. SSSR, 129, 702-704, Transl. Biol. Sci. Washington 1960, 129, 1001-1003.
- 128 - STEINBERG D.M., 1951 - en russe : Les principes morphogénétiques de la segmentation des membres chez les Insectes.
Ent. Obozr., Moscow 31, 450-462.
- 129 - STEPHAN F., SCHILT J. 1967 - Expériences d'autogreffes hétéropolaires chez la Planaire Dugesia lugubris O. Schmidt.
C.R. Acad. Sc. Paris, 264, 3016-3019.
- 130 - STOCK A., 1937 - Homöosis und Regenerationsgeschwindigkeit bei Dixippus morosus Br. et Redt. sowie anderen Insekten.
Anz. Akad. Wiss. Wien, math-nat. Kl. 74, 198-201.
- 131 - STOCUM D.L., 1968 a - The Urodele limb regeneration blastema : a self-organizing system. I. Differentiation in vitro.
Develop. Biol., 18, 441-456.
- 132 - STOCUM D.L., 1968 b - The Urodele limb regeneration blastema : a self-organizing system. II. Morphogenesis and differentiation of autografted whole and fractional blastemas.
Develop. Biol., 18, 457-480.
- 133 - STUMPF H.F., 1965 a - Deutung der Riefenmuster bei Rhodnius prolixus auf Grund eines Konzentrationsgefälles.
Naturwissenschaften, 52, 500-501.
- 134 - STUMPF H.F., 1965 b - Deutung der Richtungsmuster der Schuppen von Galleria mellonella auf Grund eines Konzentrationsgefälles.
Naturwissenschaften, 52, 522.

- 135 - STUMPF H.F., 1966 a - Über gefälleabhängige Bildungen des Insektensegmentes
J. Ins. Physiol., 12, 601-617.
- 136 - STUMPF H.F., 1966 b - Mechanism by which cells estimate their location
within the body.
Nature, Lond., 212, 430-431.
- 137 - STUMPF H.F., 1967 a - About the model of a concentration gradient in
the insect segment.
Naturwissenschaften, 54, 50-51.
- 138 - STUMPF H.F., 1967 b - Über den Verlauf eines schuppenorientierenden
Gefälles bei Galleria mellonella.
Arch. Entw Mech. Org., 158, 315-330.
- 139 - STUMPF H.F., 1967 c - Differenzierung durch die Niveauwerte eines
Konzentrationsgefälles.
Verh. Deutsch. Zool. Ges. Göttingen 1966, Suppl. 30, 477-490.
- 140 - STUMPF H.F., 1967 d - Über die Lagebestimmung der Kutikularzonen inner-
halb eines Segmentes von Galleria mellonella.
Develop. Biol. 16, 144-167.
- 141 - STUMPF H.F., 1968 - Further studies on gradient-dependent diversification
in the pupal cuticle of Galleria mellonella.
J. Exp. Biol., 49, 49-60.
- 142 - SUSTER P.M., 1933 a - Régénération de la patte antérieure après extir-
pation du ganglion chez la Sauterelle indienne.
Ann. Sc. Univ. Jassy, 22, 141-146.

- 143 - SUSTER P.M., 1933 b - Regeneration de la patte antérieure (patte préhensile) après extirpation du ganglion chez la Mante égyptienne Sphodromantus bioculata Burm.
Ann. Sc. Univ. Jassy, 22, 146-159.
- 144 - SUSTER P.M., 1938 - La non-influence du système nerveux sur la forme externe dans la régénération des appendices céphaliques et des pattes thoraciques chez les Insectes.
Ann. Sc. Univ. Jassy, 24, 177-196.
- 145 - SWETT F.H., 1926 - On the problem of double limbs in Amphibians.
J. Exper. Zool., 44, 419-475.
- 146 - TARDENT P., 1965 - Developmental aspects of regeneration in Coelenterates.
Proc. Regeneration in Animals ; North-Holl. Publ. Co., Amsterdam, 71-88.
- 147 - THORNTON C.S., 1968 - Amphibian limb regeneration.
Adv. Morph., 7, 205-244.
- 148 - URVOY J., 1959 - Etude de la régénération des organes sensoriels antennaires chez Carausius (Dixippus) morosus Brunner.
Ann. Sc. Nat. Zool., 25, 309-316.
- 149 - URVOY J., 1963 a - Etude anatomo-fonctionnelle de la patte et de l'antenne de la Blatte Blabera craniifer Burmeister.
Ann. Sc. Nat. Zool., série XII, 5, 2, 287-413.
- 150 - URVOY J., 1963 b - Transplantation de patte prothoracique en place de patte métathoracique chez Blabera craniifer Burm.
Bull. Soc. Zool. Fr., 88, 269-273.
- 151 - URVOY J., 1964 - Hétérogreffes anaplastiques de pattes de Blabera craniifer Burm. en place d'antennes chez Periplaneta americana L.
Bull. Soc. Sc. Bretagne, 39, 1-2, 93-96.

