

Centenaire de la Station biologique de Roscoff
Séance du mercredi matin 5 juillet 1972

ÉTUDES EXPÉRIMENTALES DU DÉVELOPPEMENT DE L'ŒUF D'OURSIN (1)

par

Sven Hörstadius
Université d'Uppsala

Les biologistes doivent beaucoup à l'œuf d'Oursin et à ses larves. Fol (1877-1879) fut le premier à observer la pénétration des spermatozoïdes dans les œufs. Ses études furent effectuées sur des œufs d'Etoiles de mer et d'Oursins. Peu de temps auparavant, Oscar Hertwig (1876) avait établi le sens réel de la fécondation, fusion des noyaux mâles et femelles. Boveri (1890) découvrit que les noyaux de l'ovule et du spermatozoïde ont le même nombre de chromosomes et il put, par des recherches sur les œufs fécondés par deux spermatozoïdes, prouver que les chromosomes sont les vecteurs de l'hérédité et qu'ils sont qualitativement différents. Driesch, en 1891, fit cette découverte fondamentale qu'en isolant les deux premiers blastomères, on obtenait des larves pluritéus complètes. Jusque-là le terme « jumeaux uniovulaires » n'existe pas. Weismann (1892) considérait la distribution de noyaux qualitativement différents dans le cytoplasme comme la cause de la différenciation embryonnaire. Cette idée fut réfutée par Driesch (1892, 1893), à la suite de ses expériences de compression. En comprimant des œufs fécondés, il constata que les cellules de clivage se disposaient en une seule couche et non plus en anneaux superposés. Bien que les noyaux se soient ordonnés anormalement dans les régions cytoplasmiques, le développement normal se produisait, cependant, après la cessation de la compression.

Une connaissance parfaite du développement normal est la condition préalable de tout travail expérimental (Fig. 1). Les trois premières segmentations sont égales, la quatrième aboutit au fameux stade 16 (D), avec ses huit mésomères au pôle animal et sa moitié végétative divisée en quatre macromères et en quatre micromères. Au stade 32 (E), les mésomères ont formé deux couronnes de huit cellules désignées

(1) A la demande des organisateurs, l'auteur a essentiellement exposé ses propres travaux, dont une grande partie a été réalisée à Roscoff. La conférence a été faite en anglais, sans manuscrit. Ce résumé a été rédigé après le Centenaire et traduit en français par Mme Yvette Neefs. La conférence était illustrée de 45 projections. On trouvera les figures correspondantes à la référence 1973 de l'index bibliographique.

respectivement par an_1 et an_2 . Au stade 64 (F), les descendants des macromères se sont divisés en deux couronnes veg_1 et veg_2 . La blastula présente, au pôle animal, une touffe de cils longs et raides (H). Le mésenchyme primaire, issu des micromères (en noir sur la figure) émigre dans le blastocèle avant la gastrulation (I).

Chez *Paracentrotus lividus*, les œufs mûrs ont un anneau pigmenté rougeâtre dans la région sous-équatoriale, laissant le matériel micromérique incolore. Bien que cet anneau soit souvent difficile à distinguer, il peut servir de repère d'orientation lors des opérations expérimentales. Boveri (1901 a) considérait que la région pigmentée tout entière s'invagine à la gastrulation mais des colorations vitales et des transplantations ont montré que l'archentéron est uniquement formé de matériel veg_2 (Hörstadius 1931, 1935, 1936 b). Il en résulte que l'ectoderme présomptif dérive du matériel $\text{an}_1 + \text{an}_2 + \text{veg}_1$ tandis que veg_2 représente l'endoderme et que les micromères donnent le mésenchyme primaire (K-M).

Le mésenchyme secondaire et le coelome dérivent de l'apex de l'archentéron (K_1). La partie ventrale de la gastrula a une paroi plus épaisse que les autres. La bouche se forme, ici, par invagination de l'ectoderme, le stomodéum, qui fusionne avec le sommet de l'archentéron (K-M). Le tube digestif se différencie en œsophage, estomac et intestin. La partie ventrale ou champ oral s'entoure d'une bandelette ciliée. Sur le côté ventral de la gastrula apparaissent également deux spicules, rudiments du squelette du plutéus. L'axe du pôle animal au pôle végétatif s'infléchit considérablement (M). Le point le plus dorsal du plutéus est l'apex avec les extrémités distales des spicules apicaux.

