

Mise en évidence de la nature ptérinique des pigments jaunes des Hyménoptères adultes

par Jean LECLERCQ

En 1895, F.G. HOPKINS attira l'attention sur le fait que les pigments blancs et jaunes des ailes de Piérides présentent certaines propriétés chimiques et physiques qui les apparentent aux substances du type de l'acide urique. Les auteurs allemands (H. WIELAND et C. SCHÖPF, 1925, 1929; C. SCHÖPF et E. BECKER, 1933, 1936; H. WIELAND et R. PURRMANN, 1939, 1940; R. PURRMANN, 1940, 1945; etc.) démontrèrent que ces pigments, groupés dorénavant sous le nom de *ptérines*, correspondent à un type structural bien caractéristique.

Les recherches de E.B. FORD (1947) apportèrent la preuve définitive de ce que toutes les espèces de la famille des *Pieridae* possèdent des ptérines dans leurs ailes, tandis qu'on ne rencontre jamais semblables pigments dans les écailles des ailes des autres Lépidoptères. La présence de ptérines dans les ailes des Piérides correspond donc à un caractère systématique d'ordre biochimique aussi valable que n'importe quel caractère morphologique.

Bien que remarquablement localisées chez les Lépidoptères, les ptérines n'en sont pas moins largement répandues dans le règne animal. On a trouvé de la xanthoptérine chez un Longicorne (*Clytus*), des Orthoptères, différents Hyménoptères, des Diptères, des Névroptères, un Odonate, un Hémiptère et dans les œufs de *Bombyx mori* (voir M. POLONOVSKI et R.G. BUSNEL, 1946; M. POLONOVSKI, 1950). Il y a aussi de la xanthoptérine dans divers tissus et humeurs des Vertébrés Homéothermes et, en mélange avec d'autres ptérines, chez les Crustacés. Enfin les épithéliums pigmentés des Vertébrés Poecilothermes, à l'except-

tion des Sélaciens, contiennent une ptérine particulière, la *fluorescéine* (M. POLONOVSKY et R.G. BUSNEL, 1946). Considérées autrefois comme simples substances d'ornementation, les ptérines sont rangées aujourd'hui parmi les substances fonctionnelles les plus importantes, on trouvera des détails à ce propos dans les mises au point de F.G. HOPKINS (1942), R. PURRMANN (1945), M. POLONOVSKI et R.G. BUSNEL (1946) et M. POLONOVSKI (1950).

En 1947, F.B. FORD décrit une méthode extrêmement simple permettant de mettre en évidence l'existence de très petites quantités de ptérines claires (xanthoptérine, leucoptérine). Il suffit d'exposer pendant une vingtaine de minutes des ailes ou des morceaux d'ailes de Piérides à des vapeurs de chlore, dans ces conditions la plupart des pigments pâlisent. Si on traite ensuite pendant quelques instants aux vapeurs d'ammoniaque, les pigments de nature ptérinique développent une couleur pourpre très marquée. Les tissus reprennent leur coloration normale si on traite à nouveau par les vapeurs de chlore et on peut répéter l'expérience avec le même matériel. Il n'est donc pas nécessaire de détruire les exemplaires et l'on peut toujours revenir à la coloration initiale puis remettre les spécimens intacts en collection.

Nous avons essayé d'appliquer cette méthode aux Hyménoptères en vue de confirmer et de compléter les résultats déjà obtenus à l'aide de la méthode d'absorption par E. BECKER et C. SCHÖPF (1936) et E. BECKER (1937). Comme il fallait s'y attendre, les traitements successifs aux vapeurs de chlore et d'ammoniaque doivent être beaucoup plus longs avec ce matériel car les dépôts pigmentaires des Hyménoptères sont moins accessibles aux vapeurs que les ptérines incluses dans les écailles des ailes de Piérides. En général, les Hyménoptères doivent être exposés quelques heures aux vapeurs de chlore et une demie heure au moins aux vapeurs d'ammoniaque. La réaction devient ainsi tout aussi précise que la méthode de E. BECKER et C. SCHÖPF (1936), elle ne permet cependant pas de décider si l'on a affaire à de la xanthoptérine pure ou à un mélange de xanthoptérine, de leucoptérine et d'autres ptérines.

