

Gemellité et *situs inversus viscerum* chez l'embryon de truite

H. Lutz, S. Chambroux, Y. Lutz-Ostertag

Différents auteurs ont déjà décrit des monstres doubles de Poissons et relaté la disposition de leurs viscères. Swett (1921) conclut de l'observation de 12 embryons de Truites qu'il n'existe aucune relation entre le degré de duplication externe des 2 composants et la présence de *situs inversus viscerum*. Pour Bovet (1931), ou bien les 2 composants peuvent présenter un *situs inversus*, ou bien encore l'un des 2 composants peut présenter une inversion viscérale. Quant à Taku-Komai (1938), après avoir observé un assez grand nombre de monstres doubles, il admet :

a) que le composant droit, souvent déformé, est celui qui présente le plus fréquemment un *situs inversus viscerum*;

b) que, dans le cas de composants de taille différente, le plus petit des deux individus est généralement atteint de cette malformation.

Disposant nous-même d'un matériel assez abondant, nous avons essayé, à notre tour, d'analyser l'apparition de cette malformation chez l'embryon double de Truite.

Matériel

La Station Biologique de Besse en Chandesse nous a fourni 35 monstres doubles de Truite (*Salmo irideus* et *Salmo fario*), fixés au Bouin et conservés dans de l'alcool à 70°. Après les avoir groupés d'après la classification de Etienne Geoffroy St. Hilaire, nous les avons soigneusement disséqués et dessinés à la chambre claire.

Description morphologique

I - Jumeaux vrais

Les deux embryons ne sont réunis que par leur vésicule vitelline et sont situés de part et d'autre de cette vésicule. Les deux embryons présentent un tube digestif normal: la courbure stomacale est dextre; le foie est logé dans la courbure stomacale et à sa droite.

Les deux paires d'embryons jumeaux observés sont du même type; leur *situs viscerum* est normal.

II – PSODYMES

La fusion des deux embryons affecte la partie terminale des corps; ils sont accolés en dessous de la vésicule vitelline, au niveau de la nageoire caudale.

5 paires d'embryons jumeaux ont été observées:

1^o cas: la position des viscères est normale.

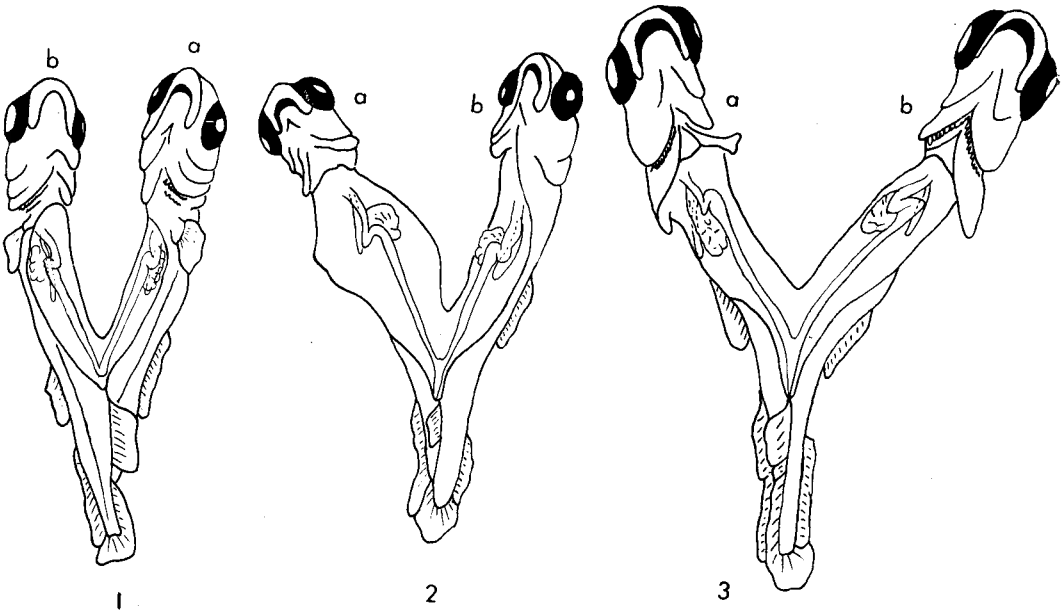


Fig. 1 - *Monstre Psodyme*: la courbure stomacale des deux embryons est normale. Le foie de l'embryon droit (a) est situé en arrière et à gauche de l'estomac.