Aux stades 2 et 4, les blastomères isolés se segmentent comme les portions correspondantes de l'œuf mais se différencient en un plutéus complet. Mais, si les œufs sont partagés avant la fécondation, les moitiés se comportent alors différemment. Des moitiés méridiennes se segmentent et se différencient comme des œufs entiers. Des moitiés animales présentent une division égale et ne peuvent pas gastruler tandis que les moitiés végétatives se segmentent comme des œufs entiers et produisent des gastrulas. La division peut être retardée par plusieurs méthodes. Il en résulte que des œufs entiers peuvent former des micromères dès le stade 8 ou se segmenter comme une moitié méridienne d'œuf car les processus cytoplasmiques déterminant la position des fuseaux et l'activation du cytoplasme à destinée micromérique se sont produits à vitesse normale, tandis que les divisions ont été ralenties (Boveri 1901 b, Hörstadius 1928, 1935).

FIG. 1
Schéma du développement de *Paracentrotus*.

an_1 : lignes continues ; an_2 : pointillé ; veg_1 : croix ; veg_2 : lignes brisées ; micromères : en noir.

A : œuf insegmenté ; B : stade 4 ; C : stade 8 ; D : stade 16 ; E : stade 32 ; F : stade 64 ; G : blastula jeune ; H : blastula âgée ; I : blastula après formation du mésenchyme primaire ; K_1 : gastrula ; K_2 : section transversale optique de la même gastrula ; L : stade « prismatique » ; M : plutéus vu par la face latérale ; N : plutéus vu par la face anale.

aa : bras anal ; ar : spicule anal ; br : spicule apical ; oa : bras oral ; or : spicule oral ; stom : stomodéum ; vtr : spicule ventral transverse.

d'après S. Hörstadius, 1939. *Biological Reviews*, 14, p. 132.

De même que les quatre larves issues des quartettes méridiens se développent en donnant des pluteus, toutes les parties de l'œuf ont le pouvoir de former un axe ventro-dorsal et une symétrie bilatérale.