E.B. FORD (1947) rapporte qu'on ne peut obtenir la réaction caractéristique des ptérines si l'on remplace le chlore par un autre Halogène : brome ou iode. Quelques essais préliminaires nous ont démontré qu'on ne l'obtient pas davantage si on remplace le

chlore par le cyanogène dont on sait qu'il partage nombre de propriétés des Halogènes notamment du chlore. Les entomologistes ont pourtant observé très souvent que les téguments jaunes de certains Hyménoptères (notamment Sphécides et Vespides) prennent une teinte rouge lorsqu'on tue les sujets dans des tubes contenant du cyanure de potassium. Des quelques expériences que nous avons entreprises à ce sujet, il résulte que : 1° le cyanure n'a aucune action par lui-même ; les guêpes que l'on met au contact du cyanure de potassium gardent indéfiniment leur coloration normale ; 2° la réaction se produit généralement lorsqu'on expose des guêpes aux vapeurs qui se dégagent d'un mélange cyanure de potassium + eau, ou bien cyanure de potassium + acide chlorhydrique ; la coloration rouge n'apparaît toutefois que très lentement, parfois après plusieurs semaines seulement ; or on sait que la décomposition du cyanure de potassium par l'eau ou les acides ne livre pas seulement de l'acide cyanhydrique et de la potasse ou un sel potassique, mais aussi toute une série d'autres corps, notamment de l'ammoniaque et un complexe solide noir. Il est donc très difficile de préciser dans ces conditions quelles est la substance qui agit effectivement sur les ptérines des Hyménoptères. Il faudra donc attendre de nouvelles recherches sur le comportement des ptérines en présence des dérivés du cyanogène pour comprendre ce qui se passe dans les tubes où les entomologistes laissent assez longtemps des captures exposées aux émanations de cyanure de potassium. Quoiqu'il en soit, les ailes de Piérides ne se colorent jamais en rouge dans les mêmes conditions. Il y a peut-être là une propriété biochimique caractéristique des Hyménoptères liée soit à une particularité de leurs ptérines, soit à la présence d'un corps indéterminé accompagnant ces dernières.

TABLEAU I

Hyménoptères présentant des dépôts de pigments ptériniques dans leur exosquelette

| SYMPHYTES | | |
|------------------|-----------------------------------|----------|
| Pamphiliidae : | <i>Pamphilus</i> sp. | Original |
| Cephidae : | <i>Cephus pygmaeus</i> L. | „ |
| Tenthredinidae : | <i>Tenthredo arcuata</i> FORSTER | „ |
| | <i>Tenthredo scrophulariae</i> L. | „ |
| | <i>Tenthredo marginella</i> F. | „ |
| | <i>Macrophya rustica</i> L. | „ |

TEREBRANTS

| | | |
|-----------------|---|---------------|
| Ichneumonidae : | <i>Rhyssa persuasoria</i> L. | Original |
| | <i>Perithous divinator</i> ROSSI | " |
| | <i>Ichneumon sarcitorius</i> L. ♂ | " |
| | <i>Ichneumon confusorius</i> GRAV. ♂ ♀ | " |
| | <i>Amblyteles armatorius</i> FORSTER ♂ ♀ | " |
| | <i>Amblyteles amatorius</i> MÜLLER | BECKER et |
| | | SCHÖPF (1936) |
| | | BECKER (1937) |
| | Ichneumoninae, Pimplinae et Tryphoninae, div. sp. | BECKER (1937) |
| Chalcididae : | <i>Leucospis gigas</i> F. | BECKER et |
| | | SCHÖPF (1936) |
| | | BECKER (1937) |

