

La compétition entre les éléments osseux du zeugopode de Poulet

par ARMAND HAMPÉ¹

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

EN traitant les bourgeons de patte de *Xenopus* avec une substance toxique, Tschumi (1954) observe une réduction progressive du nombre de doigts à mesure que la dose de substance toxique augmente. C'est d'abord le premier doigt qui disparaît, puis le quatrième et ensuite le deuxième. Le troisième doigt subsiste en dernier lieu. Cette règle s'observe aussi chez les Oiseaux. L'irradiation aux rayons X du bourgeon de patte par M. Schué (1951) conduit à une perte successive des 1^{er}, 4^{ème}, 2^{ème} et 3^{ème} doigts; cet ordre est toujours respecté. Étant donné que tous les éléments osseux présumés sont touchés et partiellement détruits par l'irradiation, on peut admettre que tous les éléments cellulaires disponibles, quelle que soit leur origine, sont mobilisés par priorité vers la formation du troisième doigt. S'il y en a davantage, ce sont les 2^{ème}, 4^{ème} et 1^{er} doigts qui seront constitués.

Un phénomène analogue paraît se produire dans le zeugopode (article intermédiaire) de la patte de Poulet. Jusqu'aux environs du 5^{ème} jour, le tibia et le péroné sont sensiblement de même longueur. Mais vers 6 jours d'incubation, le tibia distal pousse un diverticule latéral séparant le péroné du péronéal. Une fois que l'épiphyse distale du tibia s'est installée sur le côté postérieur de la patte, le péroné ralentit son accroissement alors que le tibia accélère son allongement. La croissance compétitive entre ces deux os est nettement à l'avantage du tibia qui, dans la suite du développement, devient un os complet, le péroné au contraire reste malingre et ne constitue qu'un reliquat filamenteux n'ayant aucun rôle sustentatoire.

Le péroné a même tendance à disparaître en cas de pénurie de matériel (14 cas sur 15), par exemple à la suite d'une excision de mésenchyme médian (Wolff & Hampé, 1954). Dans ce cas, tout le mésenchyme zeugopodial présumé sert à l'édification du seul tibia. La compétition est nettement plus âpre que dans le cas normal, puisque le péroné n'a même pas la possibilité d'apparaître. Wolff, Kieny & Schué (1958) ont abouti au même résultat par la méthode des irradiations aux rayons X. Dans tous les cas la disparition du péroné précède celle du tibia.

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

On peut aussi réduire la compétition en agissant en sens opposé, c'est-à-dire en fournissant au bourgeon de patte un matériel supplémentaire. On met ainsi bout à bout la base d'un bourgeon âgé renfermant les ébauches du fémur, du tibia et du péroné et un bourgeon entier plus jeune renfermant les mêmes ébauches. La patte qui se développe à partir d'un tel complexe peut être normale, mais dans la majorité des cas (7 cas sur 8), le péroné dépasse sa longueur habituelle, atteint celle du tibia et se soude finalement au péronéal (Hampé, 1957; Wolff, 1958).

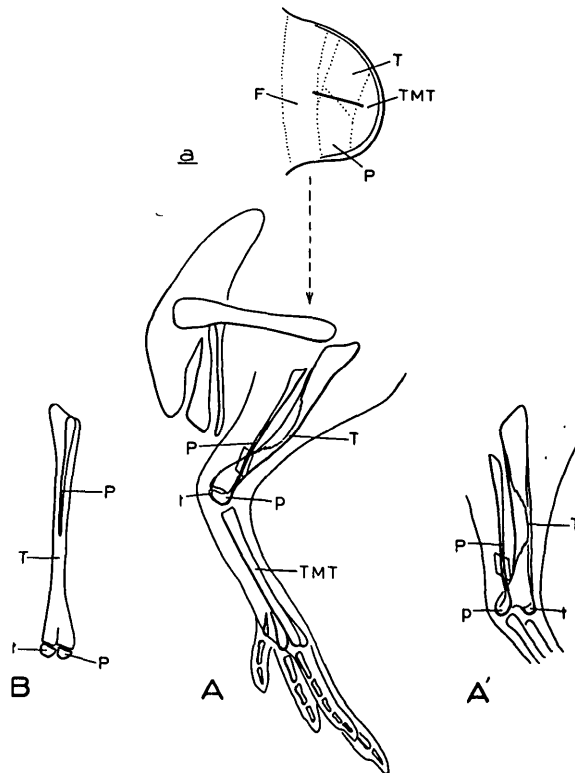


FIG. 1. Compétition entre le tibia et le péroné. *a*, la lamelle de mica est implantée entre les territoires des tibia (*T*) et péroné (*P*) présumés, mais selon une orientation qui se rapproche davantage de l'axe du bourgeon. *A*, le péroné (*P*) de la patte développée rejoint le péronéal (*p*), qui est commun avec le tibia (*T*). Le mica se retrouve entre les deux os du zeugopode. *A'*, le zeugopode vu de face. *B*, la patte gauche non opérée sert de témoin. *t*, tibial; *TMT*, tarsométatarsien.

