**Zeitschrift:** Archives des sciences [1948-1980]

**Herausgeber:** Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève

**Band:** 11 (1958)

Heft: 2

**Artikel:** Importance de la moelle épinière dans la régénération caudale des

larves de Salamandra salamandra Laur

**Autor:** Kiortsis, V. / Droin, A.

**DOI:** https://doi.org/10.5169/seals-738811

### Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

#### Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

**Download PDF:** 30.11.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

### **BIBLIOGRAPHIE**

- 1. DESMAREST, E., Ann. Soc. Entom. France, série 2, IV, p. 479, (1948).
- 2. Benham, W. B., Ann. Mag. Nat. Hist., p. 256, (1891).
- 3. TURNER, C. L., Biol. Bull., 5, pp. 1-7, (1929).
- 4. HICKMANN, V. V., Pap. & Proc. Roy. Soc. Tasmania, pp. 57-59, (1944).
- 5. Bateson, W., Materials for the study of variation, Macmillan Co., London, (1894).
- 6. Bocquet, C., C. R. Acad. Sc. Paris, 244, pp. 966-68, (1957).
- 7. Goldschmidt, R., Physiological Genetics, MacGraw-Hill, N. York, (1938).
- 8. Vogt, M., Experientia, 2, pp. 313-15, (1946).
- 9. Experientia, 3, pp. 156-57, (1947).
- 10. HERBST, C., Arch. Entw. Mech., 2, p. 544, (1896).
- 11. PRZIBRAM, H., Arch. Entw. Mech., 45, pp. 39-51, (1919).
- 12. NEEDHAM, A. E., Quart. Jour. Microsc. Sc., 91, pp. 401-18, (1950).
- 13. Jour. exper. Biol., 30, pp. 151-59, (1953).
- 14. CHARNIAUX-COTTON, H., Ann. Sc. nat. Zool. Biol. anim., 19, pp. 413-560, (1957).
- 15. PAULAIN, R., Proc. Zool. Soc. London, 108 A, pp. 297-383, (1938).
- 16. OKADA, Y., Zool. Mag. (japon.), 56, pp. 3-4, 1944.
- 17. HERBST, C., Arch. Entw. Mech., 13, pp. 436-47, (1902).
- 18. Needham, A. E., Regeneration and wound-healing, Methuen & Co, London, (1952).

Université de Genève. Institut de Zoologie et d'Anatomie comparée.

M. P. Rossier présente un rapport sur un intégraphe de démonstration.

# Séance du 5 juin 1958

**Kiortsis V.** et **A. Droin.** — Importance de la moelle épinière dans la régénération caudale des larves de Salamandra salamandra Laur.

Il y a trois ans, notre maître, M. le professeur E. Guyénot, nous proposait d'étudier le rôle morphogénétique joué par les différents éléments de la queue en régénération, notamment par la moëlle épinière.

La queue des Batraciens se compose de parties axiales (squelette, moëlle épinière, ganglions rachidiens et muscles) et d'un tissu conjonctif lâche (lophioderme) richement vascularisé et recouvert d'épiderme. Ce tissu forme essentiellement les deux nageoires, dorsale et ventrale. La queue constitue un « territoire de régénération ». Les formations qui y sont induites par amputation, déviation d'un nerf, ou transplantation, ont toujours un caractère caudal [3, 5, 6, 7].

Les modalités de la régénération caudale des Anoures et des Urodèles diffèrent [14, 23]. Chez les premiers, seuls les organes présents à la surface d'amputation peuvent régénérer. C'est la chorde dorsale embryonnaire qui persiste et qui, par sa croissance continue, allonge le régénérat [14, 16, 17]. Chez les Urodèles, la chorde — présente encore dans les centrums des vertèbres — n'est pas reformée. Il y a régénération d'un squelette vertébral, entièrement cartilagineux [3, 8, 9].

