

(Station de Zoologie expérimentale Université de Genève.)

LES PROCESSUS RÉGÉNÉRATIFS DANS LA PATTE POSTÉRIEURE DU LÉZARD.

Par

EMILE GUYÉNOT et R. MATHEY.

Avec 7 figures dans le texte.

(Eingegangen am 17. Februar 1928.)

Dans un lot de *Lacerta muralis*, l'un de nous remarqua un individu mâle, adulte, dont la patte postérieure droite était remplacée par un long organe caudiforme, très grêle et non mobile (Fig. 1). Cette sorte de patte était, en réalité, constituée par un tronçon proximal de cuisse, plus élargi

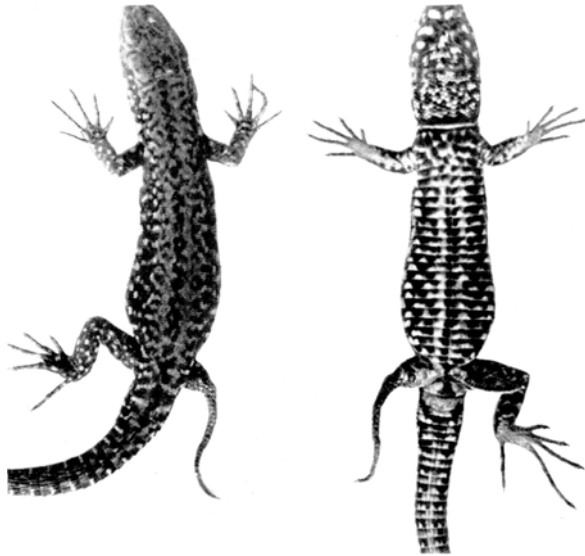


Fig. 1. Photographie d'un *Lacerta muralis* ♂, trouvé dans la nature, présentant un régénérat caudiforme en place de la patte postérieure droite; vues dorsale et ventrale.

et présentant les écailles caractéristiques de cette région, sur lequel s'insérerait presque à angle droit une partie plus mince, dirigée en arrière, allant en s'effilant jusqu'à l'extrémité. Cette portion était revêtue d'écailles semblables sur les deux faces; on n'y observait pas le contraste habituel entre les grandes et les petites écailles des faces antérieure et postérieure

du membre. De plus, ces écailles étaient disposées en rangées concentriques assez régulières, imbriquées les unes sur les autres, ce qui contribuait à donner à cette formation une ressemblance plus précise avec une queue rudimentaire.

Notre première impression fut que nous avions affaire à un cas de régénération hétérotypique d'une patte accidentellement amputée par le milieu de la cuisse. Une radiographie fut faite qui permit de préciser l'anatomie de cette apparente hétéromorphose (Fig. 2). Le segment basilaire montra un fémur coupé vers le milieu de sa longueur, ce qui ne laisse aucun doute sur le fait qu'il s'agit bien d'un cas de régénération après amputation. La partie caudiforme est insérée obliquement par rapport à l'axe du fémur et laisse apercevoir quelques baguettes squelettiques dans sa partie la plus large.

La possibilité d'une semblable régénération hétérotypique d'une queue rudimentaire par une patte amputée nous parut cependant difficile à comprendre à la lumière des faits que GUYÉNOT (1927) et GUYÉNOT et SCHOTTÉ (1926) ont établis, concernant la spécificité des territoires de régénération chez les Urodèles. Si l'on applique ces données au cas des Lézards, il paraît inadmissible qu'une patte, considérée universellement comme incapable de régénération, ait pu donner naissance à un organe de nature caudale. Aussi avons-nous d'abord été conduits à supposer que l'animal avait pu subir un traumatisme ayant non seulement sectionné la cuisse, mais blessé en même temps la face postérieure de cet organe et la base de la queue. Ainsi, au cours de la cicatrisation, des éléments du territoire caudal auraient pu glisser le long de la plaie commune et venir former, vers l'extrémité du moignon, un petit blastème qui aurait évolué en un organe caudiforme rudimentaire.