- 152 - URVOY J., 1967 - Etude de l'influence du système nerveux central sur la reconstitution d'appendices après ablation totale ou partielle de ceux-ci chez Blabera craniifer B.
Bull. Soc. Zool. Fr., 92, 2, 409-416.
- 153 - URVOY J., 1968 - Homogreffe de tarse en place d'antenne chez le phasme Sipyloidea sipylus Westwood.
C.R. Acad. Sc. Paris, 267, 1010-1012.
- 154 - VARESE J., 1960 - Sur la régénération des antennes de l'Isopode Idotea baltica (Aud.).
C.R. Acad. Sc. Paris, 250, 3399 - 3400.
- 155 - VARESE J., 1961 - Recherches sur la régénération des antennes de l'Isopode Idotea baltica basteri Aud.
Ann. Fac. Sci. Marseille, 71-89.
- 156 - VOY A., 1951 - Etude de la croissance chez deux espèces d'Orthoptéroïdes, Blatta orientalis L. (Blattidae), Carausius morosus Br. (Phasmidae).
Bull. Biol. Fr. Belg., 85, 237-266.
- 157 - VOY A., 1952 - Régénération et croissance des pattes atypiques chez le phasme Carausius morosus Br.
Bull. Biol. Fr. Belg. 86, 449-470.
- 158 - WIGGLESWORTH V.B., 1937 - Wound healing in an insect (Rhodnius prolixus Hemiptera).
J. Exp. Biol., 14, 364-81.
- 159 - WIGGLESWORTH V.B., 1953 - Principles of Insect Physiology.
5th ed. Methuen Londres. 546 pages.

- 160 - WIGGLESWORTH V.B., 1954 - The physiology of insect metamorphosis.
Cambridge monographs in experimental biology n° 1.
Cambridge at the University Press.
- 161 - WIGGLESWORTH V.B., 1959 a - The control of Growth and Form.
Ithaca : Cornell University Press.
- 162 - WIGGLESWORTH V.B., 1959 b - The role of the epidermal cells in the
migration of the tracheoles in Rhodnius prolixus (Hemiptera).
J. Exp. Biol. 36, 632-40.
- 163 - WILLIAMS C.M., SCHNEIDERMAN H.A., 1952 - The necessity of motor inner-
vation for the development of insect muscles.
Anat. Record., 113, 560.
- 164 - WOLFF Et., LENDER Th., ZILLER-SENDEL C., 1964 - Le rôle de facteurs auto-
inhibiteurs dans la régénération des Planaires (une interprétation
nouvelle de la théorie des gradients physiologiques de CHILD).
Rev. Suisse Zool., 71, 1, 3, 75-98.
- 165 - ZILLER-SENDEL C., 1967 - Recherches sur l'inhibition de la régénération
du pharynx chez les Planaires. I. Mise en évidence d'un facteur
auto-inhibiteur de la régénération du pharynx.
J. Embryol. exp. Morph., 18, 1, 91-106.
- 166 - ZHINKIN L., 1945 - Regeneration of extremities in Periplaneta orientalis.
C.R. Acad. Sc. U.R.S.S., 48, 7, 527-529.