On a cru, pendant longtemps, que la régénération de la queue se faisait comme une croissance accélérée continue, chaque organe du moignon formant les parties correspondantes du régénérat. Or, les travaux de Guyénot et de son école ont montré que le squelette ancien n'est pas indispensable à la formation des os du régénérat de patte [1, 5]. Ils ont mis, d'autre part, en évidence l'importance du système nerveux périphérique pour l'initiation de la régénération. Un nerf peut induire, à n'importe quel point d'un territoire « patte », un membre contenant tous les éléments squelettiques et musculaires de l'extrémité normale. Le même nerf, dévié dans le territoire « queue », provoque la formation d'un organe caudiforme, d'aspect caractéristique mais dépourvu de squelette et de musculature [3, 6].

Les différences dans la structure entre régénérats de queue et organes caudiformes nous ont incité à rechercher le rôle respectif de la moëlle épinière et des autres organes axiaux dans l'édification du régénérat caudal, par une série d'expériences dont voici l'essentiel:

Les animaux utilisés étaient des larves de Salamandra salamandra Laur, nées et élevées au laboratoire. Au moment de l'opération elles atteignaient une longueur, museau-bassin,

de 22 à 25 mm. Les opérations avaient lieu sous l'eau avec les précautions aseptiques d'usage. Toutes les solutions utilisées étaient stériles et additionnées de 50.000 U.I. de pénicilline et de 50 mgr de streptomycine par litre. L'anesthésie se faisait au moyen d'une solution 1: 5000 de métacaïne (MS 222), obligeamment fournie par la maison Sandoz S.A. de Bâle. Après l'opération, les larves séjournaient pendant 12 heures à une température de + 7° C, dans une solution de 1: 10.000 de métacaïne, qui maintenait l'anesthésie Les régénérats étaient

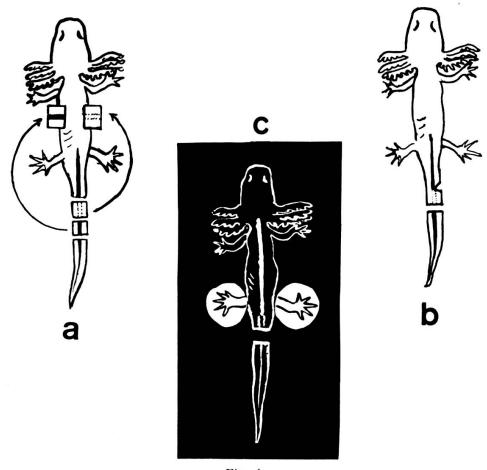


Fig. 1.

Schémas des opérations.

- a) Greffe de tranches de queue despinalisées ou non dans le dos;
- b) Despinalisation du moignon caudal in situ;
- c) Même opération après irradiation locale des pattes postérieures.

Trait plein: moelle épinière intacte. Pointillé: canal rachidien évidé. En noir, écran protecteur en plomb.

dessinés chaque semaine à la chambre claire. Seuls les animaux, ayant conservé leurs greffes et survécu, furent pris en considération. Arrivés à la métamorphose ils étaient photographiés, fixés à l'Allen-Bouin (PFA 3) et débités en coupes sériées sagittales de 10 µ. Les coupes étaient colorées au Mallory-Azan, ou imprégnées au protéinate d'Ag, selon la méthode de Bodian.

## Première série.

Nous avons transplanté sur le dos des tranches de queue despinalisées (22 cas) ou avec moëlle (11 cas), provenant du même animal (autogreffes). Dans 10 cas le même individu a reçu les deux greffes à la fois (figs. 1 a, 2 b). Ainsi on peut observer, simultanément, la régénération de la queue in situ, après transplantation, et après transplantation et suppression de la moëlle. La tranche greffée avait 2 mm d'épaisseur. Elle était insérée dans une fente pratiquée dans la musculature dorsale.