Nous avons cherché à vérifier expérimentalement cette hypothèse et, en faisant, en Juin 1927, des blessures simultanées de la queue et de la cuisse avec amputation, nous avons obtenu la production de formations latérales ou obliques, analogues à celle qui avait été observée dans la nature. Nous décrirons plus loin ces cas avec ceux que nous avons plus récemment obtenus.

Malgré cette apparente confirmation, une étude plus approfondie nous a amenés à changer d'opinion et à rechercher si réellement la patte du Lézard est, comme on le croit généralement, dépourvue de capacité régé-



Fig. 2.
Radiographie du même individu.

nerative. Nos recherches nous ont montré qu'il n'en était pas ainsi et que la patte postérieure peut, par régénération hypotypique, produire des parties offrant l'apparence d'une queue, mais n'ayant avec cet organe que des analogies superficielles.

Description de l'organe hypotypique trouvé dans la nature.

Lorsqu'on examine les écailles de la queue, on constate que celles-ci sont disposées en rangées concentriques, imbriquées les unes sur les autres. Les écailles elles-mêmes sont presque quadrangulaires, plus longues

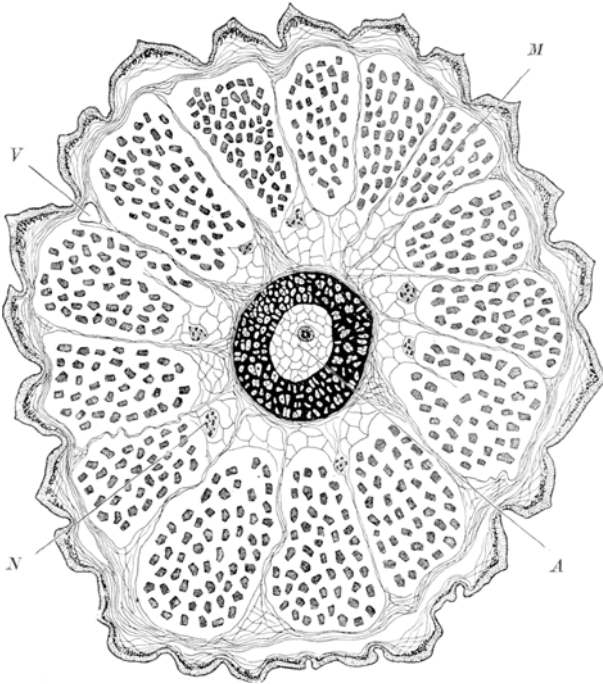


Fig. 3. Coupe transversale à travers un régénérat de queue servant de terme de comparaison. V vaisseau. M muscles. A ax. fibro-cartilagineux. N nerf.

que larges et carénées. Celles de la cuisse sont de forme différente et appartiennent à deux types. Sur la moitié antérieure des faces dorsale et ventrale sont de très grosses écailles; sur la moitié postérieure des mêmes faces, sont de petites écailles, à bord convexe, hémio elliptiques. Or, les écailles, disposées en rangées concentriques sur l'organe caudiforme, sont exactement du même type que celles de la face postérieure de la cuisse; ce n'est que leur disposition en rangées imbriquées les unes sur les autres qui semblait, à première vue, indiquer une ressemblance avec le tégument de la queue.

Cette dissemblance entre la queue et l'organe régénéré par la patte ressort nettement de l'étude histologique des deux parties. L'organe régénéré fut, en effet, amputé, fixé au ZENKER et les coupes, transversalement pratiquées, colorées à l'hématoxyline-VAN GIESON. Si l'on examine une coupe de régénérat normal de queue, on constate que ce dernier correspond à une structure harmonieuse, symétrique, centrée autour d'un axe fibro-cartilagineux d'où rayonnent des myoseptes, régulièrement disposés au nombre de 14 et renfermant entre eux des faisceaux musculaires longitudinaux, puissants (Fig. 3). Les troncs nerveux cheminent dans le tissu conjonctif qui entoure le squelette axial, entre lui et les faisceaux musculaires. La peau est très caractéristique; l'épiderme est mince et présente, au niveau de chaque écaille en formation, la carène caractéristique.