Fig. 2 - *Monstre Psodyme*: situs inversus viscerum de l'embryon droit (a).

Fig. 3 - *Monstre Psodyme*: situs inversus viscerum de l'embryon gauche (b).

2^o cas: la disposition de l'estomac des deux embryons est normale; le foie de l'embryon droit est situé en arrière et à gauche de la courbure stomacale (fig. 1).

3^o cas: la disposition des viscères de l'embryon gauche est normale; la courbure stomacale de l'embryon droit est senestre; le foie est logé dans cette courbure, donc situé à gauche (fig. 2).

4^o cas: la courbure stomacale de l'embryon gauche est dextre, mais le foie est situé en arrière de l'estomac, en position médiane et dorsale par rapport à l'estomac; le situs inversus viscerum de l'embryon droit est caractéristique.

5^o cas: le situs des viscères de l'embryon droit est normal; la courbure stomacale de l'embryon gauche est inversée — mais le foie est en position normale, donc situé du côté droit de l'animal (fig. 3).

XIPHODYMES

Ce sont des monstres doubles dont la duplication débute au niveau du sommet des nageoires dorsales; ils sont placés côte à côte sur la vésicule vitelline. Les nageoires adipeuse, caudale, anale et abdominales sont communes aux deux embryons.

Pour 4 paires d'embryons que nous avons observés, la disposition des viscères de l'embryon gauche est normale. Par contre, dans les 4 cas, la courbure stomacale de l'embryon droit est inversée; en ce qui concerne le foie, il est soit situé du côté gauche (2 cas), soit situé dans la région médiane du corps et en arrière de l'estomac (2 cas) (fig. 4 et 5).

THORACODYMES

La duplication débute au niveau des nageoires pectorales. Les deux têtes sont entièrement séparées. Les nageoires adipeuse, caudale, anale et abdominales sont communes.

L'intestin de l'embryon droit fusionne avec celui de l'embryon gauche en arrière de l'estomac.

Dans 5 cas, la disposition des viscères est normale (fig. 6). Dans 1 cas, la courbure stomacale de l'embryon droit est senestre, celle de l'embryon gauche est dextre; le foie, commun aux deux embryons, se trouve dans la courbure stomacale des deux composants (fig. 7).

Dans 2 cas, la disposition des viscères de l'embryon droit est normale; l'estomac de l'embryon gauche est orienté normalement, mais le foie est situé du côté gauche.

Enfin, dans 3 cas, l'embryon droit et l'embryon gauche présentent un *situs inversus viscerum*; le foie, commun aux deux embryons, se trouve du côté gauche.

DERODYMES

Sur un corps unique, se trouvent deux têtes, accolées « joue à joue », de telle sorte que les nageoires pectorales internes (la gauche pour l'individu droit et inversement) ont disparu. Chaque embryon ne possède donc plus qu'une seule nageoire pectorale; toutes les autres nageoires sont communes aux deux composants.

Dans 1 cas, le *situs viscerum* des deux composants est normal. Dans le deuxième cas, l'embryon droit présente un *situs inversus viscerum* caractéristique — alors que l'embryon gauche est normal.

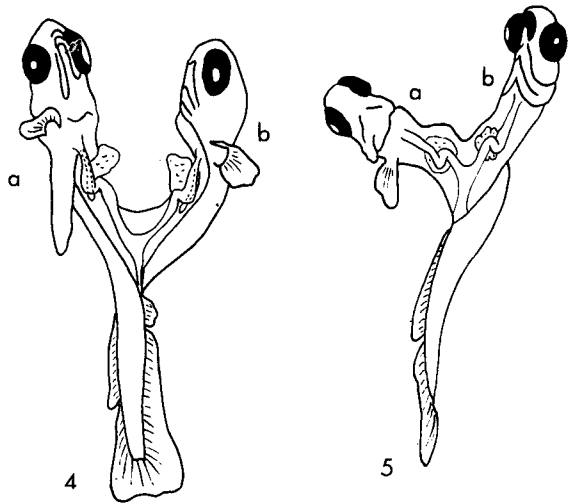


Fig. 4 et 5 - *Monstre Xiphodyme*: *situs inversus viscerum* de l'embryon droit (a).