- a) Transplantation de tranche de queue sans moëlle (22 cas). On n'a jamais observé de régénération. Dans 4 cas il y eut formation d'un blastème mais l'examen histologique montra des restes de moëlle épinière incomplétement extirpée. Par contre, on a remarqué une réduction de la greffe, aussi bien en longueur qu'en épaisseur (16 cas). Histologiquement, on observa une dégénérescence complète du squelette et de la musculature caudale.
- b) Transplantation de tranche de queue avec moelle (11 cas). La régénération n'a été complète que dans un cas (fig. 2 a). Tous les autres ont formé des régénérats sans squelette (3 cas) ou ont subi une régression analogue à celle des greffes déspinalisées.

Cette première série confirme les données d'autres auteurs sur l'inhibition de la régénération caudale en l'absence de moëlle épinière et montre que la greffe de tranche de queue sur le dos n'est pas la méthode appropriée pour étudier le problème, malgré la reprise, le maintien et la bonne vascularisation des transplants [voir aussi 18]. Les greffons subissent une régression importante, aussi bien ceux qui contiennent de la moëlle que

ceux qui en sont dépourvus. Toutefois, les premiers résistent mieux à la dégénérescence, qui atteint la presque totalité des seconds.

### Deuxième série.

Queue despinalisée in situ (42 cas). — Rendus attentifs par les aléas que présente la transplantation, nous avons cherché, tout

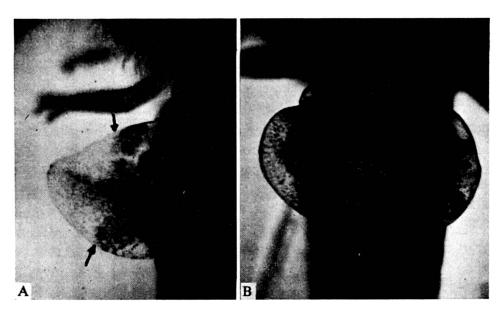


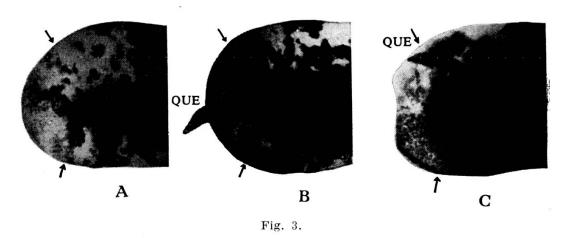
Fig. 2.

- A. Photographie d'une greffe dans le dos, de tranche de queue avec moelle. Régénération caudale typique. Les flèches indiquent la limite proximale du régénérat.
- B. Deux greffes de tranches de queue dans le dos: à gauche avec moelle; à droite despinalisée. Régression des deux transplants.

en supprimant la moëlle épinière, à perturber le moins possible la structure et les rapports fonctionnels de la queue. La queue est amputée à une distance de 10 mm du cloaque. Puis, on pratique une petite ouverture latérale au niveau du canal rachidien, à 3 mm de la surface d'amputation. On coupe la moelle épinière à cet endroit et, en introduisant une aiguille de verre convenablement courbée dans le canal, ou pousse le segment de la moelle qui sort entier à l'extrémité du moignon. On introduit alors un fragment d'épiderme dans la fente pour empêcher la régénération de la moelle. On a ainsi une surface

d'amputation qui possède tous les éléments de la queue intacts mais qui est dépourvue de moelle épinière, et ceci de manière permanente (fig. 1 b).

Contrairement aux transplantations de tranches de queue sur le dos, nous n'avons jamais observé de régression dans le moignon despinalisé. A la surface d'amputation se forme un tissu cicatriciel qui s'aplatit et croît, formant un « régénérat ». Nous avons suivi la croissance de 40 de ces « régénérats »,



Régénération de queue despinalisée *in situ*. Les flèches indiquent le niveau d'amputation. QUE = queues latérales induites par la moelle épinière.

par des évaluations planimétriques de leur surface. Comme il s'agit de formations extrêmement minces, on peut considérer la mesure de la surface du régénérat comme équivalente à celle de son volume. Les valeurs obtenues sont reportées sur un graphique où le temps est en abcisses et la surface en ordonnées, ce qui donne une courbe générale de croissance en forme de S. L'étude mathématique de cette courbe se poursuit.