ACULEATES

| | | |
|--------------|---------------------------------------|--|
| Mutillidae : | <i>Mutilla indica</i> L. ♀ | BECKER (1937) |
| | | (à confirmer) |
| Scoliidae : | <i>Scolia hirta</i> SCHRANK | BECKER et |
| | | SCHÖPF (1936) |
| | <i>Scolia ephippium</i> SAY | BECKER (1937) |
| | | BECKER (1937) |
| Thynnidae : | <i>Thynnus annulatus</i> KIRBY | BECKER et |
| | | SCHÖPF (1936) |
| | | BECKER (1937) |
| Vespididae : | <i>Vespa</i> et <i>Vespa</i> div. sp. | BECKER et |
| | | SCHÖPF (1936) |
| | | BECKER (1937) |
| | | (confirmé à nouveau par la méthode de FORD). |
| | <i>Polistes gallica</i> L. | id. |
| | <i>Eumenes pomiformis</i> F. | Original |
| Pompilidae : | <i>Pompilus viaticus</i> L. | BECKER et |
| | | SCHÖPF (1936) |
| | | BECKER (1937) |
| | <i>Pompilus quadripunctatus</i> F. | BECKER (1937) |
| Sphecidae : | <i>Mellinus arvensis</i> L. | Original |
| | <i>Cerceris rybiensis</i> L. | " |
| | <i>Philanthus triangulum</i> F. | " |
| | <i>Philanthus coronatus</i> F. | BECKER (1937) |
| | <i>Crabro cribrarius</i> L. | Original |
| | <i>Ectomnius continuus</i> F. | " |
| | <i>Ectomnius hypsae</i> DE STEFANI | " |
| | <i>Ectomnius lapidarius</i> PANZER | " |
| | <i>Lestica subterranea</i> F. | " |
| Apidae : | <i>Anthidium manicatum</i> L. | BECKER et |
| | | SCHÖPF (1936) |
| | | BECKER (1937) |
| | <i>Nomada fucata</i> PANZER | id. |
| | <i>Nomada flava</i> PANZER | Original |

Discussion et notes complémentaires au Tableau I

1. Toutes les ptérines que l'on a pu mettre en évidence jusqu'ici dans les téguments d'Hyménoptères sont toujours jaunes, jaunâtres ou blanches. Tous les essais tentés par E. BECKER (1937) et nous-même pour déceler la présence d'érythroptérine ont toujours échoué. Il semble bien que les couleurs rouges, rousses ou brunes de certains Siricides, Tenthredinides, Ichneumonides, Pompilides, Sphécides et Apides, sont dues à la présence de variétés claires de mélanines. Dans certains cas, une ptérine a pu être observée dans des téguments à peine tachés de jaune (des *Ichneumoninae*, *Pompilus*, *Scolia ephippium*), mais il s'agissait d'un dépôt de xanthoptérine trop peu important pour apparaître plus nettement au travers d'une cuticule imprégnée de mélanine noire, brune ou rouge (BECKER, 1937).

2. Un seul type d'Hyménoptère possède une couleur jaune bien développée qui n'a pu être rapportée à une ptérine, c'est l'*Urocerus (Sirex) gigas* L. (*Siricidae*) ♀. Malgré une dizaine d'essais, la méthode de FORD est toujours restée négative. Ce pigment n'est pas non plus le fait d'un dépôt de caroténoïdes. Il est vraisemblable qu'il s'agit, ici aussi, d'une mélanine particulièrement claire. En effet, chez le ♂ de la même espèce, la couleur est non plus jaune, mais jaune-rougeâtre; la même remarque vaut pour les autres espèces du même genre et il en est, tel l'*Urocerus phantoma* L., chez lesquelles la couleur jaune de l'abdomen femelle est inconstante et peut être envahie de bandes brunes. Enfin, dans le genre voisin *Sirex* L. (*Paururus* KONOW), la femelle est toujours noire tandis que le mâle a l'abdomen plus ou moins largement rouge-brun. Tout porte donc à croire que chez les Siricides, les mélanines sont susceptibles de se présenter sous toutes les couleurs allant du jaune au noir, avec un certain nombre de transitions possibles à l'intérieur des genres ou des espèces.