Bien différent est l'aspect du régénérat de patte (Fig. 4). On ne reconnaît aucun arrangement symétrique dans l'organisation des parties internes. Le centre est occupé, vers la base, par deux gros cartilages formant entre eux un angle ouvert et réunis par un pont fibreux. Il existe un troisième petit cartilage qui disparaît rapidement lorsqu'on examine la série des coupes.

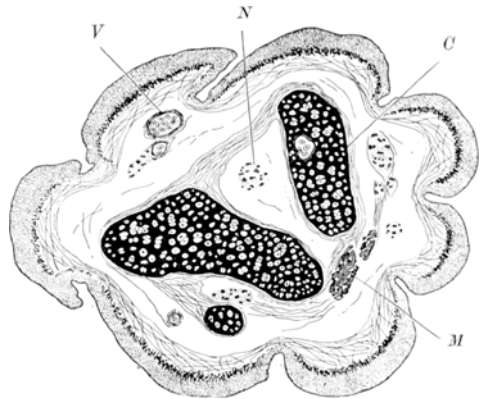


Fig. 4. Coupe transversale à travers le régénérat de patte, vers la base. C Cartilage. M Muscle. N Néf. V Vaisseau.

Des troncs nerveux, dérivés du sciatique, sont disposés sans ordre, mais volumineux. La vascularisation est relativement forte, tandis que la musculature est réduite à quelques minces faisceaux de fibres n'ayant aucune disposition régulière. Enfin, une des principales différences consiste dans la dimension, la forme et l'épaisseur des productions épidermiques. Les écailles sont beaucoup plus épaisses que dans la queue, plus larges et dépourvues de toute carène. Ce sont bien des phanères du type de celles de la patte elle-même.

Si l'on poursuit l'examen des coupes dans le sens proximo-distal, on constate que les deux cartilages se rapprochent, puis se fusionnent par un bord, la section du cartilage unique qui en résulte ayant la disposition d'un V. Puis, les cartilages, de plus en plus minces, se séparent et, vers l'extrémité, un seul d'entre eux subsiste.

L'étude de la forme des écailles et de l'organisation interne de ce régénérat nous a ainsi montré qu'il ne présentait aucune homologie réelle avec un organe caudal et qu'il ne pouvait correspondre qu'à une véritable

régénération hypotypique à partir de la patte elle-même. Cette conclusion se trouve confirmée par une ancienne observation de EGGER (1886), accompagnée de figures qui ont été reproduites par BARFURTH dans le traité de HERTWIG (1903). Il s'agit d'un Lézard, trouvé également dans la nature, dont la patte postérieure gauche avait du être amputée au milieu de la jambe et se terminait, à partir de ce niveau, par une production effilée, recouverte d'écailles imbriquées. L'examen du squelette montrait, au dessous du genou, les parties proximales du tibia et du péroné; ces os étaient continués chacun, dans le régénérat, par une masse cartilagineuse très irrégulière. Vers l'extrémité se trouvaient, en outre, une petite pièce squelettique moyenne et un mince cartilage terminal. On ne pouvait, de toute évidence, songer à invoquer, dans ce cas, une migration d'éléments venus de la queue jusqu'à ce niveau éloigné d'amputation. Il s'agissait, à n'en pas douter, d'un cas de régénération hypotypique de la patte, conclusion à laquelle nous étions également conduits par l'étude du cas que nous venions d'observer. Nous avons été ainsi amenés à préciser quelle était l'étendue du pouvoir régénérateur dans la patte postérieure du Lézard.

Régénération axiale après simple amputation¹.