Histologiquement, les «régénérats» sont constitués uniquement de tissu conjonctif lâche (lophioderme) et d'épiderme; ils ont la structure typique des nageoires. Le squelette et les muscles manquent totalement. On voit une riche vascularisation et de nombreuses fibres nerveuses. Le dessin des chromatophores est plus fin que dans le moignon (fig. 3). Le «régénérat » n'est pas une queue typique mais un organe caudiforme analogue à ceux obtenus par déviation de nerfs, ou après traitement à la colchicine (type II), [3, 7, 14, 23].

C'est manifestement l'absence de moelle épinière, et elle seule — puisque tous les autres tissus sont présents — qui détermine cette régénération atypique.

D'autre part, dans 18 cas, on a observé la formation de queues latérales avec squelette et muscles. En pratiquant l'ouverture latérale décrite plus haut, on fait une sorte de déviation de la moelle épinière vers l'extérieur. Les conditions pour une régénération caudale s'y trouvent souvent réunies: lésion assez profonde, proximité du tissu nerveux. Le résultat en est l'apparition d'un prolongement digitiforme, qui s'allonge, grandit et contient à son intérieur la moelle épinière régénérée, des vertèbres néoformées (qu'on distingue facilement des anciennes vertèbres par l'absence complète de tissu chordal dans leur centrum) et une musculature métamérique disposée en couronne autour de l'axes pinal. Les queues surnuméraires ainsi formées sont cylindriques, sans nageoires, sauf parfois un aplatissement à leur extrémité. Notons aussi qu'elles prennent naissance au milieu du flanc de la queue, loin des nageoires (fig. 3).

On peut donc conclure sur la base de ces expériences qu'il y a deux composantes dans la régénération de la queue des larves de Salamandre: a) Les organes axiaux; colonne vertébrale, moelle épinière, ganglions, muscles, qui ne régénèrent que si la moelle est présente. En son absence, aucun de ces organes ne régénère. b) Le conjonctif et l'épiderme qui le recouvre, et qui régénèrent, même en absence de moelle.

Il est possible de formuler plusieurs hypothèses pour expliquer l'action morphogène de la moelle épinière.

1. Effet indirect. — Locatelli [13] considère la moelle comme indispensable à la régénération caudale parce qu'elle permet la régénération des ganglions rachidiens, qui eux, agissant secondairement sur les tissus, déterminent leur régénération.

Nos expériences font justice de cette hypothèse: tandis que la moelle épinière est absente au niveau d'amputation, les ganglions spinaux sont présents et envoient des fibres nerveuses dans le « régénérat » conjonctif. Ce n'est donc pas l'absence de

ganglions spinaux mais celle de la moëlle qui est cause de la régénération caudale atypique.

- 2. Effet spécifique du système nerveux central. La surface d'amputation d'une queue despinalisée n'est pas, nous l'avons vu, dépourvue de fibres nerveuses. On peut donc envisager l'action morphogène de la moelle comme spécifique, propre au système nerveux central, auquel elle appartient. La moelle régénérée agirait, non pas par ses fibres, mais par des cellules. Remarquons que la moëlle reconstituée se termine par un renslement du canal épendymaire et est très pauvre en fibres nerveuses. L'action quantitative, banale, des fibres dans la régénération des membres est une objection sérieuse à cette hypothèse.
- 3. Une troisième possibilité consiste à assigner à la moelle épinière un rôle analogue à celui du nerf dans la régénération des extrêmités. C'est à cette hypothèse que nous donnons la préférence. La moelle apporterait le concours, purement quantitatif, des fibres nerveuses indispensables à l'édification du blastème. Il faudrait alors prendre en considération, d'une part la richesse de l'innervation ainsi obtenue, d'autre part sa concentration à un point donné. Si cette hypothèse est juste, on devrait pouvoir remplacer la moelle par un nerf, qui serait aussi efficace qu'elle pour amorcer la régénération de la queue. Aucune des tentatives faites dans ce sens n'ont donné de résultats satisfaisants. Les greffes de «territoire queue» au niveau du membre antérieur [7] et la déviation d'un nerf dans le territoire queue [3, 6] ne produisent que des organes caudiformes, ayant une morphologie externe de queue, mais dépourvus de squelette et de musculature. La greffe de muscles caudaux [10, 12], ou de tranches de queue despinalisées [1, 18], sur la patte, ont donné naissance à des parties squelettiques qu'on peut difficilement homologuer à des vertèbres. D'ailleurs, la présence simultanée d'un territoire « patte » actif, également capable de régénérer des pièces squelettiques, rend toujours l'interprétation délicate et les conclusions douteuses. Il n'y a qu'une seule expérience, rapportée par Bovet [3] où le nerf sciatique, introduit dans le canal rachidien de la queue despina-