3. A l'exception près des Siricides, on peut admettre que chez les Hyménoptères tant Symphytes qu'Apocrites, *ce sont des dépôts de ptérines claires qui rendent compte de toutes les couleurs jaunes ou jaunâtres que l'on observe sur diverses parties du corps adulte*. Si l'on examine de plus près la répartition des couleurs de ce type, on peut grouper les différentes familles comme suit :

a) Familles dont un certain nombre de représentants possèdent de grandes taches ptériniques, non seulement sur la tête et le

thorax, mais aussi sur l'abdomen : Pamphiliides, Tenthredinides, Céphides, Ichneumonides, Vespides, Sphécides et Apides.

b) Familles dont un nombre très restreint de représentants possèdent des dépôts peu étendus de ptérines : Chalcidides, Mutiloïdes, Pompilides et peut-être aussi certaines familles du littera c).

c) Familles chez lesquelles on n'a pas lieu de s'attendre à la découverte de ptérines tégumentaires : Xyérides, Cimbicides (?), Siricides, Trigonalides, Braconides (?), Cynipides, Aulacides, Agriotypides, Aphidiides, Stéphanides, Evaniides, Proctotrypides, Béthyloïdes, Cleptides, Chrysidés et Formicidés.

Nous avons présenté au Tableau II un arbre phylogénétique des principales familles de l'ordre des Hyménoptères. Ce tableau constitue un compromis aussi judicieux que possible des thèses exposées par W.H. ASHMEAD (1896), C. BÖRNER (1919), H. BISHOFF (1927), A. HANDLIRSCH (1933), etc. Il apparaît clairement que la faculté d'utiliser les ptérines comme pigments se retrouve aussi bien chez les Hyménoptères primitifs que chez les Hyménoptères évolués, aussi bien chez les formes phytophages que chez les formes parasites, prédatrices ou mellifères. Comme il y a dans tous les groupes des familles ou des sous-familles qui ne possèdent pas de pigments ptériniques, on peut admettre qu'à la différence de ce qui s'observe chez les Lépidoptères, *la faculté de déposer des pigments dans l'exosquelette est apparue à plusieurs reprises au cours de l'évolution du phylum*. En fait, l'ordre des Hyménoptères est certainement celui qui, parmi les Insectes, possède le plus de formes variées présentant ce caractère (1).

4. Si la présence de ptérines dans l'exosquelette ne peut être considérée comme un caractère de famille chez les Hyménoptères, il existe nombre de sous-familles ou de genres de cet ordre dont on peut compléter valablement la diagnose en considérant la présence ou l'absence de ces pigments. On pourra en juger par les exemples des Tableaux III et IV.

5. Il est curieux de constater en examinant le tableau III que les groupes d'Hyménoptères qui, dans la nature actuelle, connais-

(1) On sait qu'il existe un grand nombre de Diptères de plusieurs familles qui présentent des couleurs jaunes d'apparence identique à celle des guêpes et des autres Hyménoptères. E. BECKER (1937) a bien montré que ces couleurs ne sont pas dues à un dépôt de ptérines et nous avons pu confirmer la chose en soumettant plusieurs Syrphides sphécomorphes à la réaction de FORD.

sent leur plus haut degré de différenciation dans l'Hémisphère Sud, notamment en Australie et en Amérique du Sud, sont généralement dépourvus de ptérines tégumentaires au moins sur l'abdomen, tandis que les groupes qui sont essentiellement différenciés dans la zone tempérée nord présentent le plus grand nombre de formes à pigments ptériniques. Il y a évidemment des espèces à coloration largement jaune dans l'Hémisphère Austral, mais ce sont précisément, du moins en général, des formes appartenant à des lignées cosmopolites ou notoirement plus riches en espèces dans l'Hémisphère Nord.

6. Enfin, il est tout aussi remarquable que, parmi les Sphécides et les Vespides, les genres qui possèdent de grandes taches de nature ptérinique ont presque toujours l'abdomen sessile, tandis que les genres caractérisés par un abdomen longuement pédonculé ne sont qu'exceptionnellement (*Sceliphron*, *Polistes* et *Eumenes* de l'Hémisphère Nord) pourvus de taches jaunes (Tableau IV).

RÉSUMÉ

1. La méthode de E.B. FORD (1947) a été appliquée avec succès pour mettre en évidence le caractère ptérinique des taches jaunes d'Hyménoptères adultes.