Les animaux ont été amputés par simple section transversale de la cuisse, sans suture ni ligature, l'hémorragie s'arrêtant rapidement après une légère compression de la plaie. Il se forme, les jours suivants, une croute épaisse sous laquelle s'organise un petit cône de régénération qui devient toujours bien visible au bout d'un mois environ.

Nous citerons d'abord le cas d'un *L. agilis* ♀, qui fut amputé le 16. VI. 1927 et qui produisit, sur la surface d'amputation, une saillie conique de 3 mm de long, recouverte d'écailles et dans l'intérieur de laquelle on sentait une partie squelettique, continue avec le fémur. Ce régénérat, qui avait déjà atteint tout son développement en Aout, est resté, depuis 6 mois, sans s'accroître en aucune manière.

Une série de 6 jeunes *L. muralis* fut amputée le 15. XI. 1927. Comme tous les animaux opérés en automne, ces Lézards ont été conservés en chambre chaude. La régénération est, en effet, pratiquement inhibée en hiver, lorsque les animaux sont maintenus dans des pièces à température basse et variable. Le 8. Décembre, on notait que 5 d'entre eux présentaient déjà un régénérat terminal conique, mesurant environ 2 mm de long. Ces régénérats s'accrurent encore un peu, se couvrirent d'écailles imbriquées régulièrement, puis restèrent stationnaires. La figure 5 montre l'état de deux de ces régénérats rudimentaires au bout de plus de deux mois. Ils sont de consistance molle et paraissent, en conséquence, dépourvus de squelette.

¹ Ces expériences, ainsi que celles qui suivent, sont dues à E. GUYÉNOT.

Ces résultats montrent que la capacité de régénération axiale de la patte de Lézard se ramène, en somme, à fort peu de chose : la formation d'un bourgeon conique, rapidement arrêté dans sa croissance et pratique-

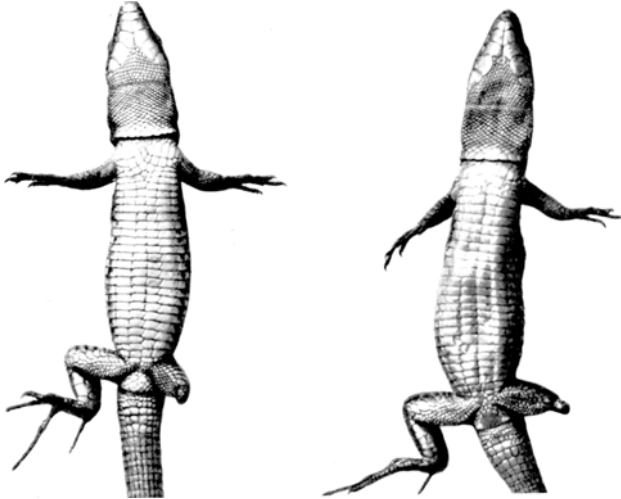


Fig. 5. Régénérats rudimentaires de patte postérieure chez deux jeunes *Lacerta muralis*, après simple amputation, au bout de plus de 2 mois.

ment sans différenciation. Ils ne permettent pas de comprendre la production d'un organe allongé, semblable à celui que nous avons trouvé dans la nature.

Régénération latérale après hémisection longitudinale de la cuisse.

Tandis que les amputations simples n'ont été suivies que d'une très faible tentative de régénération, les blessures que nous avons pratiquées primitivement, en blessant à la fois la base de la queue et la face postérieure de la cuisse, avaient été le point de départ de régénérations hypotypiques, mais beaucoup plus considérables.

C'est ainsi qu'une femelle de *L. agilis*, opérée de cette manière le 16. VI. 1927, présenta sur la face postérieure du moignon, non loin de la base du membre, la formation d'un bourgeon de régénération qui s'accrut en donnant un organe caudiforme, d'abord droit puis recourbé, recouvert d'écailles imbriquées, qui rappelait tout à fait, mais en plus petit, le régénérat trouvé dans la nature.

Une autre femelle, opérée le même jour, présenta une formation tout à fait analogue, mais prenant naissance plus distalement sur le flanc du moignon de cuisse, et dirigée également en arrière.