lisée d'un Triton, provoqua la régénération d'une queue complète mais courte.

Nous avons essayé, d'ailleurs sans succès, de résoudre ce problème, dans une troisième série d'expérience.

## Troisième série.

L'innervation fournie par la moelle épinière est suffisante et, probablement, supérieure à celle que nécessite la régénération d'une patte greffée à l'extrémité de la queue. On peut alors se demander si la régénération caudale, pour être complète, ne réclame pas une quantité de fibres nerveuses supérieure à celle que lui fournissent habituellement les nerfs d'une patte. Les organes caudiformes, obtenus après greffe d'un territoire queue sans moelle au niveau du membre, seraient, selon cette hypothèse, des régénérats hypotypiques de queue, dus à un manque d'innervation suffisante.

Nous avons essayé d'y remédier en apportant à la régénération d'une queue despinalisée le concours des deux nerfs sciatiques. Des larves de Salamandra salamandra d'une longueur museau-bassin de 22 à 28 mm ont été utilisées pour cette expérience. La queue, amputée à une distance d'environ 5 mm du cloaque, est despinalisée distalement sur une longueur de 3 mm (Fig. 1 c). Deux gouttières profondes sont creusées latéralement à droite et à gauche dans le flanc de cette queue et on y insère les deux extrémités postérieures, préalablement irradiées aux rayons X avec une dose totale de 990 r, pour empêcher toute régénération de patte. La surface préaxiale (interne) de ces membres est légèrement disséquée pour permettre aux nerfs sciatiques de sortir et de s'incorporer à la queue. Les deux pattes, repliées en arrière et enchâssées dans les gouttières pratiquées aux flancs de la queue, sont maintenues en place par une ligature au fil de nylon no 12. Vingt-quatre heures après, les membres font corps avec le moignon de la queue.

La mortalité fut grande. Sur 26 animaux, 16 sont morts prématurément. Les 10 autres ont donné des régénérats sans squelette ni muscles à l'exception d'un cas où une queue complète a été formée, mais l'examen histologique a démontré la présence à son intérieur d'une moelle épinière régénérée.

Bien entendu, les membres n'ont pas régénéré, sauf dans un témoin non irradié. Les nerfs sciatiques ont pénétré dans le moignon despinalisé de la queue mais n'ont pu remplacer l'action morphogène de la moelle épinière. Toutefois, le nombre restreint des cas et la technique, encore imparfaite, de l'opération, n'autorisent pas un rejet définitif de cette séduisante hypothèse, qui attribuerait à la moelle épinière et aux nerfs un même rôle, quantitatif et non spécifique, dans la régénération des membres et de la queue des Urodèles.

Nos expériences posent aussi le problème de la nature exacte des «régénérats » sans organes axiaux et de celle des queues latérales induites par la moelle épinière. Nous ne pouvons que mentionner ici ces questions qui seront discutées plus en détail dans un travail d'ensemble.

