L'EMBRYOLOGIE EXPÉRIMENTALE CHEZ LES TÉLÉOSTÉENS

par Richard VIBERT

Ingénieur des Eaux et Forêts (Service des Recherches Piscicoles.)
Docteur de l'Université de Paris.

INTRODUCTION

Par les facilités relatives d'observations qu'ils offrent, les œufs de batraciens et de poissons constituent un matériau de choix pour les recherches sur le développement embryonnaire.

Il n'y a donc rien d'étonnant à ce que l'embryologie comporte une multitude d'études sur les poissons, en particulier sur les Téléostéens ou poissons osseux, et plus spécialement sur les salmonidés dont les œufs, de grande taille, se prêtent admirablement à l'expérimentation.

Pour nombreuses qu'elles soient, ces recherches expérimentales sur l'embryologie des poissons osseux n'ont guère donné lieu, jusqu'à présent, à une synthèse de langue française.

Nous essaierons dans ce très court exposé de combler tant bien que mal cette lacune. Nous ne pourrons mieux faire, pour cela, que de suivre, en le condensant, le magistral exposé d'OPPENHEIMER (1947), que nous avons complété sur certains points par des précisions d'autres auteurs, entre autres CAULLERY (1939) et PASTEELS (1936).

Avant de pénétrer dans le vif du sujet, nous rappellerons d'abord la définition de l'embryologie expérimentale et indiquerons très sommairement les divers procédés expérimentaux employés.

Définition. — Nous emprunterons ici à CAULLERY sa définition de l'Embryologie Expérimentale :

« La mise en évidence, en modifiant les conditions du développement, du déterminisme des processus morphogénétiques ».

Procédés expérimentaux. — Les principaux procédés expérimentaux employés ont été les suivants :

1° *Les marques colorées*, utilisées principalement pour suivre les mouvements morphogénétiques. Technique utilisée la première fois par VOGT (1925) et dont PASTEELS a fait un large usage.

2° *Les amputations ou destructions de tissus*, technique utilisée constamment chez les Téléostéens, en premier lieu par MORGAN (1893), principalement pour les études sur la régulation.

3° *Les greffes*, technique qui a rendu possibles toutes les études sur l'induction et qui a été élaborée par SPEMANN (1906) pour ses études sur les amphibiens.

On pourrait encore ajouter *les ralentissements de croissance*, provoqués par le froid, l'asphyxie ou les cautérisations, mais ces techniques relèvent surtout de la tératologie, qui dépasse le cadre de notre exposé.

I

Influence de la vésicule vitelline sur l'organisation des tissus.

Divers travaux ont été faits sur l'ablation totale ou partielle de la vésicule.

Sur *Fundulus*, la formation de l'embryon n'est pas arrêtée par l'ablation des deux tiers de la vésicule.

Si l'ablation est telle que la partie restante ne dépasse pas en importance le volume du disque germinatif, celui-ci ne se divise pas (s'il ne l'était pas encore) — ou ne donne que quelques divisions irrégulières, sans embryons, si l'amputation a eu lieu au stade d'une morula à deux ou quatre cellules (MORGAN, 1893).

Les blastodisques de *Fundulus*, prélevés au premier stade du clivage, ne se développent dans la solution d'HOLTFRETER qu'en hyperblastula — ceux prélevés au stade de multiplication de 32 cellules subissent la gastrulation et peuvent donner des embryons (OPPENHEIMER 1934b et 1936a).

Résultats analogues sur *Esox lucius* par DEVILLERS, 1947.

OPPENHEIMER (1934b et 1936a), pour expliquer ces faits, émet l'hypothèse que, normalement, une substance originaire de la vésicule vitelline, et indispensable à la différenciation ultérieure des tissus, doit, durant la multiplication des cellules du disque germinatif, leur parvenir par le périblaste.