La comparaison de plusieurs cas de ce genre montra que le régénérat pouvait partir de points très différents de l'ancienne blessure, mais que

l'emplacement paraissait dépendre, dans chaque cas, du niveau où le nerf sciatique avait été sectionné. Ce résultat indiquait que la régénération latérale observée était la conséquence d'une excitation à la croissance du territoire de la patte par le nerf sciatique, là où ses fibres sectionnées et en régénération atteignaient la surface en voie de cicatrisation. Nous retrouvons dans le cas du Lézard l'action d'excitation à la croissance exercée par les nerfs et mise en évidence par GUYÉNOT et SCHOTTÉ (1926) chez le *Triton*.

En automne, nous avons fait une nouvelle série d'expériences d'amputation avec hémisection longitudinale de la cuisse, en notant très exactement le point où le nerf sciatique coupé affleurait à la surface de la plaie. Dans chaque cas, le régénérat est apparu exactement au point où le nerf avait été sectionné, soit à la base du membre, soit vers le milieu



Fig. 6. Régénérats latéraux de la patte postérieure chez 2 *Lacerta muralis*. A gauche, L. 19; à droite, L. 15.

du moignon, soit à son extrémité. Voici la description de 4 de ces cas.

L. 10. *Lacerta agilis* ♀, opérée le 8. IX. 1927. Le 12. Novembre, on note l'apparition d'un petit bourgeon, vers le milieu de moignon, là où le nerf avait été coupé et amené à la surface de la plaie. Ce bourgeon

s'accrut jusque vers le 15. Janvier en donnant naissance à un organe allongé, recourbé et garni d'écaillés imbriquées. Depuis, cette formation est restée stationnaire et paraît avoir terminé sa croissance.

L. 15. *Lacerta muralis* ♂, opéré le 22. X. 1927. Le 21. Novembre, on note l'existence d'un petit régénérat, orienté perpendiculairement à la surface postérieure de la cuisse. Ce bourgeon s'accroît en une petite formation allongée, recouverte d'écaillés très régulièrement disposées et qui paraît avoir une tendance à se flétrir (Fig. 6).

L. 19. *Lacerta muralis* ♂, opéré le 7. XI. 1917. Le 12. Décembre, une petite saillie est déjà visible au point d'affleurement du nerf, tout près de l'extrémité distale du moignon. Ce bourgeon s'allonge en une production semblable à la précédente et également recouvert d'écaillés régulièrement imbriquées (Fig. 6).

L. 20. *Lacerta agilis* ♂, opéré le 7. XI. 1927. On note l'existence d'un petit bourgeon de régénération très près de la base du membre, le 12. XI. Ce bourgeon s'accroît en une sorte de corne, de coloration rouge grâce à une riche vascularisation, et atteint 8 mm de long vers le 10. Janvier. Ce qui frappe surtout dans ce cas c'est la largeur de la base

du régénérat et sa coloration rouge. La plupart des autres formations ont une base qui va en se rétrécissant, comme étouffée par les progrès de la cicatrisation de la peau adjacente; elles s'anémient, deviennent flasques et parfois complètement desséchées. Ici, au contraire, la croissance, favorisée par une forte vascularisation, continue activement et le 27. Janvier, jour où il est photographié, le régénérat (Fig. 7) atteint près de 2 cm. Il n'est pas douteux que ce dernier est entièrement comparable à celui trouvé dans la nature et atteindra des dimensions de même ordre, car il est encore fortement turgescent. Il se couvre peu à peu d'écaillés régulièrement

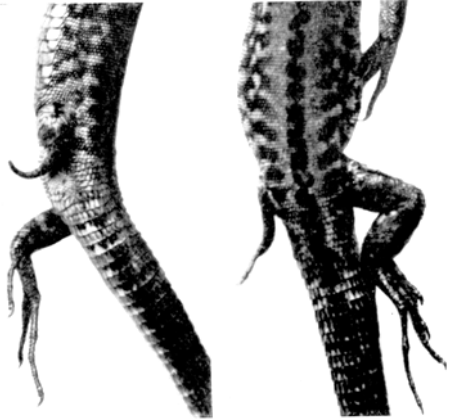


Fig. 7. Régénérat latéral de la patte postérieure, vu de profil et de dos (L. 20).

imbriquées se différenciant à partir de la base; comme la production qui a été le point de départ de ces recherches, il est dirigé en arrière, inséré presque perpendiculairement à l'axe du membre¹.