OPODYMES MONOGNATHES

Chez les opodymes la fusion affecte la tête; mais on peut distinguer sur cette tête 3 ou 4 yeux; de plus il existe deux bouches dont les deux mandibules inférieures sont soudées en une lèvre inférieure unique. La fusion des deux appareils digestifs se place au niveau des pylôres.



Fig. 6 - *Monstre Thoracodyme*: situs viscerum normal pour les deux composants.

Fig. 7 - *Monstre Thoracodyme*: courbure stomacale inversée de l'embryon droit (a).
Foie commun aux deux composants.

Dans 3 cas, la disposition des viscères est normale pour les deux individus.

Il en est de même dans les 3 autres cas pour l'embryon gauche; la courbure stomacale de l'embryon droit est inversée; quant au foie, commun aux deux composants, il est situé du côté droit (fig. 8 et 9).

MONSTRES DOUBLES PARASITAIRES

L'un des deux composants est de taille réduite. Il s'agit de 5 monstres hétéropages.

Dans 1 cas, le situs viscerum de l'autosite et du parasite est normal. Dans les 4 autres cas, le composant droit présente un situs inversus viscerum, le composant

gauche, au contraire, un *situs viscerum* normal. La taille ne semble pas influencer sur le *situs viscerum*; en effet, dans 2 cas, l'autosite forme le composant droit, dans 2 autres cas, c'est le parasite (fig. 10 et 11) qui forme ce composant.

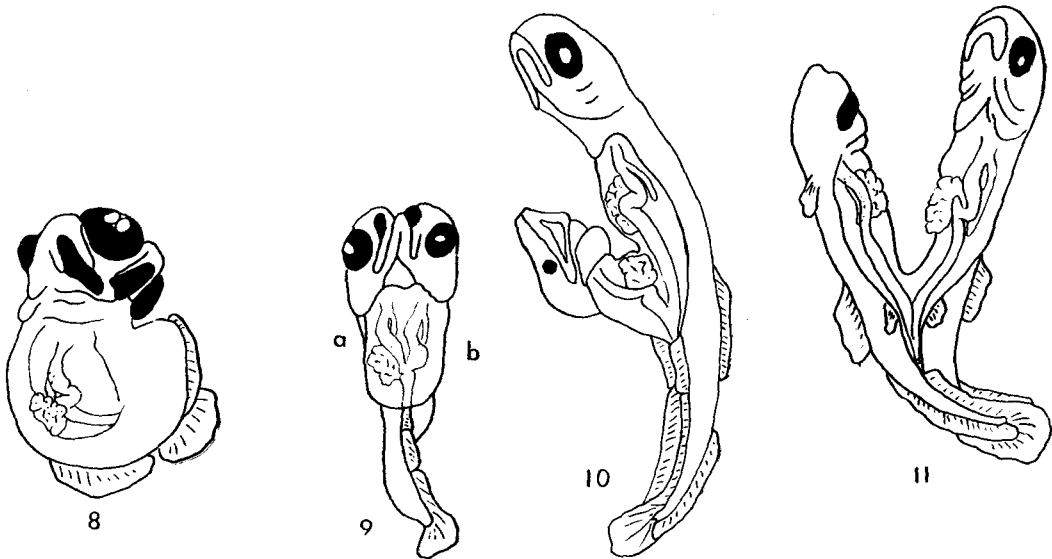


Fig. 8 - *Monstre Opodyme monognathe*: animal-triophthalme; l'œil médian présente deux cristallins. Foie, commun aux deux composants, situé dans la courbure des 2 estomacs.

Fig. 9 - *Monstre Opodyme monognathe* à 4 yeux: composant droit (a) avec inversion de la courbure stomacale.

Fig. 10 et 11 - *Monstre parasitaire*: Le parasite présente un *situs inversus viscerum*

Discussion et conclusion

Nous avons essayé de présenter 35 monstres doubles spontanés de Truite (*Salmo irideus* et *Salmo fario*). Le point qui nous intéresse dans cette étude est le *situs viscerum*; sur les 35 paires d'embryons: 15 composants droits et 3 composants gauches présentent un *situs inversus viscerum*; enfin, dans 3 cas, le composant droit et le composant gauche ont cette malformation viscérale; dans les 3 cas, il s'agit de monstres thoracopages.

