

Radiodestructions partielles chez l'embryon de Poulet aux stades jeunes et localisation des ébauches digestives

par NICOLE LE DOUARIN¹

Laboratoire d'Embryologie expérimentale du Collège de France et du C.N.R.S., Paris

AVEC UNE PLANCHE

LA localisation des territoires présomptifs du tractus digestif de l'embryon de Poulet a été établie aux stades initiaux du développement. En particulier, les travaux de Hunt (1932), Dalton (1935), Rawles (1936) et Rudnick & Rawles (1937) ont montré qu'aux stades de la ligne primitive et du prolongement céphalique, ces territoires s'échelonnent le long de la ligne primitive. Au niveau de la première moitié de cette ligne se situe le territoire de l'intestin antérieur et de ses annexes. Le reste du tube digestif se trouve en arrière de cette zone.

Ultérieurement, c'est au stade de 30 somites environ que les premières différenciations de l'intestin primitif deviennent discernables. Mais, pendant la période comprise entre ce stade et la formation des premiers somites, la localisation des différentes parties du tractus digestif n'est pas établie.

La méthode des radiodestructions localisées aux rayons X mise au point par P. Ancel & Ét. Wolff (1934) et qui a été utilisée par Ét. Wolff (1936) en particulier pour localiser les ébauches présomptives des membres, nous a permis d'aborder cette question.

TECHNIQUE

Les embryons ont été irradiés aux stades de 9 à 25 somites selon les séries expérimentales (stades 10 à 15 de Hamburger & Hamilton, 1951).

Nous avons utilisé le tube Machlett type A.E.G. 50-T à anticathode de tungstène de 5 mm.² et fenêtre de beryllium de 1 mm. d'épaisseur, sous une tension de 15 KV. et à une intensité de 21 mA. Le localiseur est un tube de plomb de 7 cm. de longueur et 3 mm. de diamètre intérieur. L'embryon est à 13 cm. de l'anticathode. Les régions devant être protégées sont recouvertes d'un écran de plomb de 1 mm. d'épaisseur.

¹ *Author's address:* Laboratoire d'Embryologie expérimentale, Collège de France, 49 bis Avenue de la belle Gabrielle, Nogent-sur-Marne, France.

[*J. Embryol. exp. Morph.* Vol. 9, Part 1, pp. 1-8, March 1961]

RÉSULTATS

Irradiation en arrière d'un somite déterminé (durée de l'exposition aux rayons X: 3 minutes)

Pour obtenir des survies dépassant 7 jours, on protège la région toute postérieure de l'embryon, où se formera l'allantoïde. Les limites antérieures et postérieures des irradiations sont représentées sur les figs. 1 et 2.

Les séries expérimentales sont résumées dans le tableau 1. Quelle que soit l'étendue de la zone irradiée, les deux parties protégées se raccordent toujours par un court pédicule, qui ne possède généralement pas de germes plumaires.

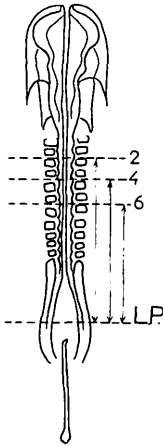


FIG. 1

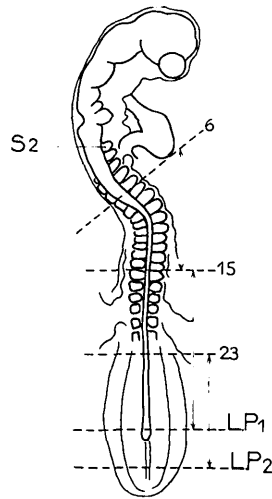


FIG. 2

FIG. 1. Embryon de 11 somites sur lequel sont représentées les limites des irradiations pratiquées en arrière des 2^{ème}, 4^{ème}, 6^{ème} somites. LP, limite postérieure des irradiations.

FIG. 2. Embryon de 21 somites sur lequel sont représentées les limites des irradiations pratiquées: entre les 6^{ème} et 15^{ème} somites, en arrière du 15^{ème} somite, en arrière du 23^{ème} somite (on a figuré le niveau approximatif de l'apparition du 23^{ème} somite). S₂, 2^{ème} somite; L.P.₁, limite postérieure de l'irradiation pratiquée en arrière du 15^{ème} somite; L.P.₂, limite postérieure de l'irradiation pratiquée en arrière du 23^{ème} somite.