Conclusions.

Les expériences que nous venons de rapporter brièvement montrent que le territoire de la patte postérieure du Lézard n'est pas dépourvu de toute capacité régénérative. Lorsque le bourgeon de régénération est inséré sur une surface perpendiculaire à l'axe du membre, il se trouve rapidement arrêté dans sa croissance pour des raisons que nous cherchons actuellement à préciser, et l'on n'obtient guère alors qu'une saillie conique de quelques millimètres de longueur. Mais, si, au contraire, le nerf sciatique sectionné exerce son action d'excitation à la croissance sur la face postérieure de la cuisse, il en résulte un régénérat implanté perpendiculairement ou obliquement à l'axe du membre et qui est doué, dans le cas d'une vascularisation suffisante, d'une grande capacité de croissance s'opposant à la simple cicatrisation. Toutefois, cette régénération ne s'accompagne nullement de la réalisation d'une morphologie comparable à celle de la patte. La poussée des fibres nerveuses crée un axe de croissance, orienté suivant la propre direction des axones, mais le territoire

¹ Ce bourgeon avait des écaillés de pattes; depuis nous en avons obtenu un autre, né plus proximale, tout contre la base de la queue, et qui avait des écaillés de queue. C'est probablement un cas de ce genre que MARTUCCI (1926) a signalé dans un travail dont nous venons d'avoir connaissance.

patte ne répond à cette excitation que par une saillie, en forme de cône très allongé, pouvant simuler une formation caudale rudimentaire et le long de laquelle se différencient des écailles semblables à celles de la région qui est le siège de cette production. Le territoire de la patte manifeste encore, dans ces conditions, une forte capacité de prolifération, mais paraît dépourvu de la propriété de réaliser une forme similaire à celle qui caractérise son propre développement embryonnaire. Les processus régénératifs au niveau de la patte des jeunes Anoures métamorphosés sont, semble-t-il, de même ordre.

Nous nous trouvons, en définitive, en présence d'un cas limite de la propriété régénérative. On peut distinguer dans cette dernière, d'une part, la capacité de réaliser une forme définie et, d'autre part, un simple pouvoir de croissance, comme l'ont montré DE GIORGI et GUYÉNOT (1923), dans le cas des régénérats de la queue du *Triton*, séparés de leur base naturelle par transplantation. Il semble que seule, ici, la capacité de croissance ait persisté. Nous nous réservons de revenir, à la suite de nouvelles expériences, sur l'intérêt que présentent ces manifestations résiduelles du pouvoir régénérateur pour la compréhension des phénomènes régénératifs plus étendus.

Zusammenfassung.

Eine in der Natur gefundene Eidechse (*Lacerta muralis*) zeigte eine sehr interessante Heteromorphose: ein Hinterfuß, der wahrscheinlich früher durch eine unbekannte Einwirkung an der distalen Portion des Schenkels amputiert war, trug eine Bildung, die bei erster Betrachtung einem Schwanz sehr ähnlich sah. Eine gründliche morphologische und histologische Untersuchung ergab jedoch, daß diese Ähnlichkeit nur äußerlich war, und daß das regenerierte Organ keinesfalls einem Schwanz gleich gesetzt werden kann.