Avant d'aborder la discussion il semble intéressant de se demander s'il est possible d'établir un rapport entre la fréquence du *situs inversus* et la morphologie externe des sujets:

1 - SITUS INVERSUS ET TAILLE

Chez les monstres parasitaires, sur 5 cas observés, 4 présentent une inversion de l'appareil digestif; la proportion est donc importante, mais sur les 4 cas d'inversion, 2 cas appartiennent à l'autosite et 2 cas au parasite.

La taille des sujets ne semble donc pas entraîner le situs inversus, puisqu'on le rencontre aussi bien chez l'autosite que chez le parasite, dont la taille est réduite; notre statistique se trouve là en contradiction avec celle, plus importante, de Taku-Komai (1938).

2 - SITUS INVERSUS ET DUPLICATION

Nous avons reporté dans un tableau (tableau 1), les différents types de monstruosité ainsi que la fréquence des situs inversus observés. Il ressort de ce tableau que le situs inversus décroît à mesure que la duplication externe diminue.

En effet, chez les Psodymes, 4 sujets sur 5 présentent une inversion; chez les Xiphodymes, 4 embryons sur 4 sont inversés; le taux diminue ensuite rapidement pour n'atteindre que deux cas d'inversion sur 5 sujets observés chez les Opodymes où la duplication est réduite.

Il semble donc exister un rapport entre la fréquence du situs inversus de l'appareil digestif et le degré de duplication externe; la fréquence diminuerait en même temps que la duplication.

Tab. 1

| Type de monstre double | Nombre de cas observés | Situs inversus des 2 composants | Situs inversus du | | Situs viscerum normal pour les 2 composants |
|------------------------|------------------------|---------------------------------|-------------------|--------------|---|
| | | | comp. droit | comp. gauche | |
| Psodymes | 5 | — | 3 | 1 | 1 |
| Xiphodymes | 4 | — | 4 | — | — |
| Thoracodymes | 11 | 3 | 1 | 2 | 5 |
| Dérodymes | 2 | — | 1 | — | 1 |
| Opodymes | 5 | — | 3 | — | 2 |
| Parasitaires | 5 | — | 2 | 2 | 1 |

3 - SITUS INVERSUS ET POSITION DES SUJETS

Si nous nous reportons au tableau 1, nous constatons que le situs inversus viscerum marque 15 fois le sujet droit, 3 fois le sujet gauche, et 3 fois le sujet droit et le sujet gauche.

Avec Taku-Komai (1938) nous pouvons donc affirmer que cette malformation du tractus digestif affecte essentiellement le composant droit.

Remarquons d'ailleurs que le situs inversus chez les monstres doubles, même chez l'Homme, est bien connu (W. Ludwig, 1932).

Spemann et Falkenberg (1919) ont déjà étudié cette malformation sur des monstres doubles de Triton. Pour eux aussi, comme pour Mangold, Testa et Woellwarth (1956) le situs inversus viscerum affecte essentiellement le composant droit, alors que le composant gauche présente généralement un situs viscerum normal.

L'un de nous (H. Lutz, 1949) a déjà montré qu'il est possible d'obtenir la gemellité expérimentale chez les Oiseaux par simple fissuration du blastoderme non incubé de l'oeuf de Cane. Là aussi il est possible d'observer, sur les embryons parallèles, le situs inversus viscerum essentiellement sur l'embryon droit (H. Lutz et Y. Lutz-Ostertag, 1957). Mais il y a lieu de distinguer 2 cas:

a) Embryons jumeaux obtenus à partir d'œufs d'hiver: sur 22 paires d'embryons, 20 paires présentent un situs viscerum normal; pour les deux autres paires, l'embryon droit dans un cas, l'embryon gauche dans l'autre, présente un situs inversus viscerum.

b) Embryons jumeaux obtenus à partir d'œufs de printemps: pour 14 paires d'embryons, l'embryon droit dans 12 cas, l'embryon gauche dans 2 cas, présente un situs inversus. Enfin, deux paires d'embryons présentent un situs viscerum normal.