Les «régénérats » de queue despinalisée sont-ils le résultat d'une croissance et d'une fusion des nageoires dorsale et ventrale, capables de s'effectuer en l'absence de moelle épinière? Ou bien s'agit-il d'un blastème caudal abortif, inapte à une morphogenèse plus poussée, vu son innervation insuffisante? On peut encore se demander s'il n'y aurait pas dans le territoire « queue » de la larve deux zones distinctes, l'axe central qui persiste chez l'adulte et la nageoire caudale qui régresse à la métamorphose. La première zone aurait des potentialités étendues. Elle pourrait former sous l'impulsion adéquate de la moelle épinière, le squelette, la musculature et même les nageoires [15]. La seconde, stimulée par l'amputation et ayant des besoins plus modestes concernant son innervation, ne produirait que des régénérats de nageoire [voir aussi 2, 19, 20 et 22].

Les auteurs remercient vivement leur maître, le professeur E. Guyénot, qui leur a suggéré ce travail, qui a mis à leur disposition les ressources de son Institut et témoigné un bienveillant intérêt pour cette recherche.

Ils remercient également M<sup>11e</sup> V. Uehlinger, assistante au laboratoire de Statistique de l'Université, qui a bien voulu se charger de la partie mathématique de cette étude.

Université de Genève. Institut de Zoologie et d'Anatomie comparée.

#### SUMMARY.

The role played by the spinal cord in the regeneration of the tail of larval salamanders (S. salamandra L.) was studied by the following experiments:

- a) Transverse tail-slices, with or without spinal cord, were grafted on the back;
- b) About half of the tail was amputated and the remaining despinalized without injuring other tissues;
- c) Amputation and despinalization of the tail was done as in b); then the two hind limbs, previously irradiated, in order to prevent their own regeneration, were incorporated in the tail. The despinalized stump contained the sciatic nerves from both sides.

In a) an important reduction of the grafts was observed. In b) and c) the amputated tail regenerated only a fin-like structure without muscles and skeleton. Planimetric evaluations of the regenerated surface at regular time intervals revealed a sigmoïd growth-curve.

### **BIBLIOGRAPHIE**

- 1. BISCHLER, V., Revue Suisse Zool., 33, 431 (1926).
- 2. Bodenstein, D., J. Exp. Zool., 120, 213 (1952).
- 3. BOVET, D., Rev. Suisse Zool., 37, 83 (1930).
- 4. Goldlewski Jun., E., Roux' Arch., 114, 108 (1928).
- 5. Guyénot, E., Acta Soc. Helv. Sc. nat., 110, 81 (1929).
- 6. et O. Schotté, C. R. Soc. Biol., 94, 1050 (1926).
- 7. et K. Ponse, Bull. Biol. Fr. Belg., 64, 251 (1930).
- 8. HOLTZER, H., S. HOLTZER et G. AVERY, *Jour. Morph.*, 96, 145, (1955).
- 9. HOLTZER, S., Jour. Morph., 99, 1 (1956).
- 10. LIOSNER, L. D., Bull. Biol. Med. exper. (U.R.S.S.), 4, 150 (1937).
- 11. Arch. Anat. Histol. Embryol. (U.R.S.S.), 23, 258 (1940).
- 12. et M. A. Woronzowa, Arch. Anat. microsc., 33, 313 (1937).
- 13. LOCATELLI, P., Roux' Arch., 114, 686 (1929).
- 14. LÜSCHER, M., Helv. Physiol. Acta, 4, 465 (1946).
- 15. LUTHER, W., Naturwiss., 35, 30 (1948).
- 16. Morgan, T. H. et S. E. Davis, Roux' Arch., 15, 314 (1902).
- 17. NAVILLE, A., Arch. de Biol., 34, 235 (1924).
- 18. OKADA, Y., Annot. Zool. Japon, 17, 339 (1929).
- 19. OVERTON, J., Jour. Exp. Zool., 130, 433 (1955).
- 20. Jour. Exp. Zool., 136, 259 (1957).
- 21. Schotté, O., C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève, 43, (1926).
- 22. Weiss, P., Anat. Rec., 76, 57 (1940).
- 23. Roguski, H., Folia Biolog., 5, 249 (1957).