GUYÉNOT konnte sodann auf experimentellem Wege eine fast vollkommene Wiederholung dieses in der Natur gefundenen Falles erzielen, die Analyse der Versuche erlaubt folgende Schlüsse zu ziehen:

Das Gebiet („territoire“) der hinteren Extremität der Eidechse entbehrt nicht jeglichen Regenerationsvermögens. Wenn der Regenerationskegel, wie es nach einfacher querer Amputation der Fall ist, sich auf einer Fläche senkrecht zur Längsachse des Gliedes ausbildet, so wird sein Wachstum aus Gründen, die zur Zeit durch neue Untersuchungen genauer geklärt werden, sehr rasch beendet; es kommt besten falls ein nur wenige Millimeter hohes konisches Gebilde zustande. Wird dagegen der Oberschenkel in schräger Richtung, nahezu parallel mit der Längsachse durchschnitten, so übt der mitdurchtrennte N. ischiadicus durch eigenes Wachstum eine Reizwirkung auf das Wachstum an der Hinterrseite des Oberschenkels aus; es entsteht alsdann ein Regenerat, welches der Achse des Stumpfes senkrecht oder schräg aufsitzt und welches bei genügend starker Vaskularisierung eine große Wachstumsfähigkeit besitzt, so daß nicht nur einfache Vernarbung eintritt. Trotzdem kommt es niemals zur Ausbildung eines Regenerats, das morphologisch einer Pfote vergleichbar wäre. Das Aussprossen der Nervenfasern verursacht, daß das Wachstum in einer bestimmten Richtung erfolgt, die entsprechend der Wachstumsrichtung der Axone orientiert ist, das ganze Wachstumsgebiet „Hinterglied“ jedoch antwortet auf diesen Reiz nur durch Ausbildung

eines Höckers, in Form eines stark in die Länge gezogenen Kegels, der eine rudimentäre Schwanzbildung vortäuschen kann, und auf dessen Oberfläche sich Schuppen ausbilden, die denjenigen der Region, von welcher die Neubildung ausgeht, sehr ähnlich sind. Das Gebiet der Pfote zeigt unter diesen Bedingungen noch eine starke Proliferationsfähigkeit, scheint aber das Vermögen der Formbildung verloren zu haben, das zur Entstehung einer ähnlichen Gestalt führen würde, wie sie die eigene embryonale Entwicklung hervorgebracht hat. Die regenerativen Vorgänge im Bereich der Extremitäten junger metamorphosierter Anuren scheinen von gleicher Art zu sein.

Demnach handelt es sich hier um einen Grenzfall des Regenerationsvermögens. Was dieses anbelangt läßt sich unterscheiden zwischen der Fähigkeit zur formativen Gestaltung einerseits und dem einfachen Wachstum andererseits, wie dies DE GIORGI und GUYÉNOT (1923) gezeigt haben an Regeneraten von *Triton*-Schwänzen, die durch Transplantation von ihrer natürlichen Basis losgelöst waren. Es scheint, daß im vorliegenden Falle nur das Wachstumsvermögen allein erhalten ist. Wir behalten uns vor auf Grund neuer Untersuchungen auf diese Frage zurückzukommen, wegen des Interesses, welche die oben beschriebenen als Resterscheinungen der Regenerationskraft aufzufassenden Vorgänge für das Verständnis ausgedehnterer Regenerationsphänomene darbieten.

Auteurs cités.

Egger, E.: Ein Fall von Regeneration einer Extremität bei Reptilien. Arb. a. d. zootom. Institut. Würzburg 8. 1886. — de Giorgi et Guyénot, E.: Les potentialités des régénérats; croissance et différenciation. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 89. 1923. — Guyénot, E. et Schotté, O.: Le rôle du système nerveux dans l'édification des régénérats de pattes chez les Urodèles. Cpt. rend. de la soc. phys. hist. nat. Genève 43, 1926. — Les mêmes: Démonstration de l'existence de territoires spécifiques de régénération par la méthode de la déviation des troncs nerveux. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 94. 1926. — Guyénot, E.: Le problème morphogénétique dans la régénération des Urodèles: détermination et potentialités des régénérats. Rev. suisse zool. 34. 1927.