TABLEAU 1

Les séries expérimentales

<i>Irradiation en arrière du</i>	<i>Stades (nombre de somites)</i>	<i>Nombre de cas</i>	<i>Survie ≥ 7 jours</i>
23 ^{ème} somite	23 à 25	6	6
15 ^{ème} somite	19 à 25	44	11
6 ^{ème} somite	10 à 20	30	7
4 ^{ème} somite	10 à 18	34	9
2 ^{ème} somite	9 à 15	112	19

Irradiation en arrière du 23^{ème} somite. Dans ces expériences, la partie postérieure protégée a été réduite. Le tronc est sectionné en avant des membres postérieurs. On n'observe pas de cœlosomie. L'intestin postérieur (c'est-à-dire le rectum et les cæcums) est absent et la grande anse intestinale se termine en cul-de-sac. On remarque donc que la lésion du tube digestif se situe au même niveau transversal que celle du tronc.

Irradiation en arrière du 15^{ème} somite. La section du corps se situe à la base du cou et les ailes sont absentes. La cœlosomie est fréquente comme on peut le voir sur l'embryon représenté figure B de la Planche. La fig. A correspond à un témoin du même stade.

Le tube digestif présente une déficience au niveau de la grande anse intestinale. Celle-ci est en général totalement supprimée. Dans certains cas elle subsiste sous forme d'un fin tractus sans lumière, ou de vésicules à parois minces. La partie postérieure de l'embryon, assez largement protégée, comprend le rectum et les cæcums. Le pédicule vitellin se rattache au rectum.

Irradiation en arrière du 6^{ème} somite. Le cou est incomplet. Les viscères sont logés dans une poche à paroi mince faisant hernie à la base du cou (Planche, fig. D).

Le tube digestif est sectionné au niveau du gésier dont le tiers postérieur environ est supprimé. Le foie est réduit à une masse de parenchyme adhérente à l'extrémité de la partie du gésier qui subsiste. Le pancréas est absent. La portion caudale de l'embryon, respectée par l'irradiation, comprend le rectum et les cæcums.

Irradiation en arrière du 4^{ème} somite. Le cou est très court. La coupure du tube digestif se situe dans la partie antérieure du gésier. Le foie n'est représenté que par une quantité très réduite de tissu collé à l'extrémité du tube digestif.

Irradiation en arrière du 2^{ème} somite. Le cou est absent. Dans ces expériences, la partie postérieure protégée a été importante (Planche, fig. C).

Dans 10 cas sur 19 on observe une cœlosomie. Celle-ci peut intéresser la moitié postérieure des ventricules, qui présentent une constriction médiane. Dans d'autres cas, la cœlosomie comprend le cœur entier. Le péricarde ventral

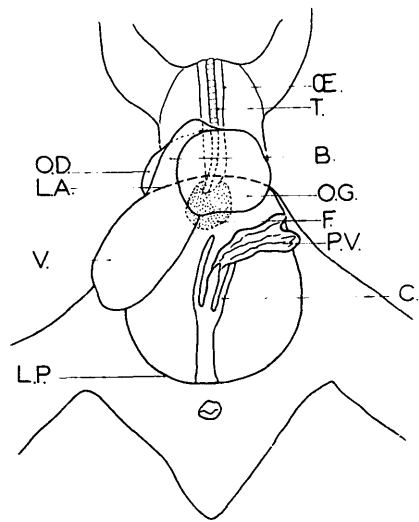


FIG. 3. Vue ventrale d'un embryon irradié en arrière du 2^{ème} somite. Cet embryon présente une cœlosomie dont la limite antérieure (L.A.) se situait environ au milieu du cœur. Le tube digestif est interrompu en arrière de l'œsophage et en avant du rectum. B., bulbe aortique; C., cæcums; F., foie; O.D.-O.G., oreillette droite - oreillette gauche; OE., œsophage; P.V., pédicule vitellin; T., trachée; V., ventricule; L.A.-L.P., limites antérieure et postérieure de la cœlosomie.

est alors soudé à la paroi du cou, inversant ainsi la position de l'organe dont les ventricules sont dirigés crânialement (Planche, fig. C).