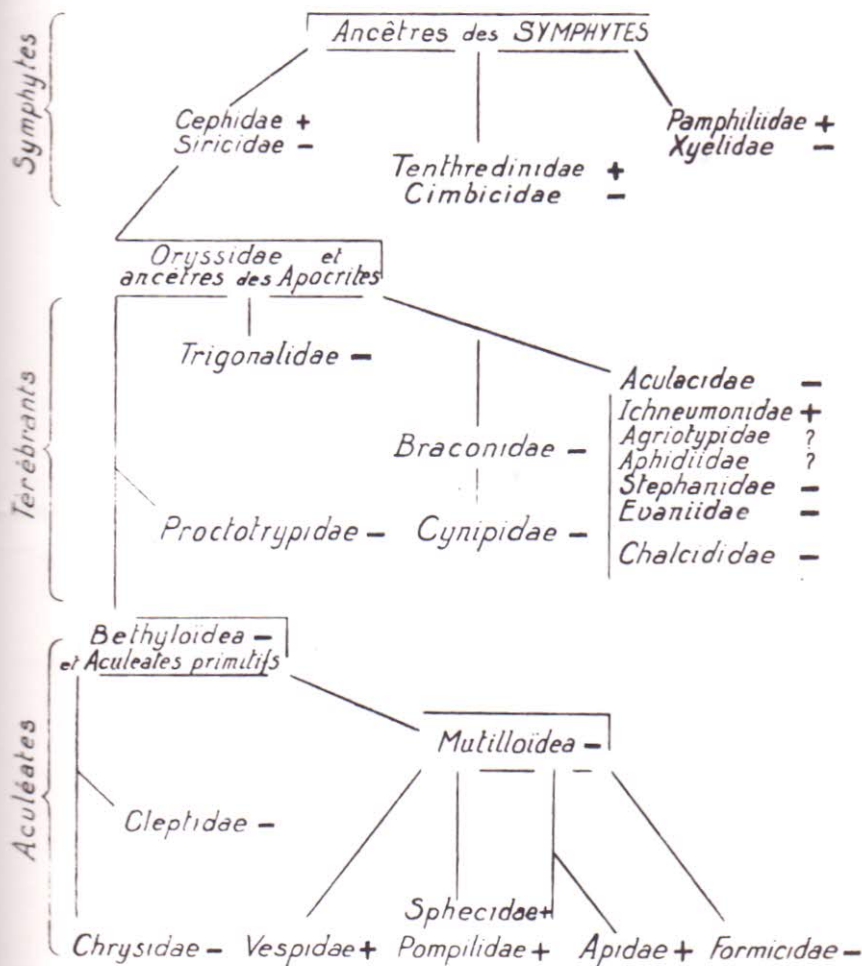
2. Alors que chez les Lépidoptères, la faculté d'utiliser des ptérines comme matériel pigmentaire est caractéristique de la seule famille des Piérides, chez les Hyménoptères on rencontre cette faculté aux divers échelons de la classification. Il y a néanmoins des familles, des tribus, des genres ou des groupes d'espèces dont on peut compléter la diagnose en disant qu'ils ont ou n'ont pas cette faculté.

3. Il apparaît que ce sont des groupes caractéristiques des faunes paléarctique et néarctique qui ont porté au maximum l'utilisation des ptérines claires comme pigments. Au sein du sous-ordre des Aculéates, les formes à abdomen pédonculé ne semblent pas avoir recouru à cette faculté avec la même fréquence que les formes à abdomen sessile. Il serait prématuré de chercher dès à présent une explication à ces constatations préliminaires dont il y aurait lieu d'étudier statistiquement la signification.

Université de Liège,
Laboratoires de Chimie
physiologique.

TABLEAU II

Phylogénie des Hyménoptères et présence de pigments ptéridiques dans les téguments adultes



- pigments ptéridiques absents (ou, au plus, très rares et très peu importants)

+ pigments ptéridiques présents chez un certain nombre de formes.