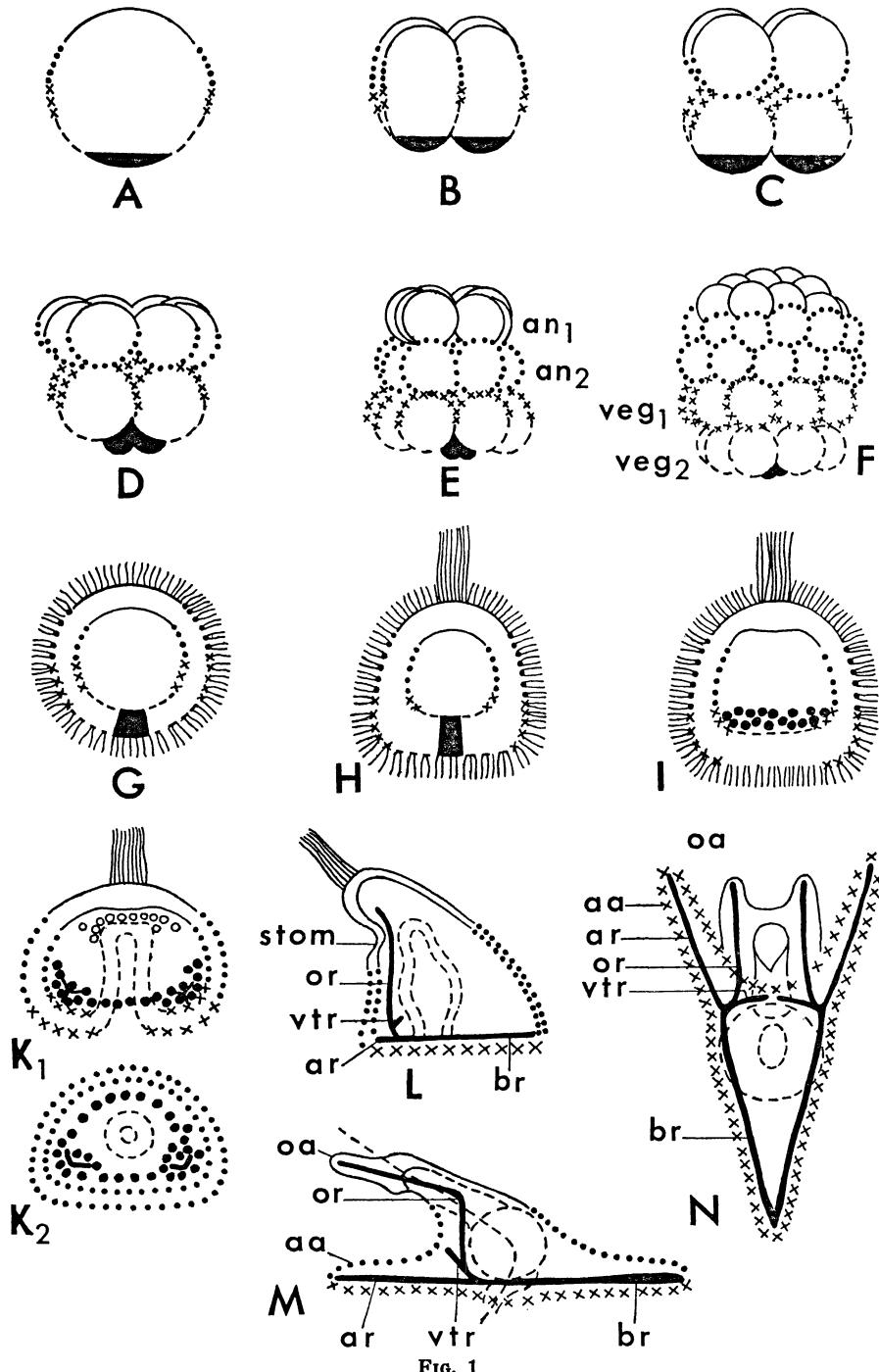


FIG. 1

Le sillon du premier clivage peut avoir n'importe quelle position par rapport au futur plan médian. Dans les moitiés présumptives droite et gauche du même œuf, l'axe ventro-dorsal persiste comme c'est également le cas pour les moitiés ventrales. Mais, dans les moitiés dorsales, l'axe est inversé. Lindahl (1932, 1936) a expliqué ce phénomène : après avoir étiré des œufs perpendiculairement à leur axe, leurs côtés ventraux sont apparus aux deux pôles. Il admet qu'un centre ventral originel inhibe la tendance à la ventralisation des autres parties. Le côté le moins inhibé serait le côté dorsal présumptif : c'est là que se forme le nouveau côté ventral dans des moitiés dorsales. Dans des moitiés de blastulas partagées au stade blastula, la détermination a été poussée si loin que les moitiés droite et gauche se différencient davantage comme des moitiés de plutéus. Des moitiés dorsales peuvent cependant mettre en évidence le développement de quelques caractères ventraux sur les deux côtés (Hörstadius et Wolsky 1936).

On peut diviser des stades 16 en moitiés méridiennes. Lorsque l'on échange alors par transplantation les moitiés provenant de deux paires d'embryons, on obtient toujours des plutéus parfaits. Un nouveau centre ventral dominant s'est établi. On a pu réaliser des larves géantes à axe confondu en coupant des stades 32 suivant un méridien, en les étalant en plaque et en les faisant fusionner deux par deux avec leur propre orientation. Quelques plutéus géants typiques ont pu ainsi être obtenus. Dans d'autres larves plutéiformes on trouvait des spicules et des fragments de bandelettes ciliées à l'apex, point le plus dorsal de la larve, premier signe de leur ventralisation. Quelques-uns de ces géants se présentaient quelquefois sous la forme de jumeaux Siamois avec deux côtés ventraux à bandelettes ciliées, deux bouches et deux paires de spicules dos à dos dans le même ectoderme. La réorganisation des parties respectives des centres ventraux peut ainsi conduire à une unité géante, à des jumeaux à estomac et intestin soudés ou à des stades intermédiaires (1957).

La symétrie bilatérale peut être inhibée par de nombreux facteurs chimiques comme l'a démontré le premier Herbst (1892, 1897). Dans les larves à symétrie radiale, l'axe de l'œuf reste rectiligne, la bouche se forme au pôle animal entouré d'une bandelette ciliée. Dans la partie végétative, on trouve une bandelette plus large et un certain nombre de spicules squelettiques.

Des hémisphères animaux isolés ne gastrulent jamais, excepté après traitement par des agents chimiques végétalisants comme les ions lithium (Herbst 1893). Normalement, le matériel produit de l'ectoderme avec une bandelette ciliée et un stomodéum. Des moitiés isolées ne développent que rarement ces organes. A leur place, la touffe animale est beaucoup plus importante, couvrant 3/4 à 1/8 (pour une taille normale) de la surface animale. La différenciation finale varie de la blastula normalement ciliée aux blastulas à petit ou grand champ cilié, à bandelette ou à bandelette et stomodéum, à la fois, ce dernier identique à celui que produit le développement normal. Plus la moitié est animalisée, plus la touffe est grande et aussi plus animale est la différenciation terminale (blastula ciliée). Les moitiés à bandelette ciliée et stomodéum ne seront obtenues qu'à partir de moitiés à touffe normale (1935).

Les hémisphères végétatifs conduisent également à différents

types, depuis les plus animaux des petits pluteus, en passant par des larves d'allure plus ou moins prismatique et des larves ovoïdes, jusqu'au type le plus végétatif : l'exogastrula. En règle générale, les moitiés animale et végétative du même œuf se développent suivant le même mode, animal, intermédiaire ou végétatif, mais il existe des exceptions à cette règle. Il arrive que des œufs, issus de la même ponte, montrent certaines similitudes quant à la différenciation plus ou moins animale ou végétative (1935).