La section du tube digestif se situe en avant du ventricule succenturié qui est absent. Un très petit fragment de tissu hépatique adhère à l'extrémité de l'œsophage, et cet ensemble entre en connection avec la paroi dorsale du sinus veineux. Le reste de l'appareil digestif est détruit, à l'exception de l'intestin postérieur qui se trouve dans la région postérieure protégée (fig. 3). La trachée-artère est sectionnée avant la naissance des bronches qui sont supprimées ainsi que les poumons, tandis que ces organes ont toujours été respectés par les irradiations précédentes.

Le cœur est le plus souvent anormal : le bulbe artériel n'effectue pas la rotation qui le ramène sur la ligne médio-ventrale.

Irradiation d'une zone transversale étroite (durée de l'exposition aux rayons X : 4 minutes)

Dix-neuf embryons au stade de 20 somites ont été irradiés entre le 6^{ème} et le 15^{ème} somites. Dix d'entre eux ont survécu plus de 7 jours et ont pu être disséqués.

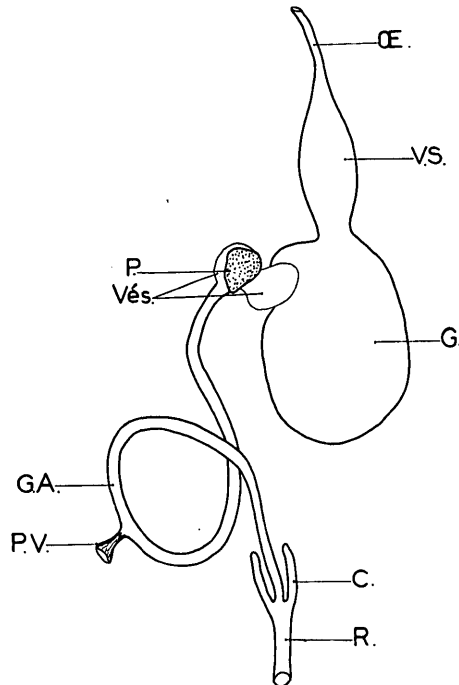


FIG. 4. Tube digestif d'un embryon irradié entre les 6^{ème} et 15^{ème} somites. L'anse duodénale courte est formée de vésicules à parois minces (Vés.). Le pancréas est de taille réduite et de forme anormale, mais le tube digestif est continu. C., cæcum; G., gésier; G.A., grande anse intestinale; Œ., œsophage; P., pancréas; P.V., pédicule vitellin; R., rectum; V.S., ventricule succenturié.

Ils présentaient une constriction au niveau du cou. Le tronc et les membres sont normaux.

Du point de vue de l'organisation interne, les résultats peuvent se classer en deux catégories: (a) absence de lésion apparente des organes internes (3 cas), et (b) tube digestif continu mais présentant des lésions (7 cas). La partie distale du gésier est de forme anormale. L'anse duodénale est courte et comporte fréquemment des vésicules à paroi mince. Le pancréas est de volume réduit (fig. 4).

Donc la lésion des organes axiaux conditionnant la morphologie externe se trouve au niveau du cou, tandis que celle du tube digestif se situe dans le tronc. D'autre part, la lésion est moins importante dans le territoire correspondant à l'irradiation entre le 6^{ème} et le 15^{ème} somites que dans ce même territoire lorsqu'on irradie du 6^{ème} somite à la région terminale. Et cependant, la dose de rayons X administrée a été plus faible dans ce dernier cas. Il apparaît donc qu'une certaine réparation des lésions est possible lorsque le champ de l'irradiation est réduit.

Irradiation unilatérale droite (durée de l'exposition aux rayons X: 4 minutes)

Elle a été pratiquée entre le 6^{ème} somite et la région tout à fait terminale de l'embryon et intéresse les somites et les plaques latérales du côté droit.

Dix embryons au stade de 15 somites ont été irradiés. Six d'entre eux ont pu être étudiés: du côté droit, la paroi du tronc et les membres manquent. L'intestin est continu, mais de calibre nettement inférieur à la normale. Le cæcum droit manque. Le lobe droit du foie est de taille réduite.