TABLEAU III

Présence de ptérines tégumentaires chez les Hyménoptères
suivant le type de répartition géographique

- pigments ptériniques absents (ou, au plus, très rares et très peu importants, jamais sur l'abdomen).
= pigments ptériniques présents, au moins chez certaines formes, mais toujours peu importants et généralement pas sur l'abdomen.
+ pigments ptériniques présents, souvent en taches bien développées, y compris sur l'abdomen.

| Groupes dont toutes les espèces, sinon la majorité, habitent la zone tempérée nord | | Groupes dont toutes les espèces, sinon la majorité, habitent l'hémisphère sud | | | |
|--|-------------------|---|------------------|-------------------|---|
| Pamphiliidae | + | | | | |
| Cephalidae | + | | | | |
| Tenthredininae (s. str.) | + | | | | |
| Metopiinae | + | Aulacidae | — | | |
| Ichneumoninae | + | Trigonalidae | — | | |
| | | Stephanidae | — | | |
| | | Evaniidae | — | | |
| | | Peleciniidae | — | | |
| Pseninae | — | Trypoxyloninae | — | | |
| Crabro- ninae | Crabro s. str. | + | Crabro- ninae | Rhopalum | = |
| | Ectemnius | + | | Podagrirus | = |
| | Lestica | + | | Chimila | = |
| | Crossocerus | = et + | | Chimiloides, etc. | = |
| Vespidae | Vespa et | | Vespidae | Paragia | + |
| | Vespula (70 esp.) | + | | Trimeria | + |
| | Pterochilus | + | | Gayella | + |
| | Psiloglossa | + | | Zethus (80 esp.) | — |
| | Celonites | + | | Zethoides | — |
| Jugurthia | + | Montezumia (30 esp.) | | — | |
| | | Monobia | | — | |
| | | Abispa | | — | |
| | | Ctenochilus | | = | |
| | | Alastor | | + | |
| | | Icaria (100 esp.) | | — | |
| | | Polybia (78 esp.) | — | | |
| Apidae Nomada | + | Apoica | = | | |
| | | Synoeca | — | | |
| | | Ropalidia | — | | |
| | | Tatua | — | | |
| | | Mischocyttarus | — | | |

N.B. — Parmi les Vespidae, les genres suivants sont largement représentés dans les deux hémisphères : *Discoelius*, *Eumenes* (200 esp.) et *Polistes* (130 esp.). Leurs espèces paléarctiques et néarctiques sont largement maculées de jaune; leur espèces tropicales et australes n'ont pas ou guère de jaune.

TABLEAU IV

Présence de ptérines tégumentaires chez les Aculéates
dont l'abdomen est sessile ou pédonculé

- pigments ptériniques absents (ou, au plus, très rares et très peu importants, jamais sur l'abdomen).
= pigments ptériniques présents, au moins chez certaines espèces, mais toujours peu importants et généralement pas sur l'abdomen.
+ pigments ptériniques présents, souvent en taches bien développées, y compris sur l'abdomen.