Boveri (1901 b) a parlé d'un gradient végétatif-animal dans l'œuf d'Oursin. L'hypothèse de Runnström (1928 a, b; 1929) d'un double système de gradients a été d'une valeur cruciale : il existe, d'après cet auteur, non pas un mais deux gradients, l'un animal, l'autre végétatif qui atteignent tous deux le pôle opposé, traversant ainsi l'œuf tout entier et qui réagissent l'un sur l'autre en se contrariant. Un certain équilibre est ainsi nécessaire pour l'obtention d'un développement typique. L'extension de la touffe et l'absence de bandelette ciliée dans les moitiés animales peuvent alors être imputées à l'absence des propriétés végétatives d'antagonisme et d'induction. De nombreuses autres expériences que les techniques d'isolement viennent prouver cette hypothèse : par exemple des constrictions équatoriales. Si on serre fortement par une boucle de soie un stade de clivage précoce, on obtient une touffe plus importante et l'absence de la bandelette et du stomodéum. Si la boucle, d'abord lâche, est serrée seulement au stade blastula avancée, ces organes se développent normalement car les inductions végétatives ont eu, dans ce cas, le temps d'agir sur le matériel du pôle animal (1938).

De nombreuses expériences d'isolement et de transplantation peuvent montrer les interactions entre le matériel animal et le matériel végétatif.

Nous sommes en train de travailler sur des œufs dont les moitiés animales isolées donnent des blastulas à touffe très développée et se différencient ensuite en blastulas uniformément ciliées. Si, au contraire, nous coupons entre veg_1 et veg_2 , c'est-à-dire en isolant l'ectoderme tout entier, nous obtenons des blastulas à touffe typique, à bandelette ciliée et à stomodéum. Les cellules veg_1 contenaient suffisamment de matériel végétatif pour produire ces différenciations. Lorsque l'on implante un groupe de micromères dans les moitiés animales isolées ou dans l'ectoderme présomptif conservé entier ($an_1 + an_2 + veg_1$), on obtient des pluteus complets car les micromères ont eu le pouvoir d'induire l'archentéron et de provoquer la formation de la touffe typique, de la bandelette ciliée et du stomodéum. Les micromères, eux-mêmes, ont donné le squelette. Si, au contraire, nous ajoutons un anneau veg_2 à une moitié animale, le résultat sera encore un pluteus mais avec des différences dans l'origine des organes. Dans ce cas, en effet, l'archentéron se forme à l'aide du matériel ajouté mais le squelette seulement après la réorganisation d'une partie de l'endoderme présomptif. Ce fait implique une concentration plus poussée des forces végétatives au nouveau pôle qu'il n'y en avait dans le matériel ajouté. Une telle concentration polaire se rencontre dans les larves dont l'anneau an_1 a été enlevé : elles présenteront aussi une touffe animale.

Les anneaux an_1 isolés se différencient dans un sens animal plus

poussé que les moitiés animales puisqu'elles se couvrent entièrement d'une longue touffe ciliée. an_2 , d'autre part, se développe comme une moitié animale. Dans les anneaux veg_1 , la balance semble exactement réalisée. Dans quelques cas, le développement va dans le sens animal avec une touffe plus importante et sans invagination. Dans d'autres, il n'apparaît aucune touffe et, à la place, s'invagine un petit archentéron. veg_2 donne une larve ovoïde, à ectoderme, archentéron très développé et un ou deux spicules. Ces petits embryons sont d'un grand intérêt car leur ectoderme ainsi que leur squelette conduisent à des différenciations respectivement plus animales et plus végétatives que leur matériel présomptif.

L'implantation de un, deux ou quatre micromères dans les anneaux an_1 , an_2 , veg_1 et veg_2 met en évidence la décroissance du pouvoir animal depuis le pôle animal jusqu'au pôle végétatif. Pour former un pluteus à partir de an_1 , il faut quatre micromères ; avec an_2 et veg_1 , respectivement, deux et un micromère donneront le résultat le plus harmonieux ; en veg_2 , un seul micromère provoque l'exogastrulation.

Des micromères, implantés à divers niveaux dans les œufs entiers induisent un nouveau centre végétatif, l'archentéron étant d'autant moins développé que l'implantation a été faite plus près du pôle animal.

La fusion d'une moitié méridienne d'un stade 16 avec une moitié animale colorée vitalement, produit un pluteus typique puisqu'une partie de la moitié animale (ectoderme présomptif) prend part à la formation de l'archentéron. Le même processus pourrait être attendu lorsqu'une moitié méridienne isolée se développe en pluteus puisque le matériel le plus animal et le matériel le plus végétatif viennent en contact à la fermeture de la demi-blastula sectionnée. Mais, il n'en est rien, sans doute du fait que la quantité relative d'ectoderme et d'endoderme présomptifs est la même que dans l'embryon normal. Seul, l'endoderme présomptif s'invagine tandis que les matériaux de l'œsophage, de l'estomac et de l'intestin sont utilisés de manière atypique.