Sur *Salmo fario*, DEVILLERS (1947) isole le blastoderme du stade blastula en liqueur d'HOLTFRETER à triple concentration. Il n'obtient que des formes d'hyperblastula. A ce stade, contrairement à celui de *Fundulus* le blastoderme de *Salmo fario* manque encore de la substance capable de permettre ou de diriger la différenciation de ses tissus. Retard qui paraît pouvoir être imputé à la grosseur de la vésicule vitelline de *Salmo fario* qui n'est recouverte que beaucoup plus tard dans le développement que pour *Fundulus*.

Les greffes de quartiers de blastula de *Salmo*, sous épithélium de vésicule vitelline d'embryon plus âgés, différencient par contre parfaitement leurs différents tissus (LUTHER, 1936a). La substance nécessaire à l'organisation a dû provenir de l'hôte.

Les expériences de TUNG, CHANG et TUNG (1945) sur *Carassius auratus* sont moins démonstratives, mais s'accordent néanmoins en gros avec l'hypothèse d'OPPENHEIMER.

II

Signification des premiers plans du clivage.

Par marques colorées, CLAPP (1891) sur *Batrachus*, MORGAN (1893) sur *Ctenolabrus* et *Serranus*, OPPENHEIMER (1935a — 1936b) sur *Fundulus*, montrent qu'il n'y a pas de relation *constante* entre le premier plan de clivage et l'axe de l'embryon, qu'il n'y a qu'une simple tendance.

Toujours sur *Fundulus*, mais à un stade de clivage plus avancé, et par marques colorées, OPPENHEIMER (1936d) montra qu'il n'y a pas de différenciation constante des blastomères pour former telle ou telle partie de la gastrula. Le champ embryonnaire serait formé tantôt par deux tantôt par quatre des blastomères du germe à seize cellules.

III

Mouvements morphogénétiques pendant la gastrulation.

L'étude de ces mouvements a été poursuivie au moyen des marques colorées faites à la surface de la jeune gastrula, tant en Amérique, qu'en Europe et en Asie.

Précisons tout d'abord que l'on n'enregistre pas de mouvements morphogénétiques au stade blastula. Cela n'a rien d'étonnant puisqu'à défaut de pouvoir, chez les téléostéens, définir la gastrulation par l'invagination d'un archentéron visible, les naturalistes en arrivent à ne pouvoir la définir qu'en la considérant comme : « *La migration et la mise en place dans le corps embryonnaire des divers territoires répartis primitivement à la surface de la blastula.* »

OPPENHEIMER (1935a — 1934a — et 1936) détermine le plan des ébauches des divers tissus au seuil de la gastrulation sur *Fundulus*.

PASTEELS (1933 — 1934a — 1936) fait le même travail sur *Salmo irideus*, le pousse plus loin, et amorce l'étude des trajets suivis par les cellules des différentes ébauches pour rejoindre leur place définitive dans l'embryon à la fin de la gastrulation.

Nous reproduisons (fig. 1) le plan des ébauches de *Salmo irideus*, par PASTEELS, beaucoup plus clair que toute description.

Parallèlement, par comptage des dédoublements de cellules en divers points, particulièrement au niveau du nœud terminal, PASTEELS montre que la multiplication cellulaire n'intervient pas dans les mouvements morphogéniques de la gastrulation ; il n'y a que des déplacements, et le nœud terminal n'est, lui, qu'un carrefour de mouvements morphogéniques.

FIG. 1.

- A. Plan des ébauches à la surface du blastodisque au seuil de la gastrulation.
 Blastodisque vu d'en haut. Point medio-dorsal ou postérieur vu au bas de la figure.
 B, C. Aspect général de l'œuf à ce stade d'évolution.
 B. Vu de profil.
 C. Vu de dessus.

Ces déplacements cellulaires consistent en :

Invagination le long du bord d'enveloppement, avec maximum d'intensité au niveau de la lèvre dorsale du blastopore.

Conversion des cellules de l'ectoplaste, puis de l'ento-chordomésoblaste en formation vers l'axe de l'embryon.

Extension axiale de l'embryon, vers la région postérieure, à partir de la région cervicale qui reste fixe (LUTHER, 1935).