L'excédent de matériel ne conduit cependant pas à un allongement du tibia. Celui-ci se développe comme d'habitude en se servant du matériel qu'il lui faut et, comme il en reste beaucoup, le péroné peut dépasser sa taille habituelle.

On peut essayer de supprimer la compétition entre les éléments du zeugopode, sans ajouter un matériel excédentaire. Deux possibilités sont offertes, la première consiste à implanter une lamelle de mica entre les ébauches présumées du tibia

et du péroné. Dans la seconde, on découpe l'ébauche péronéenne à l'emporte-pièce et on la dévie d'une centaine de degrés de manière à faire diverger les directions de croissance des 2 os du zeugopode.

1. Dans deux cas la lamelle de mica est introduite à la limite entre le tibia et le péroné, mais selon une orientation qui se rapproche de l'axe du bourgeon. Le mica se retrouve dans la patte développée entre les tibia et péroné distaux. L'extrémité du péroné est très fine et se prolonge dans le péronéal. Le péroné plus long que d'habitude va de pair avec un tibia plus court que de coutume (Fig. 1).

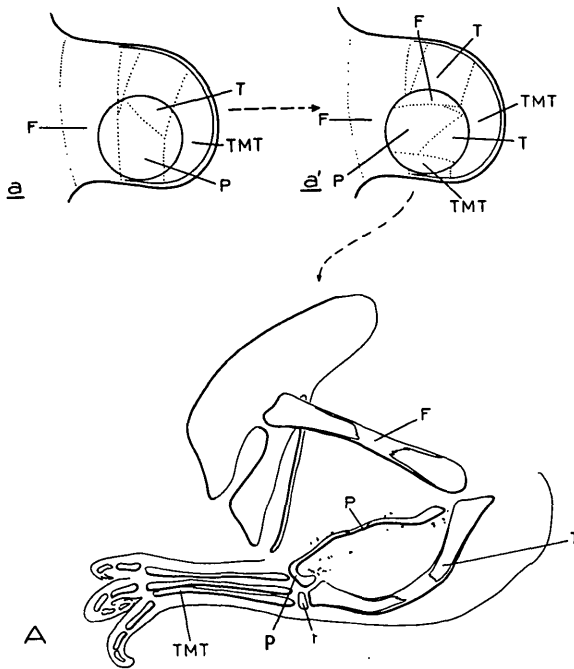


FIG. 2. Compétition entre le tibia et le péroné. *a*, le bourgeon au stade 23. On retourne l'ébauche du futur péroné. *a'*, la rotation de 90° intéresse le territoire du futur péroné (*P*) et des parties limitrophes du fémur (*F*), du tibia (*T*) et des tarsométatarsiens (*TMT*). *A*, le zeugopode et l'autopode sont désorientés; le péroné (*P*) est anormalement long et se soude au péronéal (*p*). Le tibia est plus court que d'habitude. *t*, tibial; *TMT*, tarsométatarsiens.

Dans certains cas, où le mica empiète sur le futur fémur, celui-ci est bifurqué et chaque épiphyse est articulée avec un os du zeugopode. Le péroné se raccorde cependant au péronéal.

Si le péroné est complet, c'est très vraisemblablement parce que le mica empêche le crochet latéral du tibia distal de s'insinuer dans la moitié postérieure du membre. En conséquence, le contact entre le péroné et le péronéal subsiste dans la patte développée.

2. La seconde technique, appliquée à 6 embryons, aboutit au même résultat.

Le tibia et le péroné, au lieu de se développer parallèlement, s'écartent, pendant le premier temps de leur formation, pour se retrouver par la suite; la séparation de ces deux pièces osseuses fait obstacle à l'implantation du crochet latéral du tibia entre le péroné et le péronéal; de ce fait, la rupture entre ces deux pièces n'est pas consommée et le péroné devient complet (Fig. 2).

Normalement, l'ossification endochondrale du péroné débute près de sa pointe distale; dans le cas du péroné complet, le centre d'ossification se situe au milieu de la diaphyse, c'est-à-dire à égale distance des 2 épiphyses. Ceci nous fait penser que le péroné est d'habitude incomplet, sa moitié distale étant accaparée par le tibia. Cette opinion est renforcée par les résultats quantitatifs des expériences précédentes. Chez le Poulet normal, le péroné n'excède pas les deux tiers de la longueur du tibia. Dans les expériences précédentes, le péroné dépasse sa taille habituelle alors que la longueur du tibia se réduit proportionnellement. Il est probable que, dans ce dernier cas, le péroné se sert du matériel qui se trouve de son côté pour s'édifiait complètement, alors que, dans le cas normal, le tibia s'en attribue une partie.