Driesch (1901) considérait l'œuf d'Oursin comme un système équivalentiel harmonique dont les fragments, de quelque constitution que ce soit, donnent des larves entières. Il construisit une philosophie vitaliste où le développement est déterminé par une force mystique « l'entéléchie ». Mais, ses déductions étaient entachées d'une erreur expérimentale. Il isolait par secouage des groupes de quatre cellules de stades 8 et considérait ceux qui ne formaient pas de micromères comme des moitiés animales. Quelques-uns gastrulaient et donnaient des pluteus. Mais, l'explication simple de ce fait est, qu'après secouage, la formation des micromères est souvent inhibée. Pour cette raison, quelques-uns des quartettes « animaux » étaient, en fait des fragments méridiens ou végétatifs (Hörstadius 1928).

Quelques-unes des transplantations expliquées plus haut, avec induction d'un endoderme, etc., semblent confirmer la thèse de l'équivalentiel harmonique des cellules de clivage. Mais une réduction graduelle du matériel végétatif montre que l'induction est fonction de la quantité. Dans une série comportant une moitié animale avec deux macromères+deux micromères, deux macromères, un macromère +un micromère, un macromère, l'archentéron devient de plus en plus

petit. En poussant la réduction jusqu'à un demi-macromère, nous avons, de nouveau, une balance équilibrée, quelques embryons acquérant une touffe trop grande et pas d'invagination, d'autres, une touffe normale et, à la fois, un archentéron et un squelette. Le demi-macromère n'est pas trop faible pour produire une végétalisation car, en réduisant l'ectoderme au même degré, on obtient un plutéus. D'autre part, l'implantation de micromères dans un œuf entier le transformera en une larve ovoïde, donc de type végétatif (1935).

On s'attendrait à ce que la différenciation harmonique des moitiés végétatives conduise à une ectodermisation de l'endoderme présomptif. Mais, dans les moitiés se développant en larves ovoïdes, tout au moins, c'est l'inverse qui se produit : une partie du matériel ectodermique prend part, ici aussi, à l'invagination (1936 b).

Il n'est pas possible d'obtenir deux plutéus par section transversale (cf. les quatre plutéus dérivant de quartettes méridiens). Mais, nous pouvons les obtenir par deux sections transversales, en fusionnant l'anneau an_1 ou la moitié animale avec les quatre micromères. Les fragments intermédiaires centraux se développent également en plutéus (1936 b).

Les deux expériences suivantes sont d'un intérêt théorique. Quand une moitié végétative d'un stade 16 est inversée et collée à une moitié animale, chacune d'elles tend à se refermer en blastula suivant l'orientation habituelle, produisant ainsi une moitié animale coiffant la moitié végétative. Mais bientôt, une ouverture apparaît à la partie supérieure du partenaire du bas et une blastula se forme, avec l'essentiel du matériel végétatif, situé à présent sous l'équateur. Ici aussi, l'invagination commence. On pourrait l'attendre dans la direction de sa propre polarité, vers son propre ectoderme veg_1 mais, en fait, la majeure partie s'invagine dans la moitié animale. Dans ce cas, le matériel animal a donc déterminé le comportement de l'endoderme. Une très faible partie, seulement, s'invaginerait dans son propre ectoderme veg_1 (1928, 1936 b).

Lorsque quatre micromères sont implantés dans le pôle animal d'une moitié animale, un nouveau centre végétatif est généralement induit, avec son invagination et ses spicules squelettiques. Il est surprenant pourtant qu'une invagination apparaisse au pôle opposé : nous savons que des moitiés animales isolées ne gastrulent jamais. L'explication de ce résultat inattendu est donc que les micromères du pôle animal ont tellement affaibli le gradient animal que le gradient végétatif de la partie végétative de la moitié, maintenant en relation avec le gradient animal affaibli, est assez fort pour réaliser une invagination. Confirmation de cette affirmation est donnée par la présence de la touffe qui forme maintenant un anneau autour de l'équateur de la moitié, indiquant la région la plus animale, située à présent entre les deux centres végétatifs. La réorganisation de la larve avec les deux systèmes antagonistes pourrait se produire de trois façons différentes : l'archentéron et le squelette aux deux pôles, un renversement de polarité, une invagination du côté végétatif seul (1935).