| Premier segment de l'abdomen fortement pédonculé | | Premier segment de l'abdomen sessile | | | |
|---|-----------------------|---|------------------------------|---------------------------|--------------|
| SPHECIDAE : | | SPHECIDAE : | | | |
| Psechiniæ | <i>Psenulus</i> | — | <i>Cerceris</i> | + | |
| | <i>Psen</i> | — | <i>Philanthus</i> | + | |
| | <i>Mimesa</i> | — | <i>Mellinus</i> | + | |
| | <i>Pemphredon</i> | — | <i>Nysson</i> | + | |
| | <i>Diodontus</i> | — | <i>Gorytes</i> | + | |
| | <i>Stigmus</i> | — | <i>Dolichurus</i> | — | |
| | Sphéciniæ | <i>Chlorion</i> | — | Astatinæ et Larrinæ | <i>Motes</i> |
| <i>Chalybion</i> | | — | <i>Tachysphex</i> | | — |
| <i>Sceliphron</i> | | + | <i>Notogonidea</i> | | — |
| <i>Sphex</i> | | — | <i>Larra</i> | | — |
| <i>Ammophila</i> | | — | <i>Motes</i> | | — |
| <i>Podalonia</i> | | — | <i>Tachytes</i> | | — |
| Crabroninæ | <i>Trypoxylon</i> | — | <i>Lyroda</i> | — | |
| | <i>Rhopalum</i> | = | <i>Astata</i> | — | |
| | <i>Podagritys</i> | = | Stizinae et Bembecinae | <i>Stictia</i> | + |
| | <i>Moniaecera</i> | — | | <i>Bicyrtes</i> | + |
| | <i>Dasyproctus</i> | = et + | | <i>Bembex</i> | + |
| | <i>Apocrabro</i> | — | | <i>Stizus</i> | + |
| Vespidæ : | <i>Tatua</i> | — | Crabroninæ | <i>Lindenius</i> | = |
| | <i>Ischnogaster</i> | = | | <i>Entomognathus</i> | = |
| | <i>Mischocyttarus</i> | — | | <i>Crossocerus</i> | = et + |
| | <i>Eumenes</i> | — ou = ou + | | <i>Lestica</i> | + |
| | <i>Montezumia</i> | — | | <i>Crabro</i> | + |
| | <i>Pachymenes</i> | — | | <i>Ectemnius</i> | + |
| | <i>Polybia</i> | — | | <i>Oxybelus</i> | + |
| | <i>Icaria</i> | — | | <i>Chatergus</i> | + |
| | <i>Synoeca</i> | — | | <i>Nectarina</i> | + |
| | <i>Apoica</i> | = | | <i>Paravespa</i> | + |
| | <i>Belonogaster</i> | — | | <i>Paragia</i> | + |
| | <i>Zethus</i> | — | | <i>Ceramius</i> | + |
| | <i>Discoelius</i> | = ou + | | <i>Jugurthia</i> | + |
| <i>Elimus</i> | = | <i>Trimeria</i> | + | | |
| <i>Calligaster</i> | — | <i>Masaris</i> | + | | |
| | | <i>Quartinia</i> | + | | |
| | | <i>Synagris</i> | + | | |
| | | <i>Rhygchium</i> | — | | |
| | | <i>Monobia</i> | — | | |
| | | <i>Vespa et Vespula</i> | + | | |
| | | <i>Polistes</i> | = ou + | | |
| | | <i>Odynerus</i> | + | | |
| | | <i>Pterochilus</i> | + | | |
| | | <i>Alastor</i> | + | | |

BIBLIOGRAPHIE

- ASHMEAD, W.H. (1896). — The phylogeny of the Hymenoptera. *Proc. Entom. Soc.*, Washington, **3**, 323.
- BECKER, E. (1937). — Über das Pterinpigment bei Insekten und die Färbung und Zeichnung von *Vespa* im besonderen. *Zeits. Morph. Okol. Tiere*, **32**, 672.
- BECKER, E. et SCHÖFF, C. (1936). — Der mikrochemische Nachweis der Pterine in Insekten. *J. Liebigs Ann. Chemie*, **524**, 124.
- BISCHOFF, H. (1927). — *Biologie der Hymenopteren*. Berlin, J. Springer.
- BÖRNER, C. (1919). — Stammesgeschichte der Hautflüger. *Biol. Zentralblatt*, **39**, 145.
- FORD, E.B. (1947). — A murexide test for the recognition of pterins in intact insects. *Proc. R. Entom. Soc.*, London (A), **22**, 72.
- FORD, E.B. (1947). — Studies on the chemistry of pigments in the Lepidoptera with reference to their bearing on systematics. 5. *Proc. R. Entom. Soc.*, London (A), **22**, 77.
- HANDLIRSCH, A. (1933). — Handbuch der Zoologie von W. Kükenthal, IV. 2. Insecta. 2. 17 *Ordnung der Pterygogenea*. Berlin et Leipzig, W. de Gruyter.
- HOPKINS, F.G. (1895). — The pigments of the Pieridae: a contribution to the study of excretory substances with function in ornament. *Trans. R. Soc. London (B)*, **185**, 661.
- HOPKINS, F.G. (1942). — A contribution to the chemistry of pterins. *Proc. R. Soc. London (B)*, **130**, 359.
- POLONOVSKI, M. et BUSNEL, R.G. (1946). — La biochimie des Ptérides. *Exposés Annuels de Biochimie Médicale*, **6**, 175.
- POLONOVSKI, M. (1950). — Données récentes sur les ptérides. *Exposés Annuels de Biochimie Médicale*, **11**, 228.
- PURRMANN, R. (1945). — Pterine. *Fortschritte der Chemie Organischer Naturstoffe*, **4**, 64.
-