CONCLUSIONS

1. Les expériences de radiosections transversales permettent de localiser les ébauches des différentes parties du tractus digestif, ainsi que les poumons, aux stades considérés (9 à 25 somites) (fig. 5).

En avant du 2^{ème} somite: œsophage.

Entre le 2^{ème} et le 4^{ème} somites: ventricule succenturié, partie antérieure du gésier, poumons.

Entre le 4^{ème} et le 6^{ème} somites: partie moyenne du gésier.

Entre le 6^{ème} et le 15^{ème} somites: partie terminale du gésier (la limite postérieure de ce dernier semble se situer en arrière du 7^e somite), anse duodénale et pancréas.

Entre le 15^{ème} et le 23^{ème} somites: grande anse intestinale.

En arrière du 23^{ème} somite: intestin postérieur.

Les expériences réalisées n'ont jamais supprimé totalement le foie. Le territoire présomptif de cet organe dépasse donc en avant le 2^{ème} somite. De même, sa limite postérieure n'a pas été établie avec précision. Elle dépasse en arrière le 6^{ème} somite.

2. Les séries expérimentales étudiées montrent que pour une irradiation

postérieure (en arrière du 23^{ème} somite) la lésion des organes axiaux et celle du tube digestif se situent au même niveau transversal. Par contre, les irradiations antérieures produisent un décalage entre les deux types de lésion. Tandis que l'ectoderme et le mésoderme situés en avant du 15^{ème} somite appartiennent au cou, l'endoderme correspondant fournit non seulement l'œsophage et le jabot, mais aussi des organes abdominaux : l'estomac et l'anse duodénale.

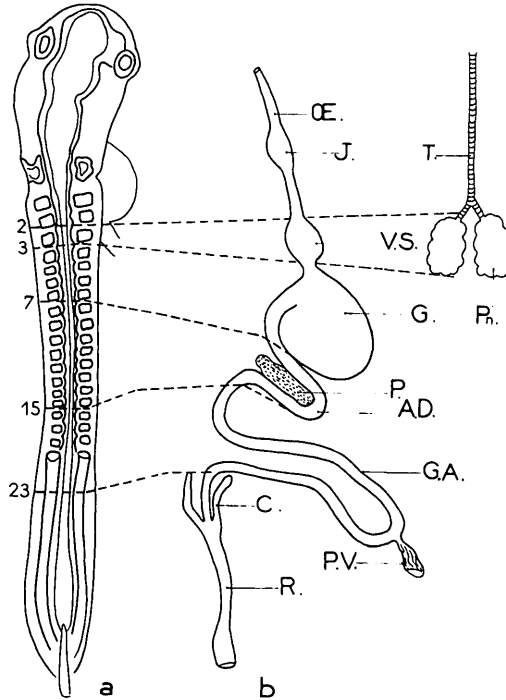


FIG. 5. Localisation des ébauches digestives. La fig. 5 représente sur un embryon de 18 somites (fig. 5a) l'emplacement des ébauches des différentes parties du tube digestif et de l'appareil respiratoire schématisés fig. 5b. A.D., anse duodénale; C., cæcum; G., gésier; G.A., grande anse intestinale; J., jabot; Œ., œsophage; P., pancréas; Pn., poumon; P.V., pédicule vitellin; R., rectum; T., trachée; V.S., ventricule succenturié.

3. La lésion par les rayons X d'une étroite zone transversale de l'ébauche digestive peut donner lieu à des phénomènes de régulation, la partie irradiée subsiste alors en présentant une morphologie plus ou moins proche de la normale. De même, les irradiations unilatérales montrent que la bande endodermique respectée est suffisante pour constituer un tube digestif, la perte de substance ne se manifestant que par la réduction du diamètre de l'intestin.

RÉSUMÉ

1. Des expériences de radiodestructions aux rayons X ont été effectuées sur

l'embryon de Poulet aux stades de 9 à 25 somites. Les embryons ayant survécu au delà du 7^{ème} jour de l'incubation ont été étudiés.