Child (1936) a démontré, par coloration vitale au vert Janus, que deux gradients de réduction apparaissent au stade blastula. La réduction part du pôle végétatif et progresse en direction du pôle animal. Un peu plus tard, une autre réduction commence à progresser à partir

du pôle animal. La dernière région subissant la réduction se trouve à moitié chemin entre l'équateur et le pôle animal. Le mode de réduction suit entièrement les processus étudiés au cours des expériences d'isolement et de transplantation, des moitiés animales subissant seulement le gradient de réduction animal, des moitiés végétatives, le gradient végétatif. On obtient une réponse similaire en animalisant ou en végétalisant des larves par des facteurs chimiques. L'implantation de micromères dans la face latérale d'un embryon entier en segmentation induit un nouveau centre de réduction. Des moitiés animales avec implantation de micromères au pôle végétatif donnent, nous le savons déjà, de petits plutéus. Elles montrent exactement le même plan de réduction que les larves entières (1952, 1955).

Nous avons cherché à démontrer expérimentalement que la région la plus végétative des moitiés animales a acquis, réellement, après végétalisation par le lithium, la constitution et les potentialités de micromères, à tel point qu'elles puissent conduire à un plutéus au même titre que des moitiés témoins. La région végétative, colorée vitalement, est implantée, après traitement au lithium, dans une moitié animale normale et elle se comporte alors de la même manière que les micromères, la larve aboutissant à un plutéus. L'expérience de contrôle consiste à ajouter la région la plus animale d'une moitié traitée chimiquement à une autre moitié : aucun effet n'est exercé (1936 b).

Nous avons vu plus haut que l'isolement de moitiés méridiennes à différents stades révèle un processus de détermination. Une progression dans un sens végétatif a été trouvée déjà dans la période s'étendant du stade 18 au stade 32 (1965). Des micromères étaient implantés à deux heures d'intervalle dans les moitiés animales isolées au stade 16. Plus l'isolement des moitiés avait été long, moins elles furent susceptibles d'induction. Un résultat similaire a été obtenu, d'autre part, en isolant des moitiés de deux en deux heures et en implantant immédiatement des micromères (1936 a). Si on soude des moitiés animales et végétatives de différents âges, en dépit de la grande différence d'âge de 14 heures (stade 32 - début de la gastrula), les combinaisons réciproques permettent d'obtenir des plutéus typiques. Ainsi, on voit que la région végétative de la gastrula naissante possède toujours le pouvoir de régler la touffe et d'induire la bandelette ciliée et du stomodéum (1950).

Le terme de « mérogone », animal à cytoplasme d'une espèce et noyau d'une autre espèce, a été utilisé par Yves Delage, en 1899. Boveri (1889, 1914, 1918), essaya sans succès de produire des Oursins mérigoniques pouvant développer des caractères spécifiques. Avec une aiguille de verre, on enlève une petite partie de l'œuf mûr renfermant le noyau. La partie la plus importante qui reste est fécondée par le sperme d'une autre espèce. Avec *Paracentrotus lividus* et *Psammechinus microtuberculatus*, il m'a été possible d'obtenir la formation de plutéus à partir de chaque combinaison réciproque, avec les caractères spécifiques des extrémités distales des spicules apicaux. Les caractères étaient ceux de l'espèce du noyau. Comme quelques irrégularités pouvaient provenir, quoique peu vraisemblablement, d'une hérédité cytoplasmique, on prépara les chimères suivantes : des micromères des mérogones furent implantés dans l'ectoderme présomptif d'embryons normaux de l'espèce fournissant son cytoplasme au mérogone.

Dans le nouveau plutéus, tout le cytoplasme et tous les noyaux, sauf ceux des cellules du mésenchyme primaire, appartenaient à la même espèce. L'extrémité élargie des spicules montrait les caractères de l'espèce fournissant les noyaux des cellules embryonnaires du squelette. Aucune influence du cytoplasme n'y fut détectée. L'ectoderme appartenant entièrement à l'autre espèce n'exerça pas non plus d'influence, bien que le développement du squelette se fasse normalement en coordination avec l'ectoderme (1936 c).

Depuis les découvertes par Herbst (1892, 1897) du rôle des ions lithium dans la végétalisation et de la carence en ions sulfate dans l'animalisation, d'autres substances furent ajoutées à l'eau de mer et produisirent les mêmes effets. Récemment, des substances morphogénétiquement actives ont été isolées des œufs d'Oursin, quelques-unes donnant des résultats plutôt inattendus concernant, à la fois, un changement de différenciation dans le sens animal ou végétatif et l'apparition de types larvaires jusque-là inconnus. La nature biochimique de ces substances n'a pas encore été déterminée (Hörstadius, Josefsson and Runnström 1967, Josefsson and Hörstadius 1969, Hörstadius 1972, Hörstadius and Josefsson 1972).