Épibolie ou enveloppement de la masse vitelline par le bord d'enveloppement. Toujours sans multiplication des cellules, mais par glissement et aplatissement de celles-ci.

Divergence ventrale légère — par réflexion de mésoblaste ventral (déjà invaginé) le long des flancs de l'embryon, en s'écartant des organes axiaux. Phénomène bien moins marqué que chez les amphibiens.

IV

Potentialité de développement.

1^o Régulation (1) aux premiers temps du clivage.

Par *destruction* ou ablation de l'un des deux premiers ou trois des quatre premiers blastomères chez *Ctenolabrus* et *Fundulus*, MORGAN (1893-1895), LEWIS (1912a), HOADLEY (1928), NICHOLAS et OPPENHEIMER (1942) obtiennent des embryons, entiers, montrant par là qu'aux premiers temps du clivage les cellules ne sont pas différenciées, mais équivalentes et dotées d'une potentialité totale supérieure à leur potentialité réelle. Observations confirmant, à ce stade tout au moins, la théorie de PFLUGER sur l'équivalence stricte des cellules, à l'encontre de la théorie de HIS (1876), qui soutenait que l'œuf était une « mosaïque » de parties correspondant à des ébauches diverses.

Sur *Carassius* les travaux de TUNG et TUNG (1943) n'ont donné des embryons que dans un peu plus de la moitié des cas. Ces auteurs en concluent que pour *Carassius* la potentialité totale se limite à une partie seulement du blastoderme. Il resterait pour en être certain à pouvoir suivre le sort des cellules amputées, ce qui n'a pu encore être fait.

2^o Régulation au stade de la blastula.

Sur *Fundulus*, les destructions ou ablations de tissus provoquées par LEWIS (1912a), HOADLEY (1928), OPPENHEIMER (1934b), NICHOLAS et

(1) On distingue les œufs à *régulation* et les œufs *mosaïques*. Chez les premiers les blastomères isolés sont capables de donner un embryon entier, souvent normal, mais de taille réduite, ou au moins un ensemble de formations plus étendu que ce qu'ils auraient normalement produit. Ils tendent à reconstituer l'œuf complet. On dit alors qu'il y a *régulation*, ou encore que leur *potentialité totale* est supérieure à leur *potentialité réelle*.

OPPENHEIMER (1942) sont suivies de régulation complète par le tissu restant, comme au premier stade du clivage. Mais là encore on ignore le sort de la portion de tissu enlevé.

Sur *Salmo*, LUTHER (1936a) divise un blastoderme en quatre, et greffe séparément ces quatre parties sous l'épithélium de la vésicule vitelline d'un embryon de *Salmo* plus âgé. Les quatre parties font preuve d'une régulation importante, en différenciant des tissus nerveux — chordaux — musculaires — digestifs — rénaux et auditifs, disposés par exemple plus ou moins au hasard. Toujours sur *Salmo*, LUTHER (1937a) greffe ensemble deux moitiés extra-embryonnaires de la blastula et deux moitiés embryonnaires. Cette deuxième série, de contrôle, donne dans chaque cas deux embryons. Dans la première série, des embryons primaires se différencient dans huit cas sur neuf. Sept contiennent des tissus chordaux alors qu'il n'existe pas d'ébauche de tels tissus dans la moitié extra-embryonnaire du blastoderme.

3° Régulation dans la région embryonnaire de la gastrula. — Induction.

Les destructions ou ablations de tissus sur des gastrula de *Fundulus*, SUMNER (1904), LEWIS (1912b), HOADLEY (1928), OPPENHEIMER (1936b) et NICHOLAS, NICHOLAS et OPPENHEIMER (1942) avaient déjà montré que l'aire embryonnaire était capable d'une certaine régulation.

LUTHER (1935, 1937a) montra de même que le développement embryonnaire de *Salmo* se manifestait rarement après ablation d'un *large* secteur de la région embryonnaire.