2. Des radiosections transversales ont été pratiquées en arrière d'un somite déterminé (23^{ème}, 15^{ème}, 6^{ème}, 4^{ème}, 2^{ème}) (figs. 1, 2). Dans ces expériences, la région postérieure de l'embryon a été protégée pour que l'allantoïde puisse se développer. Les deux parties de l'embryon respectées par l'irradiation se raccordent toujours par un court pédicule. On observe parfois une coëlosomie (Planche, figs. B, C). Chez les embryons irradiés en arrière du 6^{ème} ou du 4^{ème} somite les organes sont souvent logés dans une poche située à la base du cou (fig. D).

La destruction des organes internes dans la zone irradiée a permis de localiser aux stades considérés les ébauches des différentes parties du tractus digestif et de l'appareil respiratoire (fig. 5).

3. L'irradiation d'une zone transversale étroite (entre le 6^{ème} et le 15^{ème} somites) fournit des embryons dont la partie du tube digestif correspondant à l'irradiation présente des anomalies mais n'est pas supprimée (fig. 4). De même, des embryons ayant subi des irradiations unilatérales présentent un intestin continu, mais de diamètre réduit. Cependant la dose de rayonnement est supérieure à celle utilisée dans les expériences précédentes. Donc, une certaine réparation des lésions est possible lorsque la zone irradiée est restreinte.

SUMMARY

1. Experimental destruction by X-irradiation of regions of chick embryos (stages 9-25 somites) was carried out to study the formation and development of certain organ rudiments. Only embryos surviving 7 days of incubation were studied.

2. Transverse regions of the embryo localized behind a given somite (23rd, 15th, 6th, 4th, 2nd) were irradiated (figs. 1, 2). The posterior region of the irradiated embryo was shielded to allow normal development of the allantois.

The shielded anterior and posterior portions of the embryo always became connected by a pedicle of tissue; and sometimes a coelosomic condition resulted (Plate, figs. B, C). If the embryos were irradiated behind the 4th or 6th somite, some internal organs were often lodged in a pocket situated at the base of the neck (fig. D).

The destruction of these specific regions has permitted localization of rudiments of different parts of the digestive tract and respiratory system (fig. 5).

3. The second series of experiments utilized a higher dose of irradiation than the preceding series. The irradiation of a narrow transverse zone (between the 6th and the 15th somites) produced embryos in which the part of the digestive tract corresponding to the irradiated region was present but anomalous (fig. 4). Also, embryos subjected to unilateral irradiation possessed a completely continuous intestine with a reduced diameter. Thus some repair of X-ray lesions is possible when the irradiated zone is limited in extent.

TRAVAUX CITÉS

- ANCEL, P., & WOLFF, ÉT. (1934). Sur une méthode tératogénique directe. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **199**, 1071.
- DALTON, A. (1935). The potencies of portions of young chick blastoderms as tested in chorio-allantoic grafts. *J. exp. Zool.* **71**, 17-50.
- HAMBURGER, V., & HAMILTON, H. L. (1951). A series of normal stages in the development of the chick embryo. *J. Morph.* **88**, 49-92.
- HUNT, T. E. (1932). Potencies of transverse levels of the chick blastoderm in the definitive streak stage. *Anat. Rec.* **55**, 41-69.
- RAWLES, M. E. (1936). A study in the localisation of organ-forming areas in the chick blastoderm of the head-process stage. *J. exp. Zool.* **72**, 271-315.
- RUDNICK, D., & RAWLES, M. E. (1937). Differentiation of the gut in chorio-allantoic grafts from chick blastoderms. *Physiol. Zool.* **10**, 381-95.
- WOLFF, ÉT. (1936). Les bases de la tératogénèse expérimentale des Vertébrés amniotes d'après les résultats de méthodes directes. *Arch. Anat. Strasbourg*, **22**, 1-382.

EXPLICATION DE LA PLANCHE

FIG. A. Embryon témoin de 8 jours d'incubation (stade 35 de Hamburger & Hamilton).