CONCLUSIONS

Au cours du développement normal de la patte du Poulet, on assiste à une croissance compétitive entre les mésenchymes présumés du tibia et du péroné. C'est finalement le tibia qui donne un os complet et de grande taille, mais il se sert d'une partie du matériel mésenchymateux situé du côté du péroné. Celui-ci ne peut donc former qu'un os incomplet n'atteignant que les deux tiers du tibia.

Si on supprime une partie du mésenchyme intermédiaire, aussi bien tibial que péronéen, la compétition entre les deux territoires se fait sentir plus rigoureusement, car si le tibia se développe normalement, le péroné, lui, n'apparaît pas. Le matériel qui aurait dû servir à sa constitution est accaparé par le seul tibia.

Inversement, si on augmente le matériel mésenchymateux présent, le péroné se développe bien au-delà de sa taille habituelle et atteint celle du tibia qui ne subit aucune modification. Dans ce cas, l'excédent de matériel réduit la compétition.

On peut aussi supprimer la compétition en intercalant une lamelle de mica entre le territoire présumé du tibia et celui du péroné, mais selon une orientation correspondant sensiblement à l'axe du bourgeon. Le mica empêche le tibia de se servir d'un matériel autre que celui qui se trouve de son côté. De ce fait, il est un peu plus court que d'habitude; par contre, le péroné est nettement plus long et se soude au péronéal à son extrémité distale. L'allure de l'articulation du talon rappelle sensiblement celle de l'*Archaeopteryx*.

La compétition peut encore se supprimer en découpant et en retournant l'ébauche péronéenne de 90°; dans ces conditions, les deux os du segment moyen s'allongent dans deux directions opposées et aucune concurrence ne peut avoir lieu; les deux os du segment moyen de la patte sont de même longueur. Dans les deux cas, la destruction du cartilage débute au centre de la diaphyse. Ceci est

inhabituel, car le péroné normal s'ossifie en premier lieu à l'extrémité distale de la diaphyse et ceci peut être considéré comme preuve que le péroné normal n'est pas un os raccourci mais privé de sa partie distale qui est habituellement annexée par le tibia.

SUMMARY

During normal development of the leg of the chick, growth is competitive between the mesenchyme destined to form the tibia and that destined to form the fibula. The tibia eventually forms a complete bone of large size, using, however, part of the mesenchyme lying on the fibula side. The latter therefore forms only an incomplete bone, no more than two-thirds of the tibial length.

If part of the intermediate mesenchyme, both tibial and peroneal, is excised, competition between the two territories becomes more intense: the tibia develops normally but the fibula does not appear. The material that should have served to make it is monopolized by the tibia alone.

Conversely, if the available mesenchymal material is increased by grafting, the fibula develops well beyond its usual length, attaining that of the tibia, which is unmodified.

The competition can also be suppressed by interposing a sheet of mica between the presumptive territories of tibia and fibula, orientated along the axis of the limb-bud. The mica limits the tibia to material on its side, so that it is a little shorter than usual. The fibula, in contrast, is distinctly longer and its distal extremity unites with the fibulare. The manner of articulation of the heel strongly recalls that of *Archaeopteryx*.

The competition can also be suppressed by excising and rotating the presumptive fibula through 90°. The tibia and fibula then elongate in contrary directions, and cannot compete with each other: they grow to the same length. In both bones, destruction of cartilage begins in the middle of the diaphysis. This is aberrant, since the normal fibula first ossifies at the distal end of the diaphysis; and it may be considered a proof that the normal fibula is not a shortened bone but a bone deprived of its distal part which has been annexed by the tibia.

TRAVAUX CITÉS

- HAMPÉ, A. (1957). Recherches sur la régulation des déficiences et des excédents du bourgeon de la patte du Poulet. *Arch. Anat. micr. Morph. exp.* **46**, 265-81.
- SCHUÉ, M. (1951). L'action des rayons X sur le développement des ébauches des pattes chez l'embryon de Poulet. *C.R. Soc. Biol. Paris*, **145**, 752-5.
- TSCHUMI, P. (1954). Konkurrenzbedingte Rückbildungen der Hinterextremität von *Xenopus* nach Behandlung mit einem Chloräthylamin. *Rev. suisse Zool.* **61**, 177-270.
- WOLFF, ÉT. (1958). Le Principe de compétition. *Bull. Soc. zool. Fr.* **83**, 13-25.
- & HAMPÉ, A. (1954). Sur la régulation de la patte de Poulet après résection d'un segment intermédiaire du bourgeon de patte. *C.R. Soc. Biol. Paris*, **148**, 154-6.
- KIENY, M., & SCHUÉ, M. (1958). Sur la variabilité du péroné de l'embryon de Poulet, démontrée par les irradiations aux rayons X. *C.R. Soc. Biol. Paris*, **152**, 1459-61.

(Manuscript received 6 : x : 59)