Or, nous avons montré (H. Lutz, 1953) qu'au printemps l'endoblaste est déjà bien développé et atteint la moitié antérieure du blastoderme, alors qu'en hiver cet endoblaste, peu développé encore, est essentiellement localisé dans la région postérieure du blastoderme.

De ces expériences nous pouvons conclure, que, lorsque l'endoblaste commence seulement à se former; la régulation est complète et totale pour l'ensemble des feuillettes; on peut alors réellement parler d'une équipotentialité des moitiés droite et gauche. Par la suite, lorsque l'endoblaste est presque entièrement en place, il existe déjà une certaine détermination concernant les futures parties droite ou gauche du tube digestif; la régulation subsiste encore, puisqu'il est encore possible d'obtenir des embryons jumeaux — mais le côté droit montre une prépondérance de développement, d'autant plus qu'intervient en même temps une lésion due à la fissuration; elle affecte la partie gauche de l'embryon droit.

L'effet de la lésion est d'ailleurs confirmé par les expériences de Spemann et Falkenberg (1919) qui ont observé, chez les embryons jumeaux de Triton, un « sous-développement » des myotomes internes du tronc et de la queue, ainsi que des reins; de même les membres du côté externe sont mieux développés. Nous n'avons de notre côté, jamais observé ces anomalies sur les embryons jumeaux obtenus à partir de blastoderms non incubés d'œuf de Cane.

Takaya (1951-1955), à la suite d'expériences de transplantation d'ectoblaste, de mésoblaste, d'endoblaste, arrive à conclure que les trois feuillettes peuvent intervenir pour la mise en place de cette malformation — mais l'endoblaste jouerait un rôle capital. C'est d'ailleurs à une conclusion analogue qu'aboutissent nos expériences

personnelles, puisqu'elles sont effectuées à un stade où le blastoderme est seulement formé par de l'ectoblaste et de l'endoblaste. Remarquons d'autre part que Takaya obtient 2 types d'inversions: des inversions parfaites, où tous les viscères sont inversés — et des inversions imparfaites où l'estomac et le foie sont empilés dorso-ventralement. Or, nous avons pu faire des observations analogues sur les monstres doubles de Truite; dans un certain nombre de cas, l'estomac présente une courbure dextre typique, mais le foie est situé soit en arrière de l'estomac, soit même à la gauche de l'estomac. Ces observations sont intéressantes car elles montrent en même temps que le foie, par suite de son développement, ne joue aucun rôle mécanique dans la courbure stomacale. De tels cas sont cependant exceptionnels et n'ont été observés, à notre connaissance, que sur des embryons. Généralement la position anormale du foie coexiste avec la courbure inversée de l'estomac.

Il semble donc possible de pouvoir attribuer l'origine du situs inversus viscerum du composant droit essentiellement à l'endoblaste, qui, au moment de l'intervention ou de la mise en place de la duplicature, présente déjà une certaine détermination; cette détermination permet encore une régulation du composant droit, puisqu'un embryon complet arrive à se former — mais les parties droites du tractus digestif, déjà déterminées, ne peuvent que se compléter pour engendrer un situs inversus viscerum.

En ce qui concerne l'embryon gauche, cette avance de la détermination ne se reflète plus sur le tractus digestif lui-même, puisqu'il se présente avec un situs viscerum normal.

Resumé

L'étude d'un certain nombre de monstres doubles est faite en vue de l'examen du *situs viscerum*. Très souvent le composant droit présente un *situs inversus viscerum* alors que la disposition des viscères est normale pour le composant gauche.

Quelle est l'origine du *situs inversus viscerum* dans la monstruosité double?

Se référant aux travaux de Spemann et Falkenberg (1919), de Mangold, Testa et Woellwarth (1956), de Takaya (1951-1955) sur l'œuf de Triton et à leurs travaux personnels sur l'œuf d'Oiseau, les auteurs pensent qu'il y a lieu de distinguer deux stades essentiels dans la formation de l'endoblaste: à un premier stade, l'endoblaste, coupé ou fissuré, est capable de régulation complète; le tractus digestif est normal.

A un stade, plus avancé, une certaine détermination existe déjà; elle est pourtant encore labile car la régulation peut encore s'effectuer — mais les parties droites du tractus digestif montrent une prépondérance dans le développement.