Nous terminerons ce bref exposé en mentionnant deux phénomènes étranges.

Le premier concerne l'implantation de la moitié végétative au sommet d'une autre moitié végétative. A la blastulation, le partenaire supérieur repose, comme un chapeau à base étroite, sur la partie animale de la moitié inférieure. Au lieu d'une réorganisation le long de la ligne droite des deux axes, on assiste au glissement du partenaire supérieur le long du partenaire inférieur, jusqu'à ce que les régions endodermiques entrent en contact. Lorsque l'on empile trois moitiés végétatives, la moitié supérieure descend vers la moitié médiane qui, elle-même, émigre le long de la moitié inférieure jusqu'à ce que les trois régions endodermiques adhèrent. A quelle sorte de réaction et de mouvement ce comportement est-il dû ?

En règle générale, des micromères implantés fusionnent très rapidement avec la paroi de l'hôte. Quand on implante un morceau de cytoplasme anucléé provenant d'un œuf fécondé ou des micromères d'un Oursin d'un autre ordre dans la coupe formée par la moitié animale ou dans une moitié animale + veg., cet ectoderme présomptif en stade de clivage va rejeter de deux manières différentes ces corps considérés évidemment comme des intrus. Ou bien, l'objet étranger est rejeté par une ouverture entre les blastomères, ou bien les bords de la coupe se courbent vers le bas, saisissent l'implant, le soulèvent et le font tomber à l'extérieur.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BOVERI, T., 1889. — Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. *S. B. Ges. Morph. Physiol. München*, 5, p. 73.
 BOVERI, T., 1890. — Zellenstudien III. Über das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung. *Jena Zschr. Naturw.*, 24, p. 314.

- BOVERI, T., 1901 a. — Die Polarität von Ovocyte, Ei und Larve des *Strongylocentrotus lividus*. *Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ont.*, 14, p. 630.
- BOVERI, T., 1901 b. — Über die Polarität des Seeigeleies. *Verh. phys.-med. Ges. Würzburg*, N. F. 34, p. 145.
- BOVERI, T., 1914. — Über die Charaktere von Echiniden-Bastardlarven bei verschiedenem Mengenverhältnis mütterlicher und väterlicher Substanzen. *Verh. phys.-med. Ges. Würzburg*, N. F. 43, p. 117.
- BOVERI, T., 1918. — Zwei Fehlerquellen bei Merogonieversuchen und die Entwicklungsfähigkeit merogonischer und partiell-merogonischer Seeigelbastarde. *Arch. Entw. mech. Org.* 44, p. 417.
- CHILD, C.M., 1936. — Differential reduction of vital dyes in the early development of Echinoderms. *W. Roux Arch. Entw. mech. Org.* 135, p. 426.
- DELAGE, Y., 1899. — Etudes sur la Mérogonie. *Arch. Zool. exp. gén.* sér. 3, t. 7, p. 383.
- DRIESCH, H., 1891. — Entwickelungsmechanische Studien. I-II. *Z. wiss. Zool.* 53, p. 160.
- DRIESCH, H., 1892. — Entwickelungsmechanische Studien. III-VI. *Z. wiss. Zool.* 55, p. 1.
- DRIESCH, H., 1893. — Zur Verlagerung der Blastomeren des Echinideneies. *Anat. Anz.* 8, p. 348.
- DRIESCH, H., 1900. — Die isolirten Blastomeren des Echinideneies. *Arch. Entw. mech. Org.* 10, p. 361.
- DRIESCH, H., 1901. — Die organischen Regulationen. Leipzig.
- FOL, H., 1877. — Sur le premier développement d'une Etoile de mer. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 84.
- FOL, H., 1879. — Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogéné chez divers animaux. *Mém. Soc. phys. et hist. nat. Genève*, 26, p. 89.
- HERBST, C., 1892. — Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Tiere. I. Versuche an Seeigeleiern. *Z. wiss. Zool.* 55, p. 446.
- HERBST, C., 1893. — II. Weiteres über die morphologische Wirkung der Lithiumsalze und ihre theoretische Bedeutung. *Mitt. zool. Stat. Neapel*, 11, p. 136.
- HERBST, C., 1897. — Über die zur Entwicklung der Seeigellarven notwendigen anorganischen Stoffe, ihre Rolle und ihre Vertretbarkeit. I. *Arch. Entw. mech. Org.* 5, p. 649.
- HERBST, C., 1900. — Über das Auseinandergehen von Furchungs- und Gewebezellen in kalkfreiem Medium. *Arch. Entw. mech. Org.* 9, p. 424.
- HERTWIG, O., 1876. — Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. *Gegenb. morphol. Jb.* 1, p. 347.
- HÖRSTADIUS, S., 1928. — Über die Determination des Keimes bei Echinodermen. *Acta zool., Stockh.*, 9, p. 1.
- HÖRSTADIUS, S., 1931. — Über die Potenzverteilung im Verlaufe der Eiachse bei *Paracentrotus lividus* Lk. *Ark. Zool.* B, 23, n° 1.
- HÖRSTADIUS, S., 1935. — Über die Determination im Verlaufe der Eiachse bei Seeigeln. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 14, p. 251.
- HÖRSTADIUS, S., 1936 a. — Über die zeitliche Determination im Keim von *Paracentrotus lividus* Lk. *W. Roux Arch. Entw. mech. Org.* 135, p. 1.
- HÖRSTADIUS, S., 1936 b. — Weitere Studien über die Determination im Verlaufe der Eiachse bei Seeigeln. *W. Roux Arch. Entw. mech. Org.* 135, p. 40.
- HÖRSTADIUS, S., 1936 c. — Studien über heterosperme Seeigelmerogone nebst Bemerkungen über einige Keimblattchimären. *Mém. Mus. Hist. nat. Belgique*, 2^e sér. fasc. 3, p. 801.
- HÖRSTADIUS, S., 1938. — Schnürungsversuche an Seeigelkeimen. *W. Roux. Arch. Entw. mech. Org.* 138, p. 197.
- HÖRSTADIUS, S., 1939. — The mechanichs of sea urchin development, studied by operative methods. *Biol. Rev.* 14, p. 132.
- HÖRSTADIUS, S., 1950. — Transplantation experiments to elucidate interactions and regulations within the gradient system of the developing sea urchin egg. *J. exp. Zool.* 113, p. 245.
- HÖRSTADIUS, S., 1952. — Induction and inhibition of reduction gradients by the micromeres in the sea urchin egg. *J. exp. Zool.* 120, p. 421.
- HÖRSTADIUS, S., 1955. — Reduction gradients in animalized and vegetalized sea urchin eggs. *J. exp. Zool.* 129, p. 249.
- HÖRSTADIUS, S., 1957. — On the regulation of bilateral symmetry in plutei with exchanged meridional halves and in giant plutei. *J. Embryol. exp. Morphol.* 5, p. 60.