La Tératologie montra de même que la formation de jumeaux se manifestait chez les téléostéens au stade de la gastrulation, ce qui permet de supposer que la différenciation des tissus se produit à ce stade. (SCHMITT, 1902 et LEREBoullet, 1863.)

Ce ne sont cependant que les expériences par greffe qui permirent de pousser plus à fond cette étude :

Sur *Perca* et sur *Fundulus*, OPPENHEIMER (1934a — 1934b — 1936b) greffe une partie de la lèvre dorsale du blastopore soit dans le champ embryonnaire, soit sous l'épithélium de la vésicule vitelline d'une gastrula du même âge que le donneur. Dans la plupart des cas il y a induction (1) d'un deuxième embryon.

Les colorations préalables différentes des tissus du donneur et de l'hôte permettent de préciser que l'embryon était différencié par l'hôte et non par la greffe.

Sur *Salmo*, LUTHER (1935) obtient deux embryons, dont un induit, sur la même gastrula, soit par greffage d'une partie de la voûte de l'archentéron déjà invaginé, transplanté de l'aire embryonnaire sur la région entra-embryonnaire opposée du blastoderme, soit par coupe d'une gas-

(1) Induction : différenciation provoquée dans un tissu embryonnaire par une influence extérieure à ce tissu.

trula en deux, par un plan vertical passant par la lèvre dorsale du blastopore considéré comme centre d'organisation, et par greffe des deux moitiés l'une contre l'autre, après les avoir interverties. Répétition des expériences de SPEMANN (1924) sur les amphibiens.

Transposant encore aux téléostéens les expériences antérieures de SPEMANN (1931) — MARX (1931) — BAUTZMANN (1932) — MANGOLD (1932) — HOLTGRETER (1932)... LUTHER (1931) montre, par greffe de voûte d'archentéron préalablement soumis à l'ébullition, que l'induction chez *Salmo* n'est pas liée à l'intégrité des cellules.

La non-spécificité zoologique de l'induction a été mise à nouveau en évidence par LUTHER (1935), par greffage des tissus de *Triton taeniatum* sur *Salmo*, et par OPPENHEIMER (1936c), qui greffa *Danio rerio* (zebra fish) sur *Triturus torosus*.

Reprenant encore une expérience de SPEMANN (1912) sur les amphibiens, mettant en évidence le rôle inducteur ou organisateur des tissus profonds (ento chordo mesoblaste) LUTHER (1936b), sur *Salmo*, sectionne une plaque de futur ectoderme de gastrula et la remet en place après lui avoir fait subir une rotation de 180°, échangeant ainsi les emplacements des futurs tissus nerveux et du futur épiderme.

Les résultats furent ceux attendus ; le futur tissu nerveux, en l'absence d'induction de la part de la portion de voûte d'archentéron correspondante, ne différencia que de l'épiderme, tandis que le futur épiderme, sous l'influence du nouveau tissu sous-jacent, différencia un cerveau normal et des organes des sens. De même, les futurs tissus nerveux ou épidermiques, prélevés sans cellules sous-jacentes et greffés sous épithélium vitellin, ne différencient aucun tissu nerveux.

Reprenant les notions de « Détermination régionale » dans le processus d'induction, mis en évidence chez les amphibiens, OPPENHEIMER (1934b — 1936b) observe sur *Fundulus* que, lorsque les greffes sont implantées dans l'aire embryonnaire, on trouve les mêmes structures embryonnaires, approximativement au même niveau antéro-postérieur des deux embryons — l'un original authentique et l'autre induit. Au contraire, lorsque les greffes sont implantées dans l'aire extra-embryonnaire, la disposition des tissus de l'embryon induit n'est pas en relation avec ceux de l'embryon « hôte ». La nature des structures induites semblent alors sous la dépendance d'un facteur inhérent aux cellules greffées.

L'expérience de EAKIN (1939) sur *Salmo*, est en parfaite concordance avec le plan des ébauches de PASTEELS : sur une gastrula à un stade d'évolution moyen il prélève l'archentéron qu'il sectionne en trois parties, antérieure, moyenne et postérieure. Ces portions d'archentéron sont enveloppées chacune dans un morceau de moitié extra-embryonnaire d'une gastrula âgée, puis greffées sous l'épithélium vitellin d'un embryon plus âgé. Comme contrôle chaque hôte reçoit également une autre greffe, constituée uniquement d'un morceau de moitié extra-embryonnaire de la gastrula âgée. Les tissus différenciés dans les greffons et induits dans l'hôte sont les suivants :

Témoin. différence : épiderme.

Archentéron .	{	1/3 antérieur.	{	différence : tube digestif.
			induit	: néant.
		1/3 moyen. . .	{	différence : notochorde, somites, tube digestif, tubes pronéphriques.
		induit	:	tissu neural (<i>cervical</i>), vésicules auditives.
		1/3 postérieur	{	différence : chorde, somites, tube digestif, tubes pronéphriques.
			induit	: tissu neural (<i>spinal</i>).

4° Les champs de détermination de la gastrula et leurs gradients.

Reprenant ses expériences sur la régulation au stade blastula, LUTHER (1936a), dans la même publication donne le compte rendu des greffages, sous l'épithélium vitellin d'embryons plus âgés, de divers secteurs de la gastrula de *Salmo*, à divers stades d'évolution. Le mode de division de la gastrula est indiqué dans la figure 2, les résultats dans le tableau ci-après :

FRÉQUENCE DE DIFFÉRENCIATION DES TISSUS					
	Gastrula I a	Gastrula I b	Gastrula II a	Gastrula II b	Neurula
Secteur embryonnaire médian (I)	97 %				
Parties embryonnaires latérales (II)		84 %		66 %	69 %
Parties extra-embryon- naires latérales (III) . .	42 %	10 %	0		4 %
Secteur extra-embryon- naire médian (IV)	20 %	0	4 %		12 %

La potentialité de différenciation des différents champs de la gastrula se révèle maximum dans le secteur embryonnaire et diminue progressivement au fur et à mesure qu'on s'en éloigne. Cette différence entre le secteur embryonnaire et les régions plus extérieures s'intensifie au fur et à mesure du développement.

Aucune différenciation n'est obtenue sur greffe des parties centrales de blastoderme (concordance avec l'autre expérience de LUTHER [1936b] déjà citée. Les futurs tissus nerveux ou épidermiques prélevés sans cellules sous-jacentes et greffés sous épithélium vitellin ne différencient aucun tissu nerveux — page 139).

De ses expériences LUTHER tire la notion de « champ de gradient phy-

siologique » — notion déjà introduite par CHILD dans l'étude des planaires, puis reprise largement par HUXLEY et DE BEER (1934).

LUTHER (1937a) pousse ensuite plus loin ses recherches, cette fois par ablations et greffes et considère que ses nouveaux résultats renforcent la validité de sa conception de « champ de gradient physiologique ».

Les ablations portant sur plus de 90° du secteur embryonnaire arrêtent toute différenciation ultérieure d'embryons, toutefois le blastoderme continue à s'étendre jusqu'à recouvrir la vésicule vitelline (LUTHER, 1935 — 1937a). Le recouvrement de la vésicule vitelline ne se produit pas dans les cas exceptionnels nommés « steckengebliebene » embryons. Dans ce cas il y a formation d'un embryon avec forte régulation (têtes symétriques). Avec des ablations de secteurs de 70° du champ embryonnaire il y a régulation, le blastoderme embryonnaire restant différencie un embryon. Des embryons normaux sont également différenciés quand les

FIG. 2.

Salmo : secteurs du blastoderme de gastrula jeune (1) ou âgée (2), greffé sur épithélium de la vésicule vitelline.

Endoderme : pointillés.

Système nerveux : hachures verticales.

Mesoderme : hachures horizontales.

D'après LUTHER (1936a) et OPPENHEIMER (1947).

ablations portent sur des secteurs de 45° de gastrula au stade Ia et Ib. Sur des gastrula au stade II la corde et les somites antérieures manquent dans les embryons formés.

Toutes ces expériences ont été faites par ablation de secteurs axiaux. Avec des ablations de même importance, mais plus ou moins excentriques, on obtient des embryons normaux mais légèrement asymétriques.

Tout semble bien se passer comme si la différenciation de l'embryon était conditionnée par l'existence d'un gradient physiologique ayant son siège dans un secteur embryonnaire s'étendant à 45° de part et d'autre de l'axe embryonnaire.

LUTHER (1937a) enfin, comble les brèches faites dans le secteur embryonnaire par des tissus extraembryonnaires. Théoriquement, après greffe sur ablation de 90° d'un secteur embryonnaire, aucun embryon ne devait se former. Après greffe sur ablation d'un secteur embryonnaire inférieur à 90°, un ou deux embryons devraient se former, selon que la greffe est implantée symétriquement ou asymétriquement par rapport au centre du champ de gradient physiologique supposé. LUTHER interprète ses résultats comme concordant parfaitement avec ses pronostics.

Sur *Fundulus* les expériences d'OPPENHEIMER (1938) ne sont pas plus concluantes que celles de HYMAN (1921). La mise en évidence d'un champ de gradient physiologique n'a pu être mise en évidence. Mêmes impossibilités sur *Oryzias latipes* (CHILD, 1943) et *Brachydanio rerio* (CHILD, 1945).

On peut en retenir, provisoirement, soit que la notion de « champ de gradient physiologique » n'est valable que pour quelques espèces, soit que pour les autres les difficultés d'expérimentation n'ont pas encore permis de la mettre en évidence.

RÉSUMÉ

Les notions principales à retenir sont les suivantes :

VÉSICULE VITELLINE. — Des substances nécessaires à la différenciation ultérieure des tissus de la gastrula doivent provenir de la vésicule vitelline et, par le périblaste, parvenir aux cellules du blastoderme aux premiers temps du clivage (période limite plus longue chez *Fundulus* que chez *Carassius*, probablement due à l'importance plus grande de la vésicule vitelline chez *Fundulus*, donc à une durée plus longue de l'épibolie — de même, période limite plus longue chez *Salmo fario* que chez *Fundulus*).

SIGNIFICATION DES PREMIERS PLANS DE CLIVAGE. — Simple tendance entre le premier plan de clivage et l'axe du futur embryon.

MOUVEMENTS MORPHOGÉNÉTIQUES. — Peu de différence entre les mouvements morphogénétiques de *Salmo* et de *Fundulus* quoique assez différents quant à la taille relative de la vésicule vitelline.

POTENTIALITÉ DE DÉVELOPPEMENT.

1° et 2° Régulation aux premiers temps de clivage et au stade « Blastula ».

Après des ablations ou destructions partielles du blastodisque, les tissus restant sont capables de régulation et différencient des embryons à structure normale, bien que de taille réduite. Il n'est pas encore démontré que toutes les parties du blastoderme possèdent le même pouvoir de régulation. Chez *Carassius* la potentialité totale pourrait être limitée à certaines parties du blastoderme, alors que chez *Salmo*, au moins au stade blastula, toutes les parties du blastoderme peuvent différencier une grande variété de tissus embryonnaires.

3° Régulation dans la région embryonnaire de la gastrula. — Induction.

Sur *Salmo* et *Fundulus* :

— Les ablations ou destructions dans le champ embryonnaire donnent lieu à régulation sous certaines conditions.

— Les greffes de lèvres dorsale de blastopore agissent comme « organisateurs ».

— La voûte de l'archentéron induit les cellules sus-jacentes à différencier des tissus nerveux et est l'objet de « déterminations régionales » tant dans les tissus qu'elle différencie elle-même que dans les inductions qu'elle provoque.

— La réaction d'induction présente des caractères nets de non spécificité zoologique.

Sur *Fundulus* :

— Les greffes se différencient différemment selon qu'elles sont implantées dans la région embryonnaire ou dans la région extra-embryonnaire.

4° Champs de détermination de la gastrula et leurs gradients.

Sur *Salmo*, l'expérimentation conduit à la notion d'un champ de gradient physiologique dans l'organisation du blastoderme. La potentialité de différenciation de chaque secteur de ce blastoderme est en relation, selon cette hypothèse, avec un état d'activité physiologique de ses cellules constituantes, qui à son tour dépend d'une part de la position qu'occupent ces cellules dans l'ensemble du blastoderme et d'autre part de l'âge de ces cellules.

Sur *Fundulus*, la mise en évidence de tels champs de gradient physiologiques n'a pu être réalisée.

BIBLIOGRAPHIE

- CAULLERY (M.), 1939. — Les progrès récents de l'embryologie expérimentale. Flammarion, Paris.
- CHILD (C. M.), 1943. — Oxidation-reduction pattern in development of a teleost. *Physiol. Zool.*, 16 : 297-312.
- CHILD (C. M.), 1945. — A further study of oxidation-reduction pattern in teleost development. *J. exp. Zool.*, 100 : 577-589.
- CLAPP (C. M.), 1891. — Some points in the development of the toadfish (*Batrachus tau*). *J. Morph.*, 5 : 494-501.
- DEVILLERS (C.), 1947. — Explantations « in vitro » de blastodermes de poissons (*Salmo*, *Esox*). *Experientia*, 3 : 71-72.
- EAKIN (R. M.), 1939. — Regional determination in the development of the trout. *Arch. Entwmech. Org.*, 139 : 274-281.
- HIS (W.), 1876. — Untersuchungen über die Entwicklung von Knochenfischen, besonders über diejenige der Salmens. *Z. Anal. Entwgsch.*, 1 : 1-40.

- HOADLEY (L.), 1928. — On the localization of developmental potencies in the embryo of *Fundulus heteroclitus*. *J. exp. Zool.*, 52 : 7-44.
- HOLTFRETER (J.), 1944. — Neural differentiation of ectoderm through exposure to saline solution. *J. exp. Zool.*, 95 : 307-343.
- HUXLEY (J. S.) et DEBEER (G. R.), 1934. — The Elements of experimental Embryology. Cambridge (University Press).
- HYMAN (L. H.), 1921. — The metabolic gradients of vertebrate embryos. I. Teleost embryos. *Biol. Bull.*, 40 : 32-72.
- LEREBoullet (A.), 1863. — Recherches sur les monstruosités du Brochet observées dans l'œuf et sur leur mode de production. Premier mémoire. Partie descriptive. *Ann. Sci. Nat.*, 4^e série, 20 : 177-271.
- LEWIS (W. H.), 1912a. — Experiments on localization in the eggs of a teleost fish (*Fundulus heteroclitus*). *Anat. Rec.*, 6 : 1-6.
- LEWIS (W. H.), 1912b. — Experiments on localization and regeneration in the embryonic shield and germ ring of a teleost fish (*Fundulus heteroclitus*). *Anat. Rec.*, 6 : 325-334.
- LUTHER (W.), 1935. — Entwicklungsphysiologische Untersuchungen am Forellenkeim : Die Rolle des Organisationszentrums bei der Entstehung der Embryonalanlage. *Biol. Zbl.*, 55 : 114-137.
- LUTHER (W.), 1936a. — Potenzprüfungen an isolierten Teilstücken der Forellenskeimscheibe. *Arch. Entwmech. Org.*, 135 : 359-383.
- LUTHER (W.), 1936b. — Austausch von präsumptiver Epidermis und Medullarplatte beim Forellenkeim. *Arch. Entwmech. Org.*, 135 : 384-388.
- LUTHER (W.), 1937a. — Transplantations- und Defektversuche am Organisationszentrum der Forellenskeimscheibe. *Arch. Entwmech. Org.*, 137 : 404-424.
- LUTHER (W.), 1937b. — Ueber einen Fall von atypischer Organbildung beim Forellenkeim. *Arch. Entwmech. Org.*, 137 : 425-434.
- MANGOLD (O.), 1931. — Transplantations- und Isolationsexperimente bei Forellen. *Naturwiss.*, 19 : 475-476.
- MORGAN (T. H.), 1893. — Experimental studies on the teleost eggs. *Anat. Anz.*, 8 : 803-814.
- NICHOLAS (J. S.) and OPPENHEIMER (J. M.), 1942. — Regulation and reconstitution in *Fundulus*. *J. exp. Zool.*, 90 : 127-157.
- OPPENHEIMER (J. M.), 1934a. — Experimental studies on the developing perch (*Perca flavescens* Mitchill). *Proc. Soc. exp. Biol. N.-Y.*, 31 : 1123-1124.
- OPPENHEIMER (J. M.), 1934b. — Experiments on early developing stages of *Fundulus*. *Proc. Nat. Acad. Sci. Wash.*, 20 : 536-538.
- OPPENHEIMER (J. M.), 1935a. — Processes of localization in developing *Fundulus*. *Proc. Nat. Acad. Sci. Wash.*, 21 : 551-553.
- OPPENHEIMER (J. M.), 1935b. — Localized vital staining of teleostean embryos. *Science*, 82 : 598.
- OPPENHEIMER (J. M.), 1936a. — The development of isolated blastoderms of *Fundulus heteroclitus*. *J. exp. Zool.*, 72 : 247-269.
- OPPENHEIMER (J. M.), 1936b. — Transplantation experiments on developing teleost (*Fundulus* and *Perca*). *J. exp. Zool.*, 72 : 409-437.
- OPPENHEIMER (J. M.), 1936c. — Structures developed in amphibians by implantation of living fish organizer. *Proc. Soc. exp. Biol. N.-Y.*, 34 : 461-463.
- OPPENHEIMER (J. M.), 1936d. — Processes of localization in developing *Fundulus*. *J. exp. Zool.*, 73 : 405-444.
- OPPENHEIMER (J. M.), 1947. — Organisation of the teleost Blastoderm. *The quarterly Review of Biology*. Vol. 22, n° 2. June 1947 : 105-118.

- PASTEELS (J.), 1933. — La gastrulation et la répartition des territoires dans la moitié dorsale du blastodisque de Truite (*Salmo iridæus*). *C. R. Soc. Biol.*, 113 : 425-428.
- PASTEELS (J.), 1934a. — Répartition des territoires et mouvements morphogénétiques de la gastrulation de l'œuf de Truite (*Salmo iridæus*). *C. R. Ass. Anat.* Bruxelles, 1934 : 451-458.
- PASTEELS (J.), 1934b. — Le rôle de l'activité mitotique dans la gastrulation et la formation de l'embryon chez les Téléostéens. *C. R. Soc. Biol.*, 117 : 1231-1234.
- PASTEELS (J.), 1936. — Études sur la gastrulation des vertébrés méroblastiques. I. Téléostéens. *Arch. Biol.*, 47 : 205-308.
- SCHMITT (F.), 1902. — Ueber die Gastrulation der Doppelbildungen der Forelle, mit besonderer Berücksichtigung der Conrescenztheorie. *Verh. deutsch. Zool. Ges.*, 12 : 64-83.
- SPEMANN. — Experimentelle Beiträge zu einer theorie der Entwicklung. *Berlin* (Springer), 1936.
- SUMNER (F. B.), 1904. — A study of early fish development. Experimental and morphological. *Arch. Entwmech. Org.*, 17 : 92-149.
- TUNG (T. C.), CHANG (C. Y.) and TUNG (Y. F. Y.), 1945. — Experiments on the developmental potencies of blastoderms and fragments of teleostean eggs separated latitudinally. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 115 : 175-188.
- TUNG (T. C.) and TUNG (Y. F. Y.), 1943. — Experimental studies on the development of goldfish. *Proc. Chin. Physiol. Soc.*, 2 : 11-12.
- VOGT (W.), 1925. — *Roux' Archiv.* (106).
-