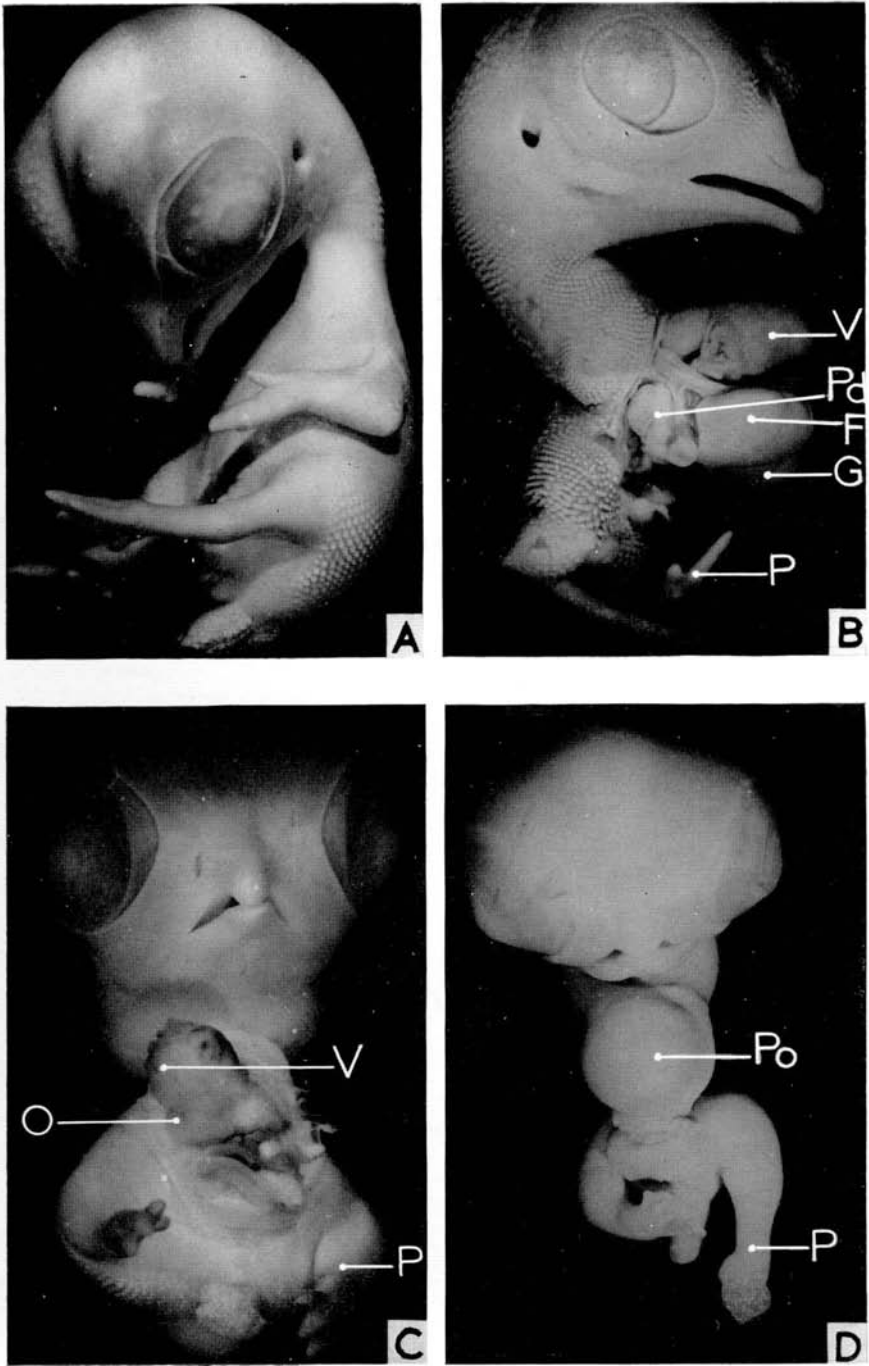
FIG. B. Embryon irradié en arrière du 15^{ème} somite. La section du corps se situe à la base du cou. Cœlosomie.

FIG. C. Embryon irradié en arrière du 2^{ème} somite. Absence de cou, cœlosomie. Les ventricules sont dirigés crânialement, la paroi du cœur est anormale.

FIG. D. Embryon irradié en arrière du 6^{ème} somite. Le cou est réduit. Organes logés dans une poche à paroi mince faisant hernie à la base du cou.

F, foie; G, gésier; P, patte; Pd, poumon droit; Po, poche contenant les viscères; V, ventricules; O, oreillette.

(Manuscript received 10 : v : 60)



N. LE DOUARIN