Bibliographie

- LUDWIG (1932): Das Recht-Links Problem im Tierreich und beim Menschen. J. Springer. Berlin.
- LUTZ, H. (1949): Sur la production expérimentale de la Polyembryonie et de la Monstruosité double chez les Oiseaux. Arch. d'Anat. micros. et Morph. exp., 38; pp. 79-144.
- (1953): L'orientation des axes embryonnaires dans la gemellité expérimentale et son déterminisme. Bull. Biol.; France et Belg., 87; pp. 34-67.
- et LUTZ, Y.-OSTERTAG (1957): Gemellité expérimentale et *situs inversus viscerum* chez l'embryon d'Oiseau. C. R. Acad. des Sci., T. 244.
- MANGOLD et TESTA, I. (1953): Eineiige Zwillinge bei Triton, ihre experimentelle Herstellung und ihre Regulation. Acta Geneticae Med. et Gemellologia, Vol. II, pp. 49-68.
- — WOELLWARTH (1956): Ueber die Regulation der Halbseitigen Organanlagen bei künstlich erzeugten Zwillingen von Triton alpestris. Acta Geneticae Med. et Gemellologia, T. V., pp. 469-501.
- SPEMANN et FALKENBERG (1919): Ueber asymmetrische Entwicklung und *Situs inversus viscerum* bei Zwillingen und Doppelbildungen. Roux' Arch., T. 45, pp. 371.
- SWETT, H. (1921): *Situs inversus viscerum* in double trout. Anat. Rec., T. 22, pp. 183-199.
- TAKAYA: Studies on *Situs inversus viscerum*:
1951: M. Coll. of SC; Univ. KYOTO, Serie B, T. 20, pp. 14-19.
1953: M. Coll. of SC; Univ. KYOTO, Serie B, T. 20, pp. 134-138.
1953: Ann. Zool. Jap., T. 26, pp. 38-42.
1955: Ann. Zool. Jap., T. 28, pp. 8-11.
- TAKU-KOMAI (1938): Problem of S.I.V. as studied in simple and duplicate Salmon Embryos. M. of Coll. of Sc.; Univ. KYOTO, Series B, T. 14, pp. 156-170.

RIASSUNTO

Lo studio di un certo numero di nostri doppi viene realizzato in ordine allo studio del *situs viscerum*. Molto spesso l'embrione D presenta in *situs inversus viscerum* mentre la disposizione dei visceri è normale nell'embrione S.

Quale è l'origine del *situs in-*

versus viscerum nella mostruosità della coppia?

Con riferimento ai lavori di Spemann e Falkenberg (1919), di Mangold, Testa e Woellwarth (1956), di Takaya (1951-1955), sull'uovo di Tritone ed ai lavori propri sull'uovo d'uccello, gli AA, pensano che vi è motivo di distinguere due stadi essenziali nella formazione dell'endoblasta; in un primo stadio,

l'endoblasta, tagliato o inciso, è capace di una completa regolazione; il tratto digestivo è normale.

In uno stadio più avanzato, una certa determinazione già esiste; essa è però ancora labile perchè la regolazione può ancora effettuarsi ma le parti destre del tratto digestivo dimostrano una prevalenza nello sviluppo.

ZUSAMMENFASSUNG

Der *Situs viscerum* einer Anzahl Doppelbildungen von *Salmo fario* und *Salmo irideus* wurde untersucht. Es wurde festgestellt, dass öfters der rechte Embryo einen *Situs inversus viscerum* hat.

Nach Arbeiten von Spemann und Falkenberg (1919), Mangold, Testa und Woellwarth (1956),

Takaya am Ei von Triton und nach eigenen Arbeiten am Vogelei, glauben die Verfasser zwei verschiedene Stadien am Endoblast zu unterscheiden:

a) das Endoblast kann vollständig regulieren; das rechte und linke Tier der Zwillingskombination hat einen normalen *Situs viscerum*;

b) das Endoblast hat schon eine labile Determination; es kann noch regulieren, aber die rechten Darmteile sind schon bestimmt, so dass der rechte Komponent nur noch einen *Situs inversus viscerum* bilden kann; der linke Komponent, dessen linke Teile bestimmt sind, bildet einen normalen Darmtraktus heraus.