- HÖRSTADIUS, S., 1965. — Über die fortschreitende Determination in Furchungsstadien von Seeigeleiern. *Z. Naturf.* 20 b, p. 331.
- HÖRSTADIUS, S., 1972. — Reduction of the archenteron in sea urchin larvae without typical animalization. *Exptl. Cell Res.* 72, p. 140.
- HÖRSTADIUS, S., 1973. — Experimental Embryology of Echinoderms. The Clarendon Press, Oxford.
- HÖRSTADIUS, S., and JOSEFSSON, L., 1972. — Morphogenetic substances from sea urchin eggs. Isolation of animalizing substances from developing eggs of *Paracentrotus lividus*. *Acta Embryol. Morphol. exp.*, p. 7.
- HÖRSTADIUS, S., JOSEFSSON, L., and RUNNSTROM, J., 1967. — Morphogenetic agents from unfertilized eggs of the sea urchin *Paracentrotus lividus*. *Devel. Biol.* 16, p. 189.
- HÖRSTADIUS, S., and WOLSKY, A., 1936. — Studien über die Determination der Bilateralsymmetrie des jungen Seeigelkeimes. *W. Roux Arch. Entw. mech. Org.* 135, p. 69.
- JOSEFSSON, L., and HÖRSTADIUS, S., 1969. — Morphogenetic substances from sea urchin eggs. Isolation of animalizing and vegetalizing substances from unfertilized eggs of *Paracentrotus lividus*. *Devel. Biol.* 20, p. 481.
- LINDAHL, P.E., 1932. — Zur experimentellen Analyse der Determination der Dorsoventralachse beim Seeigelkeim. I. Versuche mit gestreckten Eiern. *W. Roux Arch. Entw. mech. Org.* 127, p. 300.
- LINDAHL, P.E., 1936. — Zur Kenntnis der physiologischen Grundlagen der Determination im Seeigelkeim. *Acta zool. Stockh.* 17, p. 179.
- RUNNSTRÖM, J., 1928 a. — Plasmabau und Determination bei dem Ei von *Paracentrotus lividus* Lk. *W. Roux Arch. Entw. mech. Org.* 113, p. 556.
- RUNNSTRÖM, J., 1928 b. — Zur experimentellen Analyse der Wirkung des Lithiums auf den Seeigelkeim. *Acta zool. Stockh.*, 9, 365.
- RUNNSTRÖM, J., 1929. — Über Selbstdifferenzierung und Induktion bei dem Seeigelkeim. *W. Roux Arch. Entw. mech. Org.* 117, p. 123.
- WEISMANN, A., 1892. — Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena.