

# THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE LILLE

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

C. HOSSELET

---

**1<sup>re</sup> THÈSE.** — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU CHONDRIOME  
CHEZ LES INSECTES (*Culicides et Phryganides*).

**2<sup>me</sup> THÈSE.** — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

---

*Soutenues le* \_\_\_\_\_ *devant la Commission d'examen.*

---

MM. MAIGE *Président.*

MALAQUIN }  
PRUVOST } *Examineurs.*  
DEHORNE }

---

PARIS

ÉDITION DES ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

LIBRAIRIE H. LE SOUDIER

174, Boulevard Saint-Germain, 174

---

1931

# UNIVERSITÉ DE LILLE

## FACULTÉ DES SCIENCES

MM.

<i>Doyen</i> .....	MAIGE, Botanique générale et appliquée.	
<i>Assesseur</i> .....	MALAQUIN, Zoologie générale et appliquée.	
<i>Doyen honoraire</i> .....	DAMIEN.	
<i>Professeurs honoraires.</i>	HALLEZ.	
	DAMIEN.	
	CHATELET.	
	BARROIS.	
	BRUHAT.	
	FOSSE.	
	PASCAL.	
<i>Professeurs</i> .....	PAILLOT.	
	BEGHIN.	
	SWYNGEDAUW....	Physique et Electricité industrielles.
	GAMBIER.....	Mathématiques générales.
	PELABON.....	Chimie générale.
	CHAZY.....	Calcul différentiel et intégral.
	BERTRAND.....	Paléobotanique.
	PARISELLE.....	Chimie physique et organique.
	DEHORNE.....	Histologie comparée et Biologie maritime.
	PRUVOST.....	Géologie et Minéralogie.
	LERICHE.....	Géologie générale et géographie physique.
	JOUNIAUX.....	Chimie analytique.
	FLEURY.....	Physique générale.
	KAMPE DE FERIET.	Mécanique des fluides.
CHAUDRON.....	Chimie appliquée à l'Industrie et à l'Agriculture.	
CHAPELON.....	Mécanique rationnelle et Calcul des probabilités.	
<i>Professeurs sans chaire.</i>	DOLLE..... Hydrogéologie, hygiène de l'eau et du sol.	
<i>Maîtres de conférences et chargés de cours..</i>	DUPARQUE.....	Géologie.
	GALLISSOT.....	Mathématiques.
	CARTAN.....	Mathématiques.
	MAZET.....	Mathématiques.
	CAU.....	Physique.
	BOGROS.....	Physique.
	LAMBREY.....	Radiotélégraphie.
	ROUELLE.....	Mécanique, Physique et Électricité industrielles.
QUINET.....	Maître de Conférence adjoint de Physique générale.	
<i>Secrétaire</i> .....	M. ETLICHER.	
<i>Secrétaire-adjoint</i> ....	M. DONNART.	
<i>Secrétaires honoraires.</i>	GUILLET.	
	LEBRUN.	

Le présent travail a été effectué au laboratoire de l'Institut de Zoologie de la Faculté des Sciences de Lille.

Monsieur le Professeur DEHORNE a bien voulu suivre mes recherches avec intérêt et a consacré de nombreuses heures à l'examen de mes préparations. Je lui en témoigne ici toute ma reconnaissance.

J'exprime également ma reconnaissance à Monsieur CHATELET, Recteur de l'Académie de Lille, à Monsieur MAIGE, Doyen de la Faculté des Sciences, à Monsieur le Professeur MALAQUIN, pour l'active bienveillance avec laquelle ils ont suivi mes travaux et les ont facilités.

Que Monsieur le Professeur A. PETTIT, qui a transmis mes notes préliminaires, et Monsieur le Professeur DUBOSCQ, qui a bien voulu accueillir ce mémoire dans les Archives de Zoologie expérimentale, acceptent le témoignage de ma gratitude.

J'exprime mes sentiments reconnaissants à MM. les Membres du Conseil de l'Université de Lille, du Comité d'Administration de la Caisse des Recherches, de la Société des Amis de l'Université de Lille, qui, par l'attribution de subventions, m'ont permis la continuation de mes recherches.



# DEUXIÈME THÈSE

---

## PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

- 1<sup>o</sup>. — BOTANIQUE : Le chondriome des végétaux.
- 2<sup>o</sup>. — GÉOLOGIE : La transgression crétacée dans le Nord-Est du Bassin de Paris.

*Vu et approuvé :*

Paris, le 28 Avril 1930

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,  
MAIGE

*Vu et permis d'imprimer :*

LE RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS,  
CHATELET



# CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU CHONDRIOME CHEZ LES INSECTES (CULICIDES ET PHRYGANIDES)

PAR

C. HOSSELET

Institut de Zoologie de la Faculté des Sciences de Lille.

## SOMMAIRE

INTRODUCTION .....	3
MATÉRIEL ET TECHNIQUE.....	3
<i>Matériel et Technique</i> : Examen vital (p. 3). — Examen sur le frais (p. 4). — Fixations (p. 4). — Colorations (p. 4). — Imprégnations (p. 4). — Recherches microchimiques (p. 5).	
CHAPITRE PREMIER. GLANDES SÉRICIGÈNES DES PHRYGANIDES.....	5
Historique (p. 5). — Observations personnelles (p. 6).	
A) <i>Larve de Triænodes bicolor</i> (p. 7). — Colorations vitales: Stade de repos (p. 7). — Stade de sécrétion (p. 8). — Séjour dans la rouge neutre (p. 10). — Techniques mitochondriales (p. 12). — Imprégnations (p. 14). — Techniques microchimiques (p. 16).	
B) <i>Larve de Phryganea grandis</i> . — Colorations vitales (p. 16). — Techniques mitochondriales (p. 17). — Techniques microchimiques (p. 21). — Imprégnations (p. 21).	
C) <i>Larves de Leptocerus (sp ?) et de Setodes teneiformis</i> .....	24
D) <i>Larve d'Oxyethira costalis</i> .....	26
CHAPITRE II. ÉTUDE DU NOYAU DES GLANDES SÉRICIGÈNES DES PHRYGANIDES.....	27
A) <i>Triænodes, Oxyethira, Leptocerus, Setodes</i> .....	27
B) <i>Phryganea grandis</i> .....	35
CHAPITRE III. GLANDE SALIVAIRE CHEZ LA LARVE DE CULEX.....	38
CHAPITRE IV. CELLULE NERVEUSE.....	43
Observations personnelles (p. 43).	
A) <i>Larve de Culex (= Theobaldia) annulatus</i> : Colorations vitales (p. 44). — Techniques mitochondriales: 1° Petits neurones (p. 45). — 2° Grands neurones (p. 46). — Imprégnations: 1° Grands neurones (p. 48). — 2° Petits neurones (p. 49).	
B) <i>Cellule nerveuse chez quelques autres Diptères</i> : 1° Chironome (p. 50). — 2° <i>Dicranomyia sp. ?</i> (p. 51).	
C) <i>Larve de Chloeon</i> .....	51
D) <i>Phryganides</i> : 1° <i>Phryganea grandis</i> (p. 52). — 2° <i>Setodes teneiformis</i> (p. 50).	
CHAPITRE V. ESPACES NERVEUX INTERCELLULAIRES.....	60
CHAPITRE VI. HYPODERME ET DISQUES IMAGINAUX.....	65
I. Chez les Insectes.....	65
A) <i>Culex (= Theobaldia) annulatus</i> : Hypoderme de revêtement (p. 65). — Insertions musculaires (p. 63).	
B) <i>Chironome</i> .....	67
C) <i>Aphrophora spumariae (Hémiptère)</i> .....	68
D) <i>Disque imaginal de l'œil</i> : production de pigment.....	70
E) <i>Disques imaginaires des appendices</i> .....	72
E) <i>Hypoderme des appendices chez la nymphe</i> .....	75

G) <i>Imprégnations</i> .....	76
II. Hypoderme chez Cyclops (sp?) .....	77
CHAPITRE VII. CELLULE INTERSTICIALE .....	79
A) <i>Culex</i> (= <i>Theobaldia annulatus</i> et <i>C. pipiens</i> ) .....	79
Observations vitales : 1° Cœcums (p. 79). — 2° Méso-intestin (p. 80). — 3° Intestin postérieur (p. 81). — Techniques mitochondriales : Proventricule (p. 81). — Cœcums (p. 83). — Méso-intestin (p. 86). — Intestin postérieur (p. 89). — Polarité du chondriome (p. 92).	
B) <i>Chloeon</i> .....	93
CHAPITRE VIII. CELLULES DE REMPLACEMENT .....	94
CHAPITRE IX. TUBE DE MALPIGHI .....	97
A) <i>Culex pipiens</i> (larve) : Colorations vitales (p. 98). — Techniques mitochondriales (p. 101). <i>Culex annulatus</i> (larve) : Colorations vitales (p. 104). — Techniques mitochondriales (p. 105)	
B) <i>Culex pipiens</i> et <i>C. annulatus</i> (imago) (p. 108).	
C) <i>Phryganea grandis</i> .....	108
D) <i>Setodes tineiformis</i> : Colorations vitales (p. 111). — Techniques mitochondriales (p. 112). — Imprégnations (p. 114).	
E) <i>Triænodes bicolor</i> : Colorations vitales (p. 114). — Techniques mitochondriales (p. 116). — Imprégnations (p. 117).	
F) <i>Oxyethira costalis</i> .....	118
G) <i>Leptocerus</i> (sp?) .....	118
Conclusions .....	124
CHAPITRE X. MYOGÉNÈSE .....	126
Historique. — Observations personnelles (p. 127).	
A) <i>Myogénèse des muscles à structure radiale</i> : fibrillogénèse (p. 128). — Appartition des disques sombres (p. 132).	
B) <i>Muscle vibrateur de Culex</i> (= <i>Theobaldia annulatus</i> ) : Stade du chondriome diffus (p. 136). — Stade du chondriome figuré (p. 138). — Stade de la myofibrille colorable et homogène (p. 140). — Apparition de la striation transversale, (p. 141). — Division longitudinale des fibrilles (p. 143). — Grains interstitiels (p. 144).	
CHAPITRE XI. SARCOPLASME .....	149
A) <i>Techniques mitochondriales</i> .....	149
B) <i>Imprégnations</i> .....	153
C) <i>Colorations vitales</i> .....	161
CHAPITRE XII. TISSU ADIPEUX .....	165
Historique (p. 165). — Observations personnelles (p. 166).	
A) <i>Culex</i> (= <i>Theobaldia annulatus</i> ) : 1° Tissu larvaire. Techniques mitochondriales (p. 166); Colorations vitales (p. 176). — 2° Tissu imaginal (p. 176).	
B) <i>Phryganides</i> .....	178
CHAPITRE XIII. CÉNOCYTES .....	182
Historique (p. 182). — Observations personnelles (p. 183).	
A) <i>Culex</i> (= <i>Theobaldia annulatus</i> ) : Colorations vitales (p. 184). — Techniques mitochondriales (p. 185). — Imprégnations (p. 193). — Imago (p. 194).	
B) <i>Phryganides</i> .....	195
CHAPITRE XIV. SPERMATOGÉNÈSE DE <i>Culex</i> (= <i>Theobaldia annulatus</i> ET DE <i>Culex pipiens</i> ) .....	196
Techniques mitochondriales (p. 196). — Colorations vitales (p. 208). — Imprégnations (p. 209).	
CHAPITRE XV. OVOGÉNÈSE .....	210
A) <i>Follicule de l'œuf de Culex</i> : Historique (p. 210). — Techniques mitochondriales (p. 211). — Cellules folliculaires (p. 211). — Cellules nourricières (p. 212). — Ovocyte (p. 215). — Imprégnations (p. 216). — Colorations vitales (p. 219).	
B) <i>Ovaire de Diceranomya</i> (sp?) : Ovocyte .....	220
C) <i>Ovaire de Setodes tineiformis</i> .....	222
D) <i>Follicule de Chironomus plumicornis</i> .....	226
Discussion des faits .....	230
CHAPITRE XVI. DISCUSSION GÉNÉRALE DES RÉSULTATS .....	232
A) <i>Phase compacte du chondriome</i> .....	234
B) <i>Phase réticulaire du chondriome et chondriome golgienne</i> .....	235
C) <i>Chondriome et vacuoles</i> .....	240
D) <i>Disparition du chondriome</i> .....	243
E) <i>Régénération du chondriome</i> .....	245
F) <i>Chondriome et Golgi</i> .....	249
<i>Index bibliographique</i> .....	255

## INTRODUCTION

Pendant une longue période, les auteurs qui ont étudié le chondriome avaient attribué à ce constituant un rôle prépondérant dans le métabolisme de la cellule. Depuis quelques années, de nombreux travailleurs ont émis des doutes sur ce rôle et certains d'entre eux ont reporté sur l'appareil de Golgi l'importance fonctionnelle attribuée précédemment au chondriome dans ce métabolisme.

Il nous a paru intéressant de rechercher, à l'aide des méthodes cytologiques actuelles, dans quelle mesure le chondriome pouvait intervenir réellement, soit dans les phénomènes d'élaboration, soit dans les différenciations des divers tissus.

Après quelques essais sur les Turbellariés, puis sur les Nématodes, nous avons étudié presque exclusivement les Arthropodes et plus particulièrement les Insectes. Ce dernier matériel s'est, en effet, révélé beaucoup plus favorable en raison de l'abondance du chondriome, et de la présence, au cours du développement, de métamorphoses qui constituent une expérience physiologique naturelle et, par suite, à l'abri des reproches que l'on peut toujours formuler à toute expérience réalisée au laboratoire.

Nous nous attacherons ici surtout à la présentation de stades intermédiaires, de formes de passage, observés sur le chondriome.

## MATÉRIEL ET TECHNIQUE

**MATÉRIEL.** — Nos recherches ont porté sur les différents tissus des larves et des nymphes de quelques Diptères : *Culex* (= *Theobaldia*) *annulatus* SCHRANK et *C. pipiens* LINN., *Chironomus plumosus* LINN., *Corethra plumicornis* FAB.; ainsi que sur les tissus des larves de quelques Phryganides : *Phryganea grandis* L., *Triaenodes bicolor* CURT., *Setodes tineiformis* CURT., *Oxyethira costalis* CURT., *Leptocerus* (sp. ?), et de celle de *Chloeon dipterum* L. (Archiptère).

Nous avons examiné également l'hypoderme chez Cyclops.

**TECHNIQUE.** — Nous avons utilisé tour à tour, sur le même matériel : l'examen vital, l'examen sur le frais, l'examen sur préparations fixées et colorées, l'examen après imprégnation osmique ou argentique, enfin, quelques techniques microchimiques.

*Examen vital.* — Pratiqué exclusivement sur des larves jeunes, encore transparentes, ayant vécu un temps assez court dans des solutions éten-

dues de colorant d'action très peu toxique, tels que le rouge neutre et le bleu de méthylène.

*Examen sur le frais.* — Nous avons employé le rouge neutre et le vert-Janus B, de Hoëchst., en solution étendue dans l'eau physiologique à 6 p. 1000. Les colorants ont été employés tantôt séparément, tantôt combinés. C'est d'ailleurs ce dernier procédé qui a donné les résultats les plus intéressants. Le violet Dahlia nous a parfois donné d'assez bonnes colorations, mais toujours inférieures à celles obtenues par le vert-Janus.

Nous pensons qu'il y a lieu d'éviter les durées trop longues de coloration et de ne tenir compte que des observations faites après un temps oscillant entre 5 et 15 ou 20 minutes, selon les tissus.

*Fixations.* — La plupart de nos fixations ont été faites selon les techniques mitochondriales. Les fixations classiques de Regaud, de Champy, de Benoît nous ont fourni quelques préparations intéressantes, mais se sont montrées peu constantes. Nous avons été amené à éliminer l'acide osmique ou tout au moins à ne l'utiliser qu'en très faible proportion; par exemple, nous l'avons employé avec le Regaud, à raison de 1 ou 2 gouttes par  $\text{cm}^3$  de fixateur, pour la détection des graisses. Nos meilleures préparations ont été obtenues par l'usage du Zenker-formol, suivi d'une post-chromisation durant trois à quatre semaines dans une solution de  $\text{Cr}^2 \text{O}^7 \text{K}^2$  à 3 p. 100 ou encore quarante-huit heures, à  $40^\circ$ , dans une solution saturée de  $\text{Cr}^2 \text{O}^7 \text{K}^2$ , selon le procédé préconisé par PARAT. Cette méthode nous a donné, surtout avec les Insectes, les résultats les plus conformes à nos observations vitales et aussi les plus constants. Afin de mettre les graisses en évidence, nous avons parfois procédé, comme pour le Regaud, à l'addition de 1 ou 2 gouttes d'acide osmique à 2 p. 100 par  $\text{cm}^3$  de fixateur. Pour les recherches anatomiques, le mélange de Bouin et le sublimé acétique ont donné de bons résultats.

*Colorations.* — Pour la mise en évidence du chondriome, nous avons utilisé : 1<sup>o</sup> l'hématoxyline ferrique, selon les techniques de REGAUD, de HEIDENHAIN. Nous avons souvent procédé au mordantage et à la coloration à chaud ( $40^\circ$ ), en conservant les mêmes durées (24 heures); 2<sup>o</sup> la fuchsine acide, selon la technique d'ALTMANN et aussi selon les modifications de CHAMPY-KÜLL, de MILLOT, de VOLKONSKY. Cette dernière a fourni des préparations particulièrement délicates et lisibles.

*Imprégnations.* — Nous avons utilisé les méthodes à l'argent (Golgi, Cajal-alcool, Cajal-urane, Da Fano), et les méthodes osmiques (Mann-

Kopsch, Sjöwall, Nassonow-Kolatschew), avec parfois quelques variantes dans les taux des solutions et dans les durées d'imprégnation.

*Recherches microchimiques.* — La recherche des graisses s'est faite par les méthodes au Soudan, au bleu de Nil, à l'acide osmique, avec emploi des coupes à congélation.

La détection des lipoides s'est effectuée par la méthode de Smith-Dietrich et celle des acides gras par la méthode de Fischler.

Pour déterminer la composition de certaines enclaves nous avons eu recours aux réactions diverses : de la murexide, de la ninhydrine et au réactif de Millon, comme nous l'avons indiqué dans la relation de nos recherches.

Nous avons utilisé la réaction de Courmont et André pour la recherche des bases puriques.

Les figures ont été dessinées à la chambre claire, l'image étant projetée sur la table de travail. Combinaisons optiques : objectifs apochromatiques Zeiss, 1,5 mm. et 2 mm., oculaires compensateurs. Grossissement : 3200, sauf pour les figures d'ensemble où le grossissement varie entre 1000 et 1200.

Le crénelé exagéré de certains chondriosomes est un effet de l'emploi du réseau pour la reproduction des dessins.

## CHAPITRE PREMIER

### GLANDE SÉRICIGÈNE DES PHRYGANIDES

**HISTORIQUE.** — L'étude des glandes séricigènes des Insectes a été entreprise par GILSON dès 1890. Cet auteur a pu établir chez les Lépidoptères et chez les Trichoptères l'histologie des tubes sécréteurs et a même esquissé au moyen des méthodes utilisées à cette époque, une étude cytologique au cours de l'élaboration de la soie.

Les conclusions auxquelles il est parvenu sont les suivantes : 1° Les bâtonnets qui se trouvent dans le cytoplasme sont la substance qui deviendra la soie ; 2° les noyaux contiennent des enclaves volumineuses qui, rejetées, pourront également donner la soie ; de sorte que cette dernière substance est le résultat de l'élaboration du cytoplasme et du noyau. Cette dualité d'origine a été, depuis, tour à tour affirmée et niée par les auteurs qui se sont occupés de cette question. Mais ce n'est guère que

depuis l'emploi des méthodes mitochondriales et des méthodes d'imprégnation qu'une description plus précise est devenue possible.

Les auteurs qui ont étudié plus spécialement les constituants cytoplasmiques des glandes séricigènes des Insectes par les méthodes actuelles sont assez peu nombreux.

KINNEY (1926), signale dans toute la glande chez *Hyphantria cunea*, un chondriome qui ne s'oriente que dans la région postérieure, seule considérée comme sécrétrice. Elle considère la possibilité pour ce constituant, d'intervenir dans la sécrétion soit comme catalyseur, soit même par formation directe de gouttelettes de sécrétion.

PAILLOT et NOËL (1929), après avoir constaté chez *Bombyx mori* la présence d'un chondriome toujours abondant avec quelques formes évolutives, chondriocontes en massue ou moniliformes, et cela dans toutes les régions de la cellule, concluent à l'extrême difficulté de donner une interprétation de ces modifications. Ils estiment que le rôle du chondriome dans la sécrétion est de beaucoup moins important que celui joué par les nucléoles émigrés dans le cytoplasme.

Ces mêmes auteurs ont observé chez *Pieris brassicæ* des phénomènes du même ordre avec quelques légères différences dans la topographie des éléments chondriosomiques.

PARAT et PAINLEVÉ (1924), puis PARAT (1928), étudiant la glande salivaire chez *Chironomus* par les colorations vitales, par les méthodes mitochondriales, par les imprégnations, établissent la coexistence de deux constituants indépendants : le chondriome et le vacuome, ce dernier se confondant avec l'appareil de Golgi des anciens auteurs et jouant le rôle prépondérant dans la sécrétion.

BEAMS et WU (1929), ont étudié la glande séricigène de *Platyphylax*; n'ayant pas employé les méthodes mitochondriales, ils se contentent à ce sujet de rapporter les résultats de KINNEY, de NOËL et PAILLOT et estiment qu'aucune connexion précise entre le chondriome et la sécrétion n'a été définie. De même les imprégnations leur montrent un « appareil de Golgi » qui ne semble pas non plus avoir de rapport avec le phénomène sécrétoire, lequel leur paraît ressortir exclusivement aux nucléoles émigrés dans le cytoplasme.

#### OBSERVATIONS PERSONNELLES

Les glandes séricigènes des larves de Phryganides sont constituées par deux tubes terminés en cul-de-sac et s'étendent sur toute la longueur

de la larve, puis se replie en U, de sorte que la longueur de chaque tube dépasse celle de l'animal. On peut y distinguer deux régions d'ailleurs non nettement séparées : une région proximale, très courte, de diamètre faible, et le reste de la glande qui constitue un tube de diamètre un peu plus considérable, uniforme jusqu'à l'extrémité, qui flotte librement dans la cavité générale.

Il ne nous a pas été possible de discerner, dans la région distale, une partie plus spécialement sécrétrice.

Ce matériel s'est montré relativement favorable pour les observations sur le frais, et ceci, surtout en raison de la facilité avec laquelle les glandes glissent en quelque sorte d'elles-mêmes à l'extérieur, à la suite d'une légère incision de la paroi latérale du corps.

On réalise ainsi leur extirpation sans exercer de traction, donc sans aucune cause de traumatisme, ce qui est de première importance dans ce genre d'examen, où il est toujours très difficile de ne pas provoquer d'artefacts par compression ou étirement du cytoplasme.

Ce matériel a été examiné : 1° au cours de colorations vitales ou post-vitales; 2° après fixation par les méthodes mitochondriales; 3° après imprégnation osmique ou argentique.

#### A. — Larve de *Triænodes bicolor*.

##### COLORATIONS VITALES

Afin de pouvoir établir une sériation du phénomène sécrétoire, il est particulièrement indiqué de recourir au procédé de la sécrétion provoquée. C'est ce qu'a fait PARAT pour le Chironome, et c'est également ce que nous avons réalisé avec la larve de *Triænodes*. Le procédé est d'ailleurs relativement facile. Comme on sait, les glandes séricigènes larvaires sécrètent un produit utilisé à la confection du tube; la larve extraite de son fourreau, est laissée en présence de petits fragments végétaux dont elle se sert ordinairement dans la réfection de son abri.

En prélevant des larves à des intervalles de plus en plus éloignés du début de la reconstitution, on a toutes chances d'observer les stades successifs du cycle sécrétoire.

*Stade de repos.* — Le vert-Janus en solution physiologique colore une série de filaments de longueur moyenne, flexueux; ils sont généralement plus abondants et surtout plus épais à la base de la cellule et s'élèvent à peu près jusqu'au tiers de la hauteur. Ils ne paraissent présenter que

quelques irrégularités peu importantes sur leur trajet (fig. 1, pl. I). Bien qu'on puisse distinguer quelques chondriocotes plus avancés vers la région supérieure de la cellule, c'est-à-dire du côté de la lumière, cette région paraît assez souvent dépourvue de chondriome, ce qui est, nous nous empressons de le dire, en opposition comme nous le verrons plus bas, avec les résultats fournis par les fixations mitochondriales, lesquelles montrent un chondriome avançant jusque l'apex de la cellule.

L'explication de cette contradiction nous paraît résulter du peu de pénétrabilité du vert-Janus, mais aussi de son peu de résistance à l'action réductrice du cytoplasme. Il est vraisemblable, en effet, qu'en raison de l'épaisseur relativement grande de cytoplasme à traverser, le vert-Janus est amené à l'état de leuco-dérivé au cours de sa pénétration et la coloration n'est plus réalisée. Au niveau d'un sectionnement du tube là où le vert-Janus accède plus facilement dans la région apicale, le chondriome peut être coloré jusque l'apex des cellules.

Cette observation est fort instructive et doit nous mettre en garde contre certains jugements précipités concernant les colorations vitales ; en effet, des résultats négatifs fournis par ces colorations peuvent ne résulter que d'une insuffisante pénétration du colorant ou encore plus souvent de la formation d'un leuco-dérivé ; ce n'est pas l'élément cherché qui manque, c'est la coloration qui ne joue pas.

Le rouge neutre colore, dans une zone sous-jacente, quelques rares petites vacuoles, le plus souvent isolées, parfois groupées par quelques unités. Elles ne semblent pas être, au moins à ce moment, en rapport avec un chondriocote.

Certaines d'entr'elles se colorent *in toto*, d'autres peuvent présenter un croissant plus intensément coloré : cependant on peut trouver de place en place, un chondriocote tangent à une vacuole ou même la cerclant partiellement. La petitesse des éléments et la difficulté de mise au point inhérente à l'épaisseur du tube, ne permet pas d'être absolument affirmatif, mais d'après de nombreux examens il nous semble extrêmement probable qu'il s'agit d'un accollement véritable et non d'un rapprochement fortuit sans contact intime.

*Stade de sécrétion.* — Il ne nous a pas été possible de sérier les stades successifs de sécrétion avec une aussi grande précision qu'a pu le faire PARAT chez le Chironome. Les cellules sont, en effet, contiguës, avec des limites parfois difficiles à repérer, et les différentes phases qui peuvent se trouver dans les cellules voisines sont difficiles à sérier.

Il n'en est pas moins intéressant de signaler les modifications considérables que subissent les constituants cytoplasmiques :

Aux chondriosomes épais, mais à contours nettement délimités du stade de repos, succèdent des amas de substance colorable par le vert-Janus, ayant une tendance à se montrer quelque peu diffuse; dans ces amas, il est cependant possible de retrouver des filaments. Ceux-ci y forment des complexes très serrés, à la suite d'enchevêtrements variés et de liaisons anastomotiques produisant les aspects les plus divers comme le montre la figure 2, planche 1. On y remarque assez souvent des sortes de mailles plus ou moins nombreuses formant un petit réseau englobé dans une masse filamenteuse et dont nous avons, dans des notes préliminaires, signalé l'existence sous le nom de « masses filo-réticulaires ».

On observe, en outre, des formes filamenteuses sur le trajet desquelles existent de petites nodosités qui leur donnent parfois un aspect irrégulier, varié, ou qui les transforment en une sorte de chapelet : d'autres sont seulement renflées aux extrémités. On voit que ces changements morphologiques du chondriome coïncident avec une phase d'activité intense. Nous avons dans ces observations, éliminé tout résultat observé après le début de la vésiculation du chondriome, qui donne un tout autre aspect que ceux que nous décrivons.

L'examen en double coloration vert-Janus-rouge neutre, montre un aspect très curieux des éléments colorables par ce dernier produit. Dans les complexes filo-réticulaires que nous avons signalés, on voit, colorés en rouge, de petits éléments qui peuvent, ou bien être enclavés dans la concavité d'un chondriosome épaissi et font en quelque sorte corps avec lui, ou bien se montrer sur le trajet du filament (fig. 2 a, pl. I).

Parfois, il semble que des chondriocontes épaissis viennent converger et se perdre dans l'intérieur d'une masse volumineuse colorée par le rouge neutre : les mailles des réseaux paraissent être remplies par des vacuoles colorées en rouge. Mais le plus souvent, la masse rouge ne laisse plus percevoir que quelques fragments du chondriome qui apparaissent d'ailleurs peu nettement sur le fond de la masse en pleine croissance, un peu comme de la ficelle ligotant un paquet mou qui se boursoufle irrégulièrement.

De sorte que l'on a l'impression d'être en présence d'un chondriome qui disparaît peu à peu autour et à l'intérieur d'une masse de plus en plus volumineuse.

D'autre part, on voit des vacuoles qui, colorées en rouge, sont libérées

de tout contact avec le chondriome. Ce dernier ne s'observe plus à ce moment qu'à l'état très fragmenté et très raréfié : en dehors du chondriome impliqué dans les masses prenant le rouge neutre, il en persiste relativement peu à l'état libre.

Il semble donc qu'au cours de la sécrétion, le chondriome ait subi une diminution quantitative. Nous verrons ultérieurement comment se fait la récupération de chondriome dans un élément ainsi appauvri.

Doit-on admettre que le chondriome se transforme directement en substance prenant le rouge neutre, ou bien s'agit-il d'une action semblable à celle d'un ferment, d'un catalyseur ?

Il ne nous paraît pas probable que l'action catalytique seule soit à envisager ici, car il n'y aurait vraisemblablement pas disparition aussi marquée du catalyseur, en l'espèce le chondriome. La façon dont s'opère l'augmentation de la masse colorable au rouge neutre ne permet pas non plus d'envisager une simple transformation de la substance chondriosomique, en définitive peu abondante.

Une action de condensation au cours de laquelle le chondriome serait susceptible lui-même d'intervenir dans la formation du composé, de lui fournir un élément et par suite subissant une désagrégation pouvant aller jusqu'à la disparition expliquerait mieux, ce nous semble, le comportement actuel du chondriome. Le cytoplasme fondamental nous paraît jouer un rôle important en tant que réservoir de substances, mais ce serait sous l'influence du chondriome et à son niveau que pourrait s'effectuer la séparation d'une phase.

*Séjour dans le rouge neutre.* — Au cours de la reconstitution de leur tube, nous avons laissé séjourner les larves de *Triænodes* dans une solution très étendue de rouge neutre. Nous avons ensuite examiné les glandes, soit par transparence sur l'animal entier, soit dans la solution physiologique après extirpation : les aspects ont d'ailleurs été superposables.

Après un séjour très court — trois ou quatre heures — on peut apercevoir de très petits éléments colorés, de forme vaguement elliptique le plus souvent allongés en une sorte de boyau contourné ou même très irrégulier. Ils occupent une région s'étendant de la base à peu près au milieu de la hauteur de la cellule. Certains d'entre eux (fig. 3 a, pl. I) ne paraissent pas teintés uniformément mais peuvent présenter une partie plus vivement colorée, formant un croissant périphérique, ou au contraire, une masse intérieure.

Si l'on examine une telle glande dans une solution de vert-Janus, on remarque que des éléments rougis sont, pour la plupart, au contact même des chondriocontes, mais quelques-uns semblent libres.

Lorsque l'animal a vécu plus longtemps dans le rouge neutre, de véritables plages colorées se développent : elles affectent souvent des formes allongées en sortes de bandes, en boyaux contournés et irréguliers ; quelques-unes de ces plages paraissent formées d'amas de vacuoles qui se seraient soudées.

La figure 3, pl. I (en *b*, *c*, *d*, *e*) représente quelques aspects observés après un séjour de vingt-quatre heures dans la solution rouge neutre et examen dans le vert-Janus. Toutes ces formes bosselées et très souvent bifurquées montrent un accolement intime du chondriome et des plages colorées au rouge neutre. Il semble bien que le chondriome n'est pas toujours uniquement en bordure de ces formations, mais qu'il s'y trouve en quelque sorte inclus, les parties visibles prenant le vert étant plus ou moins fragmentées et réduites à des pointillés irréguliers.

Toutes les régions du tube glandulaire ne paraissent pas être au même stade ; tout se passe comme si chaque cellule poursuivait son cycle dans une certaine mesure indépendamment des cellules voisines.

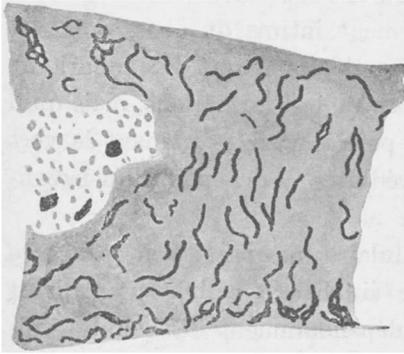
Les formations colorées au rouge peuvent prendre un développement considérable et émettre dans le cytoplasme environnant des prolongements nombreux qui divergent à partir de la masse principale ; néanmoins, elles semblent encore non homogènes, et constituées par des amas de vacuoles : à ce stade, le vert-Janus n'y colore plus la moindre trace de chondriome.

Par contre, dans les régions où le rouge neutre n'a rien coloré, on observe un chondriome à formes extrêmement compliquées, souvent filamenteuses, tortillées, avec boucles (fig. 3 *g*, *h*, *k*, pl. I), caractérisées par des anastomoses nombreuses.

L'existence de ce dernier chondriome non transformé nous permet de considérer les masses colorées par le rouge neutre comme provenant du fonctionnement normal de la cellule et non de vacuoles artificielles provoquées par la présence d'un excès du colorant. Dans ce dernier cas, en effet, les cellules soumises aux mêmes conditions auraient toutes montré les mêmes vacuoles dues à un artefact et que CHLOPIN a signalé sous le nom de crinôme.

## TECHNIQUES MITOCHONDRIALES

Chez la larve en dehors de la période de reconstruction du fourreau, le chondriome est abondant, constitué surtout par des filaments longs, parfois épais, peu flexueux, disposés dans le sens de la hauteur de la cellule (fig. 1). Ils sont particulièrement nombreux dans la zone basale où ils forment une bande très dense : mais il en existe, bien qu'un peu plus courts et avec une orientation moins régulière, dans la région moyenne et jusqu'à l'apex de la cellule. Ceci nous montre bien que l'aspect observé en coloration vitale est incomplet, comme nous l'avons fait remarquer précédemment (page 10).



6.

FIG. 1. *Trienodes bicolor* : Glandes séricigènes. Stade de sécrétion ralentie. Fix. : Zenk.-Form. — Color. : Altm.; b, base de la cellule; l, lumière du tube.

D'ailleurs, il n'est pas rare d'observer ici des formes renflées, soit sur toute la longueur, soit seulement à une extrémité ou encore des boucles doubles, ce qui nous paraît indiquer qu'il n'y a pas de stade de repos absolu, mais qu'il existe constamment quelques formes évolutives indiquant une activité ralentie plutôt que suspendue.

Lorsque l'animal a recommencé la construction de son fourreau (fig. II), les chondriosomes se ren-

flent dans leur partie médiane, quelquefois aux extrémités. La substance mitochondriale se présente alors sous des aspects moins nets presque diffus, ce que nous considérons comme le début d'une activité intense.

On remarque de plus une tendance à la formation de complexes, c'est-à-dire de groupements de chondriosomes resserrés dans un petit espace et qui se montrent complètement intriqués et anastomosés les uns avec les autres. Ces complexes rappellent ceux observés en coloration vitale.

Au fur et à mesure que la sécrétion se prolonge, on voit apparaître, outre les complexes que nous venons de signaler, des vacuoles isolées les unes des autres, de petite taille, se détachant en clair sur le fond du cytoplasme légèrement coloré en rose dans la technique d'Altmann. Ces vacuoles occupent le plus souvent la partie infra-nucléaire de la cellule et sont parfois libres de tout rapport avec le chondriome. Par

contre, certaines d'entre elles se montrent accolées intimement à nu chondrioconte court, qui lui forme une enveloppe partielle ou lui est simplement tangent. De tels aspects correspondent fort bien aux images fournies par les colorations vitales.

Sur les préparations d'animaux ayant commencé la reconstitution depuis plus longtemps, on observe un chondriome de plus en plus fragmenté; les complexes primitivement formés sont souvent partagés en plusieurs petits groupements composés de parties un peu épaissies mais courtes, anastomosées en très petits assemblages. L'ensemble de ces groupements ne remplit pas une zone aussi étendue que celle occupée par les complexes primitifs. Les plus volumineux occupent encore la région basale, tandis que dans la région supranucléaire on ne rencontre guère que quelques fragments isolés encore épais mais courts.

Lorsque la larve a presque terminé la reconstruction de son fourreau, le cytoplasme de la glande se montre sillonné par un nom-

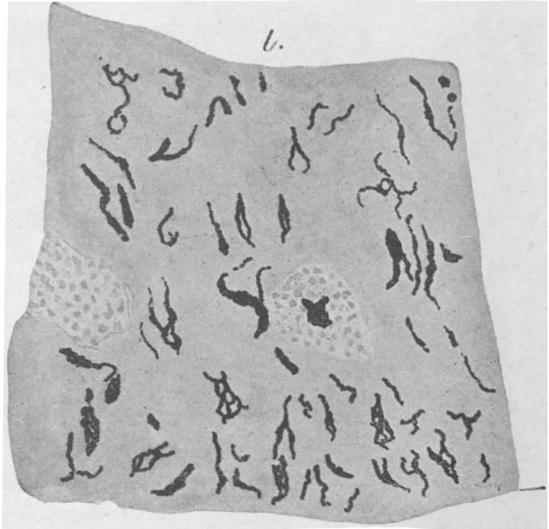


FIG. II. *Tricnoides bicolor* : Glande séricigène. Larve terminant la reconstitution de son fourreau. Fix. : Zenk. Form. — Color. : Hématox.-ferr.

bre important de travées étroites, sinueuses, anastomosées qui ne prennent pas la même coloration que le cytoplasme fondamental : elles s'orientent dans l'ensemble vers la lumière du tube. On y découvre des chondriosomes d'aspect plus ou moins irrégulier, souvent délabré, qui ne recouvrent qu'une partie restreinte de la longueur de la travée et sont situés tantôt dans l'axe, tantôt en bordure. En de nombreux cas, ils sont réduits à quelques vestiges.

Il ne subsiste plus alors qu'un chondriome extrêmement raréfié, comportant quelques gros éléments très dispersés et quelques formes très grêles, ramifiées.

Après ce stade de chondriome raréfié mais non tout à fait disparu, nous pensons qu'une nouvelle quantité de substance mitochondriale fait

son apparition dans le cytoplasme par un processus que nous décrirons dans un prochain paragraphe.

#### MÉTHODES D'IMPRÉGNATION

Nous avons employé alternativement les méthodes osmiques et les méthodes argentiques. La méthode de DAFANO nous a fourni quelques préparations intéressantes. La figure III, relative à une larve en pleine période de reconstruction de son fourreau, nous montre dans la zone

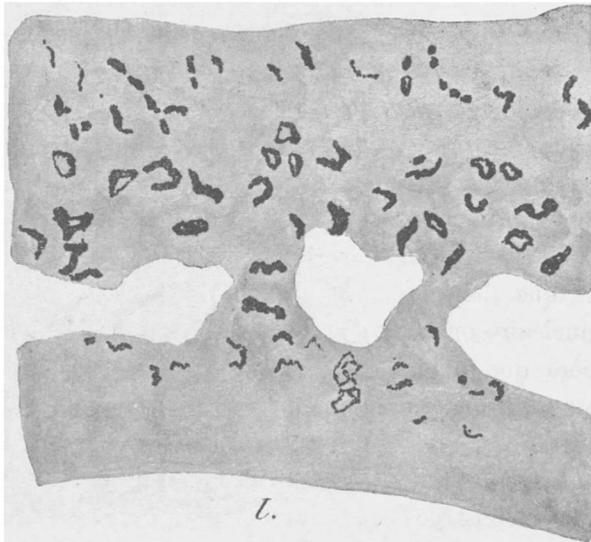


FIG. III. *Triznodes bicolor*: Glande séricigène. Fourreau à demi reconstruit. Impr. : Da Fano.

basale des éléments courts, épais, légèrement incurvés, formant parfois de petits alignements. Ces éléments sont assez peu nombreux et correspondent à quelques formes de chondriome renflé que la coloration vitale a mis en évidence à ce stade ; nous retrouvons également un tel aspect, mais un peu plus pauvre encore sur une préparation mitochondriale provenant d'une larve venant de terminer la reconstruction de son fourreau.

Dans la zone moyenne où la coloration vitale nous a montré le plus grand nombre de vacuoles accolées ou non à un chondriosome, nous observons (fig. IV) des éléments épais, nombreux, en forme tantôt de dictyosomes, tantôt de boyaux irrégulièrement contournés. Il ne paraît pas douteux que ces éléments ne correspondent aux formes analogues dessinées d'après les colorations vitales et représentent

soit des vacuoles libres, soit des plages accolées aux chondriosomes.

La zone apicale se montre ici presque délabrée : ce n'est pas là un aspect général de la partie apicale dans toute la glande, car dans des régions voisines de celle que nous avons figurée, les éléments imprégnés occupent une zone plus rapprochée de la lumière, ce qui laisse entrevoir qu'il existe une sorte de migration des éléments de la zone basale où a commencé leur formation, vers la lumière. Il ne peut donc être question ici d'un emplacement fixe de tous ces éléments qui représentent pour nous « l'appareil de Golgi » de la cellule séricigène. Le terme « appareil » ne nous paraît d'ailleurs pas correspondre à ce que nous observons puisqu'il s'agit ici d'éléments indépendants les uns des autres, semblant bien évoluer chacun pour leur propre compte bien que d'une origine commune : la substance mitochondriale.

Nous avons signalé dans une note préliminaire (1927 c) qu'à l'imprégnation le filament accolé à une vacuole pouvait être imprégné, alors que le chondriome basal, aux formes non modifiées, ne l'était pas.

Nous écrivions à ce sujet que ce fait nous incitait à ne pas confondre les deux formations, puisque l'une seulement était conservée par l'imprégnation. Nous avons eu depuis de très nombreux exemples où l'imprégnation mettait aussi bien en évidence, l'une et l'autre, ou même les deux à la fois, aussi avons-nous modifié légèrement notre opinion à ce sujet et l'avons exprimée d'ailleurs dans plusieurs de nos notes. Nous pensons actuellement que ces formations sont équivalentes et ne diffèrent que par une légère différence chimique subie par le chondriome au cours de sa période d'élaboration. Le fait de pouvoir être plus facilement mis en évidence par les méthodes d'imprégnation comme aussi les formes qu'il peut alors prendre, nous ont amené à concevoir l'existence d'une phase spéciale du chondriome et que nous avons désignée sous le nom de phase du chondriome à forme golgienne.

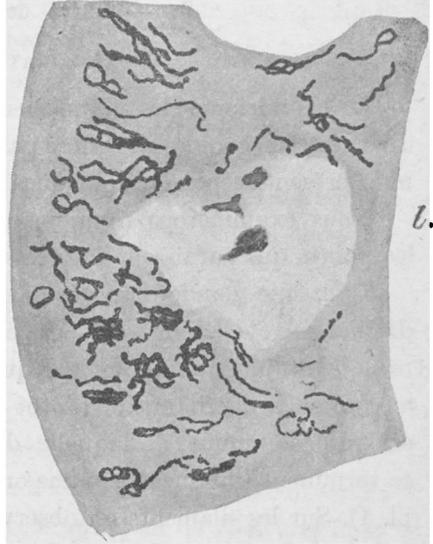


FIG. IV. *Setodes tineiformis* : Glande séricigène; complexes mitochondriaux dans la région basale. Fix. : Zenk.-Form. — Color. : Altmann.

## TECHNIQUES MICROCHIMIQUES

La méthode de SMITH-DIETRICH nous a permis de révéler la présence du chondriome et ceci en raison des lipoides qu'il contient, en même temps que très souvent une certaine zone cytoplasmique voisine du chondriome et correspondant à des lipoides diffus.]

Elle nous a permis également de montrer que les nucléoles contiennent aussi des lipoides et d'établir une certaine parenté chimique entre ces deux éléments.

B. — Larve de *Phryganea grandis*.

## COLORATIONS VITALES

Le chondriome des glandes séricigènes que nous avons étudié chez diverses Phryganides ne diffère pas essentiellement d'une espèce à l'autre, mais présente cependant quelques particularités méritant d'être signalées.

Nous examinerons rapidement, sans reprendre une étude détaillée, les points qui paraissent intéressants chez *Phryganea grandis*.

Dans une glande observée dans une solution de vert-Janus, le chondriome se révèle constamment, au repos, sous un aspect plus grêle et presque toujours plus complexe que chez *Tricnodes*. On est fréquemment en présence de filaments tantôt bifurqués, tantôt figurant une partie centrale commune, de laquelle divergent des filaments contournés qui se terminent librement, comme on l'observe aussi chez *Tricnodes* (fig. 3, pl. I). Sur les filaments on observe en nombre restreint des granulations qui se colorent par le vert-Janus ou, dans d'autres cas (voir fig. 4 a, pl. I), des grains réfringents rebelles à cette coloration, à peu près de même taille que les granulations colorables.

Il ne nous a pas été possible, par aucune coloration vitale, de colorer le contenu de ces grains réfringents qui sont même parfois visibles sur l'animal examiné par transparence, ce qui exclut l'idée d'artefact. Nous avons pu en observer quelques-uns qui paraissaient libres, mais la plupart étaient accolés à un chondriosome. Il semble bien que la périphérie prenne la coloration bleue par le vert-Janus, toutefois il est difficile d'affirmer que le fait est général et surtout qu'il répond bien à une fixation du colorant sur un constituant et non à une précipitation du colorant à l'intersurface de deux phases colloïdes.

Il est aussi à noter que ce grain ne paraît pas se trouver sur le corps même du filament, mais être disposé latéralement. On n'en voit pas apparaître de nouveaux au cours de l'observation.

L'examen en double coloration rouge neutre-vert-Janus, montre alors plus spécialement dans la zone sous-jacente à la région basale, quelques vacuoles dont la coloration rouge n'est d'ailleurs pas intense et qui peuvent souvent être libres de contact avec tout chondriosome.

Les aspects de la glande en période d'activité rappellent de façon frappante ceux que nous avons signalés chez *Tricnodos* : boyaux bosselés, intimement accolés à un chondrioconte qui les borde ou le plus souvent intriqués dans un complexe filo-réticulaire de substance mitochondriale; plages très irrégulières où le vert-Janus ne colore plus que quelques fragments englobés dans la masse rouge, enfin masses très ramifiées, paraissant formées de vacuoles fusionnées et ne montrant plus de chondriome.

Les observations faites sur des larves ayant séjourné pendant des temps variables dans des solutions de rouge neutre à des titres différents, nous ont fourni des résultats qui concordent avec ceux relatés ci-dessus pour *Tricnodos*.

Nous avons noté que c'est environ après une heure de séjour dans le R. N. à  $\frac{1}{20.000}$  ou deux heures dans une solution à  $\frac{1}{40.000}$  que commencent à se colorer quelques petits éléments plus ou moins sphériques, tantôt en contact avec un chondriosome, tantôt libres.

Peu à peu la coloration révèle des stades analogues à ceux observés au cours de l'élaboration normale, mais après un séjour de 15 heures dans la solution à  $\frac{1}{20.000}$ , de 48 à 72 heures dans une solution à  $\frac{1}{40.000}$  la cellule se montre bourrée de plages colorées en rouge, sans que le vert-Janus puisse encore colorer le chondriome.

Il est vraisemblable que, à la période de formation normale de vacuoles colorées et en contact avec le chondriome, a succédé ici la création de vacuoles artificielles par excès de colorant et que les périodes de 48 heures (ou 72 heures) dépassent la durée liminaire nécessaire pour que le crinôme de CHLOPIN prenne naissance.

#### TECHNIQUES MITOCHONDRIALES

Nous avons représenté dans la figure v, un aspect du chondriome dans une glande en activité restreinte, le repos absolu n'étant pour ainsi dire jamais atteint dans cette espèce.

Nous observons tout d'abord que le chondriome très abondant,

occupe toute la hauteur de la cellule et qu'il s'y montre sous les aspects très variés :

a) Dans la région qui va de la base à mi-hauteur vers la lumière, on ne trouve que quelques rares chondriocotes de forme classique; la plupart des chondriocotes portent sur leur trajet des renflements qui, dans certains cas, peuvent paraître compacts, mais qui donnent souvent l'impression d'une substance qui prend une forme plus diffuse et qui subit

une sorte de désagrégation. Les contours en deviennent peu nets et le chondriome prend l'aspect voisin des masses diffuses de substance mitochondriale.

A côté de ces éléments à contour épais et diffus existent d'autres chondriosomes souvent en complexes, montrant une ou plusieurs mailles formant une sorte de centre d'où divergent des parties filamenteuses qui se terminent librement.

Enfin, des anneaux dont l'un des bords est plus épais et des formes en U plus ou moins fermés, se retrouvent disséminés entre les complexes chondriosomiques.

b) Dans la région allant du milieu de la cellule à la

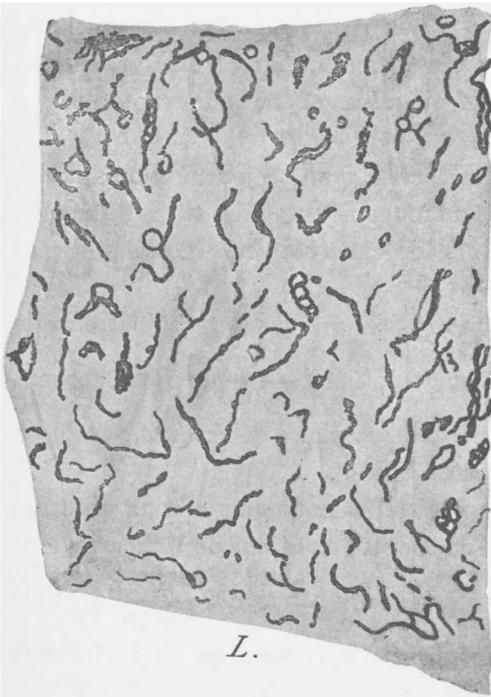


FIG. V. *Phryganea grandis* : Glande séricigène. Stade de chondriome sur toute la hauteur de la cellule. Formes évolutives surtout dans la région basale. Fix. : Zenk-Form. — Color. : Hémat.-ferr.

lumière du tube, on observe un grand nombre de filaments dont beaucoup sont presque réguliers. Toutefois, on observe facilement tous les intermédiaires entre les formes simples et les formes évoluées que nous avons décrites dans la zone basale.

Sur le parcours de quelques filaments se trouvent de petites granulations placées latéralement par rapport à l'axe du filament.

D'autres chondriocotes offrent des indices d'épaississement.

Il peut y avoir épaississement sur toute la longueur, mais très souvent

c'est seulement sur une partie du chondriosome qu'on le constate. La partie renflée peut alors acquérir des dimensions plus considérables et former une masse légèrement alvéolisée, mais les contours sont encore nets et n'ont pas l'aspect délabré des masses diffuses de la zone basale.

Quelques éléments sont anastomosés, formant de petits complexes maillés, en nombre restreint.

Lorsque la glande se trouve en période d'activité, l'évolution du chondriome s'accroît intensément.

La figure VI offre un des aspects nombreux que l'on peut alors observer.

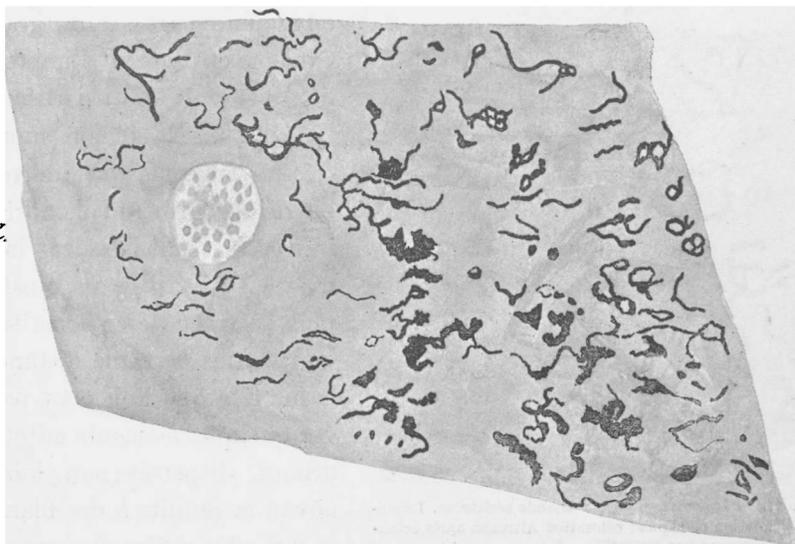


FIG. VI. *Phryganea grandis* : Glande séricigène. Complexes filo-réticulaires dans la zone infranucléaire. Existence de plages sidérophiles. Fix. : Zenk.-Form. — Color. : Hémat.-ferr.

a) Nous y voyons la région basale assez dépourvue de chondriosomes, qui sont réduits à quelques complexes de deux ou trois mailles, d'ailleurs assez espacés les uns des autres. Il est intéressant de noter que parmi ces complexes, on retrouve quelques filaments lisses ne présentant pour ainsi dire pas trace de modifications.

A quelque distance de la basale, et dans toute la région moyenne de la cellule, on trouve des complexes ayant acquis des dimensions considérables et d'où partent souvent des filaments grêles dont les prolongements se raccordent dans d'autres plans avec les prolongements de complexes voisins. C'est, en particulier, le cas pour les deux complexes situés dans la région tournée vers la base du fragment de noyau figuré sur le dessin (fig. VI).

Les anastomoses nombreuses forment souvent des mailles ou des amorces de mailles, tandis que d'autres parties se sont considérablement épaissies jusqu'à former de véritables plages colorées de façon compacte et où il est impossible de déceler une structure.

Rappelons ici que nous avons décrit, à propos des colorations vitales, l'existence de telles plages colorées au rouge neutre au contact ou sur l'emplacement des chondriocotes et l'impossibilité de préciser si et à quel moment le chondriome disparaissait réellement en se fondant dans la substance colorée par le rouge neutre.

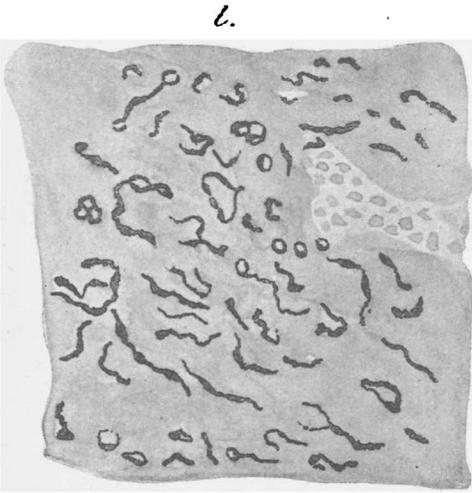


FIG. VII. *Phryganea grandis* : Glande séricigène. Imprégnation osmique; coloration Altmann après éclaircissement par  $MnO_4K$ .

Les parties non épaissies sont en majeure partie d'une gracilité extrême et donnent l'impression d'être en voie de disparition.

b) Dans la région supranucléaire, on remarque un véritable délabrement du chondriome; immédiatement contre la lumière il n'existe pour ainsi dire plus de trace de ce constituant. C'est à une certaine distance de la lumière que l'on peut retrouver quelques éléments mitochondriaux, dispersés non loin du noyau et réduits à des filaments encore plus grêles que ceux que nous avons signalés dans cer-

tains complexes et dans leurs intervalles. Très contournés, ils ne paraissent cependant pas former d'anastomoses comme c'est pour ainsi dire la règle dans la région infranucléaire. Tout au plus semble-t-il persister quelques mailles plus ou moins complètes, vraisemblablement restes de complexes plus étendus et plus fournis.

Entre les aspects offerts dans les figures V et VI que nous offrent la glande en activité ralentie et la glande en plein fonctionnement, nous pouvons trouver un stade intermédiaire dans la figure VII.

La préparation a été obtenue par coloration à la fuchsine S agissant après une imprégnation osmique suivie d'éclaircissement par  $MnO_4K$  : la presque totalité des chondriosomes présentent des formes évolutives à mi-chemin entre celles des figures V et VI.

Lorsque l'évolution des chondriosomes est terminée, on trouve un cytoplasme parfois assez appauvri, mais cependant jamais entièrement dépourvu de ces éléments. La figure VIII nous montre l'un des stades les plus pauvres en chondriome figuré que nous ayons observés. Il existe encore quelques complexes dont les diverses parties ne sont pas en période d'élaboration. Par contre, nous rencontrons, tout spécialement dans la zone basale, un certain nombre de masses sidérophiles à la périphérie ou à l'intérieur desquelles se distingue un chondriosome de forme plus ou moins compliquée. A l'extrémité gauche du

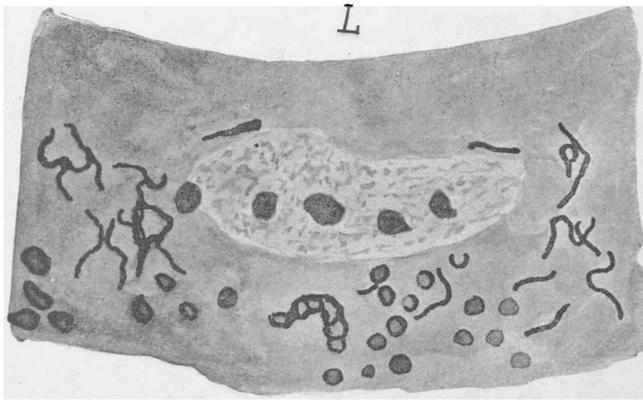


FIG. VIII. *Phryganea grandis* : Glande séricigène. Fix : Zenk.-Form. — Color. : Altmann.

fragment de noyau, on aperçoit un bloc nucléolaire mi-partie dans le noyau, mi-partie dans le cytoplasme.

Nous reviendrons, dans le chapitre relatif aux nucléoles, sur ce phénomène et sur les relations que nous établissons entre les nucléoles, les masses intracytoplasmiques et les chondriosomes.

#### MÉTHODES MICROCHIMIQUES

Les diverses méthodes de recherches de lipoides et des graisses ne nous ont donné pour *Phryganea grandis* que des résultats peu nets. En tout cas, les graisses sont absentes dans toute la glande.

#### MÉTHODES D'IMPRÉGNATION

Les méthodes argentiques et les méthodes osmiques ont été employées. Ces dernières nous ont donné des résultats particulièrement intéressants. La figure IX représente l'un des aspects obtenus. L'imprégnation a mis en évidence dans toute la hauteur de la cellule, un nombre considérable

d'éléments dispersés à peu près également répartis dans les diverses zones. Les formes de ces divers éléments se ramènent à quelques figures assez peu variées :

a) des anneaux plus ou moins aplatis avec souvent l'un des bords plus épais, le contenu ne se distinguant pas du cytoplasme environnant;

b) de très petits réseaux de deux ou trois mailles, en général très irrégulières;

c) de gros filaments très épaissis et très irréguliers pouvant former des complexes, mais assez souvent isolés en forme d'arcs, parfois anguleux.

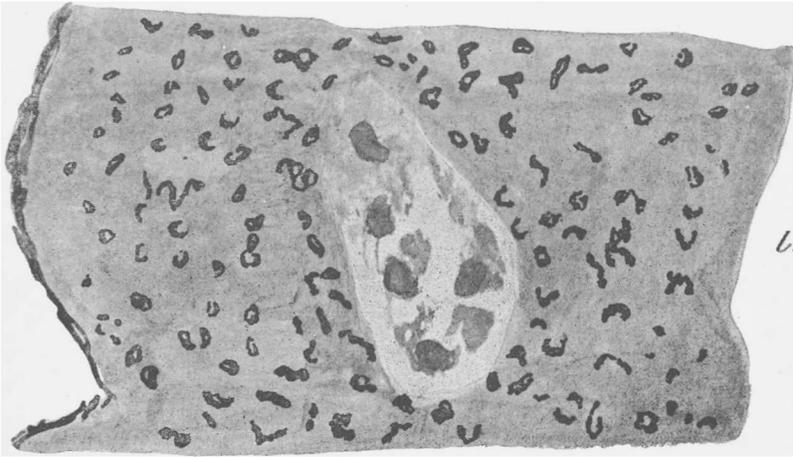


FIG. IX. *Phryganea grandis* : Glande séricigène. Imprégnation osmique. Sans coloration.

De telles figures correspondent assez bien à celles qu'ont représentées BEAMS et WU (1929) et dont ils ont fait l'appareil de Golgi de la glande séricigène. Selon eux, cet appareil serait indépendant du chondriome et d'ailleurs de la sécrétion, car il reste à peu près identique à lui-même au cours des différents stades fonctionnels. L'observation qu'ils ont faite nous paraît exacte, bien que peut-être un peu trop absolue, mais leur interprétation nous paraît douteuse.

Tout d'abord, il ne nous paraît pas tellement évident que « l'appareil » imprégné reste parfaitement identique, mais bien plutôt qu'il subit au cours de la sécrétion, des variations sensibles bien que de faible envergure, ce qui d'après nous est en rapport avec une récupération continue du chondriome comme nous le montrerons plus loin.

De plus, si nous examinons la figure VII dessinée d'après une préparation imprégnée, puis éclaircie  $MnO_4K$ , et recolorée la par fuchsine S

on constate que l'on y retrouve les éléments imprégnés décrits plus haut, mais replacés en quelque sorte dans l'élément complet dont ils ne représentaient qu'une partie.

La figure obtenue est alors parfaitement assimilable à une préparation mitochondriale de la même larve, par exemple la figure v. La seule différence consiste en une richesse moins grande en éléments colorés, résultant de ce que les chondriosomes ordinaires, c'est-à-dire non épaissis, n'ont pas tous été conservés.

Il nous paraît donc que ce qui a été appelé « appareil de Golgi » est ici constitué, au moins en partie, par une catégorie de chondriome très évolué dont les formes extrêmement aberrantes ne peuvent être assimilées au chondriome que si, comme nous venons de le faire, on a pris soin de suivre en détail toute leur évolution. La figure vi nous montre, à ce sujet, quelques aspects très suggestifs. Les formations volumineuses et en quelque sorte déchiquetées sous lesquelles se présente la substance sidérophile, se superposent assez bien à celles que nous avons décrites et figurées à propos des colorations vitales.

Chacune d'elles correspond à la partie du complexe qui prend le rouge neutre et aussi à celle qui réduit l'acide osmique. Il ne nous paraît pas possible dans ce cas de séparer le chondriome de ce qui prend le rouge neutre, car l'intrication est absolue et souvent même à un moment — la coloration vitale l'indique — le chondriome colorable au vert-Janus est presque entièrement disparu.

Nous avons dit précédemment que la nature mitochondriale des éléments imprégnés, même lorsqu'ils diffèrent morphologiquement du chondriome ordinaire, nous était cependant confirmée par l'étude de leur évolution au cours du fonctionnement de la cellule.

Dans certains cas, cette nature mitochondriale est plus immédiatement indiquée par le comportement presque identique que peuvent présenter le chondriome ordi-

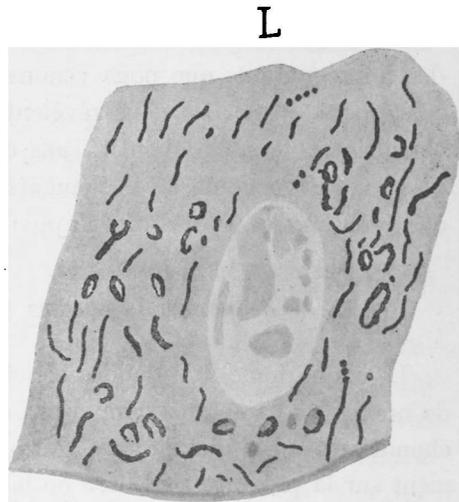


FIG. x. *Phryganea grandis* : Glande salivaire; chondriome et éléments golgiens imprégnés. Impr.: Champy-Kolatschev. Sans coloration.

naire et les éléments golgiques vis-à-vis de l'acide osmique. La figure x nous en donne un exemple dans la glande séricigène de *Phryganea grandis*.

La glande, imprégnée par la méthode CHAMPY-KOLATSCHEV est à un début d'activité et ne comporte pas de complexes chondriosomiques, mais elle possède quelques formes dictyosomiques et quelques formes renflées : en outre, il existe des filaments figurés de même teinte que les précédents (en réalité beaucoup moins foncés que sur le dessin) qui représentent une grande partie du chondriome ayant subi un changement à peine indiqué.

Ce serait une erreur de supposer que tout le chondriome est ainsi mis en évidence. En effet, si on colore les coupes par la fuchsine S après éclaircissement par Mn O<sup>4</sup> K, on reconnaît que la plupart de ces filaments se trouvent faire partie de systèmes plus étendus et le plus souvent ramifiés, ce qui prouve bien que l'imprégnation n'avait été que partielle et s'était effectuée sur une fraction seulement du constituant primordial : le chondriome.

Nous pouvons donc admettre que l'acide osmique n'est nullement spécifique d'un constituant cellulaire particulier, qui serait l'appareil de Golgi. Il peut, en particulier, imprégner une partie du chondriome alors que celui-ci n'a subi qu'une transformation minime, parfois même difficile à mettre en évidence morphologiquement par les méthodes mitochondriales.

Les résultats des colorations vitales, des fixations mitochondriales et des imprégnations que nous venons d'exposer chez *Phryganea grandis*, concordent donc. Ils nous révèlent une évolution très particulière du chondriome, laquelle aboutit, sans doute en collaboration avec le cytoplasme et le vacuome, à ces éléments et productions qui sont susceptibles d'être imprégnés, c'est-à-dire l'appareil de Golgi de certains auteurs.

### C. — Larves de *Leptocerus* sp. et de *Setodes tineiformis*

Le chondriome des glandes séricigènes de ces deux espèces présente de nombreux caractères communs entre eux et communs avec ceux du chondriome de la glande chez *Phryganea grandis*. Nous insistons seulement sur la présence à la base de la cellule et même parfois dans toute la zone infranucléaire, d'un certain nombre de complexes régulièrement espacés et constituant des réseaux à mailles souvent polygonales peu

nombreuses, desquelles partent en divergeant dans toutes les directions, des filaments qui ont l'aspect des chondriocotes. Les quelques exemples visibles sur les figures XI et XII montrent l'abondance avec laquelle la substance mitochondriale est susceptible de former des anastomoses et de figurer des réseaux.

Il est à signaler également que la forme chondriocote simple n'est souvent telle qu'à un examen peu précis : la plupart des chondriosomes qui se présentent sous cette forme se rattachent souvent par des anasto-

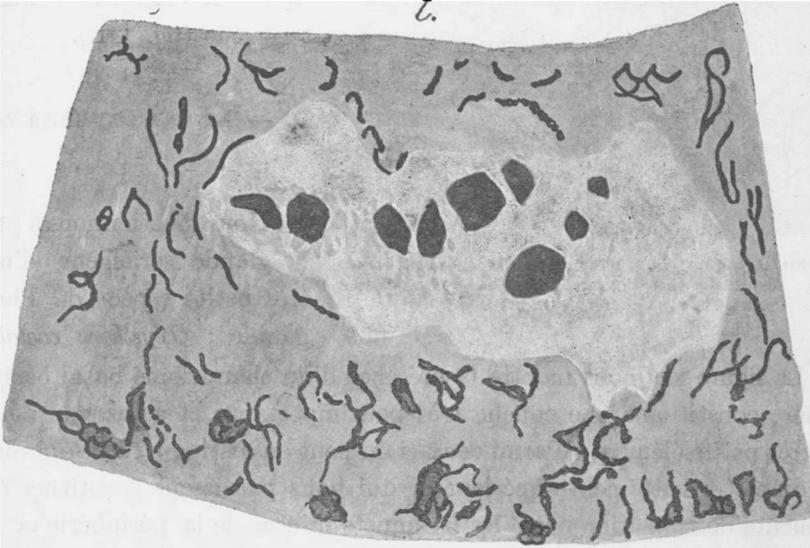


FIG. XI. *Setodes tin.* : Glande séricigène; complexes basaux identiques à ceux observés chez *Phryganea grandis*  
Fix. : Zenk.-Form. — Color. : Altmann.

moses pas toujours très visibles, à d'autres formations dans des plans différents (fig. XII) ou encore, plus simplement, apparaissent à un grossissement suffisant, comme des tractus plus ou moins dédoublés ou fusionnés par endroits.

A un grossissement moindre, on a l'impression d'un filament un peu flou.

De même que chez *Phryganea grandis*, on peut constater chez *Leptocerus* et chez *Setodes* des changements importants dans la quantité du chondriome et dans la morphologie de ses éléments, en rapport avec le degré d'activité de la glande. Les stades successifs se rangent dans le même ordre, à savoir :

1° Chondriome à peu de formes évolutives et réparti dans toute la cellule, mais plus abondant dans la région infranucléaire.

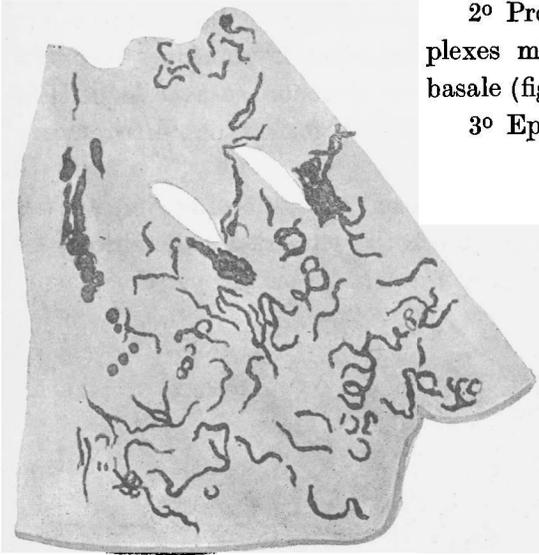


FIG. XII. *Leptocerus* (sp. ?) : Glande séricigène; épaissement de certains chondriosomes; apparition de plages sidérophiles. Fix. : Zenk.-form. — Color. : Hémat.-ferr.

2° Production de nombreux complexes mitochondriaux dans la zone basale (fig. XI).

3° Epaissement de certains chondriocotes et formation de plages sidérophiles (fig. XII).

4° Diminution considérable du chondriome et émission de nucléoles dans le cytoplasme (fig. XIII).

#### D. — Larve d'*Oxyethira costalis*

Nous mentionnons à part la glande séricigène d'une très petite espèce de Phryganide : *Oxyethira costalis*.

La figure XIV nous montre la présence d'un chondriome basal bacilliforme, constituant une couche très peu importante et assez peu dense de très petits éléments. Parmi ceux-ci on peut en distinguer quelques-uns de diamètre nettement supérieur et qui nous paraissent constituer des éléments de transition entre les bâtonnets minces de la périphérie et les éléments plus volumineux de la zone sous-jacente.

Cette zone est parsemée, jusqu'à la lumière, d'un chondriome abondant composé d'éléments séparés formant peu de complexes; ils peuvent être rangés dans trois catégories :

a) des chondriocotes lisses, plus ou moins sinueux, de diamètre régulier et qui sont au stade de repos;

b) des chondriocotes épais, généralement incurvés, formant aussi des anneaux, des huit de chiffres ou de petits réseaux de deux ou trois mailles : ce sont des éléments en voie d'élaboration;

c) des chondriosomes entourant plus ou moins complètement une masse chromophile qui nous paraît être, au moins dans certains cas, un nucléole passé dans le cytoplasme.

Nous avons effectué sur ce matériel des imprégnations par les méthodes osmiques et par les méthodes argentiques. La figure XV nous montre l'un des aspects obtenus avec Os O<sup>4</sup>. On y reconnaît un ensemble de

petits croissants, de boucles, d'anneaux, tous empâtés par le dépôt métallique et qui se superposent comme taille, comme disposition, comme nombre, aux éléments correspondants de la figure XIV dessinée d'après une préparation mitochondriale.

Ces aspects, joints à ceux que nous avons relatés à propos de la comparaison des figures IX et V chez *Phryganea grandis*, nous permettent de confirmer nos conclusions publiées à ce sujet en 1929 : l'appareil de Golgi dans les glandes séricigènes des Phryganides, correspond pour une grande part aux épaisissements et alvéolisations du chondriome en voie d'élaboration, ayant subi de ce fait des modifications chimiques qui le rendent osmio-réducteur et peut-être, mais pour une part moins importante, aux masses nucléolaires intracytoplasmiques à une période de leur transformation résolutive. Nous montrerons que cette dernière correspond à une phase de régénération du chondriome.

## CHAPITRE II

### ÉTUDE DU NOYAU DES GLANDES SÉRICIGÈNES DES PHRYGANIDES

Nous avons réservé pour ce chapitre ce qui est relatif au noyau des glandes séricigènes, bien que l'évolution du noyau et celle du chondriome ne soient pas indépendantes l'une de l'autre.

On sait que ce noyau est généralement très volumineux et émet de nombreuses digitations, poussant des prolongements dans les diverses régions de la cellule, souvent même périphériques. Le corps principal du noyau reste, le plus souvent, dans une zone parallèle à la base et à peu près équidistante de la base et de l'apex.

On peut parfaitement en reconnaître par transparence, sur le vif, la forme digitée et le contenu granuleux parfois pourvu de nucléoles, mais ces derniers sont généralement peu visibles. Les colorants vitaux employés ne semblent pas pénétrer dans le noyau, on ne peut étudier celui-ci de façon précise que sur les préparations fixées. Une difficulté assez grande est d'employer un fixateur qui soit efficace à la fois pour le cytoplasme et pour le noyau. Le Zenker-formol nous semble répondre, pour notre matériel, à cette double condition de façon satisfaisante.

A) *Trienodes*, *Oxyethira*, *Leptocerus*, *Setodes*. — S'il est actuellement impossible de colorer vitalement des éléments inclus dans le noyau, il n'en est pas de même au moment de leur passage dans le cytoplasme.

Ce phénomène a fait l'objet de deux communications de A. DEHORNE et C. HOSSELET (1929), à propos d'une émission de nucléoles du noyau dans le cytoplasme chez *Trianaodes*.

Ces auteurs ont procédé à des examens vitaux de glandes séricigènes dans une solution en liqueur physiologique de rouge neutre et de vert-Janus; ils ont reconnu que, parmi les digitations du noyau et surtout parmi celles dirigées vers la base de la cellule, quelques-unes sont dépourvues, à certaine période, d'un contour nettement indiqué, mais on trouve à sa place une zone que l'on peut appeler nucléo-cytoplasmique, en raison du fait qu'il est impossible d'établir là une délimitation rigoureuse entre noyau et cytoplasme.

Dans cette région, les colorants vitaux se fixent parfois sur une masse importante, ne paraissant pas homogène, mais bien plutôt constituée d'un assez grand nombre de grains accolés. Ceux-ci prennent le rouge neutre, ce qui permet de les situer assez bien et de constater leur position mi-partie dans le noyau, mi-partie dans le cytoplasme (fig. 5 a, pl. I). Il est difficile à ce moment de préciser si le vert-Janus colore ou non certaines parties de la masse, bien qu'à différents endroits il semble que quelques traces de ce colorant soient fixées (fig. 5 b, pl. I).

A côté de ces masses dont la dépendance avec le noyau nous paraît indubitable, on peut en trouver d'autres d'aspect à peu près identique qui, elles aussi, prennent le rouge neutre, mais, par contre, ne sont pas en bordure immédiate du noyau. Le plus souvent, cependant, elles s'en trouvent peu éloignées et sont assez nombreuses pour venir presque au contact les unes des autres aux abords du noyau; ensuite, elles sont plus espacées dès qu'elles se trouvent dans une région moins proche de ce dernier.

Toutes ces masses prennent le rouge neutre, d'où le nom de nucléo-rouge que ces auteurs ont donné à la substance qui les constitue et qui, à n'en pas douter, provient du noyau. Il est cependant à signaler que, chez *Trianaodes* comme d'ailleurs chez *Phryganea grandis*, il est rare de trouver une véritable accumulation de ces masses contre le noyau, comme on peut en rencontrer chez quelques autres Phryganides telles que *Oxyethira*, *Setodes*, *Leptocerus*.

Il ne semble pas douteux que toutes ces masses, dont les réactions colorées sont extrêmement voisines, doivent avoir une même origine : ce sont des émissions nucléaires analogues à celles dont nous avons décrit la sortie précédemment.

Que représentent ces émissions ? La coloration vitale qui est inefficace pour le contenu du noyau ne nous permet pas de répondre ; mais les préparations fixées nous fourniront des arguments assez précis, surtout si nous nous adressons aux genres *Oxyethira*, *Leptocerus* et *Setodes*.

Chez ces derniers, en effet, le phénomène d'expulsion paraît être discontinu ; il procède par crises et les modifications du noyau deviennent plus apparentes et par suite plus faciles à interpréter.

Deux phases successives peuvent être notées :

*Première phase.* — Dans un premier aspect, le contenu nucléaire se présente sous forme de très petits blocs de chromatine, souvent alignés en files plus ou moins sinueuses, et se détachant sur l'hyaloplasme peu ou pas coloré, par une azurophilie intense dans la méthode de Volkonsky : ils ne se colorent pas par la fuchsine et prennent peu l'hématoxyline ferrique.

Un deuxième aspect, nettement différent, nous montre un contenu nucléaire qui, au milieu des nombreux grains de chromatine, présente des formations plus volumineuses, souvent irrégulières, polyédriques, dont la répartition est assez variable selon les coupes. Ces formations se distinguent d'autant mieux qu'elles possèdent une fuchsinophile très marquée, bien qu'elles soient parfois entourées d'une petite masse floue, légèrement azurophile. L'emplacement de ces formations, leur chromatocité intense vis-à-vis de la fuchsine et de l'hématoxyline nous indiquent, par analogie avec la structure des noyaux d'autres éléments, que ce sont des nucléoles, d'ailleurs constitués de deux substances différentes comme en témoigne la dualité de coloration.

D'abord répartis au voisinage du plan médian du noyau, ils émigrent généralement vers la base où ils viennent souvent constituer une sorte de bordure voisine du cytoplasme. Il est d'ailleurs à remarquer que, sur préparations fixées, la limite entre le noyau et le cytoplasme, assez nette dans la zone supérieure, l'est beaucoup moins dans la zone inférieure ; elle devient même parfois indistincte dans cette région, qui peut être qualifiée de nucléo-cytoplasmique.

*Deuxième phase.* — Dans la zone nucléo-cytoplasmique que nous venons de signaler, on peut noter que certains nucléoles semblent plus avancés vers le cytoplasme et on en trouve (fig. VIII) qui sont indubitablement dans le cytoplasme, alors que d'autres siègent toujours dans le noyau. Des coupes suivantes montrent une raréfaction des nucléoles et un enrichissement du cytoplasme en éléments fuchsinophiles.

Enfin, l'on rencontre des noyaux dépourvus de tout nucléole alors que le cytoplasme renferme une série de boules fuchsinophiles; le plus grand nombre de celles-ci s'observent dans la zone infranucléaire, d'autres, moins nombreuses, au niveau même du noyau, et enfin quelques-unes, très rares, sont dans la zone supranucléaire.

L'ensemble des aspects successifs observés, tant en coloration vitale, qu'après la fixation mitochondriale, et surtout le balancement entre la quantité de nucléoles du noyau et celle des boules du cytoplasme, nous permettent de conclure à l'identité des nucléoles intranucléaires avec

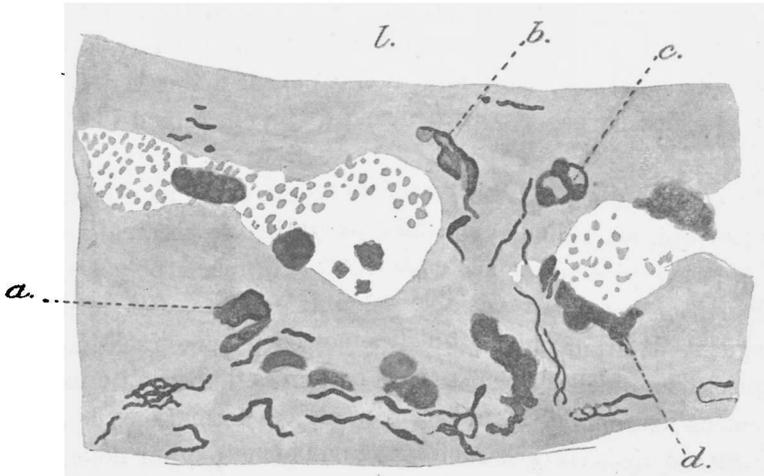


FIG. XIII. *Leptocerus* (sp. ?) : Glande séricigène. Nucléoles intracytoplasmiques et chondriome raréfié; d) nucléole en voie de migration; a, b, c, nucléoles reformant le chondriome. Fix. : ZenkF-orm. Color. : Altmann.

les boules fuchsinophiles qui se dispersent dans le cytoplasme. Cette assimilation ne doit peut-être pas être faite de façon absolue. En effet, la partie azurophile qui accompagne ou entoure le bloc fuchsinophile du nucléole peut occasionner une confusion avec les masses de chromatine, lorsque la différenciation de la coupe n'est pas assez complète; elle ne paraît pas donner lieu à une formation figurée, mais bien plutôt se fondre dans le cytoplasme. Peut-être faut-il attribuer à cette fonte la légère azurophilie que l'on observe parfois à ce stade dans le cytoplasme (voir en particulier la cellule vitello-gène de *Setodes* (fig. 4, pl. 1). Mais en fait, il ne nous est pas possible actuellement de préciser le sort ultérieur de cette substance.

Si le passage des nucléoles dans le cytoplasme a été déjà observé chez les glandes séricigènes et est admis par différents auteurs, l'accord est loin d'être fait sur l'évolution ultérieure de ces éléments émigrés.

(Voir Partie historique dans le paragraphe sur la régénération du chondriome.)

Nous avons signalé dans certaines masses de nucléo-rouge, la présence de quelques traces de vert-Janus qui paraissent filamenteuses, mais sont fortement enrobées dans la partie colorée en rouge. Il faut reconnaître que l'étude sur le frais ne conduit pas à des résultats des plus nets, et ce sont les préparations fixées qui nous paraissent donner l'explication la plus probable.

Tout d'abord, on peut remarquer, au contact du cytoplasme, un gonflement considérable des masses fuchsinophiles. Au voisinage immédiat du noyau, elles sont très semblables, en forme et dimensions, aux nucléoles intranucléaires; on peut en voir un exemple dans les masses encore accolées contre le noyau, dans la figure XIII, à droite. A mesure

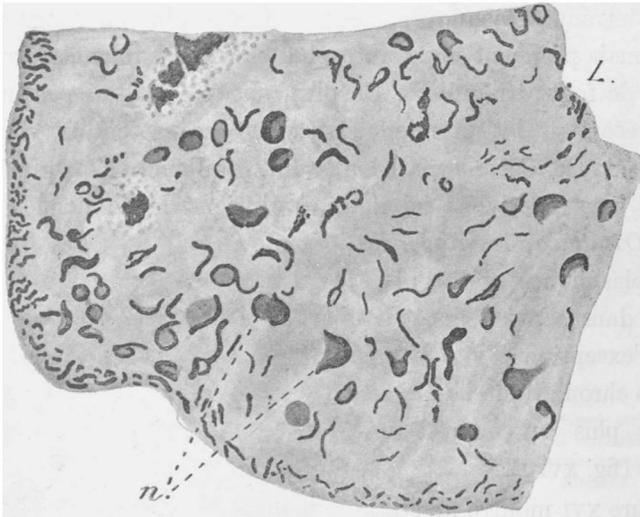


FIG. XIV. *Oxyethira costalis* : Glande séricigène; n, nucléoles intracytoplasmiques donnant le chondriome. Fix. Zenk.-Form. Color. : Altmann.

que les masses sont plus éloignées du noyau, et par suite ont été plus longuement en contact avec le cytoplasme, elles deviennent de plus en plus volumineuses (fig. XIII et surtout XVI) et sont parfois énormes, en même temps que leur chromaticité diminue considérablement. Le cytoplasme est alors occupé en grande partie par ces masses qui ont émigré à peu près dans toutes les directions (fig. XIII et XVII), bien que le plus grand nombre soit toujours dans la zone infranucléaire. Fait essentiel, cet envahissement du cytoplasme correspond à un appauvrissement

remarquable du chondriome, le plus souvent réduit à quelques filaments grêles très espacés que l'on retrouve vers la partie basale.

A ce stade, les boules fuchsinophiles, que nous appellerons à présent

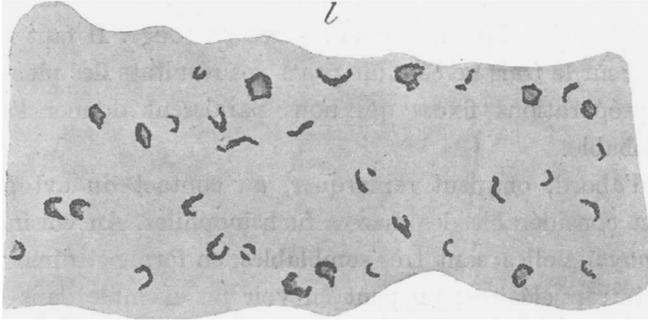


FIG. XV. *Oxyethira costalis* : Glande séricigène. Imprégnation Os O<sup>4</sup>. Coupe de 1 $\mu$ .

nucléoles intracytoplasmiques, ne se colorent plus en rouge vif par la fuchsine, mais prennent une teinte plus pâle et semblent se sculpter par une sorte de fonte irrégulière. De plus, elles ne restent pas homogènes, et on y reconnaît les premiers signes, assez inattendus, d'une structure filamenteuse. Cette apparition se fait d'ailleurs selon plusieurs processus, et nous décrivons ici deux évolutions légèrement différentes.

Chez *Oxyethira*, les nucléoles intracytoplasmiques pâlisent à peu près dans toute leur épaisseur, à l'exception d'une bande restée très chromatique et qui les enveloppe plus ou moins complètement (fig. XVIII).

La figure XVI montre un stade un peu plus évolué. D'abord en forme d'U, les extrémités des branches s'incurvant l'une vers l'autre, on en observe d'autres dont les extrémités se redressent, la partie chromophile se déroulant pour produire un filament ondulé dont les contours deviennent plus nets. Pendant ce redressement, la partie centrale, moins

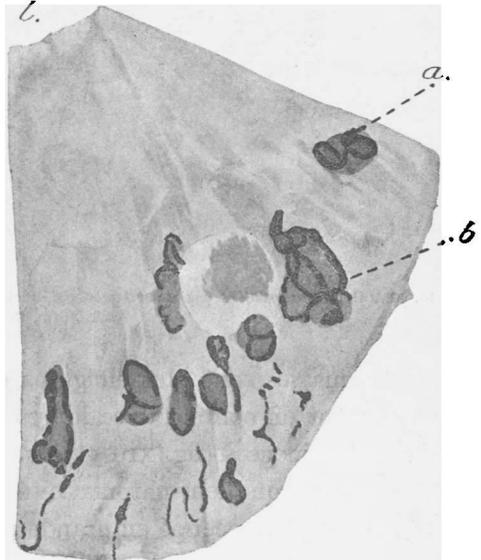


FIG. XVI. *Leptocerus* (sp. ?) : Glande séricigène; stade de formation du chondriome par les nucléoles intracytoplasmiques. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Altman.

chromophile, est de plus en plus floue et finit par disparaître, sans que l'on puisse préciser si elle s'est fondue dans le cytoplasme ou si elle a été utilisée dans l'élaboration même du filament.

La figure XIX représente un fragment de glande séricigène d'*Oxyethira* au stade ultime de reconstitution du chondriome. On y remarque les formes en U dont le redressement s'accroît de plus en plus pour n'être ensuite qu'un arc encore accompagné de la substance interne, puis aboutir enfin à la constitution de chondriocentes que rien ne permet plus de distinguer des formes classiques. Nous avons groupé, en un croquis annexé à la figure XIX quelques formes observées dans une même glande et permettant de reconstituer l'évolution du nucléole jusque la réalisation du chondriosome. On peut noter, en outre, qu'à cette période de fin d'évolution des nucléoles émigrés, de nouveaux nucléoles ont fait leur réapparition dans le noyau. Nous n'avons pu déterminer à quel moment, ni aux dépens de quelle substance ces éléments ont été reconstitués. Chez *Setodes* et chez *Leptocerus*, les phases d'expulsion sont encore mieux tranchées.

Les figures XIII, XVI, XVII, toutes relatives à *Leptocerus*, nous montrent une évolution quelque peu différente de celle que nous venons de retracer chez *Oxyethira*.

Dans la figure XIII, des masses nucléolaires sont encore accolées à la partie externe du noyau. On ne distingue sur ces masses qu'une très petite partie plus chromophile. Les autres masses, plus éloignées, ne présentent pour la plupart aucune structure visible. Cependant, celles qui se trouvent en A et B sont déjà bordées au moins partiellement d'un cordon chromophile, d'ailleurs fragmenté. On voit que ces masses peuvent prendre des formes allongées, massives, ou au contraire s'alvéoliser (C).

La figure XVI représente un stade un peu plus avancé : les cordons

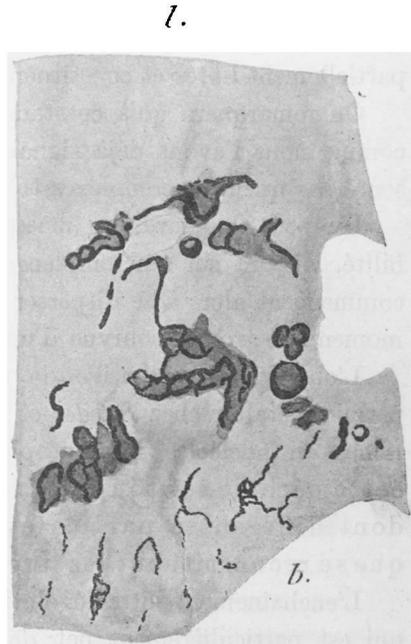


FIG. XVII. *Leptocerus* (sp. ?) : Glande séricigène; stade de réorganisation du chondriome dans les masses nucléolaires intracytoplasmiques. Fix.: Zenk.-Form. Color. : Altmann.

chromophiles, à peine indiqués au stade précédent, s'épaississent, s'allongent et se ramifient, formant parfois une sorte de peloton plus ou moins déroulé (*a*), ou un véritable échafaudage réticulé (*b*) dont les mailles occupent un volume déjà considérable. D'autres masses sont simplement bordées par un liseré chromophile comme chez *Oxyethira*.

Enfin, dans la figure XVII, on peut observer un étirement plus considérable des masses nucléolaires et l'existence de filaments plus nombreux, donnant encore de nombreuses anastomoses et formant des complexes de chondriocotes qui se détachent plus nettement. Certains sont déjà partiellement libres et constituent l'amorce du nouveau chondriome.

On remarquera qu'à ce stade de reconstitution, le chondriome est, comme nous l'avons déjà signalé, très appauvri et uniquement représenté par quelques complexes très grêles dans la région basale.

Un peu plus tard, les masses filo-réticulaires perdent leur colorabilité, laissant sur leur emplacement un groupe de chondriocotes qui commencent alors à se disperser dans la cellule. Celle-ci, à partir de ce moment, se trouve pourvue d'un chondriome normal abondant.

L'observation attentive de très nombreuses préparations nous a permis d'établir chez *Setodes* et chez *Leptocerus*, l'existence des stades riches en nucléoles intracytoplasmiques et pauvres en chondriome; cette période est toujours suivie d'une émission nucléolaire, dont différentes parties évoluent en chondriome, pendant que se reconstituent les nucléoles à l'intérieur du noyau.

L'enchaînement entre l'évolution des nucléoles et celle du chondriome, qui est particulièrement net dans les groupes étudiés ici, et surtout l'existence des nombreux stades intermédiaires entre les deux constituants, nous permettent de conclure à une régénération du chondriome de la cellule aux dépens de la substance des nucléoles expulsés du noyau. De plus, comme semble bien l'indiquer le fait des modifications subies tant par la taille que par la nature chimique des nucléoles, il doit y avoir un apport du cytoplasme lui-même. Il y aurait donc lieu de considérer une récupération mixte du chondriome, ce qui d'ailleurs s'accorderait fort bien avec la complexité de la nature chimique de cet élément mise en évidence, en particulier, par GIROUD et JOYET-LAVERGNE. Nous savons que JOYET-LAVERGNE a montré la présence de glutation, à la fois, sur les nucléoles et sur les chondriosomes, et nous avons obtenu la réaction des lipoides sur les mêmes éléments dans le cas des glandes séricigènes.

Il s'en faut de beaucoup que les stades d'alternance du chondriome et des nucléoles que nous venons de sérier soient toujours aussi nets. Dans la figure XIV qui reproduit un aspect de la glande séricigène chez *Oxyethira costalis*, on peut observer, comme nous l'avons décrit précédemment, des filaments bacilliformes, des chondriocotes ordinaires, des chondriocotes en voie d'élaboration et, enfin, des chondriocotes enveloppés dans la substance nucléolaire.

Quant au noyau, les quelques fragments qu'on en découvre sont amplement pourvus de masses nucléolaires. Nous avons donc ici une

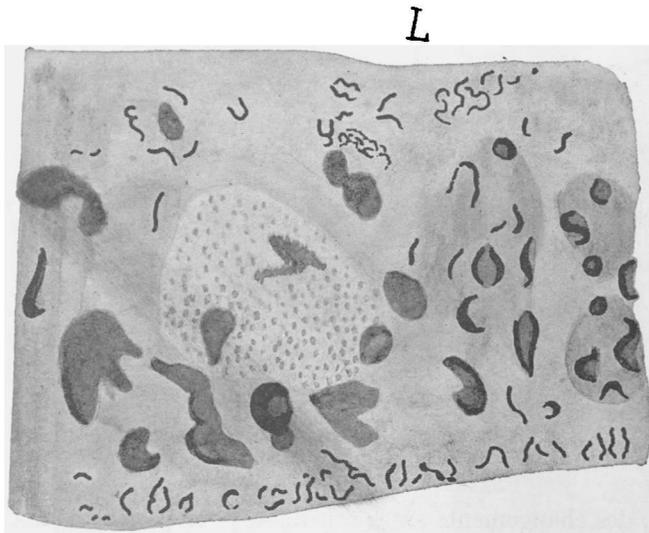


FIG. XVIII. *Oxyethira costalis* : Glande séricigène; émission de nucléoles et leur évolution dans le cytoplasme. Fix. Zenk. Form. Color. : Altmann.

phase correspondant à la fin de la transformation des nucléoles émigrés et au début d'une période d'activité du chondriome. Comme on le voit, les phases peuvent se chevaucher et c'est une complication rendant parfois difficile l'interprétation des faits observés.

B) *Phryganea grandis*. — Nous arrivons d'ailleurs à la description d'un cas où le phénomène de migration nucléolaire ne s'opère pas par crise, mais bien de façon continue, de sorte que le chevauchement des stades est le fait normal. C'est particulièrement ce qui se produit chez *Phryganea grandis*. Dans cette espèce, on ne rencontre jamais de stade où le cytoplasme est bourré de masses chromophiles. Les nucléoles passent par unité ou, en tout cas, par petites quantités dans le cyto-

plasme; et, de ce fait, le chondriome ne subit qu'un amoindrissement peu sensible, puisqu'il reçoit constamment des apports lui permettant de compenser ses pertes. Les figures v et vi, toutes deux relatives à *Phryganea grandis*, donnent cependant deux aspects légèrement différents. La figure v montre un chondriome également abondant sur toute la hauteur de la cellule, alors que la figure vi montre, ce qui est assez rare, un appauvrissement assez marqué du chondriome de la région apicale et la présence de nombreuses formes épaissies dans la zone infranucléaire.

Ceci semble bien indiquer que le chondriome subit, au cours de la

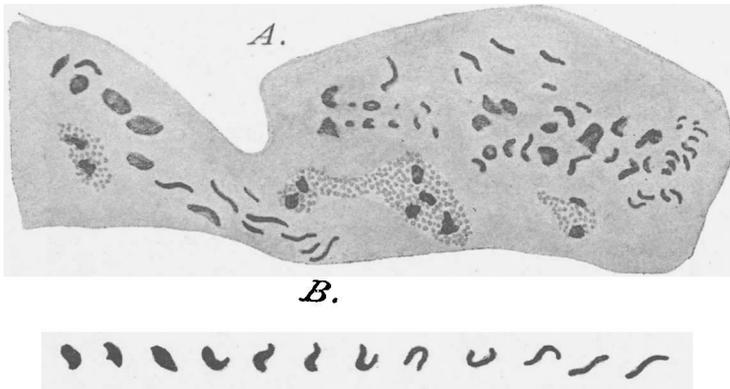


FIG. XIX. *Oxyethira costalis*: Glande séricigène; fin de reconstitution du chondriome à partir des nucléoles. Fig. : Zenk.-Form. Color. : Altmann.

sécrétion, des changements assez sensibles, bien que moins nets que ceux observés chez *Oxyethira* et surtout *Leptocerus* et *Setodes*. L'aspect assez compliqué peut s'interpréter grâce aux particularités ou aux modalités que nous avons observées chez les espèces que nous venons de citer. En particulier, les formes épaissies peuvent être ici, soit du chondriome en voie d'élaboration, soit du chondriome en voie de régénération à partir des nucléoles.

On peut donc admettre que les complexes ramifiés qui couvrent parfois une étendue assez grande dans la cellule représentent ou des éléments du chondriome au début de l'élaboration, ou des éléments mitochondriaux provenant d'une fin de régénération à partir d'un nucléole.

On conçoit fort bien qu'une glande soumise à l'imprégnation, montrera des éléments réducteurs sur toute la hauteur de la cellule, et les figures données par BEAMS et WU pour *Platyphylax* nous semblent bien pouvoir être interprétées de cette façon; ces auteurs ont pu imprégner

des éléments de diverses natures et le manque d'application des techniques mitochondriales ne leur a pas permis de les séparer. L'appareil de Golgi serait par conséquent ici la résultante de l'imprégnation : 1° des chondriocontes en voie d'élaboration; 2° de la substance prenant le rouge neutre et qui leur est le plus souvent intimement accolée; 3° des nucléoles en voie de régénération du chondriome.

Nous n'avons jamais observé de figures donnant l'impression que les

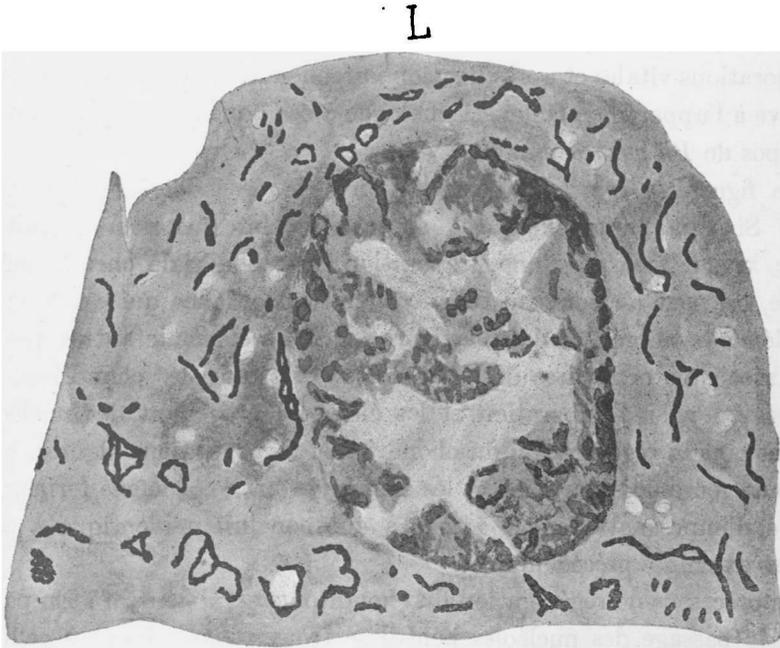


FIG. XX. *Culex annulatus* : Larve; Glande salivaire. Chondriome basal en réseaux en voie de dislocation. Dans la région moyenne et à l'apex, nombreuses formes réduites accolées à une vacuole. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Volkonsky.

nucléoles puissent donner directement de la sécrétion. Peut-être faut-il attribuer à une conservation défectueuse des nucléoles par l'acide osmique les vides et vacuoles que BEAMS et WU signalent dans leurs préparations et considèrent comme marquant l'évolution du nucléole en sécrétion; peut-être aussi la différence des aspects observés provient-elle de la différence du matériel lui-même ?

La figure III, dessinée d'après une imprégnation argentique de la glande de *Triaenodes* nous fait voir des éléments en anneaux aplatis, en arcs plus ou moins ouverts, aux formes épaisses, plus ou moins sinueuses, qui ne diffèrent pas de celles observées dans la figure IX. Nous y trouvons

cependant une distribution un peu différente; à la base, on a l'impression que ce sont purement des formes mitochondriales qui ont été imprégnées. Dans la zone plus rapprochée du noyau, nous observons des formes plus volumineuses qui correspondent vraisemblablement, les unes à des éléments en voie de reconstitution du chondriome. Bien que les phases se chevauchent comme chez *Phryganea grandis*, il semble cependant y avoir une période plus marquée de chondriome appauvri. Ici l'apex est à peu près dépourvu de formes évolutives.

L'ensemble nous paraît ici encore superposable aux formes observées en colorations vitales et après fixation mitochondriale, et notre conclusion relative à l'appareil de Golgi est analogue à celle que nous avons énoncée à propos de *Phryganea grandis*.

La figure xv reproduit l'aspect d'une glande séricigène chez *Oxyethira*. Si nous rapprochons cet aspect de celui que nous fournit la figure xiv, provenant d'une préparation mitochondriale chez la même espèce, on peut de nouveau remarquer la concordance qui existe entre des éléments imprégnés dans la figure xv et les éléments autres que les chondriocoques ordinaires de la figure xiv à savoir, les chondriocoques épaissis en voie d'élaboration et les éléments provenant des nucléoles et achevant la régénération du chondriome. Dans les deux figures, c'est le même genre de répartition et les éléments sont de la même forme. Là, encore, l'imprégnation nous amène à une conclusion identique à celle des cas examinés précédemment.

Ce processus de régénération du chondriome est-il général? En particulier le passage des nucléoles peut-il se trouver dans d'autres cellules et peut-on envisager la régénération du chondriome aux dépens des nucléoles comme un phénomène normal? Ce sont là des questions que nous ne pourrions discuter qu'après avoir exposé nos recherches sur d'autres catégories de tissus.

### CHAPITRE III

#### GLANDE SALIVAIRES CHEZ LA LARVE DE CULEX

Les larves de *Culex* (= *Theobaldia*) *annulatus* et de *Culex pipiens*, possèdent deux glandes salivaires en tube, très courtes, ne dépassant pas la région des cœcums digestifs. On peut suivre, sur les cellules de ces glandes la marche évolutive de la sécrétion. Nous en donnons ci-après

quelques états successifs marquant les différents degrés de l'activité de la cellule.

Dans une cellule au repos, le chondriome, très abondant, est représenté par de nombreux chondriocontes lisses, flexueux, répartis sur toute la hauteur de la cellule et orientés vaguement dans la direction de la lumière. Il est d'ailleurs difficile de rencontrer une cellule où cet aspect se présente à l'état pur; en effet, il existe toujours quelques chondrio-

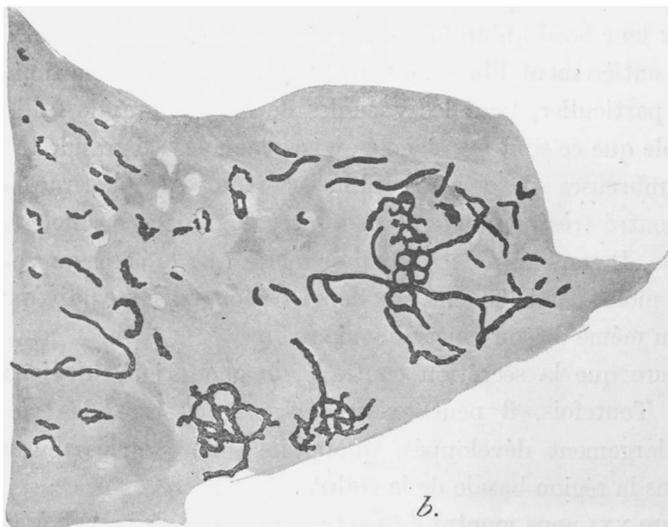


FIG. XXI. *Culex annulatus* : Glande salivaire. Chondriome réticulé et chondriome fragmenté avec vacuoles. Fix. : Zenk.-Formol. Color. : Hématox-ferr.-éosine.

contes à formes modifiées, ce qui nous indique qu'il n'y a jamais de repos absolu dans la glande.

Au moment où l'activité devient plus intense, on peut trouver toute une série de formes évolutives dont nous donnons ci-dessous quelques exemples.

La figure xx représente une cellule où l'activité est commencée depuis quelque temps.

Sur toute la hauteur de la cellule, le chondriome est riche, avec début de vacuome. Il comprend quelques formes complexes semblant constituées par un filament tordu sur lui-même ou un groupe de filaments anastomosés. Mais le plus grand nombre des chondriosomes sont constitués par des filaments assez longs, sinueux, parfois ramifiés, qui parsèment toute la cellule sans marquer d'orientation spéciale. Tous ces fragments paraissent, dans certains cas, n'être que les restes, véritables « témoins »,

de formations complexes d'une étendue parfois considérable. A un très fort grossissement, beaucoup de ces filaments se montrent renflés sur une certaine étendue, vers le milieu de leur longueur, ou encore aux extrémités.

Ces formes épaissies, généralement assez courtes, sont souvent recourbées et encerclent partiellement une vacuole, qui se montre ainsi en relation immédiate avec le chondriome. Il existe d'ailleurs quelques vacuoles qui se détachent en clair sur le fond cytoplasmique; les unes ne portent sur leur bord qu'un bâtonnet très court et peu épais, et d'autres paraissent entièrement libres de tout contact avec le chondriome. C'est le cas, en particulier, pour les vacuoles de la plus grande taille. Il est remarquable que ce sont les régions où ces vacuoles de grande taille sont le plus nombreuses que le chondriome se montre le plus raréfié, alors qu'il se montre très abondant dans les régions où les vacuoles sont de petite taille. Il semble possible d'en conclure que le contenu vacuolaire s'édifie, au moins partiellement, aux dépens du chondriome qui s'amointrit par l'action même de son fonctionnement.

A mesure que la sécrétion continue, le chondriome devient moins abondant. Toutefois, il peut exister assez longtemps des complexes réticulés, largement développés, quoiqu'ils soient isolés les uns des autres, dans la région basale de la cellule.

La figure XXI nous montre l'aspect d'une partie de cellule à ce stade; on y voit, en particulier, des formes extrêmement anastomosées, constituant les complexes de la région basale. Les mailles y sont souvent peu nombreuses et très irrégulières, mais on observe parfois des groupements plus nombreux de mailles plus régulières. Il arrive que certaines des mailles ne sont pas tout à fait complètes et paraissent plutôt ouvertes.

En dehors de la région basale, il n'existe plus qu'un chondriome très fragmenté, constitué surtout de petits bâtonnets épaissis, incurvés, d'aspect très irrégulier. Chacun d'eux borde partiellement une vacuole, et l'on constate que, sur les vacuoles les plus proches de l'apex, la substance mitochondriale est de plus en plus réduite, tandis qu'elle prend l'aspect rongé, grignoté, que nous retrouvons toujours dans les chondriosomes en voie d'élaboration et en même temps de disparition.

C'est ce que l'on peut encore mieux observer sur la figure XXII qui représente le stade de fin de mise en charge. La cellule offre un cytoplasme teinté de gris, sur lequel se détache en clair un vacuome extrêmement abondant. Les vacuoles, à peu près toutes de même diamètre, y

forment des séries sinueuses, qui confèrent à l'ensemble un aspect presque vermiculé. Sur le bord de ces rangées de vacuoles donnant presque l'impression de canalicules intracellulaires, on retrouve en quelques endroits seulement, et sur une longueur restreinte, des chondriocontes généralement assez courts qui présentent cependant quelques formes ramifiées.

Nous insistons sur le fait que le chondriome est ici remarquablement diminué, alors que le vacuome est devenu extrêmement abondant. L'aspect des cellules voisines de celle figurée, accentue encore cette impression de raréfaction du chondriome, coïncidant avec un développement considérable du vacuome.

Nous trouvons donc ici, comme dans la glande séricigène des Phryganides, deux phénomènes qui nous paraissent intimement liés: 1° l'accolement intime du chondriome et du vacuome; 2° la modification morphologique du chondriome suivie de sa disparition au cours de la sécrétion.

Il semble, qu'au moment de la nymphose, les cellules de la glande salivaire subissent une transformation importante, au cours de laquelle le chondriome témoigne encore de changements morphologiques remarquables.

Le chondriome est, en effet, chez la nymphe, extrêmement fragmenté et aussi très abondant (fig. xxiii). Il est réparti presque uniformément dans toute la hauteur de la cellule en petits éléments, au milieu desquels on distingue rarement un chondrioconte un peu long.

Parmi ces petits éléments, figurent des anneaux isolés (*a*) de taille un peu supérieure à celle d'une mitochondrie; mais, le plus souvent, ce sont des chondriosomes munis en leur milieu, ou à l'une de leurs extrémités, d'un anneau (*b*, *c*); on peut également observer des branches ménageant entre elles un espace clair plus ou moins allongé (*d*).

Dans certaines régions de la glande, on rencontre un plus grand

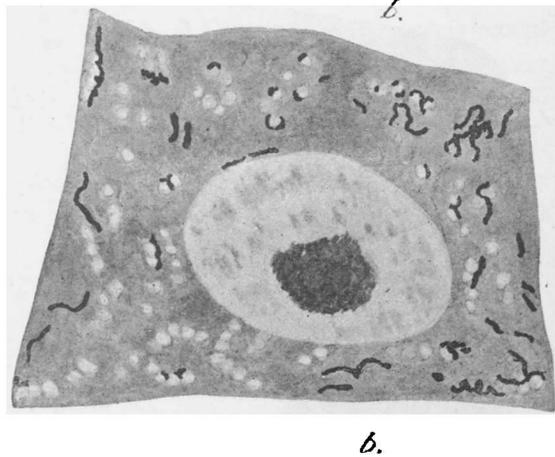


FIG. XXII. *Culex annulatus* : Glande salivaire. Stade de fin de mise en charge avec chondriome réduit et nombreuses vacuoles libres. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Hémat.-ferr.

nombre de chondriocotes, portant presque tous sur leur trajet un ou deux renflements (*e*), et d'autres plus ou moins moniliformes. Ces chondriocotes constituent alors parfois une simple rangée de granulations en contact les unes avec les autres; le plus souvent, ils s'assemblent en constituant une sorte de petit réseau gauchi aux mailles polygonales dont les sommets sont occupés par une granulation de forte taille.

A ce stade, le noyau possède un grand nombre de nucléoles aux formes

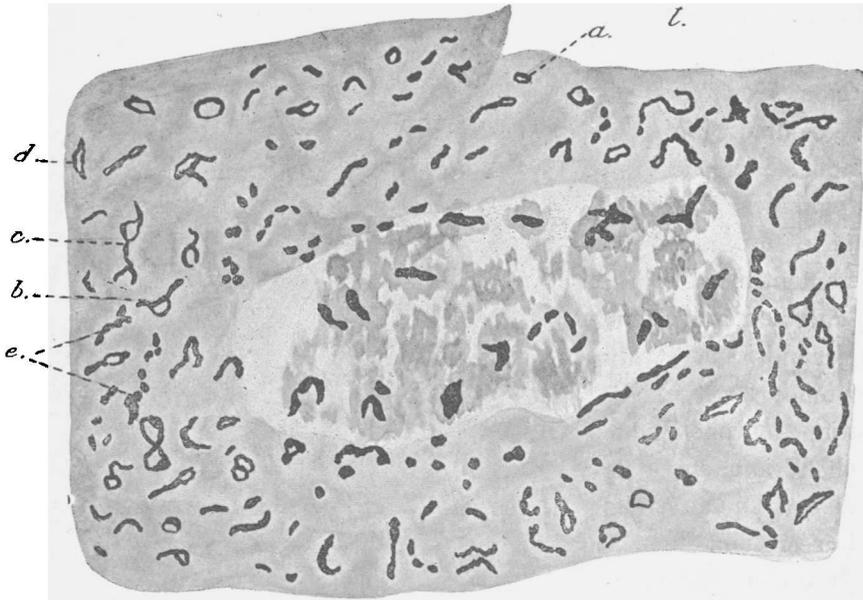


FIG. XXIII. *Culex annulatus* : Glande salivaire. Chondriome en voie de fragmentation. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Hématox.-ferr.

très irrégulières, épaisses, souvent allongées et situés presque tous à la périphérie du noyau. Il existe parfois une ressemblance remarquable entre les nucléoles filamenteux et les chondriosomes épaissis que l'on peut trouver en bordure du noyau.

Nous pensons que la cellule est le siège d'une formation nouvelle de chondriome à partir d'éléments ou de substances d'origine nucléaire. Cette reconstitution co-existe d'ailleurs avec une phase d'élaboration lente destinée à fournir la sécrétion dont l'existence chez l'imago est manifeste dès l'éclosion.

## CHAPITRE IV

## CELLULE NERVEUSE

L'étude des constituants cytoplasmiques de la cellule nerveuse chez les Insectes n'a été faite que par un nombre assez restreint d'auteurs.

WEIGL (1912) signale dans le ganglion thoracique de *Dytiscus* un appareil qui s'imprègne par l'acide osmique, constitué par de petits réseaux épais répartis dans toute la cellule. Il fait remarquer que l'imprégnation n'est simultanée dans toutes les cellules que chez l'embryon et que, d'autre part, le type diffus ou dispersé qui se rencontre spécialement chez les Insectes est susceptible d'offrir de nombreuses homologies avec les mitochondries. Il ne conclut cependant pas fermement à une homologie véritable entre les deux constituants chondriome et appareil de Golgi, bien qu'il envisage la possibilité d'une parenté ontogénique.

BIALKOWSKA et KULIKOWSKA (1912) trouvent des types d'appareils de Golgi différents chez *Periplaneta* (bâtonnets plus ou moins incurvés) et chez *Dytiscus* (bâtonnets ramifiés et anastomosés).

Ces auteurs signalent également des formes mitochondriales en filaments contournés. Elles ont de plus observé que par fixation au sublimé osmique, l'appareil était souvent conservé, qu'il était susceptible de se colorer par l'hématoxyline, et qu'il présentait des formes moins compliquées que par l'utilisation de solutions fortes d'Os O<sup>4</sup>.

Bien que de nombreux auteurs se soient occupés de la cellule nerveuse chez les Arthropodes, il n'existe pas à ma connaissance d'autres travaux sur la cytologie de la cellule nerveuse chez les Insectes.

## OBSERVATIONS PERSONNELLES

Les ganglions nerveux des Insectes que nous avons observés offrent deux catégories de cellules différant par leur taille et aussi par leur développement plus ou moins considérable du chondriome et des autres constituants cytoplasmiques.

A) *Neurones de petite taille.* — Ces neurones constituent la majeure partie de la couche de cellules qui entourent chaque ganglion.

Pourvus d'une couche très mince de cytoplasme, dans laquelle les différents constituants sont tassés, ils constituent un matériel d'études assez peu favorable, mais que nous n'avons cependant pas négligé.

B) *Neurones de grande taille.* — Ces neurones sont très souvent isolés

ou constituent des groupes renfermant très peu de cellules, et ils sont immédiatement reconnaissables, sur les préparations fixées, par une chromophilie très marquée de leur cytoplasme. Ce sont des cellules que nous avons étudiées plus spécialement chez deux Diptères, *Culex*, *Chironome* et chez quelques Phryganides (*Phryganea grandis*, *Setodes*, etc.).

Les ganglions cérébroïdes nous ont fourni quelques exemples de grands neurones, mais c'est surtout dans les ganglions thoraciques et parfois dans les ganglions abdominaux que nous en avons observé en plus grand nombre.

#### A. — Larve de *Culex* (*Theobaldia*) *annulatus*

##### COLORATIONS VITALES

*Neurones de petite taille.* — Les colorations sur le frais, au rouge neutre et au vert Janus, ont révélé un chondriome fragmenté, composé de petits chondriocotes placés parallèlement au contour du noyau, et entremêlés de quelques rares vacuoles prenant le rouge neutre. En raison de la petitesse des éléments, il est difficile de préciser s'il y a simplement juxtaposition des éléments vacuolaires et du chondriome, ou si chondriome et vacuole sont intimement accolés, au moins en ce qui concerne les petits neurones. Il semble bien que l'on ait surtout affaire à des chondriocotes

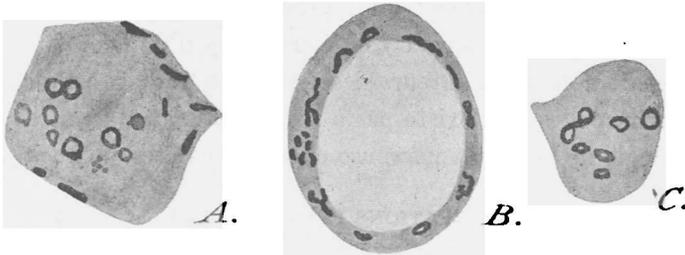


FIG. XXIV. *Culex annulatus* : Cellules nerveuses du ganglion thoracique. Fix. : Zenk. Form. Color. : Hémato-ferr

assez courts, non ramifiés, avec une petite vacuole prenant le rouge neutre, disposée tangentiellement par rapport au chondriocote qui parfois se recourbe à son contact. Ces vacuoles sont en nombre restreint, de très petite taille, et colorées *in toto* par le rouge neutre.

*Neurones de grande taille.* — La fig. xxv représente une cellule de grande taille, appartenant au ganglion cérébroïde. La couche cytoplasmique entourant le noyau est de beaucoup plus épaisse que dans les petits neurones, et l'on y distingue un chondriome très bien coloré par le vert Janus.

Il est constitué de plusieurs petits réseaux à mailles peu nombreuses fortement irrégulières, tantôt isolés les uns des autres, tantôt formant des bandes disposées parallèlement à la périphérie du noyau, mais sans être en contact avec ce dernier. Ces réseaux ne sont pas nombreux et ils ne paraissent pas indiquer de véritable polarité de la cellule; toutefois, ils ne sont pas non plus disposés uniformément autour du noyau.

Dans les mailles de ce réseau, que voit-on? Prenant le rouge neutre, de petits vacuoles sont certainement appendues aux filaments du réseau, sans remplir cependant tout l'intérieur d'une maille. D'autres vacuoles sont en quelque sorte coincées entre deux branches chondriosomiques. En ce dernier cas, la vacuole est un peu plus grosse, et le chondriome semble moins étendu et d'aspect moins continu, plus délabré que dans le réseau.

Enfin, on trouve également dans d'autres régions, des vacuoles libres ou simplement accolées à une petite granulation colorée par le vert Janus.

#### TECHNIQUE MITOCHONDRIALE

1<sup>o</sup> *Petits neurones*. — Dans la région de la couche cellulaire formée par les petits neurones, les noyaux semblent être très serrés les uns contre les autres, les couches cytoplasmiques qui les entourent sont fort réduites. Il s'y trouve cependant des éléments mitochondriaux tassés, en général, en plusieurs points de la périphérie du noyau. A l'aide des plus forts grossissements, on y distingue quelques éléments contournés ou même des mailles.

La figure xxiv représente quelques aspects sur des coupes tangentielles particulièrement riches en anneaux. Toutefois, sur de nombreuses coupes, les éléments mitochondriaux révèlent des formes plus variées. Ils sont souvent constitués par des filaments portant des nodosités, et dont certaines parties ont perdu de leur colorabilité, de sorte que l'aspect réseau est assez difficilement perceptible, surtout en raison du gauchissement des mailles, lequel impose à l'œil la nécessité de suivre dans des plans très variés le cheminement des filaments. Il arrive souvent que des fragments sidérophiles, légèrement allongés ne sont pas disposés au hasard, mais dessinent des lignes discontinues dont les directions s'enchaînent les unes aux autres; ils semblent être comme les témoins d'un réseau primitivement plus complet, où les parties moins colorables que nous signalions plus haut seraient devenues totalement incolores.

On a parfois l'impression de ne plus observer que de simples bâtonnets

mitochondriaux complètement indépendants les uns des autres; leur orientation un peu particulière permet cependant de les rattacher aux formes nettement en réseau.

A côté de ces éléments, il existe également des chondriocotes isolés ou des mitochondries. Ces dernières se trouvent plus généralement au contact immédiat du noyau. Nous n'avons pu déterminer si cette disposition était en rapport avec une origine nucléaire.

*Neurones de grande taille.* — Le dessin xxv représente une cellule de grande taille d'un ganglion thoracique de *Culex annulatus*. Comme on le voit, le rapport  $\frac{\text{cytoplasme}}{\text{noyau}}$  est de beaucoup supérieur à celui que nous trouvons dans les neurones de petite taille. De plus, le cytoplasme s'y montre

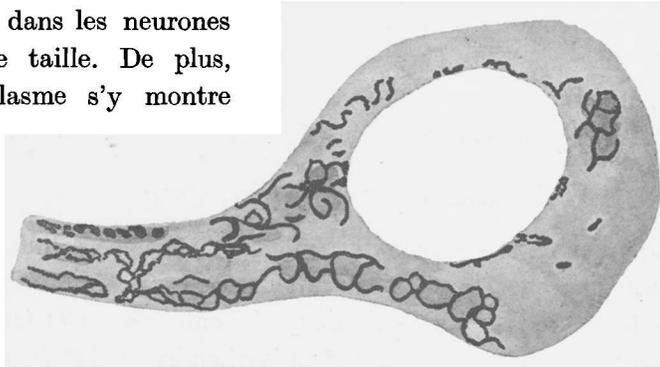


FIG. XXV. *Culex annulatus* : larve; cellule nerveuse (ganglion thoracique) à chondriome en bandes réticulées  
Flx. : Zenk.-Form. Color. : Hémato-ferr.

d'une basophilie très accentuée, laquelle permet, sur la préparation colorée à l'hématoxyline, de le repérer immédiatement, même à un faible grossissement. Sur le fond ainsi teinté se détache cependant, avec la netteté désirable, un chondriome abondant qui est disposé sous la forme de bandes plus ou moins allongées, généralement assez étroites. Elles sont structurées et montrent une série de mailles irrégulières, anguleuses dont les tractus offrent des épaisissements variés. Ces bandes sont rattachées plus ou moins lâchement par un ou plusieurs filaments contournés. Leur orientation générale est celle du plus grand axe de la cellule, et elles se rapprochent les unes des autres plus spécialement dans la zone de l'axone. Là, les mailles sont moins larges, moins nombreuses, de sorte que les bandes si nettement réticulées dans le corps cellulaire proprement dit, font place alors à des formes variées, plus filamenteuses, bien que présentant encore des anastomoses latérales. Parfois même une bande réticulée est remplacée par une série linéaire de grosses granu-

lations allongées, irrégulières, semblant ainsi constituer un passage à la forme de filament simple.

On trouve également, mais en plus petite quantité, et plus spécialement dans le voisinage du noyau et entre les régions occupées par les bandes longues, des éléments isolés : mitochondries, chondriocotes. Il existe aussi de petits réseaux réduits à quelques mailles (fig. xxv), mais le plus souvent, on ne trouve dans une cellule à ce stade qu'un petit nombre de filaments courts, très contournés.

Les figures xxvi D, E, nous montrent les aspects successifs que peut prendre la cellule que nous venons de décrire. Dans la figure xxvi D on a représenté un aspect où des bandes réticulées sont remplacées par

des systèmes maillés, ou simplement anastomosés, séparés les uns des autres. Les parties filamenteuses de ces différents systèmes portent des épaissements nombreux. Enfin la figure xxvi E reproduit la coupe d'une cellule n'offrant que des anneaux aplatis avec, en général, une partie plus épaisse. En outre, il existe quelques parties filamenteuses, soit simplement flexueuses, soit formant des

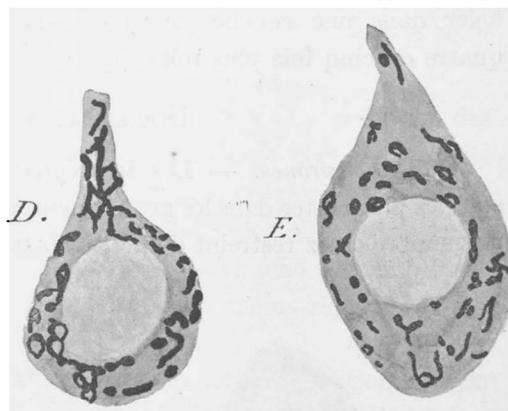


FIG. XXVI. *Culex annulatus* : Nympe; cellule nerveuse du ganglion thoracique; D, chondriome à grandes mailles irrégulières; E, chondriome à formes dictyosomiques. Fix. : Regaud. Color. : Hémat.-ferr.

de chiffres, des boucles plus ou moins fermées; mais le chondriome y paraît plus fragmenté que dans les stades précédents, et ces éléments isolés ont une disposition vaguement concentrique au noyau : ils reproduisent ainsi l'aspect des ergastoblastes de VOINOV.

Cette évolution particulière montre bien que nous avons ici affaire réellement à de la substance mitochondriale. On pourrait, en effet, se demander si toutes les bandes réticulées que nous avons étudiées ne sont pas les stades successifs d'une évolution aboutissant à la formation de la neurofibrille, l'ordre étant le suivant : réseau large — réseau allongé — bande à aspect torsadé ou alvéolisé — filament à épaissements — neurofibrilles. La difficulté toujours très grande de colorer des neurofibrilles s'oppose à cette conception, mais nous pouvons remarquer, en outre, que l'existence de telles bandes, ou de réseaux dans de nombreux

tissus autres que le tissu nerveux, et dans lesquels il ne peut être question de fibrilles, est un phénomène général, non forcément en relation avec la formation des neurofibrilles, bien que certains auteurs aient eu cette conception.

De ce que nous venons d'exposer, il résulte que si, dans les petits neurones de *Culex*, le chondriome semble quelque peu se différencier morphologiquement de celui des grands neurones, cette différence est seulement d'ordre quantitatif; les mêmes formations en réseau, comme aussi les autres éléments en anneaux ou dictyosomes s'y retrouvent, mais seulement avec une richesse et un épanouissement moindres. En effet, ce chondriome est limité dans son développement par la nécessité de se loger dans une couche de cytoplasme qui, proportionnellement, est quatre ou cinq fois plus mince que dans les autres neurones.

#### IMPRÉGNATIONS

*Grands neurones.* — Les imprégnations argentiques ou osmiques sont les plus nettes dans les grands neurones (fig. xxvii). Elles y montrent un nombre assez restreint de petites formations épaisses, le plus souvent

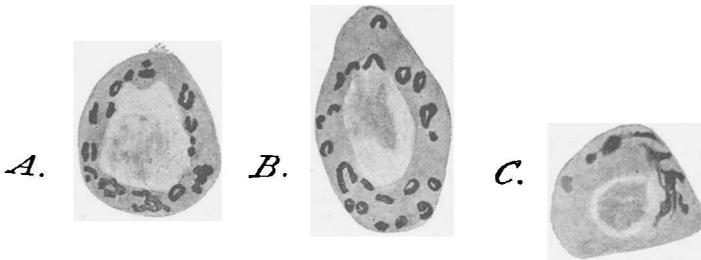


FIG. xxvii. *Culex annulatus* : Nympe; cellules nerveuses du ganglion thoracique. Fix. : Benôft. Imprégnation : Os O<sup>4</sup>.

en anneau aplati dont l'un des côtés est de beaucoup plus épais que l'autre; parfois l'anneau est incomplet et représente plutôt un U dont les branches, tantôt sont parallèles, et tantôt se referment ou s'écartent. Des bâtonnets assez trapus peuvent aussi se rencontrer, mais moins fréquemment. Signalons (fig. xxvii) des amorces de petits réseaux, incomplètement imprégnés, mais dont les branches anastomosées se reconnaissent bien et enfin (fig. xxvii et xxviii) des réseaux minuscules, mais présentant plusieurs mailles très nettement indiquées, d'ailleurs fortement empâtées par l'acide osmique.

Ces quelques exemples nous donnent un aperçu bien incomplet de

la variété des aspects que peuvent présenter les éléments imprégnés, mais quel que soit l'aspect considéré, on peut toujours le ramener à ceux observés sur préparation mitochondriale (fig. XXIX).

Nous pensons, en effet, que, abstraction faite du vacuome, l'hématoxyline et la fuschine donnent, d'une façon générale, des indications superposables à celles que fournissent les méthodes d'imprégnation, elles sont seulement plus complètes.

C'est ainsi que l'imprégnation ne conserve que des fragments très incomplets et déformés de systèmes réticulés amplement développés dans certaines cellules, et qui sont révélés en entier par les colorations mitochondriales. Nous en avons un exemple dans les deux aspects que nous offrent les figures XXVII C et XXVI. La première, dessinée d'après une imprégnation, reproduit seulement certains des éléments représentés dans les deux autres figures qui proviennent de préparations mitochondriales. Remarquons combien les éléments figurés rappellent les « ergastoblastes » de VOINOV : c'est en effet la même forme ovale, aplatie, et la même répartition concentrique.

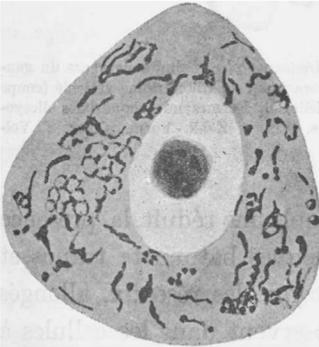


FIG. XXIX. *Culex annulatus* : Cellule nerveuse de ganglion cérébroïde. Fix. : Regaud. Color. : Hémat.-ferr.



FIG. XXVIII. *Culex annulatus* : Nympe; cellule nerveuse du ganglion thoracique. Imprégnation osmique. Sans coloration.

Cette forme et cette répartition peuvent s'expliquer aussi bien en admettant que les formes dictyosomiques mitochondriales ont seules été imprégnées, ou en admettant que certaines mailles de réseaux se sont trouvées isolées par manque d'imprégnation des filaments intermédiaires.

Dans ce dernier cas, on pourrait attribuer l'imprégnation partielle au manque d'homogénéité chimique de tout le système mitochondrial, dont certains frag-

ments, plus évolués, sont plus susceptibles d'être osmio ou argentophiles.

*Petits neurones.* — Chez les petits neurones, l'imprégnation donne sensiblement les mêmes résultats que chez les grands. En raison du peu de développement des formations réticulées dans ces éléments, même sur les préparations mitochondriales, on n'y observe après imprégnation que des fragments ayant réduit l'acide osmique. Exceptionnellement, tout le chondriome et les petites vacuoles qui s'y trouvent appendues

sont bien imprégnés. Dans la plupart des cas, seuls quelques dictyosomes sont imprégnés; leur emplacement, leur taille, leur nombre, permettent facilement de les homologuer aux formes dictyosomiques observées en préparation mitochondriale.

### B. — Cellule nerveuse chez quelques autres Diptères

Nous avons étendu nos observations de la cellule nerveuse à quelques autres Diptères : la larve de Chironome et l'adulte de Dicranomya.

1° *Chironomus plumosus*. — L'examen de la figure xxx fait ressortir la similitude d'aspects avec ceux que nous venons de décrire chez *Culex*.

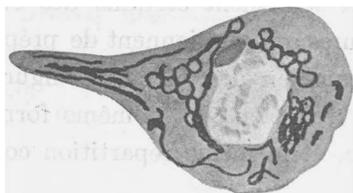


FIG. XXX. *Chironomus plumicornis* : Cellule nerveuse de ganglion cérébroïde; chondriome filamenteux et en réseaux dans le corps cellulaire. Fix. : Zenk.-Formol. Color. : Volkonsky.

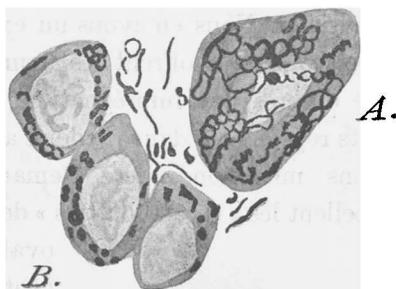


FIG. XXXI. *Chironomus pl.* : Cellules nerveuses du ganglion thoracique. A, Chondriome réticulé (coupe tangentielle) B, Formes mitochondriales dictyosomiques. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Volkonsky.

Ici encore, on remarque dans les cellules à cytoplasme réduit la présence d'anneaux ou de réseaux restreints, avec quelques bâtonnets trapus et des chondriocotes courts et flexueux, tandis que les réseaux, allongés et souvent rattachés les uns aux autres, s'observent dans les cellules à cytoplasme abondant où ils sont amplement développés.

Dans ces cellules (fig. xxx) les réseaux se cantonnent dans le corps même, la région de l'axone est surtout occupée par des filaments d'aspect irrégulier, presque moniliformes, se soudant pour former de gros cordons disposés parallèlement les uns aux autres et dans le sens même de l'axone.

On observe, en outre, parfois des bâtonnets trapus, incurvés, dont l'aspect rappelle de très près les dictyosomes trouvés à l'imprégnation. Certaines cellules (fig. xxxi A) semblent même ne comporter, en préparation mitochondriale, que des anneaux ou des formes dictyosomiques.

Dans les cellules des ganglions cérébroïdes (fig. xxxii C, D) on découvre quelquefois, à côté de quelques chondriosomes en réseau, ou d'aspect moniliforme, des petits amas de granulations sidérophiles qui nous paraissent provenir d'une élaboration particulière du chondriome, d'ailleurs assez réduit dans la cellule. Nous n'avons pu déterminer quelle était leur destinée ultérieure, mais elles nous paraissent indiquer un cas spécial, peut-être non encore étudié de l'évolution possible du chondriome, et qui se rencontre surtout dans le ganglion cérébroïde. Cependant on trouve aussi, mais plus rarement, de telles cellules dans les ganglions thoraciques (fig. xxxiv).

2° *Dicranomya* (sp. ?). — Chez l'adulte de *Dicranomya* (sp. -?) les

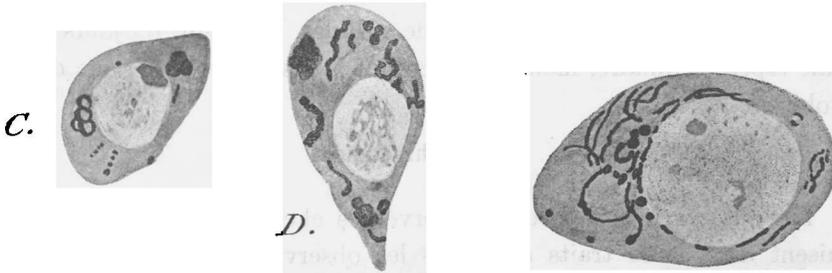


FIG. xxxii et xxxiii. *Chironomus pl.* : Cellules nerveuses de ganglion cérébroïde; chondriome en complexes plus ou moins réticulés et amas de granulations fuchsinophiles. Fix. : Zenk.-form. Volor. : Volkonsky.

FIG. xxxiv. *Phryganea grandis* : Imago; cellule nerveuse à chondriome filamenteux (ganglion thoracique). Fix. : Zenk.-Form. Color. : Volkonsky.

grandes cellules de la couche ganglionnaire nous ont offert des réseaux remarquablement développés, qui se trouvent cependant, entremêlés, de filaments libres parfois assez nombreux (fig. xxxv). Quant à la région de l'axone, elle est occupée par un nombre important de filaments épais, irréguliers, parallèles à la direction de l'axone. Certains d'entre eux donnent l'impression de bandes alvéolisées très contractées.

Signalons également, dans les ganglions cérébroïdes, des cellules (fig. xxxvi) à chondriome extrêmement pauvre, avec quelques vacuoles agglomérées, possédant encore sur leur bord une légère trace fuchsinophile.

### C. — Larve de *Chloeon*

Les cellules nerveuses chez la larve de *Chloeon* nous ont montré, en coloration vitale, des aspects fort semblables à ceux observés chez *Culex*. Nous y avons vu, en particulier, des vacuoles colorées par le rouge neutre et nettement enclavées dans la courbure d'un filament mitochondrial

coloré par le vert Janus. De telles vacuoles, d'ailleurs peu nombreuses, auraient pu être observées sans coloration, sur le vif, et correspondent tant par leur nombre que par leur disposition et leur taille, à ce qu'on peut noter après la double coloration rouge neutre, vert Janus. Les complexes mitochondriaux un peu moins développés que chez *Culex*, sont cependant bien marqués, avec parfois de petites mailles groupées en réseaux restreints. Il faut signaler chez *Chloeon* l'existence de cellules de tailles très différentes, avec tous les intermédiaires entre les tailles extrêmes. Cette observation, rapprochée de ce que nous avons pu étudier chez les Phryganides, nous permet de considérer la classification des neurones selon leurs tailles, comme tout à fait artificielle. Elle constitue un moyen commode pour la description, mais elle n'indique nullement l'existence des lignées différentes de cellules. Il s'agit toujours d'une seule espèce cellulaire, mais se présentant à des stades différents de leur évolution.

#### D. — Phryganides

Les observations des cellules nerveuses chez les Phryganides reproduisent dans leurs traits essentiels les observations rapportées précédemment chez les Diptères (*Culex*, *Chironome*) et chez *Chloeon*. Cependant, nous signalerons chez *Phryganea grandis* et chez *Setodes tineiformis*

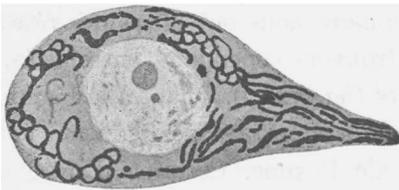


FIG. XXXV. *Dicranomyia* (sp. ?) : Adulte. Cellule nerveuse de ganglion cérébroïde : chondriome réticulé. Fix. : Zenk-Form. Dolor. : Volkonsky.

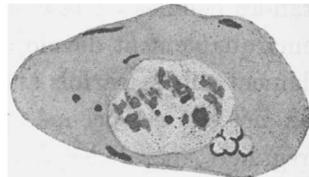


FIG. XXXVI. *Dicranomyia* (sp. ?) : Cellule nerveuse (ganglion cérébroïde). Chondriome réduit et vacuoles. Fix. : Zenk-Form. Color. : Millot.

l'existence de réseaux non disposés en longues bandes, souvent isolés et plus ou moins étendus, mais nettement caractérisés.

1° *Phryganea grandis*. — Dans les cellules de faible dimension, dont le diamètre est en moyenne de 7 à 10  $\mu$ , la couche cytoplasmique est très mince, et le noyau ovoïde est proportionnellement très volumineux. En assimilant approximativement noyau et cellule tout entière à des sphères, on peut établir la valeur approchée du rapport entre le volume

du cytoplasme et celui du noyau. Ce rapport oscille autour de la valeur de 0,9 et est assez constant pour constituer un caractère particulier à ce genre de cellules. Les figures xxxvii, A à F, montrent un chondriome peu abondant bien que présentant, dans une même cellule, des formes variées. On y rencontre assez peu le filament lisse et le bâtonnet; par contre, on y trouve souvent des éléments plus compliqués : des figures en huit de chiffre gauchis, avec des épaissements de place en place sur le trajet

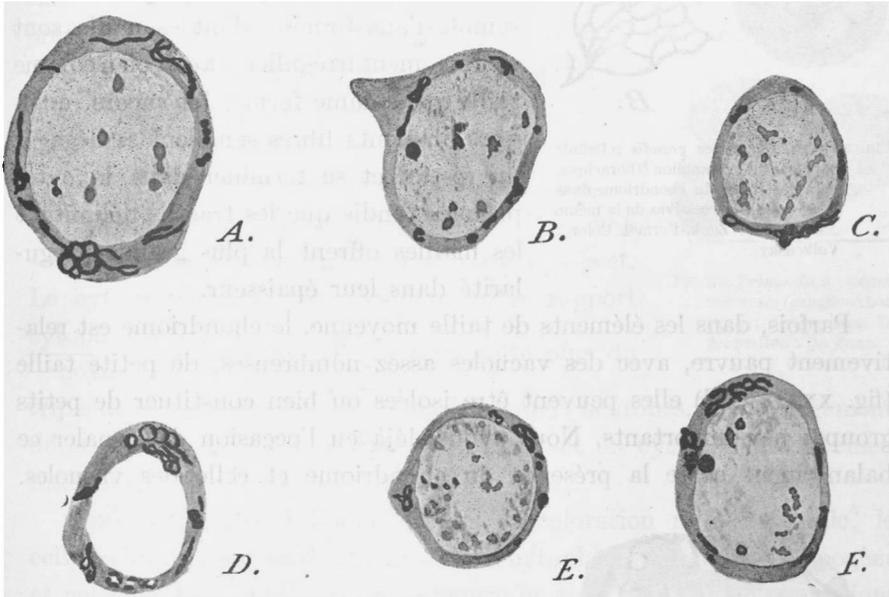


FIG. xxxvii. *Phryganea grandis* : Larve. Petits neurones avec chondriome peu abondant, sous forme de filaments, panneaux, ou de petits réseaux. Fix. : Zenk.-Formol. Color. : Volkonsky.

du filament; des anneaux souvent aplatis, avec une partie plus épaisse (fig. xxxvii D); des filaments anastomosés, réalisant de petits réseaux aux mailles claires, peu nombreuses (fig. xxxvii A D E); de plus, quelques filaments à renflement terminal ou encore des bâtonnets hypertrophiés en forme de virgule, et dont la partie renflée ne semble pas homogène (fig. xxxvii A C).

Au milieu des cellules que nous venons de décrire, on en trouve d'autres que nous nommons, avec les auteurs, gros neurones, caractérisés par leur grande taille et un rapport  $\frac{\text{cytoplasme}}{\text{noyau}}$  pouvant atteindre 1,6; elles sont particulièrement riches en réseaux, souvent constitués par un grand nombre de mailles et qui peuvent couvrir une étendue considérable de

la cellule. La figure xxxviii représente les aspects de l'un de ces réseaux dans deux coupes successives. Dans la figure xxxviii A, la coupe tout à fait superficielle, nous montre seulement quelques mailles, plutôt circulaires à bords épaissis, portant en certains points des grains entièrement fuchsinophiles; quelques filaments se dégagent du réseau pour se terminer

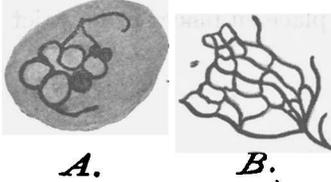


FIG. xxxviii. *Phryganea grandis* : Cellule nerveuse d'un ganglion thoracique. Aspect réticulé du chondriome dans deux coupes successives de la même cellule. Fix. : Zenk.-Formol. Color. : Volkonsky.

librement dans le cytoplasme. Dans la figure xxxviii B, la coupe, plus profonde, montre combien est compliqué cet ensemble d'anastomoses, dont les mailles sont extrêmement irrégulières aussi bien comme taille que comme forme. Ici encore, quelques filaments libres semblent se dégager du réseau et se terminer dans le cytoplasme, tandis que les tractus délimitant les mailles offrent la plus grande irrégularité dans leur épaisseur.

Parfois, dans les éléments de taille moyenne, le chondriome est relativement pauvre, avec des vacuoles assez nombreuses, de petite taille (fig. xxxix C E) elles peuvent être isolées ou bien constituer de petits groupes peu importants. Nous avons déjà eu l'occasion de signaler ce balancement entre la présence du chondriome et celle des vacuoles.

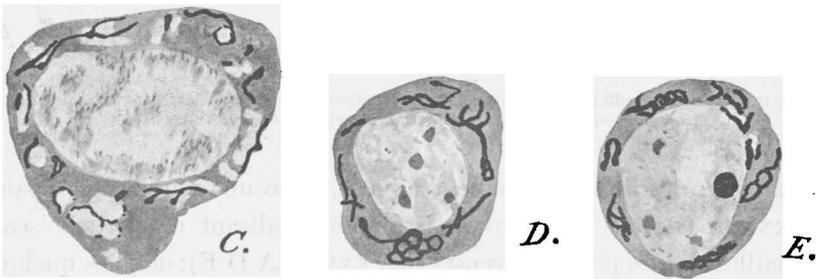


FIG. xxxix. *Phryganea grandis* : Cellules nerveuses (ganglion thoracique); chondriome à formes évolutives. Fix. : Zenk.-Formol. Color. : Volkonsky.

Ajoutons que, si certaines vacuoles sont entièrement isolées, d'autres possèdent sur leur bord un grain ou un très court bâtonnet fuchsinophile, qui est un reste du chondriome en voie de disparition (fig. xxxix C). Après une imprégnation par l'argent ou par l'acide osmique, on retrouve comme chez *Culex* (voir page 69, fig. xxvii) des anneaux plus ou moins complets, des réseaux très réduits, des figures en 8 tordus et allongés,

même des blocs anguleux et quelques granulations (fig. XL). L'empâtement de tous ces petits éléments par le métal réduit leur donner le plus souvent l'aspect de dictyosomes ou « ergastoblastes » de VOINOV.

Comme nous l'avons exprimé dans une note publiée en 1929, le chondriome modifié et le vacuome sont susceptibles, par leur imprégnation, de constituer les figures superposables à celles attribuées à l'imprégnation d'éléments golgiens. Nous ne pensons pas que ces derniers aient ici une existence indépendante réelle; ils résultent plutôt de l'acquisition de la propriété réductrice par le chondriome évolué et les vacuoles accolées.

Nous avons trouvé dans les ganglions thoraciques chez *Phryganea grandis*, une catégorie de cellules de dimension considérablement supérieure à celle des cellules nerveuses ordinaires — elles peuvent atteindre un diamètre de 25 à 30  $\mu$  — mais qui se distinguent surtout par leur aspect. Le cytoplasme est très abondant et le rapport  $\frac{\text{cytoplasme}}{\text{noyau}}$  atteint 5,6, ce qui représente plus du

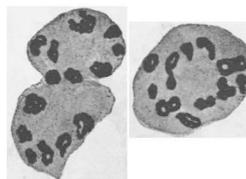


FIG. XL. *Triaenodes b.* : Cellules nerveuses (ganglion thoracique); dictyosomes. Imprégnation : Da Fano.

triple de la valeur habituelle dans les grands neurones. Les changements de structure que subit ce cytoplasme offrent un cycle particulièrement intéressant.

Après fixation au Zenker-formol et coloration mitochondriale, les cellules les moins évoluées montrent un cytoplasme à peu près homogène, et nettement basophile. Il est parcouru en tous sens par un chondriome formé de filaments anastomosés en larges mailles irrégulières, constituant des réseaux partiels disséminés dans toute la cellule; mais on découvre souvent, par une recherche attentive, qu'en réalité plusieurs de ces réseaux partiels peuvent se raccorder par quelques branches. Ces réseaux à mailles larges qui se décomposent assez souvent en mailles plus petites jusqu'à former un système réticulaire très serré, ne pénètrent guère sous cette forme dans la région de l'axone; les réseaux devenus très étroits, c'est-à-dire des sortes de bandes très peu alvéolisées, se confondent sensiblement avec un filament quelque peu épaissi. On observe dans cette région presque exclusivement des gros filaments indépendants, orientés parallèlement à la direction même de l'axone.

La figure XLI F représente une coupe d'une cellule un peu plus évoluée, correspondant au stade du début de formation des vacuoles. On y trouve un chondriome assez fortement disloqué, comportant un grand nombre

de petits complexes de quelques mailles. Certaines de ces mailles, petites, encerclent une vacuole qui se détache en clair sur le fond cytoplasmique légèrement teinté. La plus grande partie des filaments sont épaissis et portent latéralement, souvent enclavées dans une cavité, des vacuoles tantôt isolées, tantôt groupées. Chaque chondriome paraît ainsi accolé à un groupe de vacuoles.

La figure XLI G nous montre une coupe tangentielle de l'une de ces

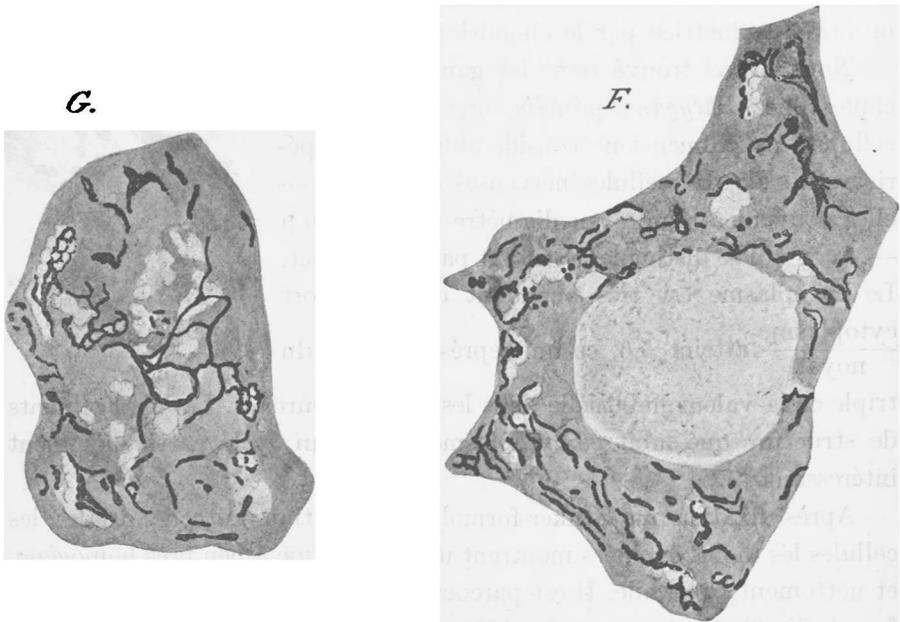


FIG. XLI. *Phryganea grandis* : Cellules nerveuses (ganglion thoracique); début de la formation des vacuoles.  
Fix. : Zenk.-Form. Color. : Volkonsky.

cellules à peu près au même stade. Les réseaux y sont plus visibles, car ils s'étalent parallèlement à la surface cellulaire et l'on y reconnaît différentes phases d'évolution : les grandes mailles se subdivisent dans certaines régions en un nombre considérable de petites mailles qui paraissent toutes contenir une vacuole. On remarquera que les groupes de vacuoles, lorsque celles-ci ne sont pas dans les mailles d'un réseau, forment des séries allongées placées latéralement le long du chondriocente, même parfois de chaque côté. Quelques filaments épais du type que nous avons appelé chondriome golgiesque, montrent les premiers stades d'une évolution qui n'a pas encore abouti à la formation de vacuoles, à moins que les quelques vacuoles libres rencontrées, çà et là, ne soient déjà

détachées, après s'être formées au contact même de ces chondriocotes.

Dans certaines cellules, on peut voir des réseaux aux mailles non entières, mais où des fragments de filaments et des restes de tractus permettent cependant d'en reconstituer les lignes maîtresses.

La figure XLII offre un stade beaucoup plus évolué. Les vacuoles déjà observées, soit isolées, soit par petits groupes, ont formé de longues séries qui ont fini par se fusionner. Cette fusion a donné naissance à des canalicules intracellulaires qui parcourent le cytoplasme dans tous les sens en s'anastomosant et même en se fondant les unes dans les autres. La cellule prend ainsi une sorte d'aspect vermoulu, où le chondriome est incontestablement en voie de disparition. 'A l'aspect déjà fragmenté de la figure XLI F a succédé une véritable pulvérisation des derniers fragments ; les quelques chondriosomes qui aient encore quelque peu l'allure filamenteuse sont disposés en bordure même des canalicules,

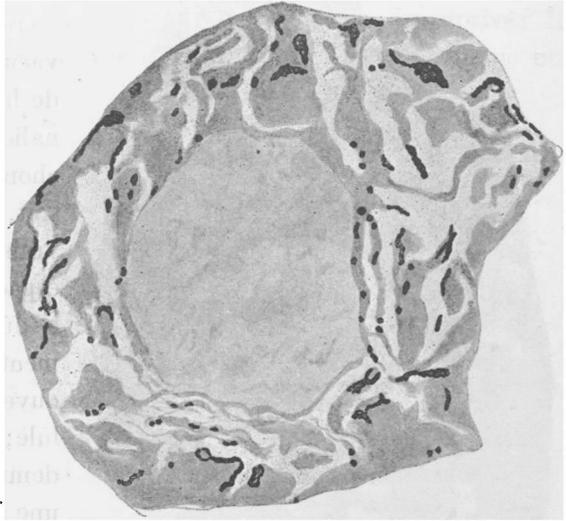


FIG. XLII. *Phryganea grandis* : Cellule nerveuse géante à canalicules (ganglion thoracique). Fix. : Zenk.-Form. Color. : Volkonsky.

avec un aspect grignoté indiquant un état de délabrement très poussé (fig. 11, pl. I). A peine reste-t-il quelques formes épaissies, d'ailleurs situées dans des régions de cytoplasme non complètement pourvues de canalicules. On peut trouver tous les intermédiaires entre les chondriosomes encore nettement filamenteux et ceux réduits à une simple granulation disposée en bordure d'une canalicule. Il y a donc une véritable interdépendance entre le chondriome et les vacuoles, et il ne nous paraît guère possible de le contester.

Les canalicules sont, pour la plupart, orientés parallèlement à la surface du noyau; nous avons cependant observé d'assez nombreuses ramifications qui se rapprochent de plus en plus de la périphérie de la cellule, et il nous a semblé que certaines de ces branches s'ouvraient dans les espaces intracellulaires. Sans doute l'interprétation d'une telle obser-

vation exige-t-elle beaucoup de réserves; toutefois, elle semble bien comporter de fortes présomptions d'exactitude, car, ainsi que nous allons le montrer, les vacuoles ne conservent pas leur contenu indéfiniment.

L'aspect représenté dans la figure XLIII marque la fin de l'évolution des cellules géantes; on remarquera à ce moment l'absence presque complète de chondriome, et l'on notera aussi, d'ailleurs, la diminution consi-

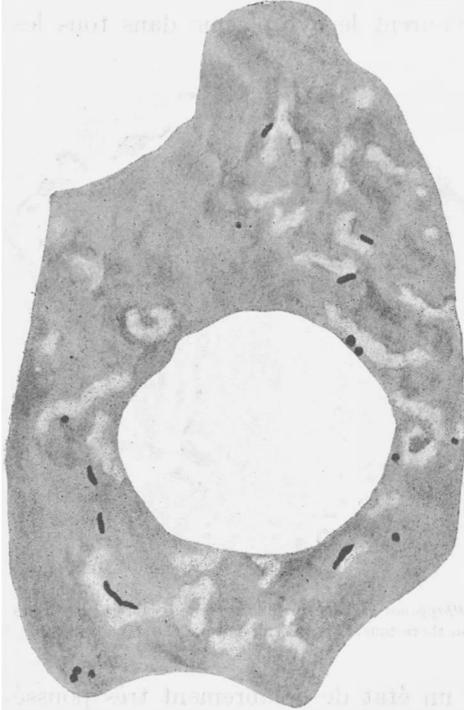


FIG. XLIII. *Phryganea grandis*: Cellule nerveuse géante de ganglion thoracique. Les canalicules ont déversé la plus grande partie de leur contenu. Persistence de quelques vacuoles dont certaines sont encore bordées d'un chondriosome. Fix.: Zenk.-Form. Color.: Volk.

dérable des canalicules intracellulaires. La plupart de ces derniers ont, en effet, disparu et il ne reste que quelques groupes de vacuoles provenant sans doute de la formation tardive des canalicules aux dépens des derniers chondriosomes. Quoi qu'il en soit, le contenu s'est, selon toute vraisemblance, déversé dans les espaces intercellulaires et ceci a dû se réaliser le plus facilement si les canalicules se sont ouverts à l'extérieur de la cellule; une dialyse pourrait évidemment intervenir, mais aurait une action plus lente, qui aurait pour résultat de donner de nombreux stades de décharge, ce que nous n'avons pas observé.

Nous avons insisté longuement sur la description de ces cellules en raison de la netteté particulière que présente ici

l'évolution parallèle du chondriome et du système vacuolaire. Cette évolution nous montre que, au moins dans certains cas, il y a effectivement destruction du chondriome au cours du fonctionnement de la cellule, et que cette destruction ne semble pas pouvoir être séparée de la constitution et du développement des vacuoles. L'évolution du chondriome présente une phase réticulaire et il y a contact intime de la vacuole et d'un chondriome souvent hypertrophié et même alvéolisé. Ces deux faits nous paraissent devoir être signalés pour la forte pré-

somption qu'ils apportent en faveur du rôle important, primordial, que peut jouer le chondriome dans l'élaboration du contenu des vacuoles.

La nature réellement vacuolaire des formations canaliculaires ne nous semble pas contestable : elles apparaissent, en effet, graduellement en des points intérieurs de la cellule; d'autre part, l'absence dans le cytoplasme de toute trace d'élément étranger à la cellule elle-même, empêche de les envisager comme des marques de la pénétration des cellules de la névroglie dans les cellules nerveuses.

Ajoutons que la distinction en petits neurones, grands neurones et neurones géants est, comme chez *Chloeon*, simplement descriptive; il existe de nombreuses cellules nerveuses difficiles à ranger dans l'une ou

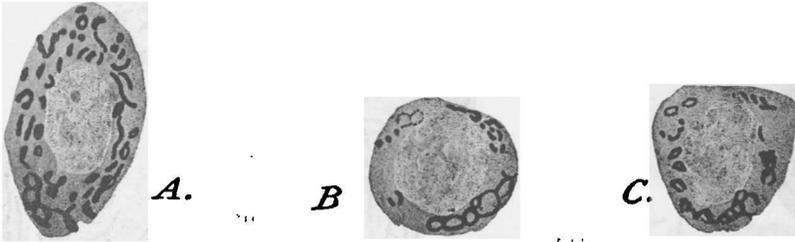


FIG. XLIV. *Setodes t.* : Nymphe; A, Cellule nerveuse. Chondriome à formes dictyosomiques; B, et C, chondriome à petits systèmes de mailles. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Volkonsky.

l'autre de ces catégories et qui constituent peut-être des stades intermédiaires.

On ne peut, en effet, se défendre d'envisager l'hypothèse que ces différents types pourraient bien correspondre aux stades successifs de l'évolution continue d'un seul et même élément, chez lequel la fonction sécrétrice est un des caractères les plus évidents.

2° *Setodes tineiformis*. — Les petits neurones des ganglions de cette larve montrent un chondriome très souvent fragmenté. Il est alors constitué de gros bâtonnets légèrement incurvés, quelquefois repliés en V, entremêlés d'anneaux aplatis en forme de dictyosomes et de quelques filaments plus longs, généralement moniliformes (fig. XLIV A). Cependant ces chondriosomes en anneaux peuvent se réunir et former de petits réseaux, mais toujours très réduits (fig. XLIV B C).

Souvent, les grandes cellules ont un chondriome à prédominance filamenteuse. La figure XLV en offre (à droite), trois aspects d'ailleurs assez peu différents. Dans la cellule C, les filaments longs et libres sont nombreux et ils se trouvent non seulement dans la région de l'axone, mais aussi dans

la zone périnucléaire; dans la partie opposée à l'axone, on voit cependant un réseau de quelques mailles voisinant avec des chondriocotes isolés. La cellule du milieu (B) ne possède pas de réseau étendu; elle est parsemée, dans la région périnucléaire, d'anneaux irréguliers, souvent incomplets, à côté de filaments épaissis et courts.

Dans la cellule A, on observe surtout quelques longs filaments anasto-

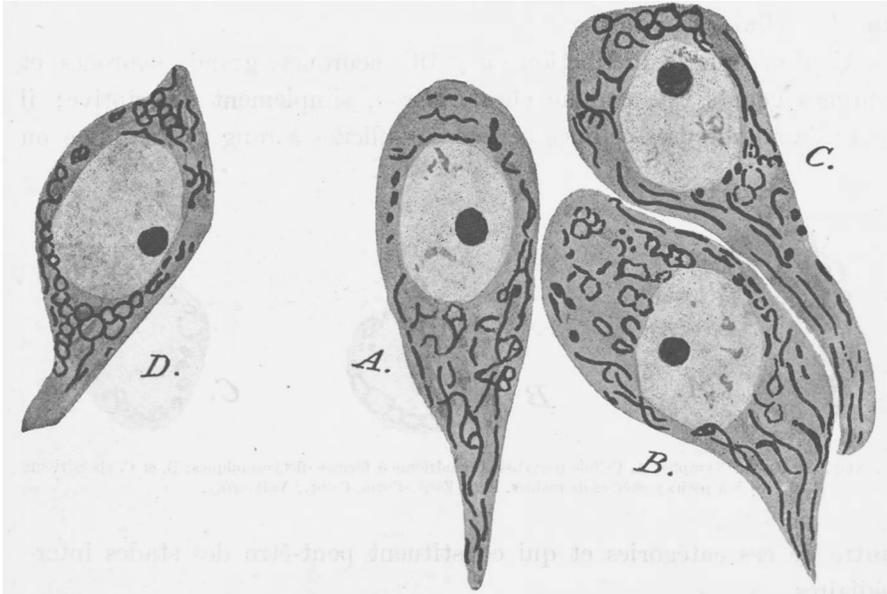


FIG. XLV. *Setodes t.* : Nymphes; A, B, C, Groupe de trois cellules nerveuses; trois aspects différents du chondriome; D, Cellule nerveuse à chondriome filamenteux et réticulé. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Volkonsky.

mosés donnant des mailles irrégulières. [Nous assistons ici aux modifications successives que peut subir le chondriome, lequel est susceptible de former également des réseaux plus étendus (fig. XLV D), bien qu'en général moins fournis dans cette espèce que dans celles étudiées précédemment.

## CHAPITRE V

### ESPACES NERVEUX INTERCELLULAIRES

Dans l'étude précédente, nous nous sommes exclusivement attaché à décrire le chondriome dans la cellule nerveuse des Insectes. Or, si l'on examine une coupe de ganglion nerveux, on est frappé par le nombre considérable d'éléments chondriosomiques qui sont distribués dans les

espaces intercellulaires et flottent en quelque sorte dans le neuroplasma. Ces éléments qui, par leur comportement vis-à-vis des méthodes mitochondriales ou microchimiques, ne se distinguent en rien de ceux qui sont intracellulaires, sont remarquables non seulement par leur abondance, mais aussi par leurs formes en réseaux. Nous avons observé les espaces intercellulaires des ganglions cérébroïdes et des ganglions thoraciques chez *Culex*, Chironome, et quelques Phryganides.

Remarquons que le chondriome des espaces intercellulaires ne diffère

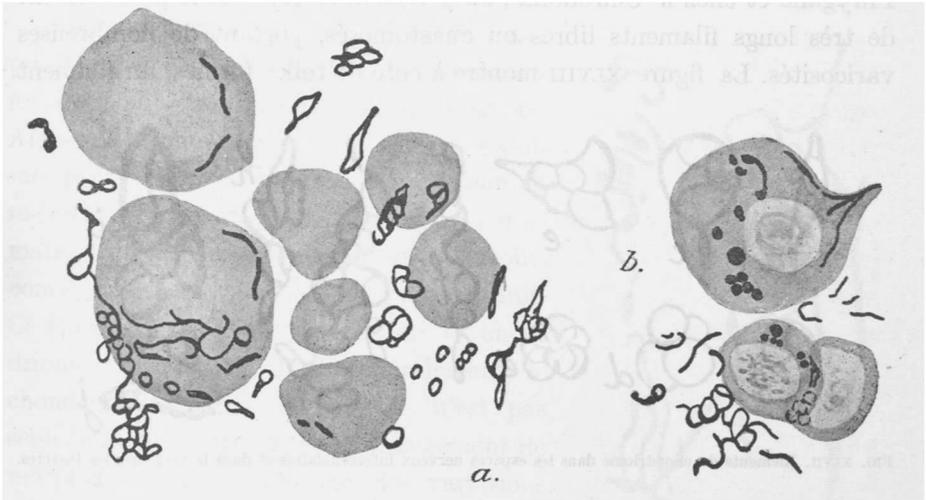


FIG. XLVI. Chondriome des espaces intercellulaires nerveux : a, chez *Phryganea grandis*; b, chez *Chironomus plumosus*.

pas de celui qui se trouve dans la partie intraganglionnaire du nerf, et la description est valable pour les deux régions.

La figure XLVI a relative à *Phryganea grandis* et la figure XLVI b relative à *Chironomus*, montrent deux aspects légèrement différents de ce chondriome intercellulaire. Chez *Phryganea grandis*, presque tous les éléments sont en réseaux; les uns sont constitués par la réunion de deux ou trois mailles, les autres en comportent un grand nombre de forme irrégulière, disposées soit en série, soit en amas. Il arrive souvent que ces réseaux se rattachent entre eux par un ou plusieurs filaments, comme nous en avons eu des exemples dans le chondriome intracellulaire (fig. XLVII h). A côté de ces dispositifs en réseaux, on trouve quelques autres formes en 8 très allongés, en boucles, ou encore des anneaux isolés. Des filaments libres existent également, mais en petit nombre, ils sont presque tous de diamètre irrégulier, présentant des épaissis-

sements partiels, et l'on rencontre toute une série de formes intermédiaires entre ces filaments et les éléments rétifformes.

Chez *Chironomus* (fig. XLVI *b* et fig. XXX) le nombre de réseaux est moindre et ils sont d'ailleurs peu étendus; par contre, il existe de plus nombreux chondriocotes isolés, présentant parfois de légers renflements aux extrémités.

Les espaces nerveux intercellulaires de *Culex* offrent également un chondriome très comparable à celui que nous venons de décrire chez la Phrygane et chez le Chironome; on y rencontre cependant plus souvent de très longs filaments libres ou anastomosés, portant de nombreuses varicosités. La figure XLVII montre à côté de telles formes, un filament

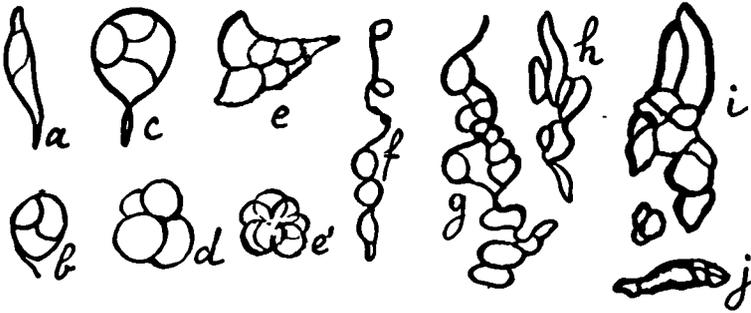


FIG. XLVII. Eléments du chondriome dans les espaces nerveux intercellulaires et dans le nerf chez les Insectes.

qui paraît avoir subi un enroulement hélicoidal, offrant une certaine ressemblance avec le chondriome observé sur le frais par A. DEHORNE, entre les fibres musculaires de *Stylaria lacustris*, et que nous avons retrouvé dans l'endoplasme des fibres musculaires chez *Chloeon*. Nous avons rassemblé dans la figure XLVII quelques chondriosomes réticulés observés chez *Culex*, *Chironomus* et *Phryganea*. Ce sont des chondriosomes dont le diamètre s'élargit parfois à partir de l'une des extrémités, pour se terminer en pointe mousse. La partie renflée peut ménager en son centre un espace clair et l'on a ainsi des aspects en fuseau légèrement flexueux. Le renflement clair peut être divisé par des tractus fuchsiophiles, qui amorcent de la sorte un réseau minuscule (fig. XLVII *a*, *b*).

D'autres chondriosomes ont une partie renflée rattachée à une région étroite, ce qui donne un élément plus ou moins en raquette (fig. XLVII *c*) et rappelle assez bien l'aspect des plastes observés, par GUILLIERMOND et ses élèves, dans la cellule végétale.

Certaines masses (*d e*), qui tendent vers la forme sphérique, semblent

déterminées par l'accolement de vacuoles elles-mêmes encerclées plus ou moins complètement par des parties fuchsinophiles; elles donnent l'impression de masses spumeuses assez analogues à celles signalées par FAURE-FRÉMIET dans les spermatocytes de *Gryllus campestris*.

La figure *f* représente une série linéaire d'éléments en boucles ou en anneaux, séparés par des parties rectilignes et d'ailleurs de coloration assez irrégulière; ceci semblerait indiquer une formation de filaments, à partir d'un réseau, qui régresse par disparition de mailles, d'anastomoses, etc.

En *i* et *j* nous avons dessiné l'aspect que prennent, après imprégnation osmique, les formes complexes précédemment signalées. Alors que les chondriocotes simples ne réduisent pas Os O<sup>4</sup>, les réseaux sont réducteurs et se retrouvent nettement, sans autre déformation qu'un empâtement plus ou moins considérable provoqué par le métal réduit. Ce caractère donne à penser que le chondriome réticulé, et, plus généralement le chondriome à formes évolutives, n'est pas seulement caractérisé par son changement de morphologie, mais aussi par des variations de constitution chimique.

Le nerf possède, dans sa partie intra-ganglionnaire, un chondriome qui, nous l'avons dit, ne se distingue pas de celui des espaces intercellulaires. Par contre, après sa sortie du ganglion, il présente un chondriome nettement différent; les réseaux y sont de plus en plus rares au fur et à mesure que l'on s'éloigne du ganglion; à une distance un peu plus grande, le chondriome est presque exclusivement représenté par des chondriocotes allongés dans le sens de la fibre nerveuse. Cependant, parmi ces chondriocotes, il n'est pas rare d'observer des amorces de formes évolutives: épaissements partiels, varicosités, enroulement de deux chondriocotes l'un autour de l'autre; mais ce sont là des marques d'un caractère évolutif peu accentué, et qui nous paraissent l'indice d'une activité restreinte, moins grande que celle du chondriome intra-ganglionnaire. Les nerfs des Insectes étant dépourvus de myéline, il ne peut être question de considérer le chondriome comme



FIG. XLVIII et XLIX. *Culex annulatus*: Larve. Chondriome intercellulaire dans le ganglion thoracique. Fix.: Zenk.-Form. Color.: Hémat.-ferr.

devant former la gaine myélinique (hypothèse de NAGEOTTE, 1922), mais on peut admettre que le neuroplasme est le siège d'une élaboration qui est ralentie, mais n'est sans doute pas négligeable.

Que faut-il conclure des divers aspects que nous venons de décrire dans le système nerveux ? On sait que les auteurs ont parfois décrit un système réticulé interne et un système réticulé externe (GOLGI et VERATTI) Ces systèmes ont été mis en évidence par les imprégnations métalliques. Toutefois, dans ces recherches il n'a généralement pas été question du système nerveux des Insectes, où les imprégnations ont plutôt montré — WEIGL, BIALKOSKA — un « appareil de Golgi » fragmenté, surtout en bâtonnets courts, avec cependant quelques systèmes de deux ou trois mailles. C'est d'ailleurs ce qui a incité WEIGL à créer l'expression « d'appareil de type dispersé ».

Les figures de cellules nerveuses que nous avons données et spécialement celles qui sont relatives à des cellules de grande taille, montrent que la disposition en réseau n'est nullement exceptionnelle dans ce genre de tissu et que ce réseau présente tous les caractères évolutifs et de colorabilité du chondriome. C'est pourquoi nous le rattachons sans hésiter à ce constituant. Quant aux aspects rétifformes obtenus par les imprégnations métalliques, ils nous paraissent ne correspondre qu'à une partie seulement du chondriome réticulaire, ou encore à des chondriosomes hypertrophiés ou en anneaux, le chondriome à forme classique, filament simple ou bâtonnet, ne s'imprégnant pas.

Si les réseaux intercellulaires nous paraissent plus susceptibles d'être imprégnés en entier, c'est que, vraisemblablement, ils se trouvent à un degré d'évolution plus avancée, et d'une constitution chimique légèrement modifiée.

Nous pensons que les systèmes réticulés signalés, dans et autour de la cellule nerveuse, correspondent chez les Insectes à un stade particulier du chondriome et ne doivent pas être attribués à un constituant qui en serait indépendant : l'appareil de Golgi.

## CHAPITRE VI

## HYPODERME ET DISQUES IMAGINAUX

## I. — CHEZ LES INSECTES

On sait que la formation de la cuticule chitineuse est actuellement rapportée, par la presque totalité des auteurs, à une sécrétion de l'hypoderme. Cependant, l'étude des constituants cytoplasmiques des cellules de cette assise sécrétrice, n'a guère été faite, sauf par POISSON, qui en a esquissé chez les Hémitpères aquatiques une description aux différentes époques du développement larvaire et qui a pu, en particulier, mettre en évidence l'existence d'une brosse hypodermique chez les Hémiptères aquatiques.

Nous nous sommes efforcé de surprendre l'évolution du chondriome au moment où l'hypoderme est soumis à des changements physiologiques, tels que ceux qui se manifestent au moment de la mue, ou de la sécrétion de la chitine, ou encore de la métamorphose.

A. — *Culex (Theobaldia) annulatus*

En général, l'hypoderme, chez *Culex* comme chez le Chironome, est constitué par une seule rangée de cellules basses possédant un noyau relativement volumineux. On peut distinguer certaines variations dans la disposition du chondriome selon que l'on étudie les cellules hypodermiques ordinaires, les cellules hypodermiques servant à l'insertion des tendons des muscles, et enfin celles qui se trouvent faire partie d'un disque imaginal.

Nous n'avons pas trouvé de cellules glandulaires dans l'hypoderme chez *Culex* et Chironome.

*Hypoderme de revêtement.* — Chez la larve de *Culex annulatus* les cellules, extrêmement aplaties, aux limites peu distinctes, possèdent au repos un chondriome peu important, formé de quelques filaments isolés le plus souvent près du noyau, soit à la partie inférieure, soit latéralement. Au moment d'une activité plus grande, il se fait immédiatement au-dessus du noyau, un amas très limité de chondriome, réalisant le plus souvent ce que nous avons appelé un complexe filo-réticulaire. On voit parfois ce complexe s'étendre, parallèlement à la surface de la chitine, jusqu'à venir presque rejoindre le complexe de la cellule voisine. Ce com-

plexe se modifie ensuite : il apparaît, sur les parties filamenteuses, des grains fuchsinophiles qui semblent ainsi enserrés dans les mailles du réseau que forme la substance mitochondriale.

A un stade un peu plus avancé, la substance mitochondriale apparaît sous l'aspect de grosses granulations fuchsinophiles, isolées les unes des autres, occupant comme précédemment la périphérie du noyau, mais avec tendance à une migration vers la périphérie de la cellule. On trouve un plus grand nombre de ces grains dans la région supranucléaire, mais la zone infranucléaire n'en est pas dépourvue complètement.



FIG. 1. *Culex annulatus* : Nymphe. Insertion des tendons des vibrateurs : masses mitochondriales plus ou moins organisées en réseaux de chondriocontes grêles. Fix. : Regaud osmique. Color. : Hémat.-ferr.

A la nymphose, en dehors des disques imaginaires où l'hypoderme acquiert un développement remarquable, il existe sur l'abdomen en particulier, un hypoderme encore très aplati, où le chondriome semble cependant un peu plus abondant; il y constitue parfois, dans chaque territoire cellulaire, une sorte de petit amas, très dense, faiblement alvéolisé, disposé entre le noyau et la cuticule. La couche de cytoplasme étant extrêmement mince, le chondriome est étalé à la surface du noyau et n'occupe qu'une très faible hauteur.

Au niveau des replis intersegmentaires, se trouve généralement un hypoderme un peu plus élevé, où l'on retrouve, outre le chondriome disposé à la surface du noyau, quelques bâtonnets dans le reste de la cellule. Il semble que l'on puisse y relever quelques marques plus nettes de chondriome évolutif, ce qui indiquerait que ces régions sont le siège d'une sécrétion plus intense, ou tout au moins plus continue, en raison de la nécessité d'entretenir à ce niveau une cuticule plus flexible, permettant le jeu des segments les uns par rapport aux autres.

*Insertions musculaires.* — L'hypoderme de *Culex* présente, en dehors des modifications subies au cours de la sécrétion de chitine, une évolution spéciale au niveau de l'insertion des muscles, en particulier de celle des muscles vibrateurs.

Chez la nymphe de *Culex*, dans les régions de l'hypoderme où l'insertion des muscles doit se faire prochainement, on observe des cellules faisant légèrement saillie dans la cavité générale, avec du chondriome formant un complexe à la partie supranucléaire du noyau, c'est-à-dire vers la cuticule. Toute la substance mitochondriale semble s'être localisée à cet endroit et constitue une masse très dense où l'on peut à peine soupçonner l'existence de filaments. Peu à peu, le complexe devient plus nettement filamenteux, en même temps qu'il perd de sa densité et s'étale sur les parties latérales du noyau. Les filaments abordent ainsi la zone cytoplasmique faisant saillie qui s'est allongée en une sorte de ruban. Les chondriocontes s'engagent dans cette mince travée cytoplasmique et constituent souvent, sur le bord du tractus, une série longitudinale de chondriosomes, qui s'avancent jusqu'au voisinage du muscle (fig. L); on a un aspect à peu près identique à celui qui a été représenté par PÉREZ chez les Muscides (fig. CXLIV, p. 205). Ultérieurement, les travées cytoplasmiques se soudent au sarcoplasme du muscle, et les chondriosomes, d'origine hypodermique ou d'origine sarcoplasmique, produisent une travée, d'ailleurs peu dense, dans le tractus cytoplasmique formant insertion musculaire. Nous pensons, en effet, à la suite de DUBOSQ, de HENNEGUY, de PÉREZ, que les travées qui rattachent le corps du muscle à la paroi appartiennent aux cellules de l'hypoderme, très allongées et venues se souder avec le sarcoplasme du muscle.

Chez la nymphe jeune, le cytoplasme présente les caractères ordinaires, y compris la présence de chondriosomes; il n'y a pas, à cette époque de tonofibrilles.

### B. — *Chironomus plumosus*

Chez la larve de Chironome, l'hypoderme est plus élevé que chez *Culex* et la couche de cytoplasme qui entoure le noyau est plus épaisse. Le chondriome y dispose par suite d'un plus grand espace et se laisse mieux analyser. On peut trouver ici à la fois un chondriome basal (vers la cavité générale) et un chondriome apical (vers la cuticule).

Le premier est constitué par une série de petits filaments très sinueux entremêlés de granulations fuchsinophiles, et occupe la zone entre la face inférieure du noyau et la base de la cellule.

Le chondriome apical est plus riche, et formé d'un grand nombre de filaments. Au moment du fonctionnement le plus actif, c'est-à-dire à l'époque d'une mue, les cellules deviennent un peu plus hautes, et le

chondriome apical s'y présente sous une forme filo-réticulaire (fig. LI) bien que cette forme soit moins facile à observer que dans les disques imaginaux.

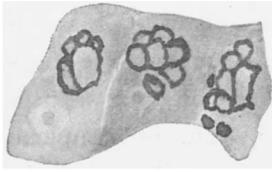


FIG. LI. *Chironome* : prénympe. Hypoderme (coupe d'appendice). Chondriome en un réseau près du noyau. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Volkonsky.

On voit que l'aspect réticulé du chondriome, à peine indiqué dans l'hypoderme de *Culex*, en raison de l'aplatissement considérable de la cellule et par suite du tassement de ses constituants, se réalise aussitôt que grâce à l'élévation des cellules hypodermiques, le chondriome peut se développer normalement.

Chez *Culex* comme chez *Chironome*, le noyau paraît presque toujours clair et ne semble contenir que très rarement un nucléole. Nous n'avons pu observer de migration, ni de fragmentation de ce nucléole.

### C. — *Aphrophora spumaria* (Hémiptère)

Nous avons étudié chez une larve d'*Aphrophora spumaria* un hypoderme fonctionnel très particulier. Sur les parois latérales des replis intersegmentaires des somites abdominaux, dans une région très restreinte et parfaitement limitée, existe un hypoderme très différent de l'hypoderme à structure normale que l'on trouve dans les autres régions. Il est constitué par des cellules (fig. LII a) de très grande taille, très élevées, qui possèdent dans leur région basale un très gros noyau sphérique contenant un grand nombre de petits fragments de chromatine peu colorée, et quelques formations granulaires sidérophiles qui semblent être des nucléoles. Le chondriome est ici bien développé et se trouve constitué principalement par des chondriocotes allongés dans le sens longitudinal de la cellule. Certains d'entre eux ont un aspect moniliforme ou possèdent des renflements.

Les chondriosomes sont peu nombreux à la base même de la cellule, où on ne trouve que de rares granulations, mais ils forment sur les parties latérales et au-dessus du noyau, une couche dense de très gros chondriocotes allongés, portant soit des renflements aux extrémités, soit des branches pouvant demeurer libres ou se souder. Tout le cytoplasme est parsemé de ces éléments, à l'exception d'une sorte de cône plus clair, qui surmonte le noyau et où on ne trouve que quelques chondriosomes courts et trapus. En avançant vers l'apex, on aperçoit des

chondriosomes plus courts, comme s'il y avait eu fragmentation de chondriocotes. A côté des éléments nettement sidérophiles, on distingue sur le fond, des sortes de traînées plus foncées que le cytoplasme, mais moins colorées et surtout moins nettes que les chondriocotes.

La partie apicale, beaucoup moins basophile que le reste de la cellule, paraît ainsi striée longitudinalement, normalement à la surface. Sur le trajet de quelques-unes de ces stries, on remarque des fragments de chondriosomes, ayant perdu leur netteté et une partie plus ou moins grande de leur colorabilité, ce qui semble indiquer que les chondriosomes subissent une transformation qui va être susceptible de donner la substance qui, par dialyse, formera la cuticule. Outre la taille remarquable de ces éléments, ceux-ci sont caractérisés par l'existence d'une formation très régulière recouvrant l'apex de tout le groupe de cellules d'une couche de hauteur uniforme, striée dans le sens de la hauteur par une série de traits minces, régulièrement espa-

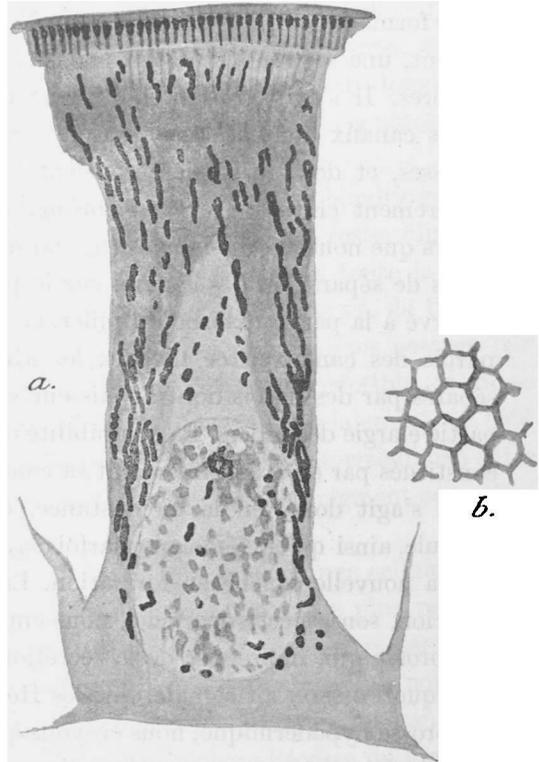


FIG. 111. *Aphrophora spumaria*. a, Cellule hypodermique de la partie antérieure des trois segments postérieurs de l'abdomen; b, Cuticule vue de face. Fix. : Regaud. Color. : Hémat.-ferr.-éosine.

cés les uns des autres, possédant environ aux  $\frac{2}{3}$  de leur hauteur, un renflement en grain un peu allongé, colorable légèrement par l'hématoxyline, intensément par la fuchsine. Cette formation semble limitée, tant vers l'extérieur que vers l'intérieur, par deux lignes minces, légèrement sidérophiles, rigoureusement à la même distance l'une de l'autre; lorsque la formation vient à se détacher de l'hypoderme, ce qui produit facilement sous l'action du fixateur, elle conserve sa régularité d'aspect. On ne peut d'ailleurs la trouver qu'au moment où la

cuticule chitineuse manque et nous ne l'avons observée que sur cette portion signalée de l'abdomen. On peut d'ailleurs constater sa transformation, dans les régions sur lesquelles elle se prolonge; la partie externe se colore comme une cuticule chitineuse, l'épaisseur colorable devient de plus en plus grande et finit par englober l'ensemble de la formation, dans laquelle on ne peut plus alors reconnaître de striation. Lorsqu'on examine cette formation par la surface (fig. LII *b*), elle montre à un très fort grossissement, une sorte de gaufrage superficiel à alvéoles clairs et aux parois sombres. Il s'agit vraisemblablement là d'une série de débouchés de petits canaux dont la section est à peu près polygonale, mais à angles mousses, et dont la lumière contient la substance sécrétée non encore entièrement chitinisée et peu chromophile. Dans ce cas, les sortes de piliers que nous avons signalés (fig. LII *a*) correspondraient aux traces des plans de séparation des canaux sur le plan de section. L'épaississement observé à la partie externe du pilier, correspondrait à un renflement des parois des canaux à ce niveau; les alvéoles superficiels sont en effet séparés par des parois dont l'épaisseur semble correspondre à celle de la partie élargie des piliers. La colorabilité de ces derniers montre qu'ils sont constitués par de la chitine ayant sa composition définitive.

Il s'agit donc, en la circonstance, de l'élaboration d'une nouvelle cuticule, ainsi qu'en témoigne parfois la présence d'une partie repoussée par la nouvelle couche en formation. La régularité de la formation, sa striation, son aspect superficiel, nous empêchent de la considérer comme une brosse qui, imprégnée de la sécrétion, aurait pu prendre cet aspect. Bien que Poisson ait signalé, chez les Hémiptères aquatiques, il est vrai, une brosse hypodermique, nous croyons qu'il s'agit plutôt ici de la dialyse de la sécrétion à travers un système d'ouvertures qui se trouvent être intercalées entre les stries intracytoplasmiques à l'apex même de la cellule.

#### D. — Disques imaginaires

On sait que l'hypoderme des Insectes subit, au cours du développement larvaire ou à l'époque de la métamorphose, une différenciation particulière donnant naissance aux disques imaginaires. Leur étude a été faite par de nombreux auteurs et nous nous bornerons ici à montrer les diverses modalités du fonctionnement du chondriome dans ces tissus particulièrement intéressants, en voie de transformation physiologique profonde. Nous décrirons deux types divers du fonctionnement de ce

chondriome : l'un aboutissant à la formation d'une substance figurée : le pigment ; l'autre n'aboutissant pas à la production de substance figurée.

DISQUE IMAGINAL DE L'ŒIL : *Production de pigment*. — Formé d'un massif assez considérable de cellules de l'hypoderme, ce disque présente depuis la périphérie jusqu'au centre, les stades successifs de la production du pigment. Les cellules les plus éloignées du centre sont encore à peine différentes de cellules hypodermiques ; elles ont cependant une taille légèrement supérieure et possèdent un chondriome dispersé, composé d'un assez grand nombre de filaments orientés dans le sens longitudinal de la cellule et forment quelques masses vers la surface en contact avec la cavité générale (fig. 6, pl. I).

En approchant de la zone à cellules pigmentées, le chondriome prend un aspect de plus en plus granuleux ; les grains peuvent rester alignés sur l'emplacement du chondrioconte, ou se disperser dans toute la cellule. \* Nous n'avons jamais observé comme l'a fait A. PRÉNANT, de transformation directe d'un chondrioconte en corps pigmenté, sans passage par le stade mitochondrie. Lorsque le pigment devient perceptible, ce qui se réalise dans une zone restreinte de la cellule, plus spécialement du côté tourné vers le centre du disque, on rencontre tous les intermédiaires entre la mitochondrie entièrement sidérophile et le grain de pigment complètement évolué et non colorable.

Nous avons représenté dans la figure 6, planche I, une cellule en voie d'élaboration de pigment. Les mitochondries, de taille plus petite que celle du grain de pigment, commencent par gonfler légèrement, tandis que le centre subit un changement très net de colorabilité ; de noir intense, il devient plus clair et laisse percevoir une teinte jaunâtre qui tranche déjà, avec la vive coloration noire que conserve encore l'écorce du grain. Cette colorabilité de l'écorce diminue de plus en plus au fur et à mesure que le centre se gonfle et devient plus fortement coloré en jaune roux.

Quelques grains, dont la genèse est presque terminée, possèdent encore une écorce sidérophile très réduite ou même partielle ; enfin les grains entièrement à maturité ne présentent plus trace de cette écorce. On peut remarquer, et nous avons déjà (1928) insisté sur ce point, que les régions pigmentées des cellules sont complètement dépourvues de chondriome.

Le balancement qui existe dans la cellule entre la quantité de chondriome et celle de pigment — le premier de moins en moins abondant à mesure que le pigment se développe — l'existence de grains à caractères

mixtes, intermédiaires entre la mitochondrie et le grain de pigment, permettent de conclure à la génération du pigment aux dépens du chondriome, processus que l'on peut rattacher à celui que signalent VERNES chez les Crustacés, LUNA, RENYI, MAKAROV, dans la rétine et GUILLIERMOND chez les Végétaux. Signalons que V. VOINOV observe chez *Simulium* le dépôt de pigment sur les plastes d'origine mitochondriale.

Notons bien dès maintenant, que nous avons ici utilisation directe de la substance même du chondriome pour la synthèse — au moins en partie — d'un type d'enclaves cellulaires, en l'espèce le pigment. La formation de grains sans passer par le stade diffus ni par le stade réticulé est un processus particulier, ainsi d'ailleurs que la disparition complète du chondriome engagé dans cette production. Nous savons, en effet, que, entre autres, NOËL signale bien la formation de plastes albuminoïdes au niveau du chondriome; celui-ci constitue surtout un niveau de condensation de matière néoformée et semble inclus dans le produit élaboré. Mais il n'est cependant pas disparu définitivement et réapparaît plus tard, à la disparition des plastes élaborés, au cours de ce que NOËL a dénommé « phase descendante du cycle sécrétoire ».

MAKAROV soutient une opinion semblable : la substance-pigment imprégnerait la mitochondrie qui persisterait avec très peu de changement.

### E. — Disques imaginaux des appendices

A la périphérie d'un disque imaginal destiné à donner ultérieurement l'hypoderme d'un appendice, patte ou aile, le chondriome de chaque énergie constitue, entre le noyau et la cuticule, sur l'emplacement habituel de l'appareil de Golgi dans les cellules des Vertébrés, un amas très dense et peu facile à analyser et que nous désignons sous l'appellation déjà utilisée à différentes reprises au cours de ce travail, de complexe filo-réticulaire. Ce complexe est d'ailleurs d'aspect assez variable selon les régions ou mieux selon l'époque de fonctionnement de la cellule.



FIG. LIII. *Culex annulatus* : Nympe. Bourgeon alaire (hypoderme) : masses mitochondriales, filo-réticulaires. Fixat. : Regaud. Color. : Hémat.-ferr.

On observe d'abord des filaments très serrés, devenus irréguliers, enchevêtrés et anastomosés dans tous les sens, accompagnés de

granulations (fig. LIII); puis les formes filamenteuses précédentes donnent l'impression de s'être gonflées, en perdant leur contour, et de s'être désagrégées en partie (fig. LIV).

Il en résulte des masses de substance mitochondriale, tantôt presque homogènes, tantôt vaguement alvéolisées, dont la sidérophilie est intense. Chacune d'elles constitue un bloc de forme irrégulière, anguleuse, dont la largeur est presque égale à celle du noyau. Dans l'épithélium du disque imaginal, tous ces blocs disposés à la même hauteur, forment dans les préparations une rangée de taches fortement colorées dont la répartition régulière frappe l'attention. Du côté de la cavité générale, l'hypoderme présente, en outre, quelques courts chondriocotes en bâtonnets, le plus souvent alignés normalement à sa surface interne.

En étudiant les cellules de l'hypoderme proches de la zone de multiplication nucléaire, ces blocs s'étendent et deviennent moins compacts; on commence à discerner, noyées dans

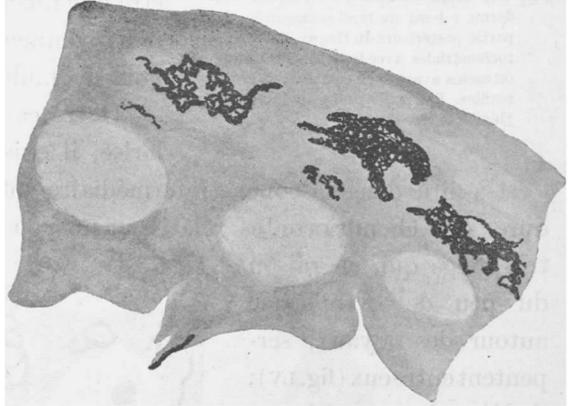


FIG. LIV. *Culex annulatus* : Nympe. Hypoderme thoracique dorsa. Substance mitochondriale en masses irrégulières, alvéolisées. Fix. : Regaud osmique. Color. : Hémat.-ferr.

leur masse, de minces traînées filamenteuses qui paraissent encore mêlées à une sorte de réseau délicat à grandes mailles irrégulières. Ces traînées s'individualisent peu à peu en un complexe serré, torsadé, semé de quelques granulations, couvrant une grande étendue de la cellule. La figure LV en montre un ensemble à faible grossissement.

Dès qu'on aborde, dans cette région de multiplication nucléaire, la partie où les noyaux sont répartis sur plusieurs couches, on retrouve les formations complexes coiffant les noyaux, mais seulement en bordure de la couche de tissu, aussi bien vers la cuticule, que vers la cavité générale ou la cavité péripodale. Cependant, au lieu de complexes massifs, on observe le plus souvent un petit réseau à mailles très nettes, grandes, et qui se prolonge plus ou moins sur les parois latérales du noyau.

La figure LVI *a* représente l'un des aspects obtenus en bordure de la cavité générale, et la figure LVI *b* l'aspect correspondant vers la

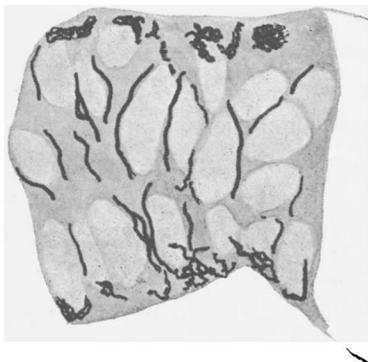


FIG. LV. *Culex annulatus* : Nympe. Hypoderme : bord du repli segmentaire de la partie postérieure du thorax. Calottes mitochondriales avec individualisation plus ou moins avancée en complexes à grandes mailles. Fix. : Regaud osmique. Color. : Hémat.-ferr.

c'est-à-dire dans la couche intermédiaire entre les deux assises en bordure, des chondriocotes relativement peu nombreux, mais grêles et très longs qui, en raison du peu de cytoplasme autour des noyaux, serpentent entre eux (fig. LV); ils s'étendent parfois sur toute l'épaisseur de la couche de tissu lorsque celle-ci ne comporte que deux rangées de noyaux. Le plus souvent, ces filaments s'appliquent sur toute la longueur d'un noyau et en dépassent même les limites.

Nous avons étudié, dans la nymphe de *Chironomus*, des disques imaginaires présentant des caractères très semblables à ceux que nous venons de décrire chez *Culex*. Le

cavité péripodale. Le chondriome prend, dans ce cas, une structure nettement réticulée, et la position en coiffe sur le noyau reproduit, de façon très exacte, les formes de l'appareil de Golgi des cellules des Vertébrés; nous reviendrons sur ce sujet à propos des imprégnations. La polarité indiquée par la disposition figurée, nous paraît être en rapport avec une fonction qui, à cette époque, ne semble pouvoir être que fonction d'assimilation, puisque nous sommes en présence de tissus en voie de multiplication.

Outre ce chondriome réticulé et polarisé, il existe dans le reste du tissu,

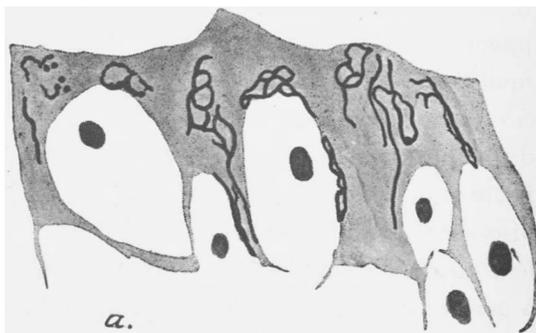


FIG. LVI. *Culex annulatus* : Disque imaginal. Aspect réticulé et polarisé du chondriome : a, vers la cavité générale; b, vers la cavité péripodale. Fix. : Zenk.-Form. Color : Hémat.-ferr.

chondriome y détermine en particulier des masses réticulées très denses au pôle des noyaux tourné vers la cavité générale. Les noyaux, moins grands que chez *Culex*, se disposent comme chez ce dernier et sont accompagnés de chondriocotes allongés; une masse mitochondriale analogue se trouve au pôle nucléaire tourné vers la cavité péripodale.

La morphologie du chondriome dans les tissus du disque imaginal diffère alors considérablement de ce qu'elle est dans l'hypoderme de revêtement, c'est-à-dire recouvrant le disque imaginal lorsque celui-ci s'est séparé de l'assise hypodermique. Dans cette dernière, les cellules ont conservé le caractère de l'hypoderme primitif avec un chondriome encore moins développé qu'il ne l'est dans l'hypoderme larvaire où il est déjà peu abondant.

#### F. — Hypoderme des appendices chez la nymphe

Au cours de la nymphose, lorsque les disques imaginaires se dévalent, les appendices sont entourés d'un hypoderme à plusieurs cou-

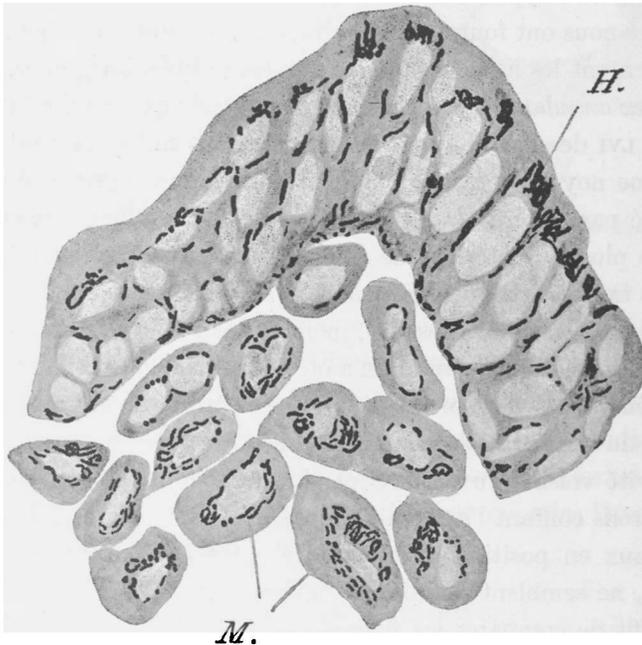


FIG. LVII. *Culex annulatus* : Nymphe. Extrémité d'un appendice.: H, Hypoderme à chondriome polarisé vers la cuticule; M, Myoblastes (sections transversales). Fix. : Regaud-osm. Color. : Hémat.-ferr.

ches de noyaux. On remarque que le réseau mitochondrial supranucléaire persiste presque jusque la fin de la mméorptahose. Les réseaux sont

même parfois plus nets que dans le disque imaginal (par exemple chez Chironome, fig. LI) et on les voit s'étendre comme s'ils avaient une tendance à remplir toute la région au-dessus du noyau, lequel s'est enfoncé légèrement vers la base de la cellule, du côté opposé à la cuticule. En règle générale, ils sont alignés à peu près à la même hauteur, le noyau étant parfois assez éloigné de la cuticule.

Ces réseaux ne tardent pas à se découper et, sur un appendice ayant atteint la presque totalité de son développement, la substance mitochondriale est encore polarisée, mais beaucoup moins nettement réticulée; dans certaines cellules même, il ne reste que quelques faisceaux de chondriocotes (fig. LVII).

Enfin, lorsque l'hypoderme a acquis son caractère définitif, le chondriome est extrêmement réduit et ne comporte plus que quelques bâtonnets accolés contre le noyau : nous constatons donc, encore une fois, la disparition du chondriome après fonctionnement actif de la cellule.

IMPRÉGNATIONS. — Nous avons procédé à de nombreux essais d'imprégnation de l'hypoderme chez les Insectes. Seules, les imprégnations osmiques nous ont fourni des résultats appréciables. Les figures LVIII A, B représentent les aspects obtenus sur les disques imaginaires des pattes chez *Culex annulatus* à peu près au même stade que ceux représentés sur la figure LVI dessinée d'après des préparations mitochondriales.

Chaque noyau se trouve coiffé, dans la figure LVIII A, d'une calotte gris foncé par suite de la réduction de l'acide osmique dans toute cette zone. De plus, à l'intérieur de celle-ci, se trouvent, en noir intense, des appareils tantôt nettement réticulés, tantôt d'aspect plus ou moins fragmenté; il est cependant possible, même dans ce dernier cas, de retrouver des indications d'un réseau qui n'a été que partiellement imprégné.

En général, la coiffe osmio-réductrice se prolonge un peu sur les parois latérales du noyau, mais reste cantonnée au pôle du noyau en bordure de la cavité voisine du tissu. Cependant, exceptionnellement, on trouve des appareils coiffant l'extrémité opposée, ils sont alors plus fragmentés. Les noyaux en position intermédiaire entre les deux couches formant bordures, ne semblent jamais présenter de réseau à l'imprégnation.

Il suffit de comparer les figures LVIII A, B après imprégnation et les figures LVI, a, b, après traitement mitochondrial, pour être frappé de ce fait important, à savoir que : le chondriome formant coiffe plus ou moins réticulée sur le noyau, se superpose exactement à la coiffe imprégnée : dans les deux cas, nous ne rencontrons l'appareil réticulé que sur les

noyaux de la couche en bordure. La seule différence entre les deux séries de préparation provient : 1° de la réduction partielle au niveau des lipoides dans la zone du réseau; 2° de la non imprégnation des chondriocontes longs et grêles qui serpentent entre les noyaux des couches intermédiaires. On pourrait rapporter cette non imprégnation à la difficulté de pénétration de la solution d'acide osmique, mais on se rend facilement compte

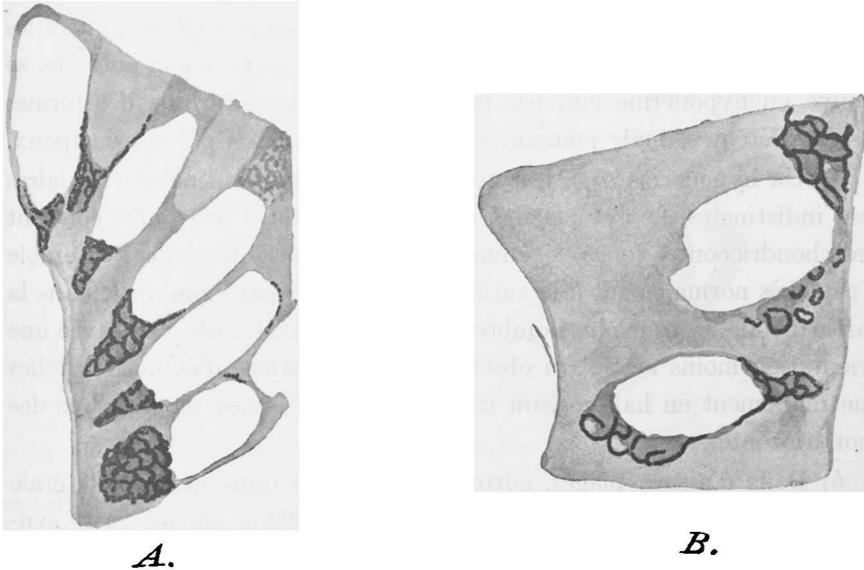


FIG. LVIII. *Culex annulatus* : Nymphe. Disque imaginal des pattes. Fix. : Benoit. Imprégn. : Os O1. Sans coloration.

que les noyaux en bordure de la cavité péripodale — qui est presque complètement close et d'accès en tous cas au moins aussi difficile que pour pénétrer jusqu'à la couche sous-jacente des noyaux du côté de la cavité générale — montrent des réseaux imprégnés, à peu près aussi nets que ceux de la bordure vers la cavité générale. Il nous paraît indiscutable que le manque d'imprégnation dans les couches intermédiaires est simplement dû à l'absence de chondriome évolué, ou, comme nous l'avons déjà dit, de chondriome golgiesque.

## II. — HYPODERME CHEZ CYCLOPS SP. ?

Nous avons observé chez un autre Arthropode, du genre *Cyclops*, une évolution du chondriome de l'hypoderme qui permet également de confirmer le rôle sécrétoire de ce dernier. Ce rôle ne semble pas se limiter à la période préparatoire à une mue, mais peut persister ultérieurement.

En particulier, dans le genre *Cyclops*, l'hypoderme et son chondriome présentent, chez l'adulte, des phases plus ou moins accusées de sécrétion, bien qu'à ce stade il n'y ait plus de mues, ainsi que l'ont montré les recherches de PAOLA MANFREDI (1923).

Après fixation mitochondriale, la cuticule se présente sous forme de deux couches homogènes : la couche externe, opaque, sidérophile, d'épaisseur très variable, et la couche interne, éosinophile, d'épaisseur à peu près constante. Au contact immédiat de la couche éosinophile, entre les points où les muscles viennent s'attacher directement sur la cuticule, se trouve un hypoderme curieux, revêtant, selon les endroits, des formes assez différentes, mais pouvant se ramener à deux aspects principaux.

a) Un hypoderme aplati, à noyaux rares, dont les limites cellulaires sont indistinctes. Le cytoplasme, homogène et plutôt basophile, contient des chondriocotes longs, légèrement flexueux, orientés dans l'ensemble à peu près normalement à la surface cuticulaire ; peu nombreux dans la partie distale, ils sont plus nombreux dans la partie basale, mais avec une orientation moins nette. On observe quelques formes d'évolution, telles que renflement en haltères, ou même, parfois, l'aspect moniliforme des chondriocotes.

b) Dans d'autres plages, surtout abondantes dans la paroi latérale abdominale, l'hypoderme est épais et il est constitué par un vaste syncytium à noyaux nombreux. Ces noyaux ont des dimensions énormes et leur forme remarquablement digitée (fig. LIX) rappelle celle du noyau des cellules des glandes séricigènes des Lépidoptères et des Phryganides ou du macronucléus des Tentaculifères. Leurs lobes se détachent d'une partie centrale pourvue d'un gros nucléole, et s'étendent dans toutes les directions, chacun d'eux renfermant un nucléole, rarement deux. La chromatine, fragmentée en petits blocs irréguliers ou en bâtonnets très courts, y est très dense, sauf au voisinage immédiat des nucléoles. Il n'y a pas de réseau de linine.

Le cytoplasme, très fortement basophile, contient un chondriome plus varié que celui étudié précédemment. Dans la partie la plus profonde, se trouvent des chondriocotes longs, flexueux, disposés sans aucune orientation et présentant de nombreuses formes d'évolution avec renflement à l'une ou aux deux extrémités, ou qui montrent l'apparition de granulations.

La région moyenne du syncytium ne présente que quelques bâtonnets plus ou moins incurvés et d'orientation quelconque.

Enfin, au contact de la couche éosinophile cuticulaire, les chondrio-

contes sont devenus très courts, légèrement incurvés, entremêlés de granulations, mais, sur fixation non osmique, ils forment une bordure très dense de chondriosomes anastomosés, comme celle que nous avons observée à la partie distale des cellules des tubes de Malpighi chez certains Diptères et Hémiptères, avec ou sans présence d'une brosse; il ne paraît pas douteux que ces formations soient en rapport avec une activité

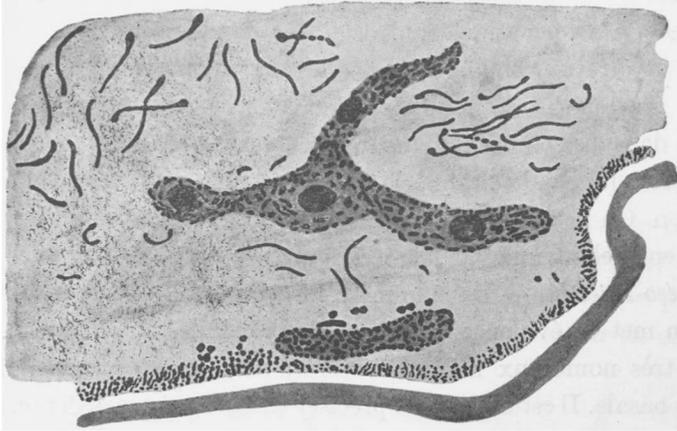


FIG. LIX. *Cyclops* (sp. ?). Hypoderme et de son chondriome. Fix. : von Rath. Color. : Hémat.-ferr.-éosine.

sécrétrice intense de l'hypoderme. Cette activité est souvent très marquée dans l'hypoderme compris entre les deux parois que forme le repli de la cuticule au voisinage des points d'articulation des segments. Les bâtonnets y sont particulièrement nombreux et l'on peut y observer parfois des termes de passage entre les deux formes de l'hypoderme; en ce cas, la bordure de la forme haute se prolonge sur la forme aplatie, dont le cytoplasme est redevenu éosinophile.

## CHAPITRE VII

### CELLULE INTESTINALE DE *CULEX* (= *THEOBALDIA*) *ANNULATUS* ET DE *CULEX* *PIPIENS*

#### Observations vitales .

1° *Cæcums*. — L'observation par transparence des cellules cœcales de très jeunes larves de *Culex pipiens* ayant séjourné trois ou quatre heures dans une solution étendue de rouge neutre, montre des groupes de petites vacuoles colorées en rouge orangé, soit en entier, soit seulement

à leur périphérie. Ces groupes comprennent au maximum 5 ou 6 éléments; ils s'observent en assez grand nombre dans la région périnucléaire et aussi vers la région basale. L'aspect de ces cellules se distingue nettement de celui des cellules digestives de l'intestin antérieur, qui, outre les groupements vacuolaires identiques à ceux des cellules cœcales, contiennent des plages plus ou moins allongées, dans lesquelles on reconnaît souvent, soit une bordure, soit une sorte de filament interne contourné, plus fortement coloré. Ces formations sont orientées dans le sens de la hauteur de la cellule et surtout abondantes dans les régions moyenne et apicale.

Si on pratique la double coloration au rouge neutre-vert Janus, on distingue dans les cellules du cœcum un chondriome basale extrêmement dense, tantôt perpendiculaire à la basale, le plus souvent couché ou sans orientation. On peut y trouver de nombreuses formes ramifiées, presque toujours encerclant une vacuole ayant pris le rouge neutre.

2° *Méso-Intestin*. — Dans le méso-intestin antérieur, la même double coloration met en évidence, à la base de la cellule, un chondriome constitué de très nombreux filaments serrés, tous orientés perpendiculairement à la basale. Il est difficile de préciser si, dans cet amas dense, existent des anastomoses ou s'il y a seulement contact sans continuité entre des filaments très voisins. Cette région se montre presque complètement dépourvue de vacuoles. On observe celles-ci à l'extrémité même des chondriocotes ou, plus exactement, les premières vacuoles sont incluses entre les extrémités des filaments rangés qui aboutissent dans cette région.

Très souvent, au contact de la vacuole, et lui formant une sorte de cupule, il y a un chondriosome coloré par le vert Janus.

Dès la région moyenne de la cellule, les vacuoles sont plus nombreuses, en même temps que les chondriocotes sont de moins en moins visibles. Parfois, cependant, on peut observer, inclus dans de petits groupements de vacuoles, des fragments de chondriosomes, peu visibles, et qui attestent que ces éléments ont existé au contact des vacuoles.

Dans le méso-intestin moyen, on peut, dans les cas favorables, obtenir la coloration de chondriocotes jusqu'à l'apex même de la cellule. Le chondriome basal est assez réduit et ne comporte, le plus souvent, que quelques éléments simples ou peu ramifiés, tandis que la région apicale est pourvue de complexes de chondriosomes, formant des systèmes réticulés allongés dans le sens longitudinal de la cellule et accompagnés de formes renflées à coloration un peu plus diffuse.

Cet aspect s'observe avec peu de variantes dans le méso-intestin postérieur.

3° *Intestin postérieur*. — Dans l'intestin postérieur, l'iléon est très court et continué par une partie très élargie : le rectum. Le vert Janus met surtout en évidence de gros bâtonnets, d'aspect assez diffus, rangés en majeure partie à l'apex, et perpendiculairement à la lumière, ainsi que quelques éléments irréguliers dans la région moyenne de la cellule. Le rouge neutre n'y colore pas de vacuoles.

### Techniques mitochondriales

*Proventricule*. — La paroi propre du proventricule est constituée par une seule couche de cellules cylindriques très élevées, toutes de même hauteur, sauf dans la région de raccord avec l'intestin moyen; là, l'épithélium peut être constitué de deux ou trois rangées de cellules peu régulières, placées sans orientation commune; mais le plateau de celles qui

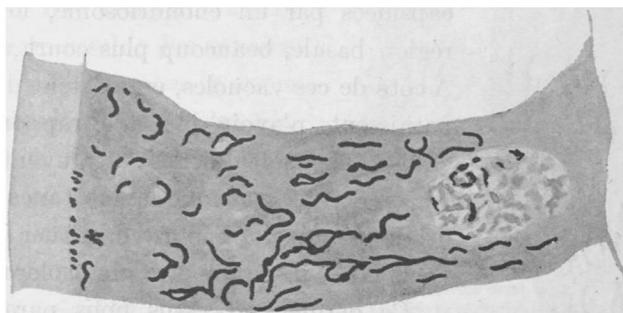


FIG. LX. *Culex annulatus* : Larve. Cellule du proventricule; chondriome long et moniliforme. Fix. : Zenk.-Formol. Color. : Hémat.-ferr.

bordent la lumière vient se placer exactement au niveau de celui des cellules de la partie plus antérieure.

Ces cellules sont pourvues d'un noyau sphérique, placé à mi-hauteur de la cellule et qui contient généralement soit un gros nucléole central, soit quelques petits nucléoles placés contre la périphérie du noyau.

Le chondriome est peu colorable; il est constitué de filaments longs, flexueux, orientés dans le sens longitudinal de la cellule dont il occupe toute la hauteur.

Sur la cellule au repos, tous les filaments sont réguliers et presque parallèles les uns aux autres.

Lorsque la cellule entre en activité, le cytoplasme devient légèrement

basophile, et le chondriome prend un aspect nettement différent.

Certains chondriosomes présentent sur leur trajet quelques renflements, parfois disposés à intervalles presque réguliers; la plupart d'entre eux sont alors plus sinueux, même contournés; de plus, ils ont un diamètre qui augmente, surtout dans leur région moyenne (fig. LX).

Enfin on trouve des anneaux et quelques petits réseaux de deux ou trois mailles.

A ce moment, le cytoplasme est creusé de petites vacuoles claires, toutes en contact avec un chondrioconte qui les borde partiellement. Les chondriosomes de la région moyenne présentent une partie épaissie; ceux qui entourent les vacuoles de la région apicale sont beaucoup plus grêles.

La figure LXI montre un stade un peu plus avancé. Les vacuoles sont pour la plupart encapsulées par un chondriosome, long dans la région basale, beaucoup plus court vers l'apex. A côté de ces vacuoles, en existent d'autres qui paraissent n'avoir plus de rapport avec le chondriome, soit qu'elles se trouvent détachées de ce dernier, soit que la substance mitochondriale ait évolué pour constituer le contenu vacuolaire, jusqu'à n'être plus colorable.

Ce dernier processus nous paraît ici plus vraisemblable en raison de la diminution graduelle de la masse chondriosomique en contact avec les vacuoles, à mesure que l'on atteint la région apicale, ce qui résulte de l'examen des aspects nettement différents pour les régions basale et apicale.

Faut-il voir dans ce contenu vacuolaire l'origine de la substance qui constituera la membrane péritrophique? Il y aurait quelque vraisemblance à l'admettre; car, chez *Culex*, cette formation débute dans la partie supérieure du repli existant entre la paroi propre du proventricule et celle de la valvule œsophagienne. Elle est, tout au moins dans la région antérieure, appliquée contre l'apex des cellules du proventricule, dont elle ne se sépare nettement que dans la région inférieure.

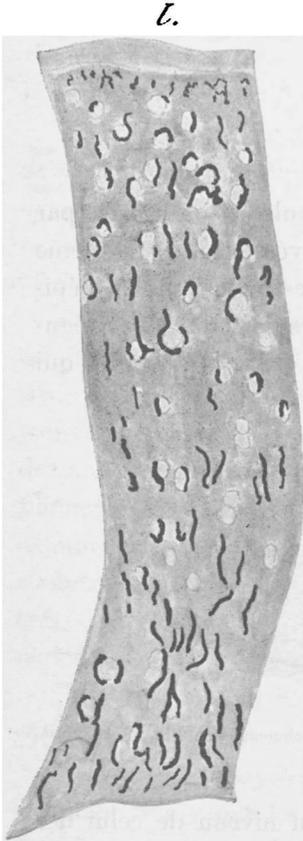


FIG. LXI. *Culex annulatus* : Larve-Cellule du proventricule: chondriome fragmenté, bordant les vacuoles. Fix. : Zenk.-Form. Color. Hémat.-ferr.

Toutefois, dans la majeure partie de nos observations, la valvule œsophagienne semble à peine être au contact de la paroi du ventricule et il se pourrait que la membrane fût seulement appliquée mécaniquement contre l'apex des cellules, parce que l'espace lui manque pour flotter librement.

Les réactions un peu particulières du cytoplasme et du chondriome de ces cellules, présentant d'assez grandes ressemblances avec les réactions observées dans l'hypoderme, nous incitent à penser que ces cellules peuvent sécréter la substance dont se constituera la membrane péritrophique. Celle-ci proviendrait donc d'une sécrétion ordinaire des cellules de la région antérieure du proventricule. C'est ce qui a été admis par de nombreux auteurs (VAN GEHUCHTEN, CUÉNOT, VIGNON, BORDAS), tandis que CHATTON admet diverses origines selon les espèces. A aucun moment, nous n'avons rencontré de décollement des plateaux des cellules pouvant constituer ainsi la membrane péritrophique par un processus signalé par ERTOGROUL chez le Ver à soie.

*Cœcums.* — Les cellules des cœcums sont légèrement aplaties, mais largement étalées en surface et présentent, vues de face, un aspect polygonal presque régulier.

Le chondriome comprend un grand nombre de filaments de tailles et de formes très différentes, orientés dans l'ensemble de la base vers l'apex, jusqu'environ aux  $2/3$  de la hauteur de la cellule; les boucles, les anneaux et même de très petits réseaux de 2 ou 3 mailles, y sont assez abondants. (fig. LXII). Ces réseaux correspondent par leur taille, leur disposition, aux petits groupes de vacuoles que nous avons observés en coloration vitale; ils représentent vraisemblablement le chondriome périvacuolaire. Dans le tiers supérieur de la cellule, les formes précédentes sont plus rares et le chondriome est plus morcelé, avec de nombreux filaments courts et quelques longs chondriocotes très sinueux. En bordure de l'apex, se

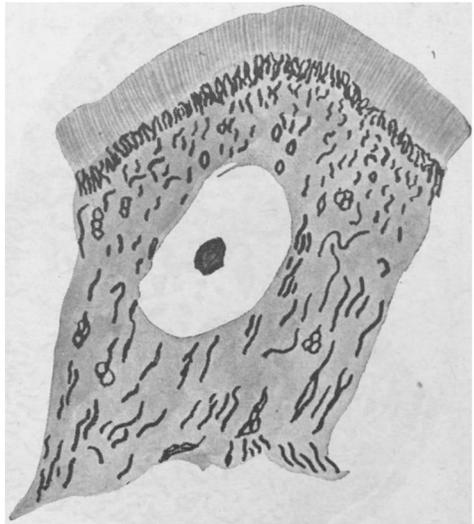


FIG. LXII. *Culex annulatus* : Larve. Cellule cœcale : chondriome basal long; chondriome fragmenté dans la région supranucléaire.

trouve une couche très dense, formée de petits groupes de mailles irrégulières, extrêmement serrés les uns contre les autres.

La figure LXIII présente un aspect du chondriome beaucoup plus varié qu'il ne l'est en général. On y retrouve à la fois le chondriome basal très filamenteux et constitué en majeure partie de chondriocotes à peu près normaux à la basale, ainsi que le chondriome apical très serré sous la brosse, et formant une bordure dense presque régulière; or nous pouvons observer, dans le noyau et au voisinage de celui-ci, l'indication de

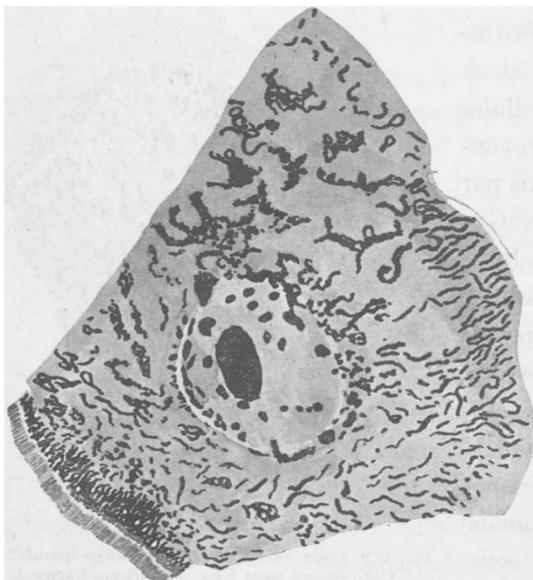


FIG. LXIII. *Culex annulatus* : Cellule d'un cœcum. Noyau émettant une substance sidérophile vers la basale. Groupes de chondriocotes en voie d'organisation. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Hémat.-ferr.

phénomènes d'activité un peu particuliers.

Tout d'abord, le noyau, à côté d'un énorme nucléole massif, possède un assez grand nombre d'autres éléments nucléolaires, beaucoup plus petits et distribués en majorité vers la périphérie du noyau, à la limite même duquel on peut en distinguer.

Dans l'une des directions, on peut remarquer que la limite noyau-cytoplasme, si nettement indiquée dans les autres régions, est imperceptible; il semble qu'une zone mixte

de passage existe à cet endroit, et, dans cette zone, nous trouvons des masses sidérophiles tantôt compactes, tantôt très déliées, ramifiées et formant de véritables complexes filoréticulaires. Si les masses encore au contact du noyau sont restées très denses, on peut constater en s'éloignant quelque peu dans le cytoplasme, qu'il existe d'autres complexes occupant chacun une aire séparée, dont la compacité diminue et qui prennent de plus en plus nettement l'aspect de filaments enchevêtrés et anastomosés. Remarquons que, dans cette région, le chondriome basal est moins riche et ne comporte que quelques fragments courts non orientés.

L'existence de complexes aux abords immédiats du noyau, la conti-

nuité qui existe entre les formations encore sur la zone indécise de séparation nucléo-cytoplasmique et celles qui sont très peu éloignées du noyau mais cependant déjà introduites dans le cytoplasme, démontrent la réalité d'une extrusion de substance nucléaire, vraisemblablement même nucléolaire. Cette substance se transforme peu à peu, au contact du cytoplasme, en une production qui semble bien aboutir à du chondriome.

Cette hypothèse nous paraît d'autant plus justifiée que de tels aspect rappellent assez bien ceux que nous avons obtenus, à la fois vitalement et sur préparations fixées, dans la glande séricigène des Phryganides.

Il existe dans les cœcums de *Culex annulatus*, des cellules qui se présentent sous deux aspects différents. (fig. LXIV). Dans ces deux catégories, le chondriome est abondant, sous forme d'un grand nombre de chondriocotes assez longs, très contournés. Dans la plupart des cellules, ce chondriome est colorable normalement, tandis que le cytoplasme

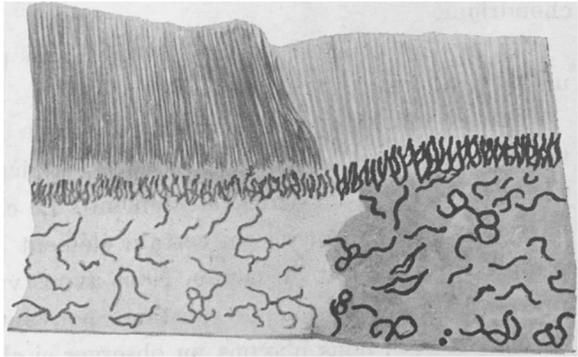


FIG. LXIV. *Culex annulatus* : Larve. Cellules cœcales à colorabilité inversée. Fix. : Zenk.-Formol. Color. : Hémat.-ferr.

marque une légère basophilie et que la brosse est fort peu colorable.

Dans les autres cellules, au contraire, le chondriome est extrêmement peu colorable, paraît plus grêle et le cytoplasme est lui-même fort peu basophile. Par contre, dans ces cellules, la brosse se colore intensément par les colorants mitochondriaux. Cependant l'aspect morphologique général de cette brosse n'a pas changé, en tant que hauteur, direction de la striation, disposition des corpuscules basaux.

Comment interpréter cet aspect exceptionnel ? On peut supposer une migration des chondriocotes venant s'insérer dans la brosse, supposition qui a été faite en particulier par YAO NAN (1928) et ERTOGROUL (1929) à propos de formations filamenteuses sidérophiles de longueur irrégulière, dans les membranelles protoplasmiques sur l'emplacement de la brosse des tubes de Malpighi. Pour nous, la régularité parfaite de la brosse, sa similitude — colorabilité à part — avec celle des cellules voisines, et aussi l'impossibilité de distinguer dans cette brosse des éléments filamenteux

dont l'aspect pourrait se rapprocher de celui des chondriocotes, ne nous permettent pas d'accepter cette hypothèse.

Nous nous expliquons autrement le fait, et nous envisageons plutôt une sorte de perte de substance d'origine mitochondriale filtrant à travers la brosse qu'elle imprègne avant d'être rejetée. D'ailleurs, le chondriome figuré n'est pas absent dans le corps même de la cellule; il paraît seulement plus grêle, comme s'il avait subi une diminution de l'un des constituants chimiques, et les filaments occupent dans la cellule les mêmes emplacements, la même orientation que dans les cellules normales. Rien ne nous permet de croire à une expulsion brutale et en masse du chondriome.

On peut se demander à quelles conditions physiologiques correspond un tel processus ?

Faut-il admettre qu'il s'agit d'un stade de chondriome plus ou moins usé par son fonctionnement et que la matière rejetée procède d'une phase d'épuration ou de rajeunissement ? Le chondriome ainsi amoindri devrait ensuite récupérer un certain élément aux dépens soit du cytoplasme ambiant, soit du noyau. Nous avons vu que ce dernier pouvait procéder à des extrusions de substance pouvant aboutir à la constitution de chondriome, nous n'avons pu observer si elle intervenait dans le cas actuel, mais le fait paraît très vraisemblable.

*Méso-intestin.* — Les cellules du méso-intestin antérieur sont aussi hautes, mais généralement plus larges que les cellules du proventricule. Elles ont un noyau énorme, ovale, situé à peu près à mi-hauteur.

Elles sont caractérisées par une disposition particulière et un développement considérable du chondriome basal (fig. LXV). Celui-ci constitue, tout au moins dans les cellules du début du méso-intestin, une rangée de chondriocotes longs, rectilignes, extrêmement serrés les uns contre les autres. Orientés parallèlement au grand axe de la cellule, ils s'élèvent parfois jusqu'à mi-hauteur de celle-ci, longeant les parties latérales du noyau, sans cependant l'envelopper jusqu'à la partie supérieure.

Lorsque la cellule est au repos, tous ces chondriocotes ont une forme très régulière; ils ne portent ni renflements, ni mailles.

La région supranucléaire possède un chondriome beaucoup moins abondant et surtout plus fragmenté : ce sont généralement des bâtonnets très courts, parfois légèrement incurvés, ou plus rarement quelques formes en anneau et même en petits réseaux. Ces éléments sont répartis de façon peu dense, dans toute la partie supérieure de la cellule, jusqu'au contact

même de la brosse. Malgré leur rareté relative, il existe constamment de telles formes de chondriome, ce qui semble indiquer, même à l'état de jeûne, un fonctionnement continu, bien que ralenti, dans cette région de la cellule.

Un tel aspect du chondriome ne se trouve que chez la larve à jeun; lorsque la cellule entre en pleine activité, à la suite d'ingestion d'aliments, la forme et la répartition du chondriome se modifient considérablement.

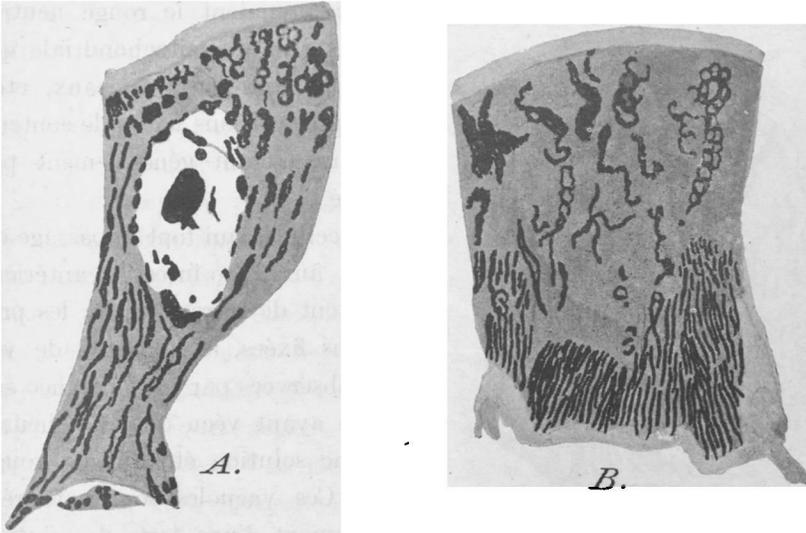


FIG. LXV. *Culex annulatus* : Cellule de l'intestin antérieur. Chondriome basal en palissade. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Hémat.-ferr.

Les chondriocotes basaux perdent leur aspect rectiligne ainsi que leur régularité. On les voit souvent s'épaissir, devenir moniliformes, ou encore s'anastomoser pour former des mailles; certains prennent des formes très contournées, de sorte que tout le chondriome basal est en voie de transformation, en même temps qu'il semble migrer vers la partie apicale. La couche basale décrite chez la cellule au repos s'est éclaircie, et les éléments décalés les uns par rapport aux autres s'avancent presque jusqu'à la région apicale (fig. LXV A).

La partie supérieure de la cellule est parsemée de filaments devenus extrêmement sinueux, souvent rattachés les uns aux autres par des parties plus minces ou moins colorées. Le trajet est en quelque sorte jalonné de grains chromophiles ou encore de petites mailles amorçant de petits réseaux. Parfois, il semble bien qu'un complexe chondrioso-

mique, aux travées plus ou moins pâles, recouvre une aire assez étendue; mais, en général, on a l'impression d'une fragmentation plus grande du chondriome, avec apparition de petites vacuoles encercleées plus ou moins complètement par cet élément.

La coloration vitale au rouge neutre rapportée plus haut, permet d'interpréter ces changements d'aspect du chondriome : les masses sidérophiles allongées, presque filamenteuses, représentées dans la figure figure LXV A, B, sont le chondriome épaissi ou en voie d'anastomose, intimement uni aux produits élaborés qui prenaient le rouge neutre;

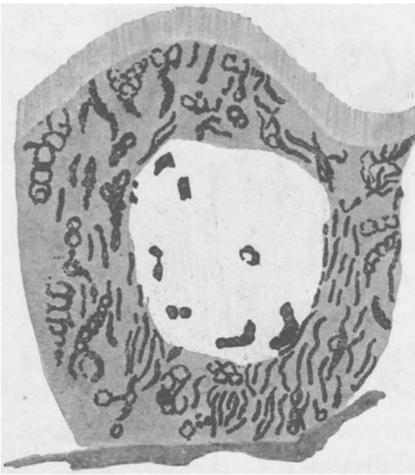


FIG. LXVI. *Culex annulatus* : Cellule du méso-intestin. Chondriome réparti sur toute la hauteur de la cellule; quelques filaments simples persistent dans la zone basale. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Hémat.-ferr.

c'est la substance mitochondriale qui donne les entrelacs, anneaux, etc., sur les préparations fixées, le contenu vacuolaire n'étant généralement pas conservé.

Les cellules qui font le passage du cœcum au méso-intestin antérieur permettent de retrouver, sur les préparations fixées, les groupes de vacuoles observées par transparence sur la larve ayant vécu quelques heures dans une solution étendue de rouge neutre. Ces vacuoles sont entourées constamment d'une sorte de ceinture sidérophile qui est la substance mitochondriale au contact de la vacuole.

A mesure que l'on quitte la région antérieure du méso-intestin pour examiner la région moyenne, puis la région postérieure, on assiste à un changement remarquable du chondriome. Les chondriosomes, rangés en palissade à la base de la cellule, font place peu à peu à des chondriosomes moins entassés, moins localisés et moins réguliers.

Ils s'élevent vers l'apex et finissent par être répartis également sur toute la hauteur de la cellule (fig. LXVI), avec parfois une densité légèrement supérieure à la base et à l'apex, révélant ainsi une double polarité.

On observe encore, du côté basal, quelques filaments assez réguliers, mais le plus grand nombre sont devenus épais, irréguliers, et très souvent anastomosés en petits réseaux allongés.

Ce dernier aspect est particulièrement développé dans la région entre le noyau et la lumière. Les chondriosomes y produisent de nombreux complexes, parfois très sidérophiles, de sorte que toute cette partie de la cellule prend l'hématoxyline selon d'énormes travées réticulées qui se soudent entre elles et forment comme le décalque d'une zone ou tache de Golgi.

La réticulation de la substance mitochondriale est ici poussée à son maximum.

Dans le méso-intestin postérieur, on distingue souvent des cellules dont la hauteur dépasse légèrement la largeur. Le noyau, presque toujours sphérique, y occupe la région moyenne, avec cependant un léger déplacement vers l'apex dans les cellules plus élevées, vers la base dans les cellules plus aplaties.

Certains noyaux possèdent un énorme nucléole sphérique central, très chromophile après les fixations mitochondriales; lorsque ce nucléole est suffisamment différencié, on peut distinguer à son intérieur des travées anastomosées plus colorées ou même simplement quelques petites masses irrégulières séparées. A la périphérie du noyau, on voit quelques granulations chromophiles peu importantes et peu nombreuses.

D'autres noyaux ne possèdent plus ce gros nucléole, mais on peut observer toute une série de formations à grains irréguliers et qui s'accolent en petits arcs disposés parallèlement à la limite du noyau.

Il existe, en outre, des noyaux où le gros nucléole est également disparu et où l'on rencontre de petites masses irrégulières se dispersant dans toute l'étendue du noyau.

Il est donc vraisemblable que le nucléole central a subi une fragmentation dont les divers éléments ont émigré vers la périphérie du noyau, où ils finissent par venir s'accoler, puis disparaissent.

*Intestin-postérieur.* — La valvule pylorique établit entre l'intestin moyen et l'intestin postérieur de *Culex* une séparation très nette dans

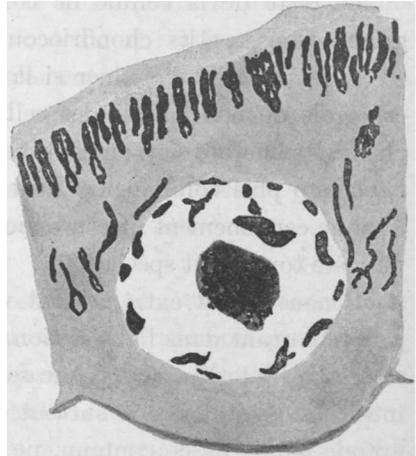


FIG. LXVII. *Culex annulatus* : Cellule de l'intestin postérieur; chondriome épais, polarisé en une bande apicale. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Hémat.-ferr.

l'aspect des cellules de l'épithélium intestinal. Mais si le diamètre du tube et les dimensions des cellules sont bien tranchés, c'est plus spécialement l'aspect du chondriome dans cette région qui est caractéristique.

Alors qu'il remplit toute la cellule dans la région postérieure du méso-intestin, il n'occupe plus ici qu'une zone très restreinte sous forme d'une bande chondriosomique à l'apex de la cellule (fig. LXVII).

Les éléments constitutifs de cette bordure sont de très gros chondriocotes, de faible longueur, rangés en palissade très dense, perpendiculairement à la lumière, juste au-dessous de l'intima chitineuse qui revêt toute cette région. Certains sont de diamètre irrégulier et semblent même comporter un axe moins colorable; d'autres sont au contraire parfaitement réguliers et de chromaticité uniforme.

Certains de ces chondriocotes sont extrêmement courts et trapus avec parfois une tendance à se subdiviser en deux branches.

Le reste de la cellule ne comporte en général que quelques rares granulations, petits chondriocotes dispersés sans aucune orientation.

Il est difficile d'évaluer si la quantité de substance mitochondriale est égale ou non à celle des cellules de l'intestin moyen. Les éléments chondriosomiques sont en effet moins nombreux, mais ils sont, par contre, beaucoup plus volumineux. Leur disposition, vraiment très particulière, indique certainement que la région apicale de la cellule fonctionne d'une manière tout à fait spéciale.

Il nous paraît extrêmement vraisemblable que cette région joue un rôle important dans l'absorption, car c'est surtout dans la région postérieure de l'intestin moyen que semble s'achever la digestion du contenu intestinal. Les algues — surtout des diatomées — qui composent la plus grande partie de ce contenu, ne semblent complètement vidées de leur protoplasme que dans cette région; ce doit donc être à ce niveau, et dans la région suivante de l'intestin, que les produits rendus assimilables viennent en contact avec l'épithélium digestif. L'allure inusitée prise par le chondriome à l'apex de la cellule, nous indique que c'est précisément là que se termine l'absorption.

C'est aussi à un rôle absorbant de la partie postérieure de l'intestin que TAHIR ERTOGROUL (1929) conclut chez le Ver à soie; il y trouve, en effet une formation apicale, sinon identique, du moins fort semblable à celle que nous avons décrite; mais il en fait des canalicules, véritables voies d'accès des substances dans le corps de la cellule. Ces canalicules seraient temporaires et disparaîtraient au moment de la mue.

Nous ne pensons pas qu'une telle interprétation puisse être émise dans le cas de *Culex*. Si nous avons pu remarquer les formes singulières offertes par ce chondriome, il n'en existe pas moins des stades intermédiaires entre ces chondriosomes et ceux du reste de la cellule : bâtonnets trapus, parfois un peu allongés et incurvés, qui ne diffèrent plus très sensiblement des chondriocotes ordinaires. D'autre part, ces éléments présentent les réactions colorées des mitochondries, ce qui n'est généralement pas le cas pour de véritables canalicules, dont nous avons observé des exemples dans d'autres tissus (exemple : la cellule nerveuse géante chez *Phryganea gaudis*).

Enfin, rappelons qu'il existe à la base des cellules de la région antérieure de l'intestin moyen, une formation qui ne diffère de celle de l'intestin postérieur que par le fait que les éléments en sont plus longs et moins épais. Or, nous avons vu, au cours de la digestion, leur aspect changer et évoluer exactement comme le font les chondriocotes ordinaires. Il ne nous paraît donc pas y avoir de doute sur leur nature mitochondriale et par suite sur celle des éléments de la région apicale de l'intestin postérieur chez *Culex*.

Tout récemment, de BOISSEZON (1930) a décelé chez *Culex* la présence, après digestion, d'hémoglobine dans les cellules de l'intestin postérieur (côlon), et a ainsi confirmé le rôle absorbant de cette partie du tube digestif chez la larve.

Le noyau des cellules de l'intestin postérieur est souvent pourvu d'un gros nucléole central structuré, et d'une série de fragments nucléolaires généralement accolés plus ou moins intimement à la périphérie. On peut remarquer qu'à ce stade, le reste de la cellule ne comporte qu'un chondriome très raréfié. Dans d'autres cas, le noyau est à peu près dépourvu de nucléoles, le cytoplasme étant relativement plus riche en chondriosomes. Ce balancement entre les deux sortes d'éléments : nucléoles et chondriosomes est intéressant; signalons, de plus, que certains fragments nucléolaires ont une forme épaisse, mais allongée, presque analogue à celle de certains chondriosomes.

Nous mentionnons ici les organes situés dans cette région de l'intestin et connu sous le nom de papilles rectales, au nombre de 6 chez les *Culex* ♀ et de 4 chez les *Culex* ♂ (Engel).

Leur fonction a été souvent discutée, et on leur a, tour à tour, attribué des rôles assez divers, les considérant comme un appareil respiratoire, ou comme des glandes.

Le chondriome y est extrêmement fourni et comprend de longs filaments, très grêles, orientés vers l'apex de la cellule : ils recouvrent souvent la cellule dans toute sa hauteur, mais on les voit parfois constituer deux bandes plus denses : l'une, dans la région basale, avec de nombreuses formes anastomosées, l'autre, apicale, et comportant également des formes anastomosées, en boucles, etc., sans qu'il y ait évolution aussi nette que dans les cellules digestives.

Les dites papilles rectales ont sans doute un rôle sécrétoire, comme semble bien l'indiquer la présence de chondriome; mais l'évolution peu intense de ce dernier fait penser qu'il s'agit d'une sécrétion lente, ou d'une sécrétion temporaire à intervalles de fonctionnement très éloignés.

#### Polarité du chondriome

La polarité des cellules sécrétantes a souvent été envisagée par les auteurs, et CHAMPY, dans son mémoire sur l'absorption intestinale chez les Batraciens, a signalé les accumulations de chondriosomes tantôt à un pôle, tantôt aux deux pôles de la cellule; il fait observer qu'une structure polarisée peut se trouver dans une cellule traversée par un courant, mais seulement dans le cas d'élaboration; la double polarité lui paraît justifier une double élaboration ou un double fonctionnement. C'est à une conclusion analogue que nous aboutissons en étudiant le tube digestif de la larve de *Culex*. Nous avons montré que les cellules du méso-intestin antérieur possédaient un chondriome particulièrement polarisé à la base; or, elle n'absorbe rien dans la lumière du tube, car les aliments n'ont subi que peu de transformation : les Algues et Protozoaires, ingérés sont peu modifiés dans cette partie du tube digestif.

Dans les cellules de la région moyenne, le chondriome est doublement polarisé; or, le contenu intestinal montre une altération déjà marquée, mais encore incomplète des corpuscules ingérés.

Dans la région postérieure de l'intestin moyen cette double polarité est encore plus nette, et c'est précisément dans cette région que le contenu intestinal montre toutes les Algues ingérées vides de leur contenu. Il y a donc achèvement de la digestion, et de plus début de l'absorption : ce phénomène et la présence de chondriome abondant à l'apex, nous paraissent concomittants. C'est pourquoi nous avons également déduit de la forme et de l'abondance du chondriome apical des cellules de l'intestin postérieur, le rôle absorbant de ces cellules.

## CHLOEON

L'épithélium digestif des larves de *Chloëon* présente, au niveau du prothorax, des cellules prismatiques, très régulièrement disposées et très élevées, qui sont pourvues d'un abondant chondriome à formes évolutives nombreuses (fig. LXVIII).

Le chondriome basal est constitué, dans chaque cellule, par des complexes isolés, et dans lesquels — voir fig. LXVIII) on peut distinguer quelques mailles irrégulières.

Ces complexes remplissent la région basale et la région infra-nucléaire sans cependant être aussi nombreux au niveau du noyau.

La région immédiatement au-dessus du noyau est caractérisée par la

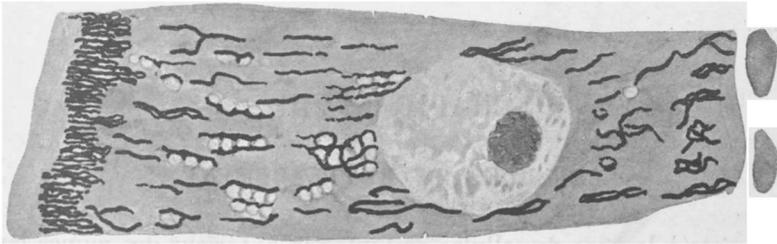


FIG. LXVIII. *Chloëon* : larve. Cellule digestive de la région moyenne du méso-intestin : chondriome bordant les vacuoles. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Altmann.

présence d'une série de chondriocontes, placés à peu près parallèlement les uns aux autres, dans le sens longitudinal de la cellule. Ils sont anastomosés et enserrrent entre eux des séries de vacuoles se détachant en clair sur le fond cytoplasmique légèrement coloré. Ces vacuoles, qui ne sont pas fusionnées, mais au contact les unes des autres, remplissent exactement l'intervalle entre deux chondriocontes voisins. De place en place, une anastomose transversale réunit les deux filaments, et l'on peut alors constater que le filament transversal est en contact avec les deux vacuoles qu'il sépare.

A côté de ces vacuoles bordées par deux chondriocontes accouplés, on trouve d'autres séries de vacuoles, identiques aux précédentes, mais situées simplement le long d'un chondrioconte dans l'épaisseur duquel elles semblent plus ou moins légèrement enchâssées, comme si la substance mitochondriale se modelait à la surface de la vacuole. Dans certains cas il semble que le chondriosome devienne plus ténu et soit en voie de disparition. Enfin, des complexes plus irréguliers, qui encadrent de leurs mailles,

un certain nombre de vacuoles, peuvent aussi s'observer, surtout au voisinage du noyau.

Une grande partie de la région supranucléaire est ainsi occupée par ces formations qui correspondent évidemment à la « zone de Golgi ». Comme on peut le constater sur la figure LXVIII, l'aspect donné par le chondriome anastomosé, se superpose exactement au « réseau de Golgi » mis en évidence chez beaucoup d'espèces par les imprégnations métalliques. C'est le cas, en particulier, pour les figures de NASSONOV (fig. 25 et 26, pl. XI) dans son mémoire sur la glande pelvienne du Triton (1923).

La partie apicale de la cellule montre une sorte de bande constituée par des filaments serrés et présentant de nombreuses anastomoses, bien qu'ils soient orientés normalement à l'apex; après nos observations chez *Culex*, nous les interprétons comme décelant le rôle absorbant de la cellule.

## CHAPITRE VIII

### CELLULES DE REMPLACEMENT

Il existe à la base de cellules de l'intestin antérieur des jeunes larves de *Culex*, des groupes de très petites cellules de remplacement dont le noyau presque sphérique contient une chromatine fragmentée en petits blocs. Le cytoplasme est presque indiscernable, réduit à une très mince pellicule azurophile appliquée contre le noyau. Il est souvent impossible d'y déceler la moindre trace de chondriome; parfois, cependant, il semble bien exister une petite granulation fuchsinophile contre le noyau, mais on ne peut la distinguer que difficilement.

Lorsque cette cellule évolue, elle s'enfonce comme un coin entre deux cellules voisines en se développant presque autant en largeur qu'en hauteur. Le noyau continue à tenir la plus grande partie de la cellule, le cytoplasme étant encore réduit à une couche très mince; mais il renferme, cette fois, une série presque ininterrompue de formations fuchsinophiles périnucléaires et qui sont constituées de granulations assez volumineuses; celles-ci sont parfois réunies et constituent un gros filament moniliforme (fig. LXIX a).

A un stade un peu plus âgé, le noyau reste à peu près sphérique, mais le cytoplasme s'accroît aux deux pôles du noyau dans le sens de la hauteur de l'épithélium. Le chondriome se répartit de préférence en deux groupes

assez ramassés, l'un infra-nucléaire, l'autre supranucléaire. (fig. LXIX *b*). Ces groupes sont de véritables complexes filo réticulaires, alors que les quelques traces de chondriome qui persistent latéralement au noyau sont plutôt sous forme de grains ou de bâtonnets.

Peu à peu la cellule, dont la partie inférieure est à présent largement

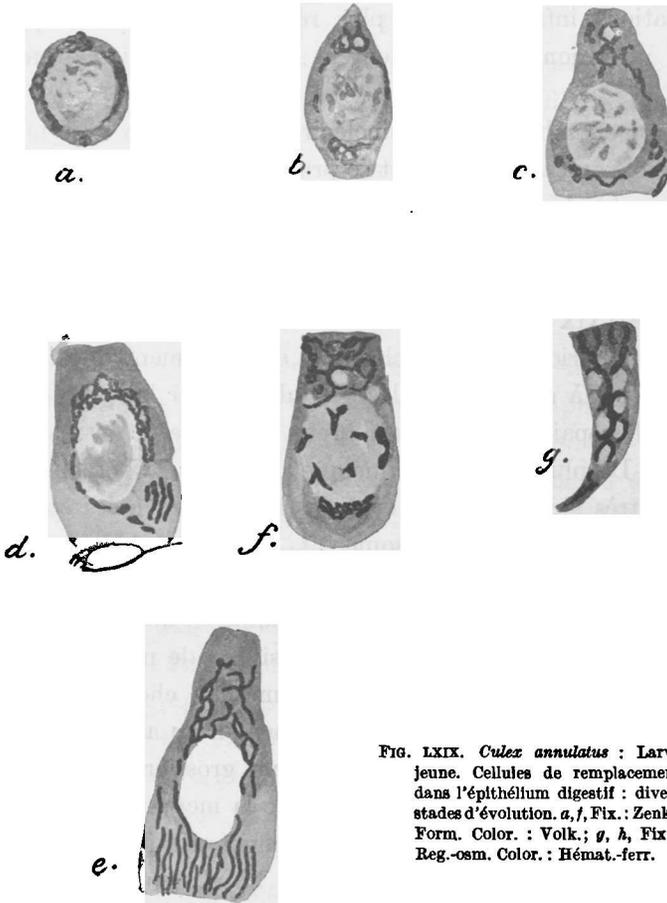


FIG. LXIX. *Culex annulatus* : Larve jeune. Cellules de remplacement dans l'épithélium digestif : divers stades d'évolution. *a, f*, Fix. : Zenk.-Form. Color. : Volk.; *g, h*, Fix. : Reg.-osm. Color. : Hémat.-ferr.

implantée sur la basale, s'allonge pour atteindre la lumière du tube digestif. Elle prend alors une forme conique qui, ajoutée à l'azurophilie intense de cette partie du cytoplasme, la signale immédiatement à l'attention. Il est d'ailleurs remarquable que le cytoplasme supranucléaire seul est azurophile, alors que le cytoplasme infranucléaire ne l'est plus, sauf dans une bande mince appliquée contre le noyau.

De plus, le chondriome infranucléaire est formé de grosses granu-

lations au voisinage du noyau, de filaments isolés, sans orientation particulière dans la partie plus éloignée de ce noyau. Le chondriome de la région supranucléaire forme un complexe réticulé, réduit à quelques mailles, et qui peut occuper jusque la partie la plus éloignée du noyau (fig. LXIX *c*).

Une cellule un peu plus âgée (fig. LXIX *d*) nous montre un nombre de granulations infranucléaires plus réduit, en même temps que les filaments, plus nombreux, s'orientent déjà perpendiculairement à la basale.

Quant au chondriome supranucléaire, il forme un système réticulé coiffant le pôle apical du noyau et se prolongeant sur les parties latérales en un mince tractus lui-même parfois maillé. Le cytoplasme supranucléaire seul est azurophile et la zone infranucléaire se colore seulement en orangé pâle.

La figure LXIX *f* nous montre un stade un peu différent de cette cellule. Le chondriome supranucléaire y est largement développé en un système réticulé à grandes mailles irrégulières, sur les parois desquelles on observe des épaisissements nombreux en forme de grains superposés au filament. De plus, on y voit quelques vacuoles se détachant en clair sur le fond très sidérophile de cytoplasme. Ces vacuoles sont accolées dans la courbure d'un chondriosome.

La figure LXIX *g* qui représente une coupe tangentielle de la même cellule, montre le prolongement du chondriome en un système également réticulé le long de la paroi du noyau, ainsi que de nombreuses alvéoles enchâssées dans les boucles du chondriome. Le chondriome basal est formé surtout de bâtonnets courts et trapus, en un amas très dense.

Le noyau contient de gros nucléoles étirés, grossièrement filamenteux, dont un certain nombre sont accolés contre la membrane nucléaire.

Enfin, lorsque la cellule de remplacement atteint le niveau de la lumière, elle a déjà acquis le chondriome basal caractéristique de l'intestin antérieur, c'est-à-dire très serré, normal à la basale (fig. LXIX *e*).

Le réseau mitochondrial supranucléaire est devenu plus lâche; les filaments tendent à s'individualiser, mais forment encore cependant des ramifications et des boucles et constituent une calotte, moins dense que précédemment, s'appliquant toujours sur le pôle apical du noyau bien qu'elle s'étende dans le cytoplasme supranucléaire.

Une très légère azurophilie caractérise encore le cytoplasme apical, mais elle est de moins en moins marquée et finit par disparaître. La cellule

ne se distingue plus alors des cellules digestives voisines, dont elle possède en particulier le chondriome assez spécial de la région de l'intestin où elle se trouve.

Il est assez curieux que, dans le cas actuel, l'évolution du chondriome supranucléaire soit parallèle à celle que nous avons observée dans les spermatoctes du même animal : à savoir masse appliquée contre le noyau — formations filo réticulaires — filaments.

Par contre, le chondriome basal ne semble pas passer par un stade réticulaire bien développé et se résout rapidement en filaments.

## CHAPITRE IX

### TUBES DE MALPIGHI

De nombreuses recherches ont été entreprises sur les tubes de Malpighi des Insectes, mais principalement en vue de la physiologie de ces organes.

Par contre, l'étude des constituants cytoplasmiques a été relativement peu développée. A ma connaissance, seul SHIWAGO (1913) a appliqué à la fois les méthodes mitochondriales et les méthodes d'imprégnation.

Depuis, POISSON (1924) a signalé, chez les Hémiptères aquatiques, l'existence d'un chondriome à formes évolutives prenant le bleu de méthylène, et la présence de bases puriques au moment de la mue imaginale.

En ces derniers temps, YAO NAN (1928) et TAHIR ERTOGROUL (1929) ont également étudié le chondriome du tube de Malpighi et ont en particulier signalé la présence de mitochondries (YAO NAN) ou de chondriocotes (ERTOGROUL) dans la brosse même. Citons également MILLOT, bien que ce dernier ait effectué ses recherches chez les Aranéides et n'ait pas fait une étude spéciale du chondriome.

Nous avons nous-même effectué depuis plusieurs années des recherches relatives au chondriome et au vacuome des tubes de Malpighi de quelques Insectes, et notre étude nous a révélé un fonctionnement extrêmement varié de ce constituant lorsqu'on passe d'un genre à un autre ou même à l'intérieur d'un genre donné.

Nous avons dû nous restreindre, pour l'exposé de nos observations, à quelques types, que nous classons arbitrairement de la façon suivante :

a) Tubes sans grains de pigment :

- 1° avec inclusions dès le début de la vie larvaire (*Culex pipiens*);
  - 2° sans inclusions pendant la plus grande partie de la vie larvaire (*Culex annulatus*).
- b) Tubes à grains de pigment :
- 1° Dès le début de la vie larvaire (*Phryganea grandis*, *Oxyethira*, *Leptocerus*, *Setodes*);
  - 2° sans pigment au moins pendant la vie larvaire (*Triaenodes*).

#### A. — *Culex pipiens*

Chez *Culex pipiens*, comme chez *Culex (Theobaldia) annulatus*, les tubes de Malpighi sont au nombre de cinq, contrairement aux autres Diptères où l'on en observe quatre. Ces tubes, ont leur extrémité distale formée de cellules élevées, et un diamètre environ double de celui de la partie proximale caractérisée par l'aplatissement des cellules. Ils débouchent individuellement au même niveau dans l'intestin postérieur et sont tous de même taille. Leur extrémité distale flotte librement dans la cavité générale et on ne remarque dans leur constitution aucune fibre musculaire.

#### COLORATIONS VITALES

Les tubes de Malpighi des larves même très jeunes de *Culex pipiens*, contiennent des inclusions incolores, ou présentant parfois une teinte jaunâtre plus ou moins pâle, visibles par transparence sur l'animal non ouvert. Ces enclaves, en forme de blocs, un peu anguleux, sont abondantes dans la plus grande partie du tube, assez court à ce moment, mais sont plus rares dans la partie proximale. Elles sont groupées en deux bandes, l'une dans la région sous-apicale et l'autre dans la région basale. Leur aspect est cristalloïde et on rencontre exceptionnellement parmi elles des éléments allongés, épais, semblant de nature cristalline.

Après séjour prolongé dans l'eau légèrement colorée par le rouge neutre, la plupart des grosses inclusions restent incolores; tout au plus peut-on observer parfois une légère teinte à la périphérie de ces blocs, ce qui peut s'expliquer par un phénomène d'adsorption, le centre ne se colorant pas. Entre ces gros éléments on trouve, très espacées les unes des autres, quelques granulations de taille un peu inférieure, quoique toujours plus fortes que les mitochondries : elles prennent le rouge neutre *in toto*, mais de façon peu intense avec tendance à virer vers l'orangé, ce qui indiquerait une certaine alcalinité. De plus, elles semblent réparties

dans toute l'étendue de la cellule, sans rapport discernable avec le noyau.

A l'examen, après double coloration rouge neutre-vert Janus, les inclusions semblent parfois se recouvrir d'une très mince couche de vert Janus, qui, dans le cas d'animaux ayant vécu précédemment dans le rouge neutre, arrive à recouvrir ce dernier colorant adsorbé par quelques inclusions.

Les granulations petites et colorées primitivement *in toto* par le rouge

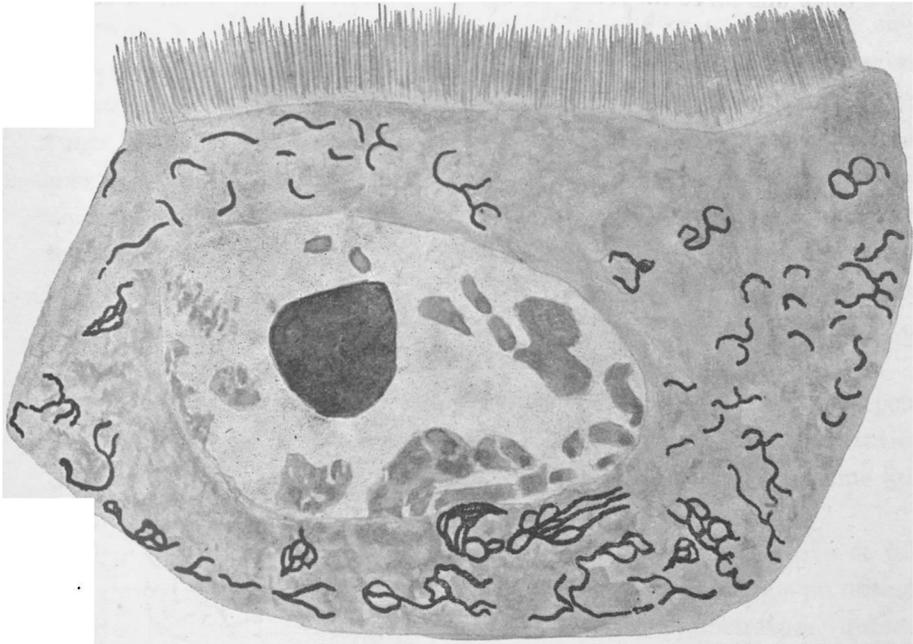


FIG. LXX. *Culex p.* : Larve moyenne. Tube de Malpighi : chondriome en gros complexes filo-réticulaires au voisinage du noyau et bande basale de complexes mitochondriaux. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Volkonsky.

neutre, conservent leur coloration, mais il apparaît souvent sur le bord, et les entourant partiellement, un chondriosome coloré par le vert Janus.

Cependant, certaines de ces granulations semblent libres, bien que toujours dans la région occupée par le chondriome; le reste de ce dernier, d'ailleurs très peu abondant, se montre constitué de quelques filaments courts, sinueux, et de quelques mitochondries.

En laissant ces larves séjourner dans une solution étendue de bleu de méthylène, nous n'avons pu obtenir qu'une coloration légèrement diffuse de la région basale de la cellule, sans que l'on puisse réaliser une localisation indubitable sur des filaments mitochondriaux. Avec la larve

ouverte, l'essai de réoxydation par l'eau oxygénée d'un leuco-dérivé qui aurait pu se former par réduction ne nous a donné aucun résultat.

Après un séjour de quelques heures, les inclusions sont bordées d'un très mince liséré bleu, et renferment une granulation également bleue. Un séjour plus prolongé allant jusqu'à plusieurs jours, ne modifie pas leur aspect, qui semble dû, comme précédemment pour le rouge neutre, à une coloration par adsorption.

Chez une larve moyenne ou âgée, le nombre des inclusions a considé-

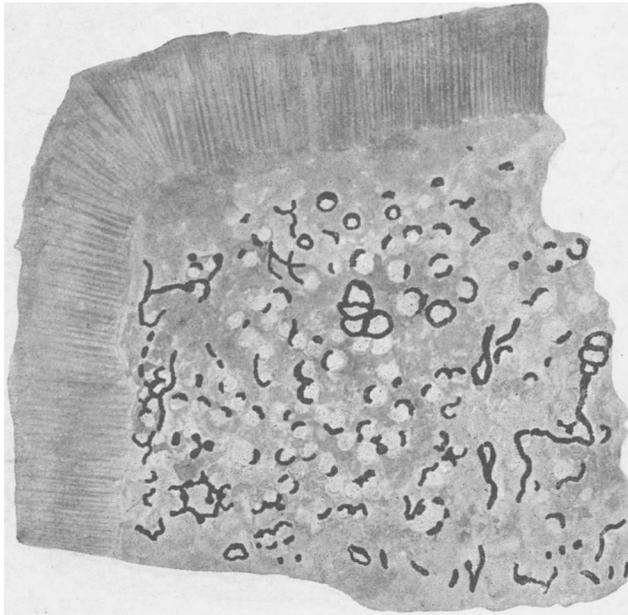


FIG. LXXI. *Culex pipiens* : Larve. Tube de Malpighi; formation de nombreuses vacuoles en contact avec les chondriosomes. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Volkonsky.

ramentement augmenté : elles remplissent alors la totalité de la cellule. Il est parfois possible de distinguer, sur le vif, mêlés aux inclusions ayant déjà atteint une forte taille, des grains réfringents, tantôt isolés, ou tantôt groupés et formant une ligne sinueuse. Ces grains, de très petite taille, sphériques, ne se montrent jamais colorés chez les animaux ayant vécu dans une solution de rouge neutre.

Par la coloration rouge neutre-vert Janus, sur des tubes vivement extraits, on observe de façon très fugitive, la coloration verte de petits filaments et aussi de petites granulations dont la taille et la répartition semblent bien correspondre aux granules réfringents, et de ce fait, nous devons leur attribuer une nature mitochondriale.

Il est à remarquer qu'à ce stade la coloration par le rouge neutre est extrêmement variable. Il arrive que la presque totalité des grosses inclusions est colorée; mais, le plus souvent, il en existe de non colorées qui ne semblent différer des précédentes ni par l'aspect ni par la taille. Lorsque la coloration se produit, elle est d'ailleurs souvent peu intense et révèle à l'intérieur une structure vaguement concentrique.

Nous avons essayé sur ces inclusions, quelques réactions microchimiques et nous avons opéré tant sur les granulations de la larve que sur celles que l'on peut encore observer sur les adultes, en particulier chez *Culex pipiens*, où elles sont un peu plus petites mais presque aussi nombreuses que celles qui existent à la nymphose. Nous avons extrait les tubes de Malpighi d'environ une cinquantaine d'individus afin d'obtenir une quantité plus grande de la substance à étudier. Sous l'action des acides, en particulier de H Cl, il n'y a pas de dégagement de bulles, et les granulations ne disparaissent pas; tout au plus, peut-on noter une légère diminution de volume, d'ailleurs difficile à mettre en évidence en raison de l'apparition d'une sorte de réseau qui se forme dans le cytoplasme et vient gêner l'observation.

La recherche du Calcium par l'acide oxalique a été négative. On peut donc conclure qu'il ne s'agit pas de carbonate de calcium. La réaction de la murexide, celle de la ninhydrine ont été négatives, de même que l'action du réactif de Millon.

Par contre, la réaction de COURMONT et ANDRÉ est positive et fait apparaître également la structure concentrique. Nous n'avons pu obtenir de détermination précise sur la composition du substratum, qui est imprégné de bases pures, mais souvent de façon incomplète. Il paraît cependant très vraisemblable qu'il est de nature protéique.

#### TECHNIQUES MITOCHONDRIALES

Les fixations mitochondriales ne conservent pas complètement les inclusions si visibles sur le frais chez *C. pipiens*. On retrouve, sur l'emplacement de chacune d'elles, une sorte de coagulum floconneux plus ou moins sphérique, dû vraisemblablement à la seule conservation du substratum protéique de l'inclusion. On peut ainsi observer des sphérules dont la coloration, un peu différente de celle du cytoplasme fondamental, permet de suivre les différentes étapes de transformation.

Chez la très jeune larve, on trouve quelques chondriocotes, disposés dans la région basale et orientés dans le sens de la hauteur de la cellule

parallèlement à des traînées cytoplasmiques sidérophiles de même orientation. Il existe parfois, dans la bande cytoplasmique étroite située entre le noyau et la base de la cellule, un nombre relativement élevé de chondriocotes : ils sont alors couchés le long de la basale et comprennent souvent des éléments un peu plus épais.

Cette disposition, que nous avons observée également dans certaines Phryganides, ne paraît pas être uniquement due à l'étroitesse de l'espace dont disposent les chondriosomes, car ces éléments ont généralement

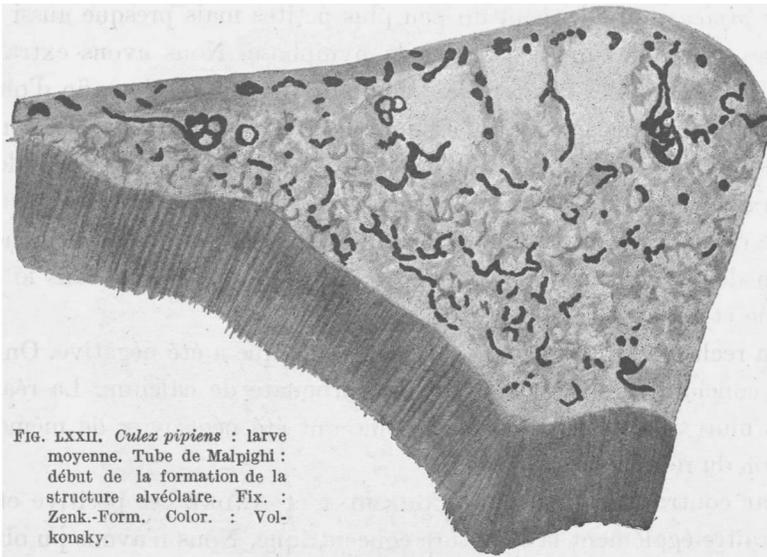


FIG. LXXII. *Culex pipiens* : larve moyenne. Tube de Malpighi : début de la formation de la structure alvéolaire. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Volkonsky.

une épaisseur et une allure différentes de ceux du reste de la cellule.

A ce stade, on découvre difficilement quelques petites vacuoles et généralement, elles sont en contact avec un fragment de chondriosome.

Chez une larve moyenne, le chondriome est remarquablement abondant. Il occupe la plus grande partie de la cellule avec ses filaments grêles, longs, souvent anastomosés en de petits complexes réticulés.

De plus, dans la région infranucléaire, on observe (fig. LXX) presque contre le noyau de grosses formations mitochondriales dans lesquelles on peut observer des mailles et des filaments. Ces masses filo-réticulaires se rattachent, par toute une série d'autres masses de même aspect, mais plus petites, aux complexes réticulés de même nature des autres régions de la cellule et plus spécialement aux nombreux petits complexes qui forment une bande assez dense contre la basale.

Au contact de ces chondriosomes, et surtout dans les mailles des masses filo-réticulaires, se forment des alvéoles dont le contenu peut, au début, se colorer très légèrement par les colorants mitochondriaux. Cette coloration se fait d'abord en entier, bien que toujours très peu accentuée, puis la partie centrale devient moins colorable; la périphérie, particulièrement là où se trouvait le chondriosome, conserve plus longtemps cette chromaticité. On n'observe bientôt plus qu'un croissant qui, d'ailleurs, se réduit de plus en plus.

Les figures LXXI et LXXII représentent les aspects successifs d'une

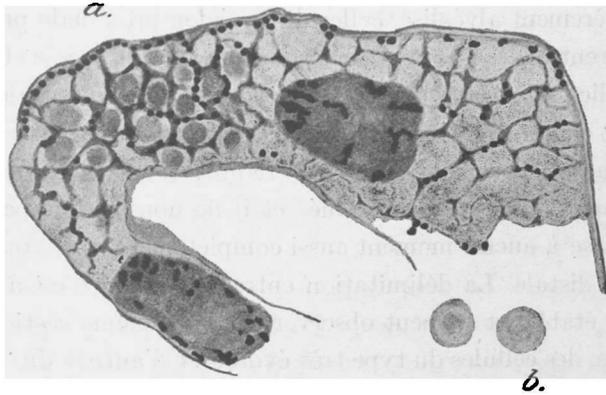


FIG. LXXIII. *Culex annulatus* : Nymphe. Tube Malpighi : en a, aspect alvéolaire, avec quelques sphérules; en b, deux sphérules à structure concentrique (très grossies). Fix. : Regaud. Color. : Hémat.-ferr.

cellule chez une larve moyenne. On peut y trouver sous les stades du développement des vacuoles : inclusion dans la courbure d'un chondrioconte ou dans les mailles des petits réseaux, chacune de ces mailles paraissant occupée entièrement par une vacuole; disparition progressive du filament mitochondrial, aboutissant à la vacuole entièrement libre, soit parce qu'elle s'est détachée du dernier reste mitochondrial, soit parce que celui-ci est entièrement disparu.

L'évolution est ici marquée visiblement par l'utilisation de la substance mitochondriale dans la formation des enclaves, ce qui n'exclut pas la possibilité d'une intervention du noyau comme semble l'indiquer un processus que nous décrirons plus loin.

Le fonctionnement que nous venons de tracer se poursuit et s'accroît à mesure que la larve vieillit et, en fin de la vie larvaire, la cellule a une structure du type émulsif : les alvéoles remplissent complètement le cytoplasme, ils sont de forme sphérique bien régulière et ne sont plus séparés

les uns des autres que par des fines travées cytoplasmiques où le chondriome est relativement réduit et presque entièrement transformé en mitochondries (fig. LXXXIII *a*).

Au centre de chacun de ces alvéoles, existe une petite concrétion sphérique, difficilement colorable, où les fixations mitochondriales osmiques accusent une structure concentrique dont l'aspect rappelle fortement celui des concrétions de leucine (fig. LXXXIII *b*).

Toutes les parties du tube semblent évoluer dans le même sens : mais tandis que, dans les parties distale et moyenne, les cellules, dépourvues de brosse et faisant de fortes saillies dans la lumière, ont le cytoplasme entièrement alvéolisé, celles de la région proximale présentent un aspect différent. Elles y sont encore pourvues de leur brosse et ne forment pas de saillies dans la lumière. On y trouve des blocs et des sphérules entièrement colorables, avec indication d'un croissant plus chromophile, dernière trace d'un chondriome très réduit. L'ensemble présente donc un stade fonctionnel moins évolué, et il ne nous paraît pas que l'évolution se fasse à aucun moment aussi complètement que dans les régions moyenne et distale. La délimitation entre ces régions n'est d'ailleurs pas strictement établie et on peut observer, sur une même section transversale du tube, des cellules du type très évolué et d'autres du type moins évolué.

L'étude du noyau au cours du développement de la larve nous a fourni peu de documents. Dans les cellules encore au début de l'élaboration nous avons observé un noyau pourvu d'un nucléole énorme, central, duquel se détachent des fragments; ceux-ci émigrent vers la périphérie, surtout dans la direction basale où la limite du noyau devient parfois indécise et où on peut reconnaître quelques blocs fuchsinophiles, nettement engagés dans le cytoplasme.

Il est possible que certaines de ces émissions fournissent la substance qui se dépose dans les alvéoles; le noyau aurait donc également un rôle dans la formation des enclaves.

## B. — *Culex (Theobaldia) annulatus*

### COLORATIONS VITALES

Les tubes de Malpighi de *C. annulatus*, constituent un matériel relativement favorable pour l'étude vitale du chondriome aux différents âges de la larve; en effet, à l'encontre de ce que nous avons observé

chez *C. Pipiens*, ils ne contiennent pas d'inclusions colorées pendant une grande partie du développement larvaire.

Les examens en coloration rouge neutre-vert Janus révèlent chez la jeune larve, un chondriome rare et fragmenté, très semblable à celui de *C. pipiens*. Il n'existe d'abord que de très rares vacuoles de taille réduite; les plus petites se teignent par le rouge neutre *in toto*, avec, sur le bord, une granulation colorée par le vert Janus. Les plus grosses ne prennent pas franchement le rouge neutre, mais montrent quelquefois un croissant rouge.

Ici, sur une larve plus âgée, on peut mieux reconnaître la disposition du chondriome que chez *C. pipiens* où les inclusions gênent l'observation.

On peut distinguer : 1° une bande étroite, disposée à la base de la cellule, et constituée d'éléments courts, très recourbés, rattachés les uns aux autres et formant parfois de petits groupes de mailles; 2° de nombreux filaments recouvrant la plus grande partie du cytoplasme d'un lacis donnant à l'ensemble un aspect vaguement réticulaire. Ce lacis s'étend jusqu'à la lumière.

Les enclaves qui se trouvent en contact avec les filaments sont peu visibles, car elles ne se fixent pas par le rouge neutre.

Au moment de la prémétamorphose, le chondriome devient très difficilement visible sous forme de quelques petits alignements sinueux de mitochondries, placés entre les sphérules qui se distinguent à présent par différence de réfringence.

#### TECHNIQUES MITOCHONDRIALES

Les fixations mitochondriales montrent chez la larve jeune de *C. annulatus*, un chondriome analogue à celui de *C. pipiens*.

C'est surtout chez la larve moyenne que l'on peut confirmer et compléter les résultats obtenus en coloration vitale.

Le chondriome basal se montre constitué de complexes filo-réticulaires, isolés plus ou moins complètement les uns des autres, et qui renferment des parties filamenteuses souvent très épaisses. Au-dessus de cette zone, de nombreux chondriocontes orientés dans tous les sens sillonnent le cytoplasme en une sorte de réseau incomplètement figuré.

Dans la région apicale, le chondriome paraît plus fragmenté, mais dessine encore des mailles, quelques-unes bien indiquées.

La brosse est élevée, très régulière et comporte des éléments rectilignes et sidérophiles juxtaposés. Toutefois, ces éléments ne paraissent

pas présenter réellement l'allure de chondriocotes, et nous pensons plutôt qu'il s'agit ici de différenciations cytoplasmiques basophiles.

Sous la brosse, les corpuscules basaux forment une rangée très régulière d'éléments sidérophiles, très courts.

Le noyau, ovale, volumineux, occupe parfois les trois quarts de la section de la cellule et contient généralement un gros nucléole central, peu coloré, contenant lui-même quelques fragments plus sidérophiles, dont l'aspect rappelle fort celui des éléments de même colorabilité, répartis dans tout le noyau, surtout à la périphérie. Il se fait donc une certaine fragmentation de ce nucléole, en même temps qu'une migration centrifuge des parties détachées, mais nous n'avons pu suivre leur sort ultérieur.

Chez la larve âgée, l'aspect alvéolaire dans la cellule du tube de Malpighi s'accroît, le cytoplasme se réduit à un grand nombre de travées sur le trajet desquelles on observe un chondriome ayant pris une allure toute particulière : il est constitué uniquement de filaments minces, moniformes, qui ne tardent pas à donner des séries de granulations toujours disposées sur les travées. Ces granulations sont parfois très nombreuses, alors qu'en d'autres cas elles sont seulement par groupes (trois ou quatre dans chaque groupe) espacés les uns des autres et qui soulignent seulement de place en place, la travée cytoplasmique (fig. LXXIII a).

Vers la période de la nymphose, on voit se préciser, à l'intérieur de chacun des alvéoles indiqués, une sorte de sphérule qui, après fixation, remplit incomplètement l'alvéole. L'aspect de la cellule ne se distingue plus alors de celui déjà décrit chez *Culex pipiens*.

Cet aspect du cytoplasme persiste jusqu'à la fin de la nymphose ; mais vers la fin de cette période, les granulations mitochondriales se soudent pour donner de nouveau quelques petits filaments, tandis que la structure alvéolaire persiste à peu près sans changement.

Chez l'imago de *Culex pipiens* ou *amulatus*, quelle que soit l'espèce considérée, l'alvéolisation du cytoplasme se conserve pendant un temps assez long ; mais, peu à peu, les contours des travées cytoplasmiques deviennent plus irrégulières, s'estompent et enfin disparaissent. A ce moment, le cytoplasme fondamental paraît homogène, et on le trouve (fig. LXXIV) parsemé de blocs un peu irréguliers, résultant de la transformation des sphérules. Certaines de ces dernières ont d'ailleurs per-

sisté; assez espacées les unes des autres et très légèrement teintées, elles montrent parfois leur structure concentrique. Les chondriosomes sont peu nombreux, presque tous sous forme de chondriocotes assez longs, sinueux, sans orientation, un peu plus abondants dans la région basale, où on les trouve souvent couchés dans la zone infranucléaire.

Quelques-uns sont ramifiés ou constituent des anneaux, des croisants. En même temps, la brosse est redevenue haute et régulière.

D'autres régions du tube sont presque complètement dépourvues de chondriome, à l'exception de quelques éléments courts ou en anneaux

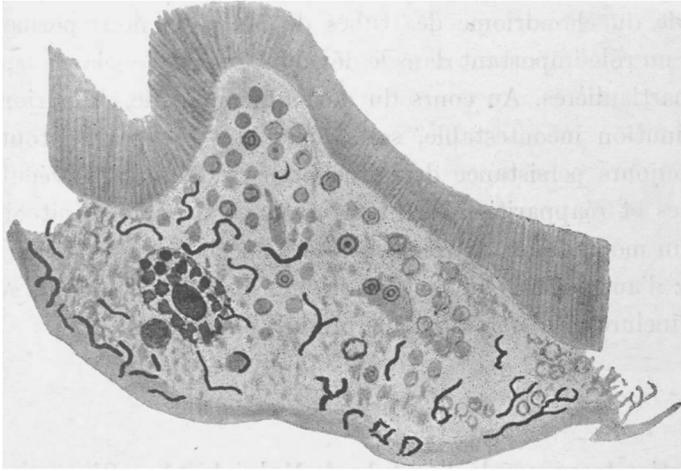


FIG. LXXIV. *Culex annulatus* : Imago. Tube de Malpighi : nombreux blocs provenant des sphérules; chondriome rare sauf dans la région basale. Fix. : Champy Color. : Altmann.

contre la base; alors, le cytoplasme est chargé d'un grand nombre de sphérules de tailles différentes.

De tels aspects indiquent une activité incontestable du tube, mais une activité tout de même fort ralentie, en harmonie avec le ralentissement du métabolisme général chez l'adulte, où seuls les phénomènes sexuels comptent encore.

Les imprégnations à l'argent fournissent dans tous les cas des aspects superposables aux préparations mitochondriales; chez l'imago, les sphérules ont disparu, et chez la nymphe, les sphérules ne réduisent pas l'argent. Seuls, quelques rares filaments courts, sur les travées cytoplasmiques, le réduisent légèrement.

Les méthodes osmiques n'ont également fourni que quelques aspects du chondriome entourant les sphérules. Ces dernières ne réduisent

Os O<sup>4</sup> que d'une façon insignifiante, mais leur structure concentrique est parfois plus nettement indiquée (fig. LXXIV).

Dans certaines cellules, vraisemblablement moins évoluées, les sphérules semblent partiellement entourées par une sorte de filament irrégulier, parfois ramifié prenant l'aspect d'un fragment de réseau. Cet aspect correspond aux fragments de chondriocentes inclus dans les travées cytoplasmiques et que les méthodes mitochondriales avaient mis en évidence.

En fait, nous ne trouvons pas, en dehors des chondriosomes et des vacuoles accolées, d'éléments réagissant aux méthodes de recherche de l'appareil de Golgi.

L'étude du chondriome des tubes de Malpighi nous permet de lui attribuer un rôle important dans le développement d'enclaves (sphérules) un peu particulières. Au cours du développement, le chondriome subit une diminution incontestable, sans cependant disparaître tout à fait. Il y a toujours persistance de mitochondries dans les travécules cytoplasmiques et réapparition de filaments à partir de ces mitochondries. C'est là un mode de fonctionnement assez spécial; nous verrons en effet, que, chez d'autres Insectes, le chondriome disparaît et que sa substance semble s'inclure totalement dans le produit élaboré.

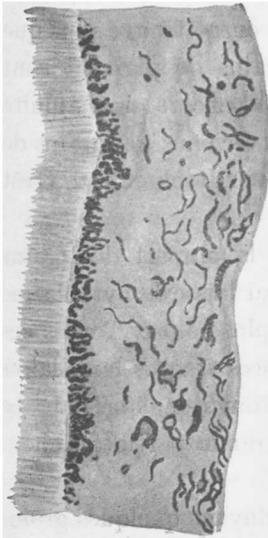
### C. — *Phryganea grandis*

La section transversale d'un tube de Malpighi, chez *Phryganea grandis* et quelques autres Phryganides, présente généralement une partie haute et une partie peu élevée. Il s'agit de sections de cellules à des stades différents reconnaissables, d'ailleurs, à une légère différence de chromaticité de leur cytoplasme, ou encore à l'aspect plus compact de la cellule aplatie qui contraste avec l'état plus ou moins vacuolisé de la cellule élevée.

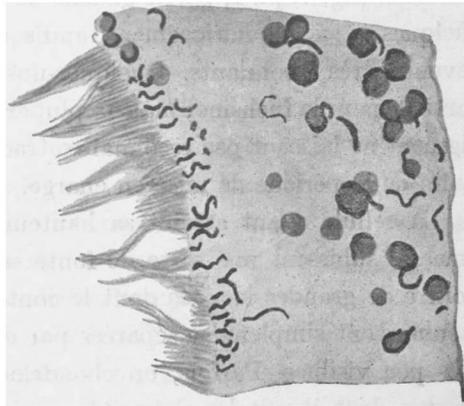
La cellule basse, dépourvue assez souvent de brosse ou seulement garnie d'une brosse courte, parfois peu nette, possède beaucoup de chondriome, sous forme de filaments longs, épais, couchés parallèlement à la basale et souvent enchevêtrés en paquets très denses (fig. LXXV A).

Les chondriosomes s'anastomosent sans cependant former de grands réseaux. Toutefois, on observe quelques mailles soit isolées, soit groupées par deux ou trois. Mais, le plus souvent, il s'agit d'intrication assez complexe, où il est difficile de discerner s'il y a soudure entre les éléments ou simple enchevêtrement.

Beaucoup de formes sont renflées, semblables à celles que nous avons signalées comme formes golgiennes. Il arrive très souvent que l'on trouve, enclavés dans la courbure de ces chondriosomes, des grains assez irréguliers, dont la coloration est légèrement différente de celle du chondriosome. Ils prennent par la fuchsine une teinte rouge, moins intense que le filament. En certains cas, ils sont même sensiblement jaunâtres et leur aspect les rapproche de celui des grains de pigment qui existent dans d'autres cellules. C'est le début de la mise en charge (fig. LXXV A, B).



A.



B.

FIG. LXXV. *Phryganea grandis* : Larve. Tube de Malpighi. A, Début de la phase de mise en charge; chondriome basal abondant, formant des complexes, à nombreuses formes renflées. Pas de pigment. B, Grains fuchsinophiles (en gris foncé) encapsulés par le chondriome (en noir). Pas de pigment. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Altmann.

A mesure que s'effectuent les transformations du chondriome, la hauteur de la cellule croît et sa brosse, elle-même plus élevée, présente une striation extrêmement nette.

Le chondriome filamenteux et libre est en voie de disparition et il ne reste que quelques chondriosomes d'ailleurs très épais, surtout dans la région basale de la cellule. Par contre, on observe trois stades de l'évolution des grains : les uns sont généralement jaunâtre avec une écorce partielle fuchsinophile très épaisse, d'autres sont entièrement fuchsinophiles; Enfin des grains de même taille, jaune pâle, semblent libres de tout contact avec le chondriome. Dans l'ensemble, la cellule est à une période de

mise en charge avec des grains aux différents stades de leur évolution et dont la plupart sont encore intimement accolés au chondriome épais.

Presque tout le chondriome se transforme alors rapidement. Chaque élément, très épais, enveloppe partiellement un grain dont le diamètre croît et dont la fuchsinophilie peut persister assez longtemps (fig. LXXV B). A part quelques-uns de ces grains qui paraissent être libres, on peut dire qu'il y a accolement avec un chondriosome depuis l'apparition du grain jusqu'à un stade avancé de sa formation; on doit remarquer que les chondriosomes deviennent moins nombreux.

Enfin (fig. 7, pl. I, partie gauche de la section) on ne trouve plus que quelques rares chondriosomes, tandis que les grains de pigment sont devenus très abondants. Quelques-uns présentent encore une affinité partielle pour la fuchsine; mais la plupart sont déjà devenus des grains de pigment ne laissant pas reconnaître trace d'élément mitochondrial. C'est la fin de la période de mise en charge.

La cellule ayant atteint sa hauteur maxima, la plupart des grains amassés subissent une sorte de fonte sur place qui laisse le cytoplasme bourré de grandes lacunes dont le contenu n'est plus coloré. Toutes ces lacunes sont simplement séparées par de très minces tractus lamellaires très peu visibles. Parfois, un chondrioconte se trouve englobé dans ce tractus dont il suit les sinuosités, mais la plus grande partie du chondriome est disparue.

A la fin de cette phase de décharge, il reste souvent quelques grains pigmentés dont la maturité n'est sans doute pas accomplie et qui persistent dans la région basale, alors que la cellule revient sur elle-même avant de recommencer son cycle.

Il est à remarquer qu'au moment où la zone apicale est complètement alvéolisée, la zone basale a déjà commencé à reprendre son aspect primitif avec un chondriome basal important.

Sur les préparations après imprégnation osmique les filaments épais, ont seuls réduits Os O<sup>4</sup>. La comparaison avec les fixations mitochondriales nous montre qu'il s'agit de l'imprégnation du chondriome en voie d'élaboration, lequel enveloppe partiellement les grains de sécrétion, ou présente encore des formes nombreuses en U et en boucle non fermée. Le grain au stade fuchsinophile a été assez faiblement imprégné. On trouve, de plus, autour des grains de pigment complètement formés une écorce partielle osmiophile, le grain lui-même ayant à peu près conservé sa teinte jaune roux à peine enfumée.

Si l'on traite la préparation par  $Mn O^4 K$ , on observe que certains grains primitivement colorés par l'osmium deviennent fuchsinophiles, ainsi d'ailleurs que les parties périphériques osmio-réductrices des grains de pigment. C'est donc à la substance mitochondriale qu'appartiennent, au moins en partie, les éléments imprégnés et la qualification d'appareil de Golgi ne peut leur convenir.

#### D. — *Setodes tineiformis*

Les tubes de Malpighi de la larve de *Setodes* contiennent, dès le début de la vie larvaire, des grains de pigment en nombre variable, localisés spécialement dans les régions moyenne et distale du tube.

COLORATIONS VITALES. — La coloration vitale par le bleu de méthylène, obtenue après un séjour prolongé pouvant aller jusqu'à quinze jours dans une solution très étendue de ce colorant, a montré l'existence de différents stades. Dans les régions où existent quelques grains de pigment, on trouve de nombreuses granulations ayant pris le bleu, tandis que les grains pigmentés conservent leur coloration jaune roux. Ce sont surtout les grains de faible diamètre qui se colorent intensément, les autres ne le font qu'à leur périphérie. Le nombre des grains qui prennent le bleu est d'autant plus grand qu'il y a moins de grains pigmentés; il y a dans ce balancement entre les deux sortes de grains, ainsi que dans leur répartition identique, l'indication de l'évolution du grain de pigment : colorable d'abord *in toto* par le bleu; puis, colorable seulement en périphérie; enfin, non colorable, mais pigmenté.

En outre, il existe un certain nombre de filaments plus ou moins moniliformes, se colorant également par le bleu et généralement disposés perpendiculairement, soit à la basale, soit à la lumière, et qu'il est possible d'identifier avec le chondriome. Cependant le bleu de méthylène n'a pas donné sur notre matériel de résultats aussi nets que ceux obtenus par Poisson chez *Gerris*.

L'injection du colorant en solution physiologique nous a conduit au bout de quelques heures à des résultats identiques quant aux granulations, mais nous n'avons pu observer les quelques filaments signalés précédemment.

En laissant séjourner, pendant dix à vingt heures, une larve de *Setodes* dans une solution très étendue de rouge neutre, de nombreuses petites vacuoles sont colorées plus spécialement dans la région basale,

c'est-à-dire justement dans la région la plus riche en formes évolutives du chondriome.

En double coloration rouge neutre-vert Janus, nous avons pu mettre en évidence un chondriome basal assez important formé de chondriocentes parallèles dirigés dans le sens de la hauteur de la cellule, puis quelques éléments isolés avec orientation moins nette dans la région moyenne. Le rouge neutre a coloré un grand nombre de granulations, les unes en entier, les autres seulement à leur périphérie, le centre restant clair. C'est un aspect superposable à celui qui a été obtenu avec le bleu de méthylène.

L'abondance des grains ayant pris le rouge neutre fait qu'il existe, avec les filaments mitochondriaux, une intrication intime. De plus, nous avons observé que les grains, en particulier ceux de petite taille, sont en contact avec un filament mitochondrial épaissi qui les enveloppe au moins en partie.

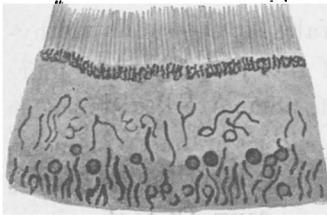


FIG. LXXVI. *Setodes t.* : Larve. Tube de Malpighi. Grains de pigment à divers stades. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Altmann.

L'injection de carmin d'indigo n'a donné lieu à aucune coloration, ni du cytoplasme, ni du contenu de la lumière du tube, mais il semble qu'une proportion des grains,

pouvant atteindre jusqu'à 50 p. 100 soient colorés légèrement en rouge à leur périphérie seulement.

**TECHNIQUES MITOCHONDRIALES.** — Chez la larve encore jeune (longueur 4 mm.), les grains de pigment sont peu nombreux et se trouvent exclusivement dans la région basale (fig. LXXVI).

Cette zone est pourvue d'une bande de substance mitochondriale dense qui ne s'élève guère à plus du quart de la hauteur de la cellule. Les chondriosomes sont surtout représentés par des formes filamenteuses anastomosées et par des anneaux. Ces éléments sont orientés en courtes travées perpendiculaires à la basale; parmi eux, on distingue des anneaux renflés sur l'un des bords et dont le centre se colore légèrement par la fuchsine; d'autres ont un contenu qui a perdu toute affinité pour les colorants, mais a la teinte jaune roux du grain de pigment, seul le contour est resté fuchsinophile.

Enfin, il existe quelques grains de taille légèrement supérieure, dont le pigment est devenu brun et qui ne sont plus accompagnés d'un chondriosome. Ces derniers grains se trouvent à la partie supérieure de la

zône mitochondriale, tandis que les autres grains s'observent dans l'épaisseur de la bande même.

Dans les parties moyenne et apicale de la cellule, le chondriome montre beaucoup moins de longs chondriocotes sinueux, formant quelques anastomoses et orientés vaguement vers l'apex. Toute cette partie de la cellule est d'une teinte plus claire, comme si le cytoplasme y était creusé d'espaces lacunaires, surtout chez une larve âgée.

Le noyau est constamment bourré de chromatine en petits blocs irréguliers au milieu desquels on trouve des fragments de nucléole, fuchsinophiles, surtout vers la périphérie du côté basal.

Lorsque la larve est plus âgée, le nombre de grains de pigment et leur taille augmentent, on ne les voit [cependant pas avancer vers l'apex et la région moyenne en reste dépourvue. Il est probable que les grains subissent une sorte de fonte, ce qui expliquerait l'aspect de vacuité de toute la partie moyenne de la cellule.

A l'apex même, nous trouvons un chondriome formant un véritable réseau à mailles petites, régulières, sur une épaisseur atteignant à peu près la moitié de l'épaisseur de la couche basale. Nous n'y avons pas observé de grains de pigment.

Chez la nymphe, le pigment très abondant, avance davantage vers l'apex; mais, dans cette région, on aperçoit quelques grains encore pigmentés au milieu de nombreuses petites vésicules de même taille dont on distingue à peine le contour par réfringence et dont le contenu ne se colore pas.

Il s'agit vraisemblablement d'une fonte rapide et en masse des grains de pigment. Le chondriome est à ce moment à peu près complètement disparu, au moins sous sa forme nettement figurée.

On n'aperçoit plus que quelques traînées sidérophiles, occupant la

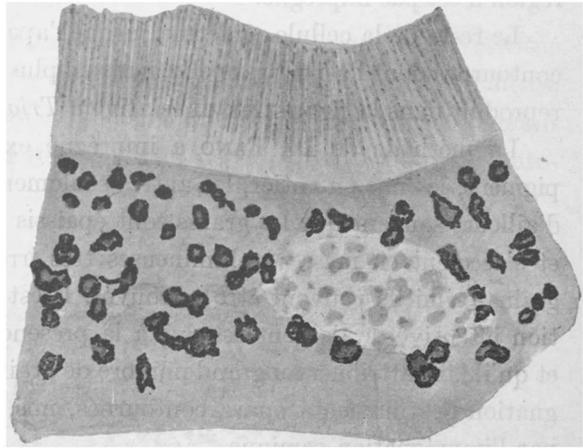


FIG. LXXVII. *Tricnoides b.* : Larve. Tube de Malpighi. Imprégnation : Méthode de Mann-Kopech. Sans coloration.

zone de la couche basale de chondriome. La réaction de Smith-Dietrich-Parat, est positive à la périphérie des grains non pigmentés, négative au niveau des grains pigmentés. Seuls, les premiers manifestent donc la présence de lipoides, ce qui s'explique par le chondriome à leur contact; l'absence de chondriome autour des grains pigmentés explique le résultat négatif.

IMPRÉGNATIONS. — L'imprégnation osmique donne à la base de la cellule, quelques petits filaments contournés ou fermés en anneaux et des grains très petits : l'ensemble du chondriome si abondant dans cette région n'est pas imprégné.

Le reste de la cellule renferme, jusque l'apex, quelques petits éléments contournés dont l'aspect rappelle, en plus petit, celui que nous avons reproduit dans la figure LXXVII relative à *Triaenodes*.

La méthode de DA FANO a imprégné exclusivement les grains de pigment, les uns en entier, les autres seulement à la périphérie. Il arrive d'ailleurs souvent que les grains sont épaissis par le précipité métallique et s'accolent en masses volumineuses très irrégulières où cependant les grains primitifs peuvent être retrouvés. Il est probable que cette réduction intensive de l'argent est due à la présence d'urate dans le pigment et qu'il faut attribuer au grand nombre de grains réducteurs la non imprégnation des filaments épais, contournés, mis, au contraire, en évidence par l'imprégnation osmique.

#### E. — *Triaenodes bicolor*

Chez *Triaenodes*, les tubes ont, comme chez *Culex*, une partie proximale de diamètre plus étroit que la partie distale.

COLORATIONS VITALES. — C'est seulement dans les parties moyenne et distale que l'on trouve, en coloration vitale, des vacuoles prenant le rouge neutre. Ces vacuoles sont réparties de telle sorte qu'elles dessinent des sortes de travées parallèles hélicoïdales. Cette apparence est due au fait que les vacuoles sont surtout très développées dans les régions moyenne et apicale des cellules qui forment, par leur disposition, une véritable hélice le long du tube. On pourrait peut-être expliquer, par cette particularité, certains mouvements de détente ou de torsion, observés par différents auteurs et par nous-même, bien qu'il ne soit pas possible de découvrir de fibres musculaires.

Avec le rouge neutre-vert Janus, on obtient parfois la coloration d'un

chondriome basal intriqué avec des vacuoles. Il est alors constitué de petits groupements complexes présentant souvent un aspect alvéolaire : de très petites vacuoles colorées par le rouge neutre sont accolées aux chondriosomes, plus particulièrement dans leur courbure; elles semblent surtout abondantes à une certaine distance de la basale et se trouvent jusque dans la région moyenne de la cellule; il s'agit évidemment d'un début de mise en charge et les vacuoles sont relativement peu nombreuses. Il est remarquable qu'à ce moment elles sont presque toutes ou accompagnées de chondriosomes ou encore enrobées dans un complexe filoréticulaire.

En d'autres cas, le vert Janus colore un chondriome basal constitué par une quantité considérable de filaments serrés les uns contre les autres, orientés perpendiculairement à la basale et formant une couche pouvant s'élever jusqu'à mi-hauteur de la cellule. De nombreux fragments mito-

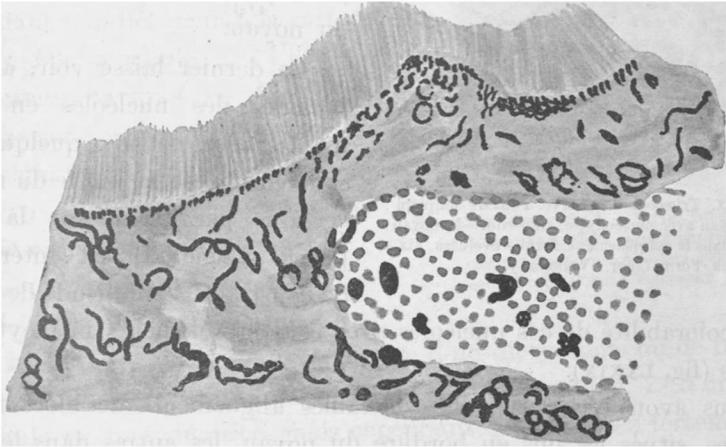


FIG. LXXVIII. *Trianodes b.*, : Larve. Tube de Malpighi. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Volkonsky.

chondriaux, entremêlés de très petites vacuoles prenant le rouge neutre, s'observent à la limite supérieure du chondriome basal; puis, en s'avancant vers l'apex, on trouve des vacuoles de diamètre de plus en plus grand, qui prennent encore le rouge neutre *in toto*. C'est l'ensemble de ces grosses vacuoles des régions moyenne et sous-apicale qui dessine, en coupe optique, les hélices dont nous avons parlé précédemment.

L'absence de formes évolutives du chondriome, la séparation sinon complète du moins très accentuée de la zone mitochondriale et de la zone à vacuoles, nous montrent que la mise en charge est terminée. L'abon-

dance du chondriome qui forme ici une bande striée très dense dans la zone basale indique qu'il y est en période de repos.

**TECHNIQUES MITOCHONDRIALES.** — Les fixations mitochondriales nous ont donné, dans certains cas, des formes évolutives nombreuses; la figure LXXVIII nous en donne un exemple intéressant. Le chondriome basal y est rassemblé en petits groupes dans lesquels on peut observer les formes les plus variées; on y remarque la prédominance d'éléments épaissis portant parfois sur leur trajet, enveloppée dans la courbure, une grosse granulation chromophile. Souvent, ces éléments épaissis produisent des anastomoses et même des anneaux qui, groupés toujours par deux ou trois, forment de petits systèmes réticulés. Parfois, les anneaux

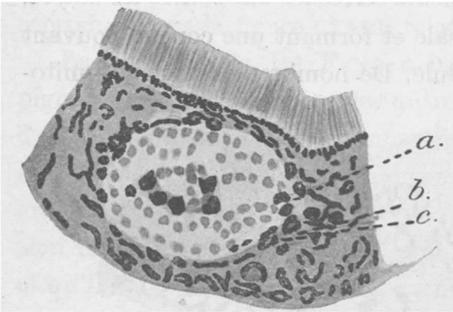


FIG. LXXIX. *Trienodes b.* : Larve. Tube de Malpighi : Noyau avec nucléoles; a, en bordure du noyau; b, dans le cytoplasme; c, formes évoluées. Fix.: Zenk.-Form. Color. Volkonsky.

ne sont pas complètement fermés et on a une sorte de cupule. Toutes ces formes renflées paraissent toujours plus abondantes aux abords du noyau.

Ce dernier laisse voir, à cette période, des nucléoles en fragments assez petits : quelques-uns sont voisins de la limite du noyau, certains paraissent sur la périphérie même. Il est intéressant de constater la similitude de forme

et de colorabilité de ces nucléoles avec certains éléments intracytoplasmiques (fig. LXXIX).

Nous avons vu parfois de véritables alignements de blocs fuchsiophiles, situés les uns en bordure du noyau, les autres dans le cytoplasme, non loin de cette bordure. Mais alors que les masses intranucléaires (nucléoles) se présentent comme des formations massives, presque uniformément chromophiles, celles qui se trouvent situées dans la zone parfois indécise de séparation du noyau et du cytoplasme ont un aspect moins homogène : la fuchsine y colore souvent très intensément (fig. LXXIX b) la région marginale, le reste est teint moins énergiquement. On trouve ailleurs dans des régions plus éloignées du noyau des complexes où un filament en arc de cercle borde une partie peu fuschinophile. Il existe d'autres cas où un alignement de blocs à l'intérieur du noyau semble être prolongé par un petit alignement de blocs intracytoplasmiques.

Cette sortie de blocs semble en général se faire de façon progressive;

cependant, nous avons observé le cas d'un noyau complètement dépourvu de nucléoles et bordé extérieurement d'une bande de masses fuchsino-philés. Le processus pourrait donc, à l'occasion, se réaliser par une poussée relativement brusque.

Tous ces aspects nous donnent les plus fortes présomptions en faveur de la réalité d'une expulsion des nucléoles dans le cytoplasme, et aussi de la régénération du chondriome aux dépens de ces extrusions.

Un autre aspect intéressant du chondriome est rapporté dans la figure LXXX. La coupe, tangentielle, passe par la région infranucléaire : nous y voyons un chondriome dont les formes épaissies ont une région centrale moins colorable et qui présentent aussi des anastomoses nombreuses. Il semble bien que ces formes correspondent à des complexes se montrant de face et s'étalant parallèlement à la surface externe de la cellule.

IMPRÉGNATIONS. — Après imprégnation osmique, le tube de Malpighi se montre abondamment pourvu de corpuscules complexes osmio-réducteurs (fig. LXXVII).

La plupart d'entre eux sont constitués : 1° d'une partie périphérique très irrégulière, ayant souvent l'allure d'un dictyosome ou de fragments d'anneaux : elle a réduit intensément l'acide osmique. 2° d'une partie centrale moins réductrice, mais cependant colorée assez fortement pour trancher sur le cytoplasme comme dans les colorations vitales. Les éléments imprégnés occupent toute la hauteur de la cellule.

Les parties périphériques représentent incontestablement les parties renflées du chondriome mises en évidence par les méthodes mitochondriales, les mêmes formes s'y retrouvent et dans la même situation ; la partie moins réductrice correspond aux vacuoles que nous avaient révélées le rouge neutre.

La brosse s'est montrée dans toutes nos préparations d'une grande régularité là où elle existe. Comme chez *Phryganea grandis*, nous avons observé l'absence de brosse sur les cellules très aplaties.

Le chondriome ne forme pas comme dans les genres *Setodes* et *Lepto-*

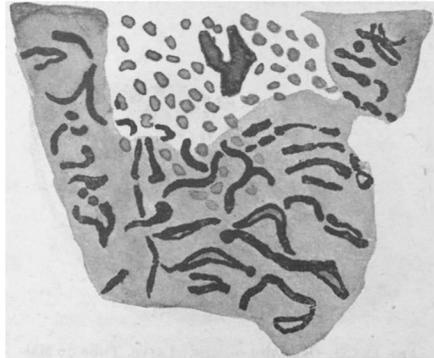


FIG. LXXX. *Triamodes b.* : Larve. Tube de Malpighi : Coupe tangentielle passant par région infranucléaire ; chondriome à formes golgiquesques. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Volkonsky.

*cerus*, une bande très dense à la base de la brosse; on ne trouve dans cette région que la rangée de corpuscules basaux de dimensions ordinaires, et au-dessous de cette rangée, quelques éléments isolés mais non une bande, au moins au stade de la mise en charge.

#### F. — *Oxyethira costalis*

Chez *Oxyethira*, le diamètre étroit du tube de Malpighi et son abondance en grains de pigment rendent l'étude cytologique assez difficile. Pourtant dans certains endroits moins chargés en inclusions, nous avons constaté l'existence d'un riche chondriome sous forme de filaments

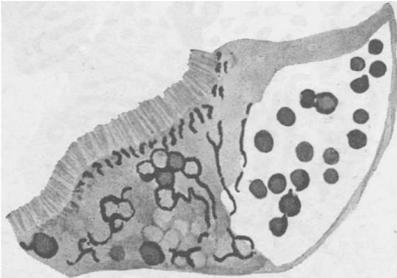


FIG. LXXXI. *Oxyethira costalis* : Larve. Tube de Malpighi : chondriome en réseau. Grains de pigment (en gris foncé). Fix. : Zenk.-Form. Color. : Hémat.-ferr.

épais et anastomosés en mailles irrégulières pouvant s'étendre sur presque toute la hauteur de la cellule (fig. LXXXI). Certaines de ces mailles sont remplies par une substance légèrement pigmentée. Il existe même des cas où les filaments des mailles sont intimement appliqués contre le grain de pigment qui est ainsi complètement encadré.

En dehors de cette zone réticulée, existent des grains nettement pigmentés, possédant une écorce sidérophile complète, ou simplement enchâssés dans la concavité d'un chondriosome épais qui lui forme une sorte de cupule. Ces grains proviennent des grains jeunes qui se sont trouvés libérés par une désagrégation partielle du réseau mitochondrial, dont ils ont cependant conservé une partie sous forme de calotte mitochondriale; celle-ci persiste jusqu'à ce que le grain soit entièrement constitué; à ce moment, le chondriome est disparu, nous admettons que sa substance a été peu à peu incorporée au grain.

#### G. — *Leptocerus* (s. p. ?)

Les cellules du tube de Malpighi de *Leptocerus* évoluent individuellement dans leur cycle de mise en charge et se trouvent en même temps à des stades différents, ce qui permet d'obtenir sur une même larve des états très variés.

Au début, la cellule encore peu élevée, contient un cytoplasme légèrement basophile dans lequel on distingue :

a) un chondriome basal, à complexes filo-réticulaires très voisins les uns des autres, ou des éléments filamenteux libres, relativement épais ;

b) un chondriome apical, formant une couche assez épaisse en bordure de la lumière, constituée par de petits éléments recourbés avec des mailles nombreuses.

c) dans la partie moyenne, les chondriosomes sont pour la plupart des filaments grêles, ramifiés et anastomés, orientés dans le sens de la hauteur de la cellule.

Le noyau est considérable et présente une section transversale parfaitement circulaire.

La figure LXXXII représente un stade de début de formation d'enclaves.

Les chondriosomes basaux sont épaissis et portent sur leur trajet des renflements en grains, ou bien ils prennent la forme renflée d'un fuseau. Ces grains et ces renflements fixent

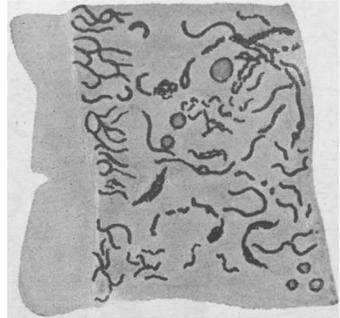
d'abord intensément les colorants mitochondriaux, comme le chondriosome qui les forme ; puis, ils constituent de petites sphères moins colorables, entourées d'une écorce nettement chromophile.

C'est surtout dans les régions basale et moyenne que s'effectuent ces transformations.

Un peu plus tard (fig. LXXXIII) la plus grande partie du chondriome basal est en voie de disparition. Sur son emplacement, on trouve des grains dont certains sont encore cerclés plus ou moins complètement d'une écorce fuchsinophile, alors que d'autres plus pigmentés en sont déjà dépourvus.

Les complexes réticulés de la zone moyenne sont, eux aussi, en voie d'élaboration, mais beaucoup moins activement que dans la zone basale. On trouve cependant quelques grains déjà très évolués, le plus souvent encore accolés à un chondriosome.

Le chondriome apical subit peu de changements et l'on n'y distingue que quelques petits grains ou quelques formes renflées.



L.

FIG. LXXXII. *Leptocerus* (sp. ?) : Larve. Tube de Malpighi : premiers stades d'évolution du chondriome. Fix. : Zenk form. Color. : Hémat.-ferr.

A ce moment (fig. LXXXIV) on constate, dans la partie basale du noyau, la présence d'une zone très mal délimitée dans laquelle noyau et cytoplasme semblent se fondre d'une façon très singulière. Alors que les grains de chromatine, dans la région supérieure du noyau se colorent par l'azur, ceux qui avoisinent la région basale le font beaucoup moins nettement.

En outre, on voit toujours, dans cette zone indécise, des vacuoles claires, tantôt rapprochées, tantôt séparées, parmi lesquelles on observe, de place en place, une granulation de même taille, mais d'une teinte jaune fauve.

Immédiatement, au-dessous de cette zone à vacuoles relativement

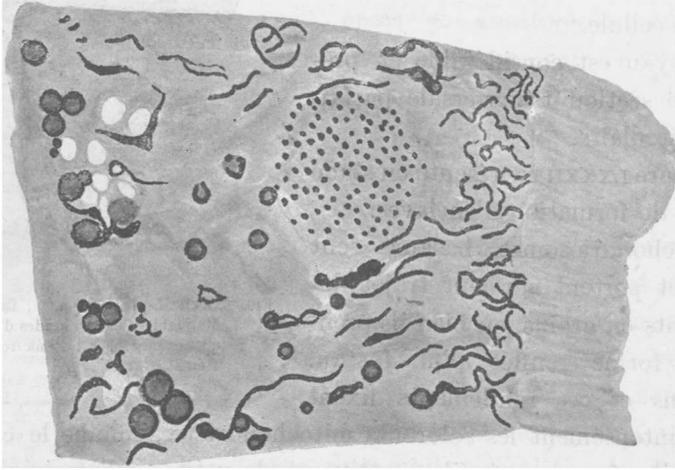


FIG. LXXXIII. *Leptocerus* (sp. ?) : Larve. Tube de Malpighi : Vacuoles et grains de pigment dans la région basale.  
Fix. : Zenk.-Form. Color. : Hémat.-ferr.

espacées, existe un amas de grains pigmentés à peu près de même taille que les vacuoles et les grains précédents.

Tout semble indiquer que cet amas est constitué par le groupement des enclaves que nous avons vu prendre naissance dans la zone indécise nucléocytoplasmique, et que nous pensons être réellement d'origine nucléaire.

La coexistence de ces enclaves, les unes colorées, les autres non, peut faire penser à une double élaboration du tube de Malpighi. Cependant, la communauté d'origine (nucléaire ou mitochondriale) et leur comportement ultérieur identique, ainsi que les réactions microchimiques, nous font admettre que ce sont sans doute deux aspects très peu différents d'une même formation et que seule une légère différence en teneur d'un chromolipoïde peut être reconnue.

Cependant la réaction de Smith-Dietrich est négative pour les deux catégories.

Le processus de formation des enclaves se continue activement, et celles-ci se répandent dans toute la zone infranucléaire où elles se mélangent aux enclaves dérivant du chondriome, sans qu'il soit possible de distinguer alors ces éléments pourtant d'origine différente.

Toute la région basale de la cellule se trouve peu à peu bourrée de ces

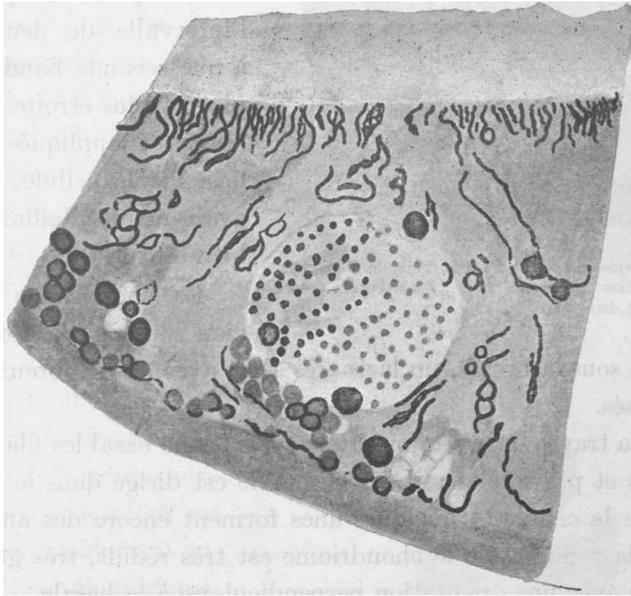


FIG. LXXXIV. *Leptocerus* (sp. ?) : Larve. Tube de Malpighi : Apparition de grains au contact et à l'intérieur du noyau. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Hémat.-ferr.

productions qui se serrent les unes contre les autres, en même temps que le noyau se réduit de plus en plus par sa base.

La figure LXXXV montre un stade encore peu avancé du développement des enclaves : elles ne sont pas encore au contact les unes des autres, et il persiste immédiatement contre la basale, une étroite zone cytoplasmique pourvue de chondriome en voie d'évolution.

Le noyau, en quelque sorte effondré par la base, ne représente plus qu'une sorte de ménisque concave — convexe, à concavité tournée vers le bas et englobant encore un certain nombre de vacuoles.

Vers la fin de la mise en charge, la cellule présente un partage très net du cytoplasme en deux régions (fig. LXXXVI, partie gauche).

L'une est formée d'un cytoplasme homogène ayant une certaine

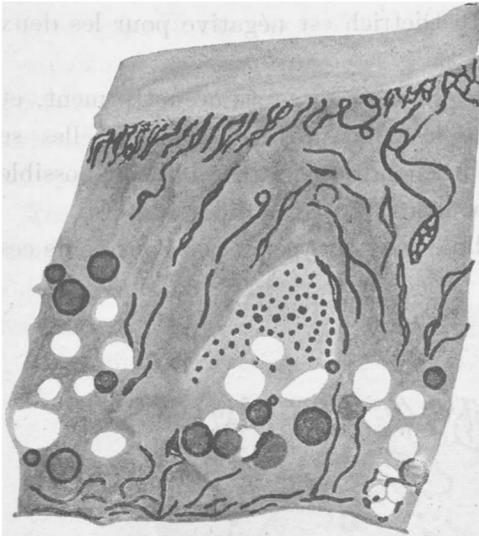


FIG. LXXXV. *Leptocerus* (sp. ?) : Larve. Tube de Malpighi : Evolution du noyau. Fix. : Zenk.-Form. Color. Hémat.-ferr.

affinité tantôt pour l'orangé, tantôt pour l'azur. Ce cytoplasme occupe généralement la partie supranucléaire, et constitue une bande large allant du niveau du noyau jusque sous la brosse. Cette partie se rattache de place en place dans l'intervalle de deux noyaux, à une seconde bande de cytoplasme plus étroite que la première et appliquée contre la base de la cellule, elle paraît avoir moins d'affinité pour le bleu d'azur.

Le chondriome de la région sous-apicale forme immédiatement sous la brosse, un lacis très serré avec de nombreux filaments anastomosés.

Dans la travée qui va rejoindre le cytoplasme basal les filaments sont plus longs et plus grêles : Leur ensemble est dirigé dans le sens longitudinal de la cellule et quelques-unes forment encore des anastomoses.

Dans la zone basale le chondriome est très réduit, très grêle et très fragmenté avec une orientation perpendiculaire à la basale.

Enfin, les vacuoles envahissent complètement les derniers tractus cytoplasmiques et constituent une formation massive, occupant toute la cellule, sauf une légère bande de cytoplasme apical persistant et la bande basale extrêmement réduite.

Les grains y sont très souvent décolorés et un petit nombre seulement restent pigmentés, surtout dans la région basale de la cellule (fig. LXXXVI).

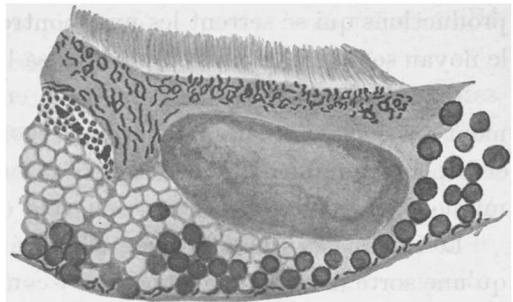


FIG. LXXXVI. *Leptocerus* (sp. ?) : Larve. Tube de Malpighi ; fin de mise en charge : fusion des enclaves en une grande vacuole ; à gauche : fragment de noyau réduit, avec trois nucléoles fuchsinophiles ; les grains pigmentés (en gris foncé) n'ont pas de véritable écorce ; vacuoles en clair. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Volkonsky.

Entre le cytoplasme et cette masse de vacuoles, on voit de place en place une section de noyau très réduit, en ménisque. Quelques vacuoles peuvent parfois atteindre la région supérieure du noyau qui se trouve ainsi partiellement noyé dans les produits de sécrétion.

Le chondriome est à peu près complètement disparu, sauf quelques éléments appliqués contre la basale et quelques autres sous la brosse.

Dans la cellule ainsi arrivée à la fin de la période de mise en charge, les vacuoles d'une zone peu étendue se fusionnent pour donner une ou plusieurs vacuoles énormes (fig. LXXXVI et LXXXVII C), dont le contenu prend une teinte rouge diffus par la fuchsine et noir intense par l'hématoxyline. La vacuole est très voisine de la lumière dont elle n'est plus séparée que par une faible lame de cytoplasme; cette dernière est alors vraisemblablement entraînée avec son chondriome, ainsi qu'avec la brosse qui la surmonte (fig. LXXXVII) par le déversement du contenu de la vacuole dans la lumière.

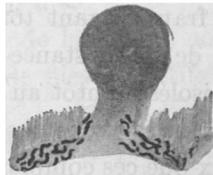
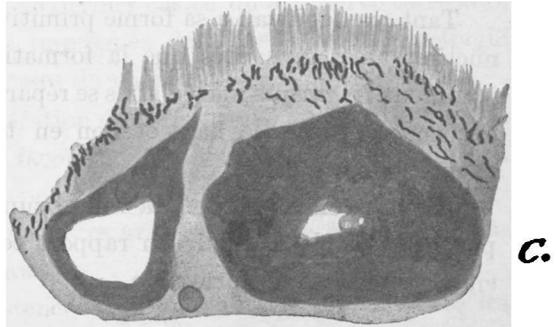


FIG. LXXXVII. *Leptocerus* : Tube de Malpighi; C, Fusion des vacuoles; D, rejet dans la lumière. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Hémat.-ferr.

La substance déversée doit avoir une certaine viscosité, car on la retrouve (fig. LXXXVII D) dans le tube sous la forme d'une grosse gouttelette, ou d'un bloc plus ou moins polygonal.

Le processus s'étend aux autres régions de la cellule qui se vide ainsi totalement de ses vacuoles, elle se trouve réduite à la même couche de cytoplasme appliqué contre la basale et peut-être aussi à une partie du cytoplasme apical, ce qui représente environ le quart de la hauteur primitive.

La brosse manque à cette période.

Le chondriome restant forme une bande très étroite, mais dense, contre

la basale. Les éléments en sont très petits, extrêmement serrés, et son analyse morphologique n'est pas possible.

L'étude des aspects d'élimination des enclaves montre qu'une partie du chondriome apical est entraînée avec le cytoplasme dans la lumière du tube. Au cours de l'élaboration des enclaves, nous avons assisté à une réduction considérable du noyau. Nous y avons constamment trouvé la chromatine en petits blocs azurophiles et formant un piqueté très régulier.

Tant que le noyau a sa forme primitive arrondie, on n'y trouve qu'un nucléole assez gros. Dès que la formation des vacuoles commence, de nombreux fragments nucléolaires se répartissent dans le noyau. Quelques-uns émigrent vers la base et l'on en trouve parfois entremêlés aux vacuoles déjà formées.

D'autres émigrent vers la limite supérieure du noyau. Il ne nous a pas été possible d'établir un rapport certain entre ces nucléoles et les enclaves en voie de formation.

#### CONCLUSIONS

De cette présentation un peu longue du chondriome dans le tube de Malpighi des Insectes, nous pouvons dégager quelques traits généraux.

Ce qui frappe avant tout, c'est l'extrême variété dans la forme et l'évolution de la substance mitochondriale : tantôt des chondriocotes ordinaires isolés ; tantôt au contraire, des complexes ou masses filo-réticulaires que nous avons observées dans d'autres tissus. Il ne nous paraît pas douteux que ces complexes soient la forme réalisée par le chondriome au stade de fonctionnement très actif, car les groupements sont le plus nombreux précisément dans la région où se trouvent les produits d'élaboration.

Un second trait est que, dans certains cas (*Phryganea*, *Setodes*, *Oxyethira*) le chondriome est susceptible d'intervenir directement par sa propre substance, qui disparaît en participant à la formation des inclusions (ici grains de pigment).

Nous avons d'ailleurs montré que, parallèlement à ce mode de constitution du pigment, il en existait un autre pouvant même être plus actif, la réalisation du pigment à partir du noyau lui-même (*Leptocerus*).

Ceci nous permet d'attirer l'attention sur la diversité des processus dans la réalisation d'un même phénomène, par le même organe, mais par des mécanismes cytologiques variés, fait déjà signalé par MILLOT (1926) à propos du tube de Malpighi des Aranéides.

Enfin, nous avons observé une superposition remarquable de certains éléments mitochondriaux et des pseudo-dictyosomes mis en évidence par l'imprégnation. Il nous semble possible, par conséquent, de rapporter ce qu'on pourrait être tenté d'appeler appareil de Golgi, à un complexe vacuole-chondriome périvacuolaire, et même parfois simplement à un chondriome particulièrement épaissi, que nous avons désigné sous le nom de chondriome golgiquesque.

Peut-être faut-il rapporter à ce dernier cas ce qu'a observé SHIWAGO, lequel admet que les éléments imprégnés dans les tubes de Malpighi correspondent à des phases diverses du chondriome.

En faveur de l'idée de régénération du chondriome à partir d'émission nucléolaire observée ailleurs de façon indubitable, nous pouvons signaler la fragmentation des nucléoles, puis la migration centrifuge de ces fragments, ainsi que leur ressemblance très grande avec des éléments intracytoplasmiques voisins du noyau.

Enfin, nous signalons l'existence de formes intermédiaires entre les nucléoles et les chondriosomes. Bien que nous n'ayons pu observer le passage même des nucléoles dans le cytoplasme, nous pensons qu'il y a de fortes présomptions pour que ce passage soit réel, ainsi que la régénération du chondriome à partir de ces éléments.

L'étude succincte des différents aspects de la brosse, nous a parfois montré la présence, dans cette formation, de files de petits granules ou même de filaments chromophiles.

On sait que deux auteurs, YAO NAN et TAHIR ERTOGROUL, ont récemment signalé dans la brosse du tube de Malpighi du Ver à soir, des formations qui ont été rapportées par le premier de ces auteurs, aux mitochondries et à des formations de dégénérescence, tandis que le second les rapporte soit aux mitochondries, soit aux chondriocentes. Nous avons obtenu dans nos préparations de tubes de Malpighi, des formations incluses dans la brosse et ne pouvant pas être rapportées avec certitude à la substance mitochondriale, bien que parfois des aspects granuleux et filamenteux fuchsinophiles aient pu en donner l'impression.

Dans certains cas, nous avons observé une brosse constituée par une formation rigoureusement de même hauteur, non divisée en filaments séparés, mais portant des stries normales à l'apex, les unes incolores, les autres légèrement fuchsinophiles. Nous interprétons cet aspect comme provenant des replis parallèles d'une sorte de membrane protoplasmique issue de la cellule sous-jacente.

En d'autres cas, la brosse est plus irrégulière et surtout formée d'éléments ciliformes séparés, mais nous n'y avons pas trouvé de chondriome; c'est seulement au moment du déversement du contenu des vacuoles dans la lumière qu'une certaine quantité de chondriome peut être éliminée en même temps que la brosse. Les chondriosomes peuvent être intriqués avec la base de la brosse caduque, mais ce n'est pas là une véritable inclusion du chondriome dans la brosse même.

Par suite, il semble bien que la « brosse » soit, chez les Phryganides, une formation susceptible de varier selon l'état physiologique de la cellule, pouvant passer de l'état membranaire à l'état ciliforme et inversement. Elle est, de plus, susceptible de prendre un développement plus ou moins grand, et nous avons remarqué que, chez les Phryganides, sur une section transversale d'un tube, coexistent toujours une région à corps cellulaire et à brosse élevés et une partie à corps cellulaire et à brosse très aplatis. L'élévation de la brosse et spécialement sa division en éléments ciliformes, coïncident avec l'époque de la plus grande activité sécrétoire dans la cellule.

## CHAPITRE X

### MYOGÉNÈSE

**HISTORIQUE.** — L'évolution des constituants cytoplasmiques — chondriome et vacuome — au cours de la genèse des éléments de la fibre striée a donné lieu (1911) à une revue très détaillée de A. PRENANT, à laquelle nous renverrons pour les indications bibliographiques et pour l'exposé des diverses théories qui ont précédé l'étude mitochondriale. Nous ne signalerons ici que les travaux relativement récents et pour lesquels les méthodes cytologiques nouvelles ont été utilisées.

MEVES a, dès 1907, admis que ce sont des chondriocontes qui constituent le matériel primordial des myofibrilles.

REGAUD et FAVRE (1909) établissent que les formations du muscle connues sous les noms divers de grains interstitiels, sarcosomes de RETZIUS corpuscules d'ARNOLD, etc., sont d'origine mitochondriale.

DUESBERG (1910) dans un remarquable travail sur la myogénèse chez l'embryon des Vertébrés, établit l'évolution du chondriome. Celui-ci, d'abord filamenteux, devient ensuite régulièrement variqueux, les grains se groupent par deux pour se fusionner en bâtonnets qui donneront nais-

sance aux disques sombres, tandis que d'autres granules moins colorables fourniront l'ébauche du disque Z. C'est donc, pour MEVES et DUESBERG, l'origine de la fibrille à partir d'un filament, contrairement aux auteurs précédents qui la faisaient dériver d'une série de granules.

LUNA (1912) considère les disques Q des myofibrilles comme dérivant de mitochondries qui se sont agrégées en filaments longs, d'abord vari-queux, puis lisses. Ces filaments se fragmentent en segments égaux qui, après s'être espacés les uns des autres, donneront les disques Q.

MARCUS (1920) admet que les myofibrilles apparaissent comme des parties épaisses du réseau cytoplasmique.

HÄGGQVIST (1920) nie l'origine mitochondriale des myofibrilles et

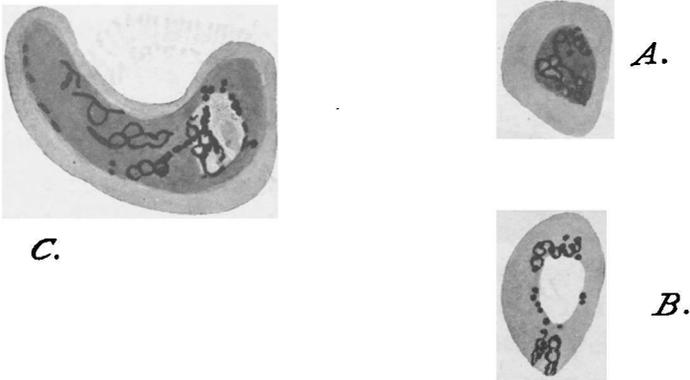


FIG. XXXVIII. *Culex annulatus* : Nympe. Jeunes myoblastes à chondriome réticulé; en A, chondriome tangent au noyau; en B, chondriome se déplaçant dans le cytoplasme; C, myoblaste en voie d'allongement cytoplasme basophile à chondriome à formes évolutives. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Volkonsky.

pense qu'elles apparaissent d'abord sous forme de rangées de granulations extrêmement fines différentes des mitochondries dont elles ne présentent pas les réactions de coloration.

En 1922, NAVILLE, après avoir étudié la myogénèse chez les Anoures, concilie les hypothèses de HÄGGQVIST et de DUESBERG; il admet l'existence de filaments anhistes, différenciations plasmatiques contractiles, analogues aux séries de granulations de HÄGGQVIST, le long desquels s'orientent les bâtonnets plastosomiques destinés à donner naissance aux disques Q, à qui ils servent de guides.

#### OBSERVATIONS PERSONNELLES

Nos recherches ont plus spécialement porté sur la myogénèse des muscles à structure radiée dans les pattes chez *Culex annulatus* et aussi

chez *Chironomus plumosus* et sur la différenciation des muscles vibrateurs chez *Culex annulatus*.

### A. — Myogénèse des muscles à structure radiée

#### FIBRILLOGÉNÈSE

Les muscles à structure radiée n'existent que dans les pattes chez l'imago. Les bourgeons thoraciques dans lesquels ils se développent s'accroissent rapidement au moment de la nymphose. Jusqu'à la période prémétamorphique, l'ébauche des muscles est restée à l'état de myoblastes qui constituent deux amas de cellules placés dans le thorax, sous

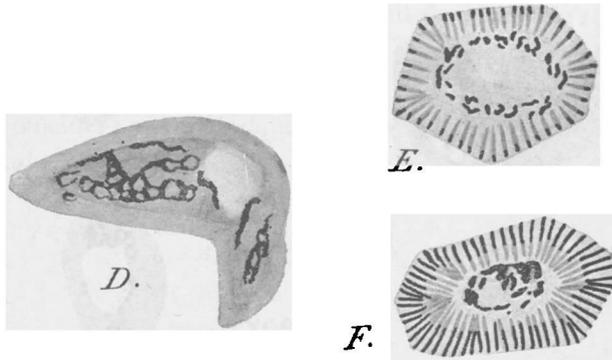


FIG. LXXXIX. *Culex annulatus* : Nymphe. D, Myoblaste dans appendice; chondriome réticulé. E, F, progression de la structure radiée vers le centre de la fibre. Endoplasme contenant encore un chondriome abondant. Fix. : Zenk.-Vorm. Color. : Volkonsky

le tube digestif. Ces cellules, très comprimées les unes contre les autres ont, en coupe, un aspect polygonal et restent isodiamétrales pendant presque toute la durée de la vie larvaire. A ce moment les cellules possèdent un noyau régulier, central, contenant souvent un seul nucléole : on ne peut y distinguer de réseau de chromatine. Le chondriome est représenté par de nombreux chondriocotes épais, courts, légèrement incurvés et rassemblés autour du noyau.

Cependant, même à ce stade, certains chondriosomes peuvent se montrer sous forme de brefs réseaux, constitués d'un petit groupe de mailles, très irrégulières, supportant parfois des grains eux-mêmes fuchsiophiles (fig. LXXXVIII). Le plus souvent ces réseaux restent tangentiels au noyau, mais parfois, ils s'en écartent et se trouvent au milieu du cytoplasme (fig. LXXXVIII B).

Dès le début des phénomènes de métamorphose, chaque myoblaste prend une forme allongée dans le sens de la croissance de l'appendice.

La figure LXXXVIII C nous montre l'un de ces myoblastes un peu après le début de l'allongement. Le noyau, assez gros, est resté à peu près à l'emplacement primitif et le cytoplasme comporte deux zones : une couche externe, peu colorable, qui enveloppe tout le myoblaste, et une couche interne, à cytoplasme nettement azurophile dans la technique de VOLKONSKY, et qui est la seule région contenant du chondriome. Ce dernier constitue encore une petite enveloppe autour du noyau, mais on y trouve davantage de grains, bien que des réseaux puissent encore s'y reconnaître. A ce moment, le nucléole fuchsinophile qui avait été remarqué précédemment n'existe plus.

Dans le reste de la cellule, le chondriome se trouve à l'état de filaments et de parties réticulées aux mailles plus larges, très peu nombreuses ; ces réseaux, allongés dans le sens du plus grand axe de la cellule, forment des groupements séparés les uns des autres, occupant différentes régions de la cellule et semblant évoluer vers une forme plus filamenteuse. Quelques mitochondries ou bâtonnets courts, sont isolés et disposés en bordure de la couche cytoplasmique externe.

La figure xc G, prise chez *Chironomus*, et la figure LXXXIX prise chez *Culex*, représentent un stade un peu moins avancé. La cellule s'allonge dans la direction axiale de l'appendice, le noyau reste sur place, et le chondriome s'étend lui-même vers la nouvelle extrémité du myoblaste.

Au stade de la figure xc H, les noyaux se sont multipliés par amitose et chacun d'eux est pourvu d'un gros nucléole central. Le chondriome comporte à la fois des filaments ramifiés, anastomosés, et des filaments libres. Ces derniers, disposés parallèlement les uns aux autres, peuvent encore être en relation avec quelques mailles, ou même possèdent des anastomoses qui donnent à la substance mitochondriale une allure réticulée presque scalariforme, d'autant plus accusée que les myoblastes s'allongent davantage (fig. xc L).

Jusqu'à cette période, le cytoplasme fondamental paraît homogène et l'on peut reconnaître dans l'ensemble une tendance du chondriome à affecter exclusivement la forme chondrioconte tout en constituant entre les noyaux qui forment une file longitudinale dans l'axe du myoblaste, des amas souvent considérables et très compacts (voir fig. xci).

Bientôt, les chondriocontes, dont la majeure partie sont orientés dans le sens longitudinal de la cellule, viennent se placer contre l'écorce cyto-

plasmique externe, toujours parallèles entre eux, comme s'ils subissaient l'action directrice de certaines lignes de force. L'écorce cytoplasmique subit à ce moment une différenciation fibrillaire d'un bout à l'autre du myoblaste et incorporant les chondriocotes orientés précédemment décrits. Cette différenciation semble s'opérer en une seule fois, brusquement, et s'étend à toute la surface externe de l'écorce cytoplasmique du myoblaste. On peut se rendre compte sur des sections transversales que l'amorce des fibrilles se fait exclusivement à la partie externe du cytoplasme sans qu'il



FIG. 30. Chironome : Prénympe. G, Myoblaste au début de l'allongement, le chondriome s'étend; H, myoblaste un peu après le début de l'allongement : les noyaux se sont multipliés; L, myoblastes dans appendice. Fix. : Zenk-form. Color. : Volkonsky.

y ait pénétration profonde, vers l'axe de la fibre. Sur chacune des fibrilles constituées, on peut constater la présence d'un point colorable qui n'est autre que la section transversale d'un chondriocote. Si l'on examine une coupe longitudinale, on peut voir que les chondriocotes seuls se colorent, la fibrille restant incolore dans les régions dépourvues de chondriome. Cette affinité localisée pour les colorants mitochondriaux ne tarde pas à dispa-

raître et la myofibrille paraît entièrement homogène; on ne peut plus guère la distinguer du fond du cytoplasmique que par une réfringence plus grande et aussi par une faible affinité pour les colorants mitochondriaux (fig. LXXXIX E, F). Sur les préparations osmiquées, Os O<sup>4</sup> est faiblement réduit sur la myofibrille, mais sans accuser aucune différenciation.

Ce stade homogène est très fugitif et les préparations montrent, plus spécialement dans le cas de fixation et imprégnation osmiquées, un début de formation de disques sombres. Cette apparition se fait très tôt, alors qu'il n'existe encore qu'une très mince couche de myofibrilles à la péri-

phérie du myoblaste. La figure XCII M d'une section un peu oblique, représente ce stade après coloration par la méthode d'Altmann, l'écorce différenciée est suffisamment mince et assez peu colorée par l'acide osmique pour que l'on puisse distinguer la partie cytoplasmique sous-jacente, indifférenciée, et contenant de nombreux chondriocotes colorés intensément par la fuchsine.

Beaucoup de ces chondriocotes épais se trouvent allongés sensiblement selon l'axe de la fibre, sans cependant être de taille régulière. Si en majorité ces chondriosomes sont assez longs, il en est de plus courts et leur disposition — abstraction faite de l'orientation — reste complètement irrégulière. Ni dans cette préparation, ni dans quantité d'autres,

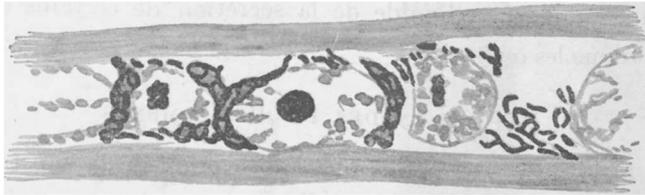


FIG. XCI. *Tricnoides bicolor* : Larve. Rangée de noyaux entre les fibres musculaires : Chondriome à formes golgiennes. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Volkonsky.

nous n'avons pu trouver ces éléments placés en série longitudinale pouvant ensuite, par soudure, donner un filament très long ; leur longueur reste à peu près constamment la même et on n'observe jamais de chondriocote s'allongeant suffisamment pour atteindre la dimension de la future fibrille. Cette observation diffère sensiblement de ce qu'a observé DUESBERG chez l'embryon de Poulet, en ce sens que la future fibrille ne passe pas, ici, par le stade chondriocote, mais semble bien préexister à l'utilisation du chondriome qui ne vient que comme appoint. Quelle peut être la cause de cette sorte de gélification fibrillaire de l'écorce cytoplasmique ? On est ici réduit à de simples hypothèses : on peut envisager le phénomène de gélification comme étant sous la dépendance d'une variation du Ph du liquide cavitaire que divers auteurs et nous-même avons pu constater dans la période métamorphique ; ici le liquide qui a normalement un Ph supérieur à 7, ainsi qu'il est facile de le constater par le virage du rouge neutre, marque une évolution vers le point isoélectrique, ce qui peut correspondre à la condition *optima* pour la précipitation du sol protéique.

La formation superficielle de fibrilles fut également observé dans la genèse des fibrilles collagènes par LEWIS, LAGUESSE, puis par HERINGA

et LOHR. Ces derniers auteurs ont récemment montré l'existence de certains sols fibrillaires, c'est-à-dire susceptibles de donner des fibrilles au cours de leur gélification et, d'après les travaux de VORLÄNDER, ils rattachent la disposition en bâtonnets à l'existence de longues molécules. C'est là une opinion partagée par FAURÉ-FRÉMIET et par GIROUD. Or, nous sommes, dans le cas actuel, dans des conditions qui paraissent se rapprocher de celles requises pour la formation des fibrilles à partir du sol cytoplasmique primitif que contient le myoblaste, c'est donc là un phénomène physico-chimique et le chondriome ne nous paraît pas jouer un rôle prépondérant dans cette apparition des fibrilles. Nous croyons qu'on pourrait trouver l'origine première de ce phénomène en recherchant la cause qui amène le changement de Ph du liquide cavitaire, par exemple le déversement dans ce liquide de la sécrétion de certains organes ou cellules, comme les cénocytes.

#### APPARITION DES DISQUES SOMBRES

Par contre, il nous apparaît que l'absorption de la substance mitochondriale par la fibrille, donne à celle-ci un appoint en matériel qui va lui permettre une différenciation plus avancée, à savoir la formation des disques anisotropes.

A ce sujet, nous admettons avec NAVILLE, que le disque sombre est d'origine mitochondriale, mais par un processus nettement différent. Nous avons vu, en effet, que les chondriocotes sont toujours de taille faible comparativement à ce qu'a observé NAVILLE, et qu'ils n'atteignent jamais la longueur d'une myofibrille. De plus, le passage de la fibrille par un stade homogène faisant suite au stade hétérogène qui s'établit immédiatement après l'incorporation du chondriosome, montre qu'il y a une sorte d'imbibition de la fibre par la substance mitochondriale, imbibition qui n'est nullement en opposition avec l'existence de la fibrille à l'état de gel. C'est donc sur une fibre homogène que va s'opérer une différenciation elle-même régulière, aboutissant à la formation des disques sombres; mais, en aucun cas, nous n'avons vu un chondriocote long se découper en fragments réguliers qui formeraient les disques sombres.

Il ne nous a pas été possible de saisir le début ni la cause du phénomène. Nous nous bornerons donc à décrire les aspects observés.

La figure XCII P laisse apparaître, après la différenciation des fibrilles, un arrangement de substance mitochondriale très irrégulier, bien que localisé sur les fibrilles. Ce sont de petits fragments colorables différant

par leur longueur, le niveau de la fibre auquel ils sont disposés, et qui n'ont de commun que le parallélisme imposé par les fibrilles. Bientôt les myofibrilles se chargent de matière mitochondriale de façon homogène, puis très rapidement l'homogénéité disparaît.

La partie colorable est devenue plus épaisse, mais surtout les éléments ainsi formés dans les fibrilles voisines forment une rangée transversale encore irrégulière : leurs longueurs sont différentes et ils n'ont pas leurs extrémités à un niveau commun; on peut cependant reconnaître dans cette rangée l'ébauche du disque sombre. Il n'est pas possible encore, à ce moment, d'indiquer la position du disque Z, mais la présence de ce

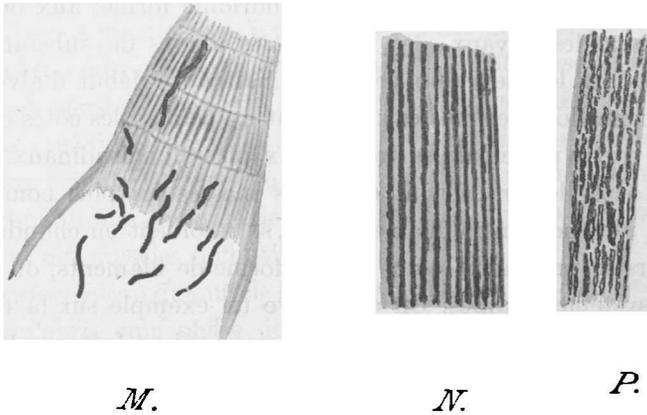


FIG. XCVI. *Culex annulatus* : Nympe. M, Apparition de la striation transversale sur les myofibrilles périphériques du myoblaste; N, stade de l'incorporation du chondriome dans les myofibrilles; P, orientation des chondriocentes dans le myoblaste. A, Fix. : Benoit. Color. : Fuschine acide. B et C, Fix. : Zenk.-Form. Color. : Hémat.-ferr.

dernier ne tarde pas à être indiquée. Cette apparition se fait d'une manière brusque sur toute la largeur, ou, mieux, sur toute la périphérie de la fibre, de sorte que l'on peut voir les éléments constitutifs du disque sombre encore irréguliers coexister avec la strie Z. Cette dernière semble avoir acquis sa régularité de même que les intervalles entre deux stries Z, c'est-à-dire que la case musculaire atteint, dès son apparition, sa longueur définitive.

On peut donc dire que l'apparition des disques sombres est très précoce et qu'elle suit de près la différenciation de la première couche de myofibrilles à la périphérie du myoblaste.

L'étude des autres coupes transversales, montre que l'apparition de fibrilles se fait de plus en plus en profondeur et gagne vers l'axe; chaque fibrille primitive semble être l'amorce de la formation des fibrilles

qui viennent se placer contre celle précédemment formée, à sa partie interne; de sorte que chaque série de fibrilles ainsi accolées produit une lamelle s'avancant vers l'axe de la fibre. On peut trouver dans la série des coupes tous les intermédiaires, depuis l'ébauche des lamelles jusqu'à leur développement atteignant presque le centre de la fibre. Toutefois, il reste constamment, ainsi que les auteurs qui ont étudié ce genre de structure l'ont reconnu, un axe de cytoplasme indifférencié qui renferme toute la série de noyaux et un reliquat de chondriosomes semblant persister indéfiniment et où nous n'avons pas observé de formes évolutives.

Il arrive même (fig. XCI) que le chondriome forme, aux deux pôles longitudinaux des noyaux, des masses très denses de substance mitochondriale dans lesquelles on peut reconnaître un début d'alvéolisation et de filamentation. Ces masses s'étendent un peu sur les côtés du noyau, mais leur partie principale se trouve aux pôles longitudinaux. On peut observer toutes les transitions entre les masses les plus compactes et celles qui, plus nettement filamenteuses, se résolvent en chondriocotes. Ces derniers se présentent alors sous la forme de filaments, ou sous celle de petits systèmes maillés. On en trouve un exemple sur la figure XCI prise, il est vrai, chez une Phryganide, mais qui ne fait que reproduire d'une façon un peu plus nette que chez *Culex*, cette accumulation bipolaire de substance mitochondriale. Nous pouvons donc admettre que les masses coiffant généralement le noyau dans l'axe des fibres musculaires sont de nature mitochondriale.

Après les fixations osmiques et surtout après imprégnation, ces masses peuvent réduire fortement Os O<sup>4</sup> et consistent des amas compacts aux pôles des noyaux. Cet aspect se superpose à ceux figurés par BEAMS, dans son mémoire sur l'appareil de Golgi du muscle. L'auteur, s'appuyant sur la propriété réductrice de ces amas, a rapporté ces derniers uniquement à l'appareil de Golgi. La facilité avec laquelle les méthodes mitochondriales mettent cet « appareil » en évidence nous font penser qu'il s'agit en réalité d'une substance mitochondriale d'allure un peu spéciale, que nous avons déjà rencontrée, à maintes reprises, au cours de nos recherches.

BEAMS n'ayant pas fait l'étude du chondriome, nous ne pouvons savoir s'il admet l'existence aux pôles des noyaux, de deux constituants : chondriome et Golgi, qui pourraient être intriqués mais dont le dernier seul serait imprégnable.

D'après nos préparations, l'accumulation de chondriome en cet endroit, nous paraît à elle seule suffisante pour justifier le volume de la masse imprégnée et il nous paraît difficile d'admettre dans cette région restreinte, l'existence d'un second constituant, indépendant du chondriome et de volume identique.

### B. — Muscle vibrateur de *Culex (Theobaldia) annulatus*

Les muscles vibrateurs de *Culex annulatus* se constituent, chez la nymphe, aux dépens d'un certain nombre de muscles thoraciques larvaires du type strié normal.

Nous n'avons jamais aperçu de formation des muscles alaires à partir de myoblastes embryonnaires, et sans utilisation de muscles persistants, comme l'ont constaté JORDAN (H.) (1920) chez la Guêpe, et POISSON chez *Gerris* (1923). Sans nous attacher à la description du développement des muscles primitifs, nous étudierons plus spécialement le comportement du chondriome au cours de la dédifférenciation, puis, au cours de la constitution des muscles définitifs.

La transformation du muscle larvaire en muscle vibrateur ne s'effectue, en effet, qu'après une phase de dédifférenciation, d'ailleurs beaucoup moins profonde que celle observée chez les Muscides par PÉREZ et chez *Hyponomeuta* par HUFNAGEL.

Ce processus nous a paru ne commencer qu'au moment de la nymphose, ou, au plus tôt, dans la période qui la précède immédiatement.

On peut constater, chez une larve âgée, les différentes phases du début de la dédifférenciation dans l'un des muscles thoraciques longitudinaux situés, dans la région dorsale, sur l'emplacement d'un futur vibrateur. L'une des extrémités possède encore une striation transversale très nette, alors que l'autre extrémité a perdu cette striation, mais laisse apercevoir les stries longitudinales, ainsi que certaines traînées sidérophiles rappelant très vaguement la striation transversale.

La figure XCIII prise chez une jeune nymphe, montre un aspect plus avancé dans la dédifférenciation; les fibrilles sont presque toutes redevenues homogènes dans la partie médiane du muscle, et l'extrémité (dessinée partiellement) constitue un vaste syncytium où le chondriome est très fourni en filaments de taille moyenne qui sont fort contournés et disposés dans tout le cytoplasme sans aucune orientation. Sous le sarcolemme, on observe de gros noyaux larvaires possédant généralement un

volumineux nucléole et des blocs irréguliers, sidérophiles, appliqués contre la périphérie du noyau.

STADE DU CHONDRIOME DIFFUS. — A un stade jeune de la période de redifférenciation du muscle vibrateur, on observe une multiplication amitotique intense des noyaux. Alignés en longues files parallèles, ils sont, dans une même file, presque en contact les uns avec les autres, et forment ainsi une série de rangées presque ininterrompues sur toute la longueur du muscle.

En section transversale, ces noyaux occupent sensiblement une surface équivalente à celle du cytoplasme.

A l'intérieur de chacun d'eux, on distingue un nucléole central de forme assez irrégulière, paraissant souvent concave sur l'une de ses faces.

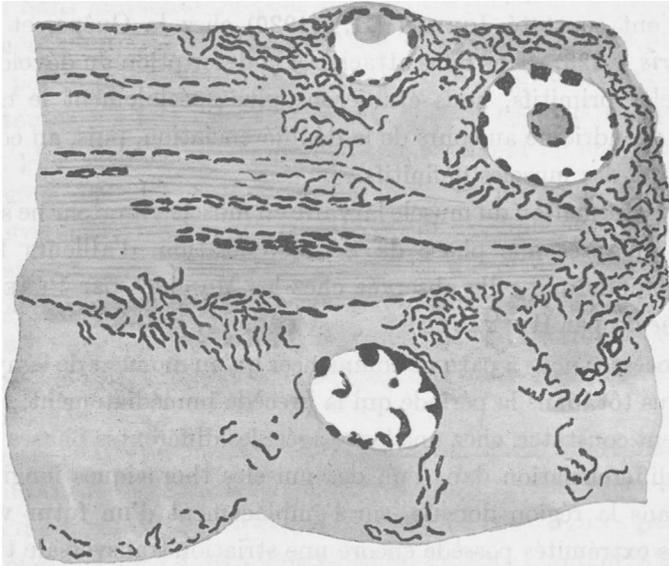


FIG. XCIII. *Culex annulatus* : Nympe. Fragment de l'extrémité de muscle thoracique en voie de différenciation. Noyaux larvaires dans le sarcoplasme périphérique, entourés d'un chondriome abondant. Fix. Regaud. Color. : Hémat.-ferr.

Il est à remarquer que la chromatine qui, à d'autres moments, se montre sous forme de blocs azurophiles, ne constitue pas ici de masses nettement figurées.

Sur ces mêmes coupes transversales, dans le cytoplasme qui occupe l'intervalle laissé libre par les noyaux, on trouve une substance qui présente les réactions chromatiques du chondriome et dont l'aspect est singulier. Elle est d'allure presque floconneuse, avec quelque chose de diffus,

et, cependant, on y perçoit une sorte de filamentation naissante, avec de très nombreuses anastomoses. Le cytoplasme paraît ainsi être partiellement imprégné de cette substance qui conserve en effet une certaine individualité.

Nous avons dessiné, dans la figure **xoiv A**, un fragment de coupe longitudinale de vibrateur dans une nymphe jeune. D'après l'aspect des noyaux, qui se présentent ici en files presque ininterrompues, il paraît bien que ce fragment soit au même stade que celui dont nous venons de décrire la section transversale. La substance mitochondriale se trouve

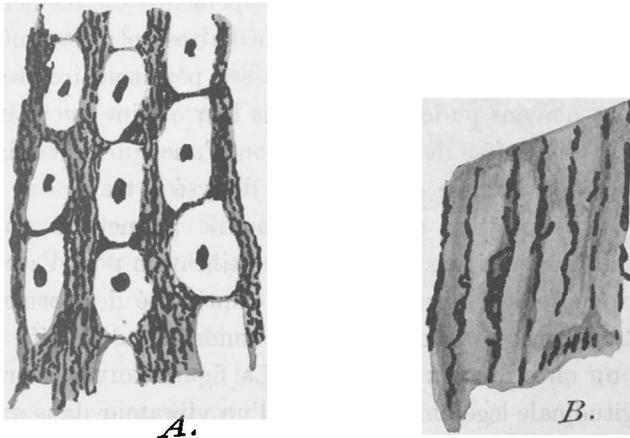


FIG. **xoiv**. *Culex annulatus* : A, Jeune nymphe. Section longitudinale du muscle vibrateur : Chondriome très peu net ; B, chondriome orienté en travées irrégulières mais parallèles et équidistantes. Myofibrilles non colorées. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Hémat.-ferr.

ici en quelque sorte canalisée entre les rangées voisines de noyaux. Bien que l'on puisse distinguer en quelques points une filamentation, d'ailleurs assez vague, reconnaissable surtout à une certaine orientation dans le sens longitudinal, l'ensemble de la substance mitochondriale se trouve à un stade plutôt diffus, là où elle est encore en voie de condensation et d'orientation. De nombreuses anastomoses transversales ou obliques unissent ces traces filamenteuses longitudinales qui, loin d'être parallèles, s'entrecroisent et s'intriquent en un lacis très serré.

Il existe parfois, au contact même des noyaux, des formations en croûtelles extrêmement sidérophiles. Généralement assez massives, on peut en voir avec un aspect alvéolisé. Elles ne s'observent qu'au moment où les noyaux sont encore presque en contact, c'est-à-dire aussitôt leur division. A ce moment les noyaux sont irréguliers, à contour anguleux et même parfois déchiqueté.

Dès qu'ils commencent à s'écarter les uns des autres, les croûtelles changent de physionomie et forment des amas très denses, sidérophiles, avec des parties filamenteuses irrégulières, ou de petits réseaux qui s'étendent sur les côtés des noyaux.

Enfin, lorsque ceux-ci sont assez fortement éloignés les uns des autres, il existe, dans l'intervalle entre deux noyaux consécutifs, une masse filoréticulaire qui occupe tout le cytoplasme.

De tels aspects nous semblent témoigner du rôle important que ces croûtelles périnucléaires jouent dans l'élaboration du chondriome musculaire. Il montre, à ce moment, un développement extrêmement considérable et on peut trouver tous les intermédiaires entre la croûtelle et le chondriome. Par quel processus ces masses périnucléaires se sont-elles formées, nous n'avons pu le préciser, mais leur origine nucléaire est vraisemblable. Qu'il s'agisse de l'accumulation d'une substance figurée dans le noyau ou qu'il s'agisse d'un produit dialysé à travers la membrane nucléaire, son apparition et sa situation ne permettent guère de lui attribuer une autre origine. Quant à son utilisation pour l'accroissement du chondriome, elle est prouvée par la continuité des formes intermédiaires entre les masses primitives et le chondriome définitif.

STADE DU CHONDRIOME FIGURÉ. — La figure xciv B représente une coupe longitudinale légèrement oblique d'un vibreur dans une nymphe un peu plus âgée que précédemment.

La striation longitudinale est reconnaissable, mais non par les myofibrilles qui existent sans doute, mais sont incolores. Leur existence se déduit, en effet, plutôt de la disposition remarquablement nette de la substance mitochondriale en traînées longitudinales, strictement parallèles et équidistantes et dont l'emplacement correspond aux intervalles myofibrillaires.

Malgré l'aspect d'ensemble régulier de chacune de ces traînées, on constate qu'elles ont en réalité une constitution extrêmement irrégulière et ne représentent nullement un filament lisse. Tout d'abord, elles paraissent fragmentées en éléments isolés; mais une recherche attentive permet de s'assurer que, dans la plupart des cas, il existe, entre deux fragments successifs quelconques, une liaison par une partie filamenteuse contournée, ce qui fait que l'ensemble constitue une file ininterrompue d'éléments raccordés sur un grand parcours de la myofibrille, parfois sur la totalité de la longueur.

A un fort grossissement, chaque file se montre constituée par de nom-

breux petits réseaux, s'étalant plus ou moins et paraissant même parfois entourer la myofibrille. Ces réseaux sont rattachés, longitudinalement, par des parties ou tractus tantôt simples, tantôt accouplés ou s'enroulant l'un autour de l'autre. Malgré de telles irrégularités d'épaisseur, l'ensemble constitue bien en coupe optique une série de travées parallèles, équidistantes, dont on peut déduire l'existence réelle de la striation longitudinale du muscle.

Les noyaux forment, à ce moment, des rangées presque ininterrompues dans toute la longueur de la fibre; leur multiplication s'effectue exclusivement par amitose et chacun d'eux est pourvu d'un gros nucléole central peu sidérophile, caractère différent de ce que nous avons observé sur la fibre plus jeune. Ces noyaux, beaucoup plus petits que les noyaux larvaires, se trouvent séparés par une très faible quantité de cytoplasme dans lequel se montre constamment un chondriome plus abondant, parfois réticulé et surtout plus épais (fig. xcv), plus sidérophile que dans les autres régions du sarcoplasme.

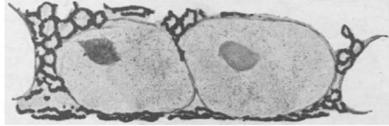


FIG. xcv. *Culex annulatus* : Nympe jeune. Noyaux du muscle vibrateur, avec chondriome polaire réticulé. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Hémat.-ferr.

Quant aux noyaux larvaires, reconnaissables surtout à leur taille dans les stades précédents, ils ne paraissent pas avoir persisté. Leur disparition définitive s'effectuerait donc dès les premiers temps de la nymphose.

Certains faisceaux musculaires se trouvent à un stade de différenciation un peu plus avancé; les myofibrilles sont légèrement colorables en orangé dans la technique de Volkonsky et se présentent sous forme de colonnettes de diamètre à peu près régulier et dont la section transversale est tantôt cylindrique, tantôt légèrement ovale ou polygonale (voir section transversale xcvI A).

Les travées mitochondriales, toujours formées de petites masses filo-réticulaires, intimement accolées au corps de la myofibrille, forment à celle-ci une véritable gaine, comme on peut s'en assurer sur les coupes transversales du muscle, où la teinte claire de la myofibrille s'oppose au rouge vif de la substance mitochondriale qui l'entoure (fig. xcvI C).

Dans cette section, toutes les gaines, d'aspect plus ou moins granuleux par suite de la section des filaments qui la constituent, se rattachent

les unes aux autres et semblent remplir tous les espaces entre les myofibrilles, sans avoir une épaisseur uniforme, certains intervalles, en particulier entre les éléments d'une rangée longitudinale, pouvant être très réduits. Les quelques mailles que l'on y trouve sont de petites dimensions, leur allongement étant dans le sens perpendiculaire à celui de la coupe.

C'est là un stade préparatoire à l'incorporation du chondriome dans la myofibrille, auquel succède une période de réorganisation du chondriome en filaments un peu plus nets, sans aboutir cependant à de véritables chondriocotes isolés.

Toutefois, autour de la fibre, sous le sarcolemme, on peut parfois observer (fig. CXVII) une reconstitution très nette de chondriocotes

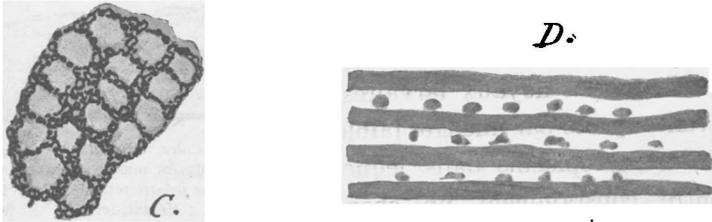


FIG. XCVI. *Culex annulatus* : C, nymphe jeune. Muscle vibrateur en voie de différenciation (Coup<sup>s</sup> transversale). En clair : sections des myofibrilles ; en trait : section des gaines mitochondriales réticulées. D. Nymphe âgée. Muscle vibrateur en voie de différenciation : Myofibrilles homogènes colorables, gaine mitochondriale disparue. C, Fix. : Regaud. D, Fix. : Zenk-Form. Color. : Hémat.-ferr.

indépendants, dont l'orientation est sensiblement parallèle à celle des myofibrilles sous-jacentes.

STADE DE LA MYOFIBRILLE COLORABLE ET HOMOGÈNE. — La myofibrille, jusqu'à présent non colorable par la fuchsine ni par l'hématoxyline, se montre un peu plus tard vivement colorable par ces deux réactifs.

Sur les coupes longitudinales (fig. XCVI D), on la voit sous forme d'un long filament épais, à peu près cylindrique, de diamètre régulier. Un tel aspect pourrait être attribué à la concentration en un filament de la substance mitochondriale qui entourait la myofibrille, filament qui viendrait s'intercaler entre les myofibrilles, parallèlement à celles-ci. Une telle interprétation ne peut être acceptée, si l'on compare l'aspect d'une coupe transversale du muscle à celle du stade précédent.

Cette section peut, en effet, se superposer à celle que nous avons dessinée précédemment ; mais les sections de myofibrilles, alors peu colorables, sont remplacées par des sections de même forme, de dimensions un peu réduites, intensément colorées.

De plus, le jeu de la vis micrométrique fait voir qu'il s'agit réellement de sections transversales d'un filament et non simplement de grains. Enfin, ces cylindres sont parfois très resserrés, de sorte qu'il n'existe pas entre ces sections d'intervalles suffisants pour qu'un élément régulier, de dimension sensible, tel qu'une myofibrille, y trouve place. Il est d'ailleurs impossible de distinguer aucune formation de ce genre dans les intervalles clairs qui persistent et dans lesquels on peut cependant observer quelques éléments chromatiques qui seront étudiés dans un paragraphe ultérieur.

Il nous paraît donc incontestable que ces longs filaments épais, très chromophiles dans les colorations mitochondriales, sont réellement les myofibrilles, opinion qui sera encore renforcée par l'étude de leur évolution, et non pas des filaments de substance mitochondriale.

Cependant, le changement de chromaticité de la myofibrille et la disparition presque complète de toute cette substance mitochondriale

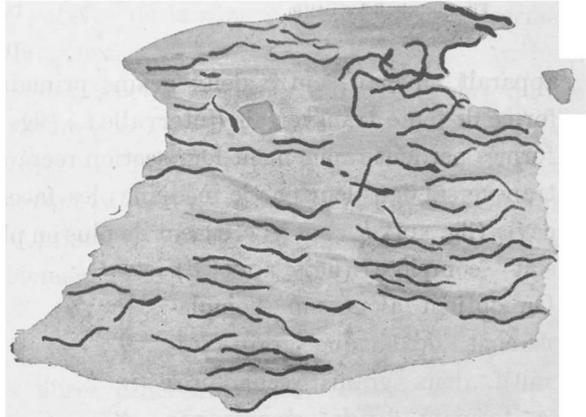


FIG. XCVII. *Culex p.* : Nymphé jeune. Muscle vibrateur en voie de différenciation : les chondriocenters ont repris leur forme filamenteuse sous le sarcolemme. Fix. : Zenk-form. Color. : Altmann.

qui, au stade précédent, constituait une véritable gaine autour de la myofibrille, nous incitent à concevoir qu'une absorption de la matière mitochondriale par la myofibrille a dû se produire. Quel est le processus de cette absorption ? Nous ne pouvons qu'émettre des hypothèses, mais il semble bien qu'on est en présence d'un cas d'imbibition d'un colloïde (la substance mitochondriale) par un gel (la myofibrille).

Quoi qu'il en soit, les deux phénomènes : disparition de la substance mitochondriale et colorabilité de la fibrille, sont liés et leur interdépendance ne peut faire de doute.

APPARITION DE LA STRIATION TRANSVERSALE. — La myofibrille ne conserve pas longtemps l'aspect homogène et régulier, et l'on voit souvent (fig. XCVIII) des fibrilles dont l'une des régions est encore homogène, alors que la région suivante accuse déjà un certain degré de différenciation. Ce premier stade est surtout indiqué par la présence de renfle-

ments successifs, de même dimension, qui transforment l'aspect de filament cylindrique en celui d'une corde à nœuds, mais où les nœuds seraient d'abord contigus les uns aux autres et englobés, ainsi que les entre-nœuds, dans une substance moins colorable.

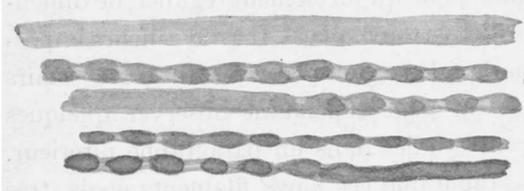


FIG. 28. *Culex annulatus* : Nymphe âgée. Muscles vibrateurs : apparition de la différenciation dans la myofibrille. Fix. : Benott. Color. : Altm.

apparaît en clair, entre deux grains primaires, un petit intervalle en forme de fente transversale (intervalle  $i_1$ ) (fig. 29 a). Les grains  $g_2$  ainsi formés perdent rapidement leur section rectangulaire par amincissement transversal dans leur partie médiane; les faces latérales deviennent concaves (fig. 29 b, c) et se creusent de plus en plus jusqu'à ce que la scission soit complète (fig. 29 d).

On obtient alors, sur l'emplacement de chaque grain primitif, deux grains secondaires  $g_2$  formant dyade, séparés par une fente transversale claire ( $i_2$ ), d'abord plus petite, puis de même largeur que l'intervalle  $i_1$  qui séparait les grains primitifs.

Lorsque, par suite de la division des disques primitifs en deux grains secondaires, la myofibrille comporte des dyades

d'un bout à l'autre, il peut se produire des changements notables dans son aspect; ils sont dus aux différences de chromaticité de chacun des disques secondaires. Parfois, en effet, ceux-ci restent entièrement colorables, et, comme la grandeur de leurs intervalles s'est accrue jusqu'à être au moins égale à celle des intervalles  $i_1$ , on a l'impression d'une série de blocs tous équivalents, équidistants les uns des autres. Alors, la case musculaire classique ne se retrouve plus; elle est, en effet, remplacée par deux demi-cases qui ne se distinguent plus l'une de l'autre.

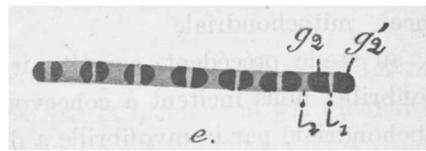
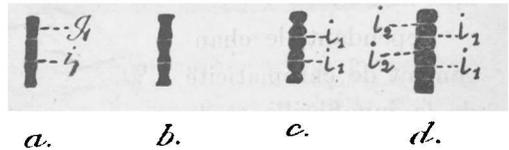
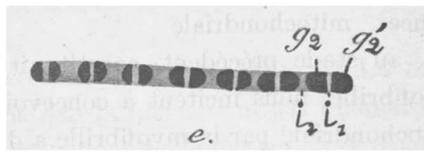


FIG. 29. *Culex annulatus* : Nymphes. Diverses phases de la division du disque sombre en deux parties. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Hémat.-ferr.



Il arrive souvent que ces intervalles  $i_2$  semblent devenir plus grands. Ceci est dû à ce que les extrémités internes des grains secondaires perdent de leur colorabilité tandis que leurs extrémités externes (en bordure des intervalles primitifs) restent colorées. On observe alors deux éléments qui semblent former une dyade, mais celle-ci ne correspondrait plus aux dyades primitives. Ce sont, en effet, les parties extrêmes de deux grains secondaires  $g_2$  et  $g'_2$  provenant de grains primitifs différents qui s'affrontent par des faces planes, tandis que les extrémités en bordure des intervalles 2 conservent plutôt une forme convexe, d'ailleurs irrégulière. La figure XCIX e faite à un plus fort grossissement, montre sur une même myofibrille, le passage de la zone à dyades presque normales à la zone des dyades hétérogènes.

D'autres fois, les disques secondaires ne comportent plus qu'une mince couche colorable, alors accolée au disque z qui donne un aspect scalariforme à la myofibrille.

De telles apparences ne sont pas définitives et les parties chromatiques des disques semblent susceptibles de reprendre l'un ou l'autre des aspects précédents, vraisemblablement par suite des apports du sarcoplasme.

C'est ainsi que l'on peut observer sur des fibrilles situées dans des fibres différentes, des alternatives de ces deux aspects, lesquelles sont un témoignage des échanges intenses et continus qui s'effectuent dans la transformation du muscle.

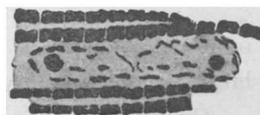


FIG. c. *Culex annulatus* : Nym-  
phe. Début de la division des  
disques sombres. Fix. : Zenk.-  
Form. Color. : Hémat.-ferr.

A ce moment, il n'existe généralement pas de grains interstitiels véritables, c'est-à-dire présentant la disposition régulière que l'on reconnaît sur les muscles plus âgés (fig. XCVIII et c). Par contre, on trouve, mais exceptionnellement, quelques corps irréguliers chromophiles, persistant dans l'intervalle entre certaines myofibrilles. (fig. XCVI D).

**DIVISION LONGITUDINALE DES MYOFIBRILLES.** — Au stade où la myofibrille montre sur toute sa longueur, en une disposition très régulière, les dyades qui résultent de la division des grains primitifs, il existe en outre des aspects de division longitudinale des colonnettes. On remarque, sur certaines d'entre elles, que chacun des grains présente une division longitudinale, d'abord faiblement marquée (fig. CI), puis, plus nettement accusée, jusqu'à scission complète.

Chacune des myofibrilles ainsi constituée se trouve, de ce fait, avoir une composition identique à celle des autres, au moins en ce qui concerne la disposition de la matière mitochondriale, et son évolution ultérieure ne la distingue pas non plus.

Cette fissuration se produit souvent sur des myofibrilles ayant atteint un diamètre nettement supérieur à la moyenne observée dans les autres fibrilles, mais on peut également observer la division de myofibrilles de plus faible diamètre. Ce n'est donc pas uniquement la taille qui semble importer dans le phénomène.

Les noyaux en nombreuses files ininterrompues, possèdent un nucléole central, assez petit, très fuschinophile, et de petits blocs irréguliers qui sont, au contraire, très peu colorables.

Dans le cytoplasme qui accompagne les noyaux, on remarque de petits éléments irréguliers, peu colorables, qui pourraient être des restes de matière mitochondriale non absorbée par la myofibrille. Ils forment, dans certains cas, des sortes de bâtonnets très épais, recourbés à l'une de leurs extrémités,



FIG. 51. *Culex annulatus* : Nymphe. Début de la division longitudinale d'une myofibrille.  
Fix. : Zenk.-Form. Color. : Hémat.-ferr.

ou encore des arcs très épais, des demi sphères qui viennent s'accoler latéralement aux myofibrilles voisines.

GRAINS INTERSTITIELS. — Malgré leur apparence, les formations précédentes, que nous considérons comme reliquat du chondriome, ne représentent cependant pas les véritables sarcosomes. Ces derniers n'apparaissent que dans les derniers stades de la nymphose et ne sont bien développés que chez l'imago.

C'est seulement chez la nymphe âgée, ou l'adulte nouvellement éclos, que nous avons pu observer, entre les myofibrilles, des grains véritables se colorant par le vert-Janus. Ils constituent à ce moment de grosses balles à section légèrement carrée, situées à hauteur de chaque disque partiel. Ils ne prennent pas massivement le colorant, mais semblent plutôt posséder une écorce colorable, le centre ne prenant pas sensiblement le vert-Janus, ni le rouge neutre.

Ceci semble indiquer que ces grains intercolumnaires ont au moins une écorce d'origine mitochondriale. On sait que REGAUD et FAVRE, puis HOLMGREN et THULIN, sont arrivés également à reconnaître, dans les grains interstitiels, la présence de substance mitochondriale. En outre,

ces auteurs admettent que, située entre les myofibrilles, elle s'organise directement en grains interstitiels.

Nous avons essayé de remonter à l'apparition de ces grains, mais en dépit de très nombreuses observations, nous n'avons pu obtenir que des faits insuffisamment coordonnés. Voici cependant comment nous la concevons actuellement :

Vers la fin de la nymphose, sur préparation mitochondriale osmique, on observe dans la fibrille musculaire arrivée au stade ultime de division transversale, une série de disques mi-fuchsinophiles, mi-osmiophiles, de section presque carrée, avec les angles arrondis, et qui se trouvent séparés les uns des autres par une petite strie claire. Le disque n'est pas toujours coloré uniformément et la partie médiane semble plus claire, tandis que la substance chromophile semble condensée aux deux extrémités.

Dans certains cas, on peut trouver sur la myofibrille des disques encore presque aussi chromophiles que précédemment, mais ayant une tendance à faire saillie de chaque côté de la colonnette (fig. CII, à droite). Cet aspect a été parfois signalé sur la fibre ayant fonctionné; JORDAN conteste la réalité de ces renflements et les rapporte à l'action de fixateurs contenant de l'alcool ou à une déshydratation.

Les fixateurs que nous avons employés ne nous ont jamais montré de tels renflements sur les fibrilles chez l'adulte, mais nous avons pu les observer sur les fibrilles au cours de la métamorphose, alors qu'elles n'ont pas encore fonctionné. D'ailleurs, la même fibrille peut être cylindrique sur une partie de son trajet pour devenir ensuite renflée aux niveaux des disques. On s'expliquerait mal pourquoi le fixateur déterminerait de tels artefacts exclusivement sur des muscles n'ayant pas fonctionné, et pourquoi cet artefact se localiserait sur une région seulement de la myofibrille.

Il nous paraît plus vraisemblable qu'un tel aspect correspond à un certain stade de tension osmotique du colloïde de la myofibrille préluant à un remaniement de substances qui précède une expulsion dans le sarcoplasme intercolumnaire.

Enfin, dans d'autres régions, la striation transversale est devenue peu visible, et il existe un certain nombre de masses parfois sphériques, souvent irrégulières, alignées le long de la fibrille dans l'espace intercolumnaire. Dans les cas les plus favorables, il semble bien que ces grains correspondent à chacun des disques de la myofibrille.

La figure VII reproduit l'un de ces aspects. Les myofibrilles sont légèrement colorées et laissent apercevoir les disques sombres accolés, en quelque sorte, à un grain intercolumnaire. La situation de chacun de ces grains ne permet pas de préciser s'il est en relation avec une seule fibrille, mais il est vraisemblable qu'il reçoit des apports des disques des diverses myofibrilles voisines.

On a quelquefois l'impression qu'il y a continuité entre certains grains et le disque voisin. A ce moment, les sarcosomes sont régulièrement espacés et correspondent chacun à un niveau de disque, mais cet aspect est rapidement modifié et, dans les intervalles voisins du même muscle, on peut observer des grains distribués très irrégulièrement, tout en ayant conservé leur forme presque sphérique.

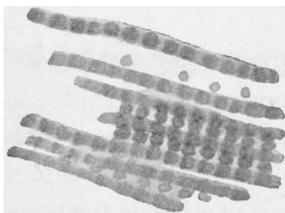


FIG. VII. *Culex annulatus* : Muscle vibrateur; fibrilles légèrement fuchsinophiles avec striation mi-osmophile, mi-fuchsinophile. Fix. : Benoit suivie d'imprégnation osmique. Color. : Altmann.

Dans d'autres régions du muscle, il arrive que l'on trouve des fibrilles à striation transversale presque effacée, bien que toujours perceptible, lesquelles sont accompagnées latéralement de petits blocs rangés plus ou moins régulièrement le long de la colonnette.

On remarque de plus, en certains endroits, que le disque de la fibrille semble être accompagné d'une masse sphérique qui lui est plus ou moins accolée comme s'il y avait réellement dédoublement de la substance du disque.

Ces masses comportent une partie plus nettement osmophile que le disque lui-même et il semble qu'elles soient composées en partie d'une certaine quantité de graisse; en outre, les colorations mitochondriales ne les colorent que partiellement, comme d'ailleurs les colorations vitales, et c'est ce qui nous incite à croire qu'elles ont en partie une origine mitochondriale.

Nous avons dit que REGAUD et FAVRE, HOLMGREN et THULIN les ont également rattachées au chondriome en les faisant dériver du chondriome intercolumnaire. Il est possible que, dans le cas étudié ici, les grains s'accroissent par l'absorption du chondriome restant dans les espaces intercolumnaires; mais nous ne pouvons voir dans ce processus qu'un apport à une formation déjà préexistante, à savoir: le grain provenant d'un dédoublement de la substance du disque. Comme nous avons attribué la production du disque en partie à l'utilisation de la matière mitochondriale, il s'ensuit que le grain lui-même paraît avoir partiellement une consti-

tution mitochondriale, mais le chondriome y a subi une évolution considérable et c'est ce qui nous permettrait d'expliquer les réactions complexes de ces produits. Il semble que les migrations de substance puissent d'ailleurs s'effectuer dans les deux sens.

Peut-on rapporter l'origine du grain à une région morphologiquement déterminée de la case musculaire ? JORDAN a bien attribué aux disques J l'origine de telles formations dans les muscles alaires des Libellules; mais chez *Culex*, ainsi qu'il résulte de notre description de la fibrille définitivement différenciée, il ne nous paraît pas que l'on puisse attribuer la valeur de disques J aux disques  $g_2$  que nous avons décrits.

Tout d'abord, les disques J se distinguent, généralement, de façon très nette, par leur manque de chromaticité, et ceci est contraire à ce que nous observons pour les disques  $g_2$  qui sont très chromophiles; en outre, ces derniers proviennent de la division du disque Q dont ils doivent avoir la valeur.

De plus, il ne nous a pas été possible de mettre en évidence un disque Z, même au moment de la première division en disques. Ce que nous avons appelé intervalles  $i_1$  devait correspondre à la strie Z, mais les intervalles  $i_2$  deviennent identiques aux précédents et aucune formation visible ne vient préciser la position d'une membrane Z, comme c'est le cas dans les muscles ordinaires striés. Si donc, on peut à la rigueur, par leur position voisine d'une strie Z que l'on supposerait établie définitivement dès le début de la striation, admettre que chacun des disques représente un disque J, les deux hypothèses sur l'origine se confondraient; mais il resterait toujours à justifier pourquoi la strie Z, bien que non apparente, servirait à établir la case musculaire, et aussi ce que devient le disque Q primitif.

On pourrait admettre que les disques  $g_2$  représentent véritablement les disques Q et faire des parties extrêmes de ces éléments les disques J qui se coloreraient seuls, à la suite d'un phénomène analogue à celui qui a été signalé par HEIDENHAIN et qu'il a qualifié d'inversion de coloration à l'hématoxyline.

Or, dans le cas actuel, les parties extrêmes qui correspondraient aux niveaux J ne sont jamais incolores : elles conservent ou accentuent leur chromaticité, il n'y a pas de renversement dans leur affinité pour les colorants et on ne peut parler ici de véritable inversion.

Il paraît donc très probable que les vibrateurs de *Culex* possèdent des disques ne correspondant pas tout à fait aux disques Q dans la nomen-

clature habituelle, mais ont une signification équivalente. Quoi qu'il en soit, c'est de ces disques que semble émaner une partie de la substance formatrice des grains interstitiels auxquels nous n'attribuerons pas de dénomination de région, en maintenant seulement le fait de leur nature partiellement mitochondriale.

La conservation bien connue de ces grains après les méthodes non mitochondriales, permet de conclure à la présence d'une partie protéique. On peut imaginer que, par suite de la présence de substance mitochondriale, il se constitue une certaine proportion de protéine en même temps d'ailleurs que le chondriome diminue. Nos préparations nous montrent, en effet, que les grains interstitiels changent de composition et de forme au fur et à mesure que la fibre vieillit.

C'est ainsi que chez un adulte nouvellement éclos, nous observons des grains plus volumineux, plus informes et distribués beaucoup moins régulièrement que chez la nymphe. Les chondriosomes, qui pourraient encore persister dans le sarcoplasme intercolumnaire, se réduisent de plus en plus, et on ne trouve plus dans le cytoplasme que des files de noyaux dont quelques-unes seulement ont persisté; d'autre part, l'affinité des grains pour les colorants mitochondriaux paraît moins énergique sans toutefois disparaître complètement.

Nous n'avons pas eu en vue de rechercher quel était le rôle de ces éléments. Nous signalerons seulement qu'ils deviennent extrêmement volumineux chez l'adulte, au moment de l'éclosion, et qu'ils s'étendent alors sur la hauteur de 3 ou 4 disques, puisqu'ils paraissent, dès les premiers temps du fonctionnement des ailes, reprendre des dimensions un peu inférieures. Ceci s'accorderait bien avec la conception d'un organe de réserve, émise également par MELKA (1927) à propos des sarcosomes des muscles striés de la Grenouille. Ce rôle paraît changer ultérieurement.

A mesure que l'adulte vieillit, les « grains interstitiels » prennent les formes les plus variées et les plus irrégulières. On peut cependant signaler dans beaucoup de cas, chez de jeunes imagos, leur fusion en sarcosomes de forme très allongée, correspondant parfois à 3 ou 4 disques; ces éléments paraissent parfaitement rectilignes, encastrés entre deux myofibrilles voisines; mais, souvent, ils se recourbent à angle obtus, ce qui les amène à recouvrir partiellement la myofibrille voisine. Plus l'animal vieillit, plus les sarcosomes deviennent volumineux. Ils émettent des prolongements aliformes qui les rattachent parfois entre eux, et enfin, on peut observer de gros blocs creusés d'une sorte de gouttière dans laquelle est logée la

myofibrille et dont les bords s'étendent dans les intervalles intercolumnaires.

A ce stade, les sarcosomes ne semblent plus guère présenter les réactions du chondriome et nous pensons qu'ils servent alors plutôt de collecteurs de déchets fonctionnels.

Faut-il accorder chez *Culex* une mention spéciale aux « grains endoplasmiques » comme l'ont fait HOLMGREN et THULIN pour *Dytiscus* ?

L'endoplasme, c'est-à-dire le sarcoplasme de la région nucléaire, est très réduit chez *Culex* et il ne contient presque pas de grains interstitiels, contrairement à ce qui existe chez *Dytiscus*; de plus, nous n'avons pu établir de différence entre les sarcosomes de l'endoplasme et ceux de l'exoplasme, nous leur attribuons même valeur et rôles identiques.

## CHAPITRE XI

### SARCOPLASME

Dans sa remarquable revue des problèmes cytologiques soulevés par l'étude des cellules musculaires, A. PRENANT distingue un sarcoplasme principal ou périnucléaire et un sarcoplasme intercolumnaire ou interfibrillaire. Le premier en raison de sa situation généralement dans l'axe de la fibre musculaire, a encore été appelé endoplasme par HOLMGREN. Le second est localisé, comme son nom l'indique, entre les fibres et même entre les fibrilles.

Le sarcoplasme périnucléaire peut également former des amas importants à la périphérie de la fibre musculaire et il se montre alors pourvu d'un chondriome dont la situation et l'évolution sont assez remarquables.

Nous avons trouvé de pareilles accumulations de sarcoplasme périphérique dans les muscles striés de divers insectes, en particulier chez *Setodes tineiformis* (Trichoptère), *Culex* (= *Theobaldia*) *annulatus* et *C. pipiens*, *Chironomus plumicornis* (Diptères).

#### A. — Techniques mitochondriales

Chez les larves de *Setodes tineiformis*, les muscles striés dorso-ventraux, généralement peu volumineux, ont des myofibrilles peu colorables après les techniques mitochondriales et qui permettent difficilement de distinguer les disques sombres. Le sarcoplasme périphérique est relative-

ment peu développé et il ne forme qu'une gaine mince appliquée contre chaque fibre, mais il contient un chondriome dont la disposition varie de façon remarquable.

La figure CIII *a* représente l'un des aspects de la topographie du chondriome. On observe tout d'abord sur la fibre une série régulière de bandes plus denses de chondriosomes massés au niveau des disques Z. Ces amas, transversaux par rapport à la fibre, sont constitués d'un nombre assez grand de mailles irrégulières; quelques éléments débordent le niveau

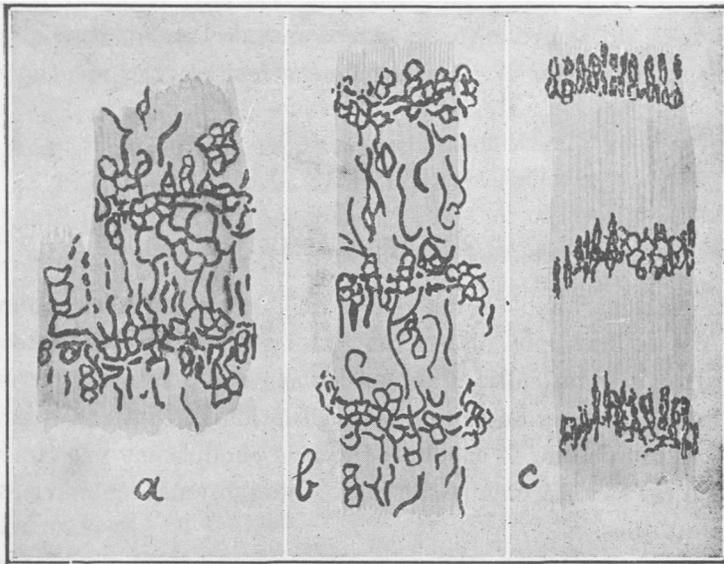


FIG. CIII. *Setodes tineiformis* : Larve. Aspects successifs du chondriome sarcoplasmique. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Hémat.-ferr.

de l'amas principal pour s'étendre sur l'intervalle qui sépare deux amas consécutifs sans toutefois le recouvrir entièrement; les réseaux sont orientés les uns dans le sens transversal, les autres dans le sens longitudinal (fig. CIII *a*), ces derniers débordant amplement hors de la région du disque Z. Il n'est pas douteux que, malgré leur position régulière à ce niveau, les réseaux ne constituent pas les disques Z.

Entremêlés aux réseaux, il existe quelques filaments assez courts, de direction transversale et souvent disposés en deux séries parallèles, très rapprochées, mais discontinues. Ces éléments se trouvent à la hauteur de la membrane Z.

De chaque bande transverse se détachent un certain nombre de fila-

ments qui s'étendent dans le sens des myofibrilles, avec lesquelles, cependant, ils ne paraissent pas faire corps, ou bien serpentent assez irrégulièrement entre deux niveaux Z successifs.

Ces filaments et les réseaux, qui, eux aussi, s'écartent des bandes transversales, forment ainsi autour de la fibre, au niveau du disque Q, une enveloppe peu dense, en grande partie réticulée et aux mailles très larges (fig. CIII a).

Sur d'autres muscles du même type (fig. CIII b) la bande transverse chondriosomique s'est légèrement modifiée; l'enchevêtrement lâche de filaments et de réseaux y prend un aspect de tassement très particulier :

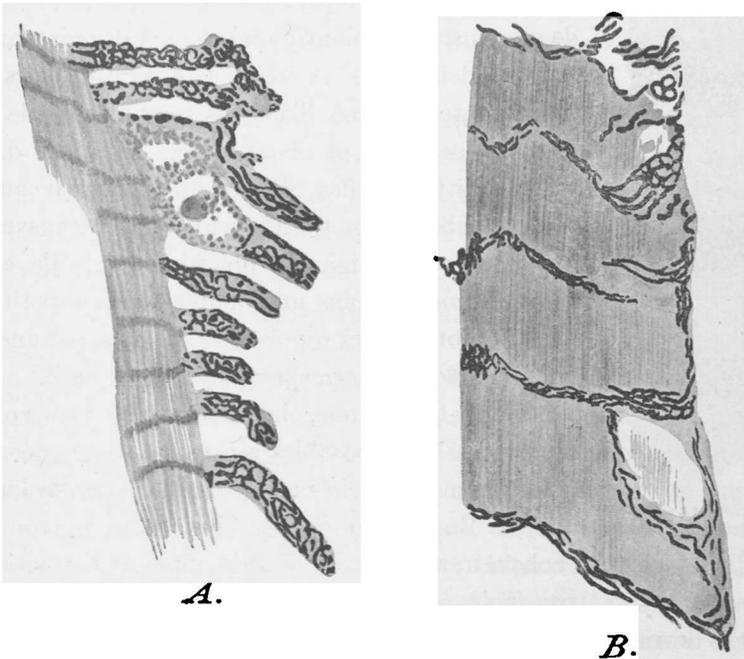


FIG. CIV. A, *Chironomus pl.* : Larve. Sarcoplasme en franges rattachés aux disques anisotropes. Fix. : Zenker-Form. Color. : Volkonsky. B, *Setodes t.* : Larve. Sarcoplasme réduit; chondriome pénétrant dans les intervalles des disques. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Altmann.

1° les réseaux y sont contractés et formés de mailles plus petites, aplaties, en nombre réduit; ils se disposent côte à côte dans le sens longitudinal des fibres, mais restent tous au même niveau sur la région du disque Z. Les quelques réseaux qui s'étendaient dans les intervalles de deux disques sont fortement réduits et il ne persiste plus que quelques mailles souvent isolées.

De plus, on peut constater l'existence d'anastomoses transversales entre les éléments en réseaux contractés d'un même niveau.

Les chondriocotes filamenteux qui parsemaient la région du sarco-  
plasme correspondant aux disques sombres se sont orientés pour la plu-  
part dans le sens longitudinal et semblent s'appliquer plus étroitement  
contre les myofibrilles.

Les chondriocotes courts transversaux situés sur l'emplacement de  
la membrane Z persistent avec le même caractère et forment une double  
ligne discontinue.

On trouve dans les préparations toute une série de stades de disparition  
des filaments libres, en même temps que la bande transversale réticulée  
subit une réduction croissante.

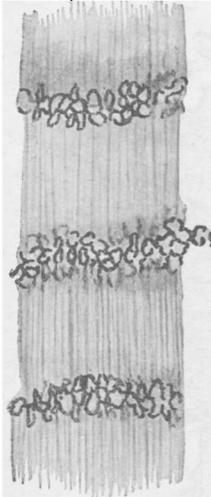


FIG. CV. *Setodes t.* : Muscle  
longitudinal. Réseau  
de la région du disque  
Z. Impr. : Da Fano.

La figure CIII c représente l'un des derniers aspects  
de ces muscles et montre que chacun des réseaux s'est  
réduit à deux anneaux très petits, tantôt clairs, tan-  
tôt à contenu foncé. Tous ces réseaux sont de taille  
presque identique et disposés régulièrement dans le  
sens longitudinal des fibrilles au même niveau dans  
toute la fibre. Avec les filaments courts transversaux  
que nous avons signalés précédemment, ils consti-  
tuent de plus en plus une double série de petits élé-  
ments chromophiles représentés, parfois, par une ligne  
ponctuée double correspondant au disque Z.

Chez le Chironome, chez *Culex*, nous avons obtenu  
des aspects superposables à ceux que nous décrivons  
précédemment, parfois même sur des muscles longitu-  
dinaux. En particulier chez Chironome, on trouve des  
enchevêtrements très denses, mais à disposition un  
peu moins nettement systématisée que chez *Setodes*.

Nous devons également signaler chez *Setodes* un aspect un peu spécial  
du chondriome sur la zone de la strie Z. La figure CIV B nous montre,  
en effet, une série de chondriocotes couchés sur l'emplacement même  
de la membrane Z, mais sans former la double ligne régulière que nous  
avons décrite plus haut. De plus, de cette série partent des filaments qui  
vont se raccorder avec le chondriome légèrement réticulé situé à la péri-  
phérie, tandis que vers le centre du muscle on les voit se perdre dans le  
réseau restreint qui recouvre la bande Z.

Il s'agit vraisemblablement ici d'une coupe longitudinale d'un muscle  
en voie de transformation. Nous avons, en effet, observé, sur des larves  
de *Culex* au moment de la métamorphose, des muscles où le chondriome

n'était visible que sur la raie Z et se trouvait avoir une disposition analogue. La quantité considérable de chondriosomes qui sont mis en évidence permet de penser qu'ils président à un échange actif de matières entre le sarcoplasme et la myofibrille, tout en restant cantonnés dans la membrane fondamentale dont ils démontrent ainsi le rôle trophique, déjà signalé par les auteurs. Mais peut-être doit-on rapporter une partie de ce chondriome aux trachéoles qui suivent le trajet des membranes Z.

L'examen de coupes transversales de muscles permet également de conclure dans certains cas — Chironome par exemple — à une double orientation des éléments chondriosomiques. Les uns sont orientés dans le sens longitudinal de la fibre, particulièrement au voisinage du sarcolemme; leur section transversale explique ainsi l'aspect d'éléments courts souvent observés.

Les autres, se trouvant seulement au niveau d'une membrane Z, sont transversaux par rapport à la fibre. Certains aspects permettraient de croire à un dédoublement de la travée transversale, les chondriosomes étant localisés plus ou moins nettement sur les deux faces de la membrane membrane Z.

### B. — Imprégnations

Les imprégnations métalliques fournissent des préparations où les éléments précédents s'imprègnent en partie seulement. Les filaments libres ne se retrouvent pas, mais les bandes plus ou moins réticulées, sur l'emplacement et de chaque côté de la strie Z, forment un ensemble (fig. cv) qui paraît correspondre au réseau transversal de cette région signalé par de nombreux auteurs (GOLGI, CAJAL, HOLMGREN) et dont certains font un appareil de Golgi. On peut d'ailleurs facilement observer, sur les coupes transversales des muscles, que ces systèmes réticulés entourent chaque myofibrille et se raccordent les uns aux autres en un vaste réseau, aux mailles presque régulières, qui englobe toute la section du muscle. Lorsque l'imprégnation est moins poussée, les réseaux sont moins denses et l'on voit toute la section de la fibre décomposée en grandes mailles peu régulières, correspondant à des groupes de fibrilles et non plus à chacune d'elles.

Outre le sarcoplasme périphérique que nous avons étudié, il existe, parfois, dans l'axe des fibres musculaires, une série de noyaux plongés dans un sarcoplasme qui se confond avec l'endoplasme des auteurs. Ce sarcoplasme est généralement riche en chondriome composé de bâtonnets

ou de filaments longs et anastomosés répartis dans les intervalles des noyaux; il constitue souvent aux pôles longitudinaux de ceux-ci des amas condensés en complexes de chondriosomes. Ces complexes, qui forment parfois une calotte accolée au noyau (fig. xci et xcv) laissent distinguer très souvent des filaments, des mailles et mêmes des grains, tandis que les autres chondriosomes sont plus exclusivement filamenteux. Sur les préparations osmiquées ou à l'argent, on trouve cette région polaire occupée par une masse de métal réduit dont l'aspect général se superpose assez bien au groupe chondriosomique.

De telles formations ont été décrites comme appareil de Golgi par LUNA (1911) dans la fibre cardiaque du Cobaye et, plus récemment, par BEAMS (1929) chez les Insectes.

D'après les figures de ces auteurs, il nous paraît extrêmement probable qu'ils ont imprégné la calotte mitochondriale au pôle longitudinal

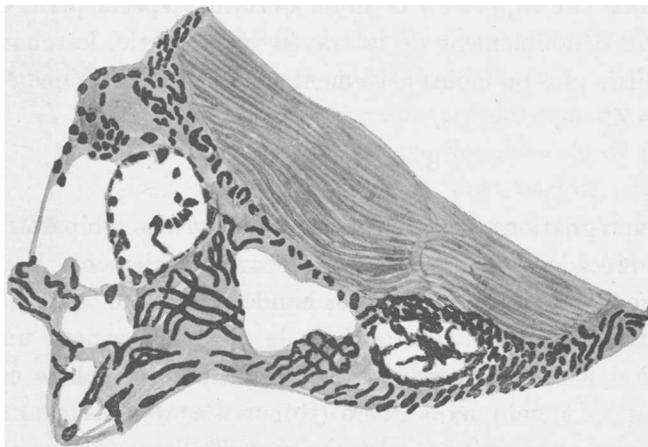


FIG. CVI. Chironome : Larve. Sarcoplasme creusé de grandes lacunes; chondriomo très filamenteux. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Volkonsky.

du noyau, région où la substance est plus susceptible de réduire l'argent et l'osmium en raison de sa participation à un rôle élaborateur. L'osmium empâte d'ailleurs davantage, ce qui donne un aspect plus massif aux complexes mis en évidence.

Ce qui semble bien confirmer cette homologie, c'est la présence de filaments nettement imprégnés et se détachant de la masse polaire (fig. 2 et 3, pl. I du travail de BEAMS) ou même ayant une position isolée et complètement indépendante (voir fig. 4 et 6, pl. XXI du mémoire de LUNA).

De tels aspects se présentent en effet fréquemment avec les préparations mitochondriales et peuvent reproduire toutes les formes que ces auteurs ont figurées.

Les muscles striés longitudinaux des larves de certains Insectes (*Phryganea grandis*, *Setodes tineiformis*, *Chironomus plumosus*, *Culex annulatus* et *C. pipiens*) sont généralement volumineux et peuvent être à certains moments pourvus d'un sarcoplasme de volume extrêmement variable. Il peut ne constituer qu'une gaine mince étroitement appliquée contre la fibre; mais il l'entoure parfois d'un manchon irrégulier dont l'épaisseur peut dépasser celle de la fibre elle-même.

Les modifications subies par le chondriome sarcoplasmique sont intéressantes à signaler :

A) Dans les endroits où le sarcoplasme est peu volumineux, on remarque souvent des étranglements de cette substance paraissant provoqués par les membranes fondamentales qui la sillonnent, allant du bord externe du sarcoplasme aux disques Z de la fibre musculaire. Ces constrictiones sont quelquefois assez profondes pour que le muscle paraisse, sur toute sa longueur, bordé d'une sorte de frange en concordance avec la striation transversale (fig. CIV A).

Le sarcoplasme présente un aspect compact, et il est bourré littéralement de chondriome. Ce sont de petits réseaux de chondriocontes enchevêtrés et souvent anastomosés, bien qu'orientés sensiblement dans le sens transversal par rapport à la fibre et avec une tendance marquée à converger au point même où se trouve la strie Z. Parfois, une travée de ces chondriosomes se détache et va s'insérer face aux disques Q, disposition déjà observée par A. PRENANT chez *Gastrophilus equi*. Lorsque le sarcoplasme dessine une frange et que le chondriome ne comporte guère que 2 ou 3 éléments par frange, les extrémités tournées vers la fibre s'insèrent directement sur la zone Z (fig. CIV A).

B) Le sarcoplasme peut s'accroître considérablement en certains points, il présente alors des bombements dont l'épaisseur peut dépasser celle de la fibre. La couche ainsi formée est très irrégulière; en outre, des étranglements transverses, plus ou moins profonds, la divisent en un petit nombre de masses secondaires sans relation avec le nombre des cases musculaires. Dans ces bombements, le sarcoplasme offre des aspects différents sur le même muscle.

Il peut constituer une masse compacte contenant un nombre considérable de gros chondriocontes enchevêtrés qui, en s'anastomosant,

forment de grandes mailles qui envahissent tout le cytoplasme. De plus, ils produisent autour du noyau un enchevêtrement plus serré, une sorte d'enveloppe constituée par des filaments agglomérés de direction parallèle à la surface nucléaire et accolés plus ou moins à celle-ci.

On trouve d'autres stades où le cytoplasme commence à se

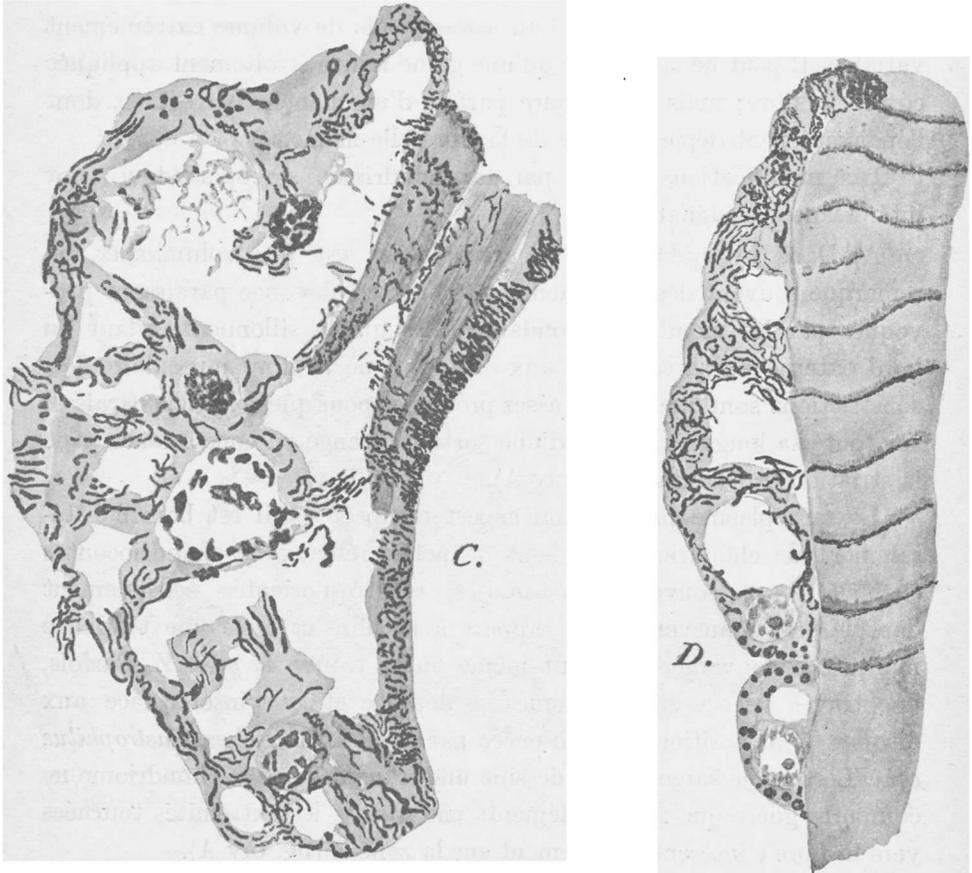


FIG. CVII. Chironome : Larve. Sarcoplasme de muscle thoracique : Formation des grandes vacuoles. Fix. : Zenk. Form. Color. : Volkonsky.

creuser de vacuoles qui, en se développant, repoussent les travées cytoplasmiques renfermant toujours le chondriome en quantité abondante (fig. CVI et CVII).

On remarque que ce chondriome forme un assez grand nombre de groupements réticulés, bien que beaucoup de filaments ou grains puissent rester libres. Peu à peu, les chondriosomes disparaissent en

laissant sur leur emplacement une sorte de réticulum très peu colorable (fig. cviii). Cette disparition ne se fait pas d'un seul coup, mais commence par les chondriosomes avoisinant la fibre musculaire. Il persiste longtemps, à la périphérie du sarcoplasme au contact de la cavité générale, une bande d'épaisseur uniforme, constituée par de nombreux chondriosomes tantôt simples, tantôt réticulés. Les figures cix et cx montrent deux aspects d'ensemble de cette disposition remarquable chez le Chironome.

Puis ces derniers chondriosomes disparaissent en même temps que le

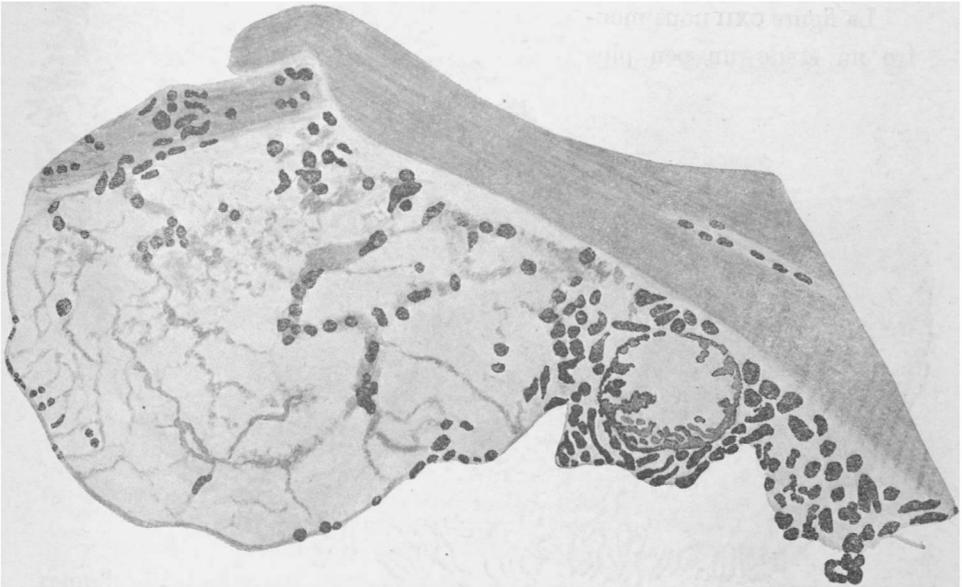


FIG. cviii. Chironome : prénympe. Sarcoplasme creusé de grandes vacuoles; le chondriome forme de grosses granulations sur les travées cytoplasmiques. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Volkonsky.

réseau achromatique se résorbe partiellement. Il ne reste plus alors que de grandes cavités optiquement vides, limitées entre elles par des lignes minces, sinueuses, garnies de place en place par quelques chondriosomes trapus. Enfin, ne persistent plus que quelques travées du réseau achromatique; le chondriome est à ce moment presque totalement disparu. Le sarcoplasme donne à ce moment l'impression d'un délabrement complet.

Chez *Triænodes*, on trouve parfois, à l'extrémité du muscle, et disposée un peu latéralement, une masse sarcoplasmique paraissant très homogène; son chondriome est formé d'un nombre considérable de filaments ramifiés ou anastomosés recouvrant la totalité du cytoplasme depuis le bord de la fibrille jusqu'au bord externe du sarcoplasme.

Tous ces filaments sont très épais, tout d'abord réguliers et uniformément chromophiles pour les colorants mitochondriaux.

Sur quelques-uns de ces filaments, on constate, dans d'autres muscles, la présence de petites nodosités; mais ce qui est plus caractéristique, ces chondriocentes perdent progressivement leur colorabilité sur certaines parties seulement de leur trajet. Il semble bien d'ailleurs que les parties les plus colorables soient aussi les plus épaisses (fig. CXI).

La figure CXII nous montre un stade un peu plus

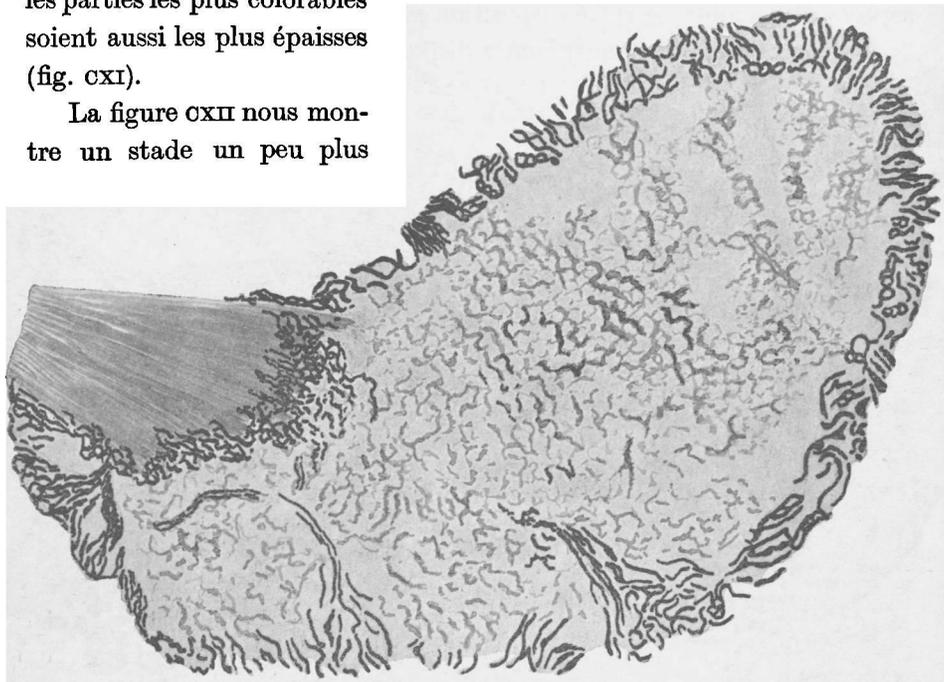


FIG. CIX. Chironome : Larve. Aspect du sarcoplasme périphérique d'un muscle de l'abdomen : Chondriome contre la cavité générale; réseau achromatique intérieur. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Volkonsky.

avancé : le plus grand nombre des filaments sont devenus incolores et les seuls éléments chromophiles sont quelques grains ou des bâtonnets.

C'est à partir de ce moment que le cytoplasme se creuse de vacuoles et finit par aboutir à un aspect de délabrement analogue à celui que nous avons décrit chez Chironome.

Chez une autre Phryganide, *Oxyethira costalis*, on peut constater que toutes les parties du sarcoplasme d'un même fragment de muscle, par exemple, dont les extrémités s'insèrent sur deux apodèmes consécutifs, ne sont pas au même stade; les masses secondaires provenant de la division de la masse principale par des cloisonnements offrent des aspects différents : riches en chondriome et pauvres en lacunes, ou inversement.

Ceci démontre que chaque partie du sarcoplasme évolue pour son propre compte, sans qu'il y ait synchronisme, même pour le sarcoplasme d'une fibre unique.

Citons encore, comme exemple de chondriome aberrant, celui du sarcoplasme de la larve de *Corethra*. Ici presque tous les muscles sont pourvus d'une couche très abondante de sarcoplasme formant, comme dans les exemples précédents, des expansions irrégulières et volumineuses; mais ce chondriome présente un caractère très particulier : l'absence presque complète de tout filament pendant la plus grande partie de la vie larvaire.

Le cytoplasme est azurophile dans la technique de VOLSKONSKY et

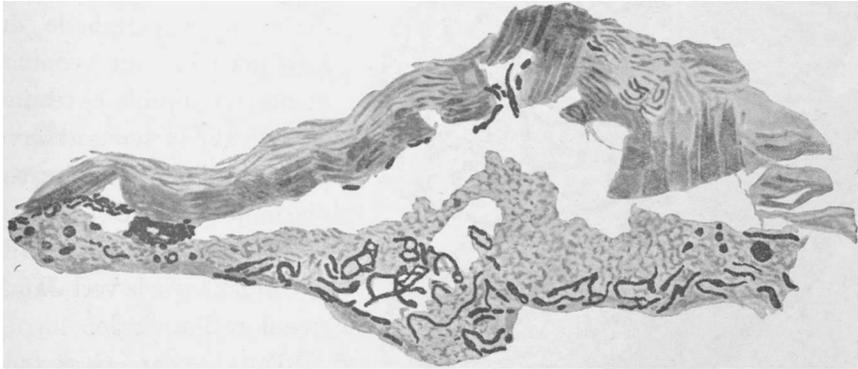


FIG. CX. Chronome : Nymphe. Sarcoplasme au même stade plus avancé que dans la figure CIX; le chondriome périphérique est plus réduit. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Volkonsky.

remplit d'abord toute la formation péri-musculaire, mais il se creuse rapidement d'espaces clairs. Le chondriome s'y trouve sous forme de quelques filaments réguliers, allongés, souvent très sinueux; les uns sont libres, d'autres s'anastomosent entre eux. La plus grande partie des chondriosomes se présentent sous l'aspect de filaments très épais, à allure moniliforme. Il arrive souvent qu'une partie du filament épais devienne moins colorable et ne soit plus qu'un ruban à peine chromophile sur lequel se détachent, intensément colorés, de gros grains vaguement sphériques.

Le cytoplasme ne contient plus alors que les grains fuchsinophiles (fig. CXIII); ces éléments restent constamment cantonnés dans les travées cytoplasmiques qui deviennent de plus en plus grêles et plus nombreuses jusqu'à donner au sarcoplasme un aspect finement réticulé; en même temps les grains fuchsinophiles perdent leur colorabilité. On peut observer tous les stades entre la fuchsinophilie la plus intense et la décoloration

presque complète, de sorte qu'au moment où le sarcoplasme a pris cet aspect finement réticulé, on n'y trouve plus de grains.

On peut hésiter sur la nature de ces derniers éléments; ils sont conservés seulement par les fixations mitochondriales, leur chromaticité est identique à celle des éléments mitochondriaux signalés chez *Chironomus*, *Phryganea*, etc.; comme eux ils perdent peu à peu leur colorabilité et finissent par disparaître lorsque le sarcoplasme est complètement réticulé.

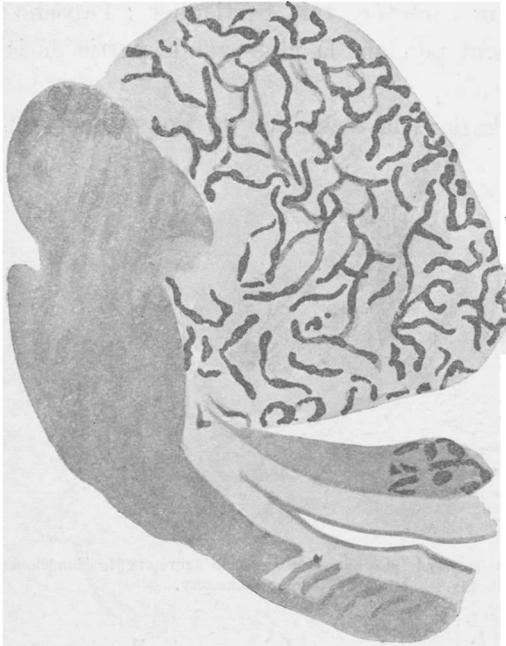


FIG. CXI. *Trianodes bicolor* : Larve. Sarcoplasme à l'extrémité d'un muscle longitudinal de l'abdomen : Chondriocontes partiellement colorables. Fix. : Zenk.-Form. Color. Hémat.-ferr.

En outre, à un certain stade, ces grains sont disposés en une couche assez dense, à la périphérie du sarcoplasme, au contact même du liquide cavitaire, comme nous l'avons observé pour le chondriome sarcoplasmique de *Chironomus* et de *Phryganea*. Enfin, ils se colorent par le vert-Janus en coloration vitale.

Tous ces caractères, tant microchimiques qu'évolutifs, parallèles à ceux des formations de nature nettement mitochondriale, nous permettent de considérer ces éléments comme de véritables chondriosomes. La taille considérable qu'ils peuvent atteindre, en égard à celle des mitochondries que l'on observe parfois dans divers tissus, nous paraît un argument de plus en faveur de l'idée de la plasticité considérable de la substance mitochondriale. Cette dernière, en effet, est susceptible de prendre les formes les plus diverses, et on ne peut affirmer la nature mitochondriale de ces formes qu'après en avoir étudié l'évolution.

Il est de plus à remarquer qu'à cette époque larvaire le chondriome des cellules digestives de *Corethra* se trouve à l'état de gros grains analogues à ceux du sarcoplasme. Cependant dans le tissu adipeux, ces formes

Il est de plus à remarquer qu'à cette époque larvaire le chondriome des cellules digestives de *Corethra* se trouve à l'état de gros grains analogues à ceux du sarcoplasme. Cependant dans le tissu adipeux, ces formes

coexistent parfois avec des filaments ou même des débuts de réseau, et dans les tubes de Malpighi, on ne trouve qu'un enchevêtrement très dense de filaments sans trace de gros grains.

Il semble qu'il y ait ici un cas assez particulier de spécificité du chondriome. Bien qu'on ait pu trouver des cas assez nombreux où cette spécificité peut se manifester, il ne s'observe que rarement avec une telle précision : qu'il nous suffise à ce propos de rappeler l'existence de trois formes nettement différentes et localisées dans les différentes parties du tube digestif chez la larve de *Culex annulatus*.

Il faut d'ailleurs reconnaître que l'idée de spécificité morphologique s'accorderait assez mal avec celle d'évolution constante qui nous semble être la caractéristique essentielle de la substance mitochondriale.

### C. — Colorations vitales

C'est chez le Chironome et chez les Phryganides que les colorations par le rouge neutre et le vert Janus, nous ont fourni les résultats les plus intéressants.

En particulier, nous avons pu observer chez Chironome un chondriome sarcoplasmique remarquablement abondant, présentant des formes ramifiées et aussi des formes réticulées (fig. CXIV E).

La figure CXIV F obtenue au cours de la même observation que ci-dessus, offre un cas de chondriome en filaments simples, légèrement flexueux, vraisemblablement en position périphérique du sarcoplasme.

La coexistence de ces deux catégories de chondriosomes si différents dans une même préparation, montre que la ramification et la réticulisation du chondriome ne sont pas des artefacts, mais bien la résultante d'un état physiologique différent.

Ces aspects confirment ainsi pleinement ceux que nous avons obtenu

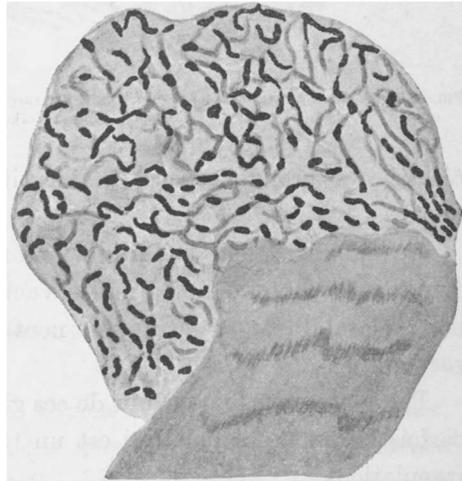


FIG. CXII. *Trienodes b.* : Larve. Sarcoplasme de muscle abdominal : Résolution des chondriocenters en grains (?).  
Fix. : Zenk.-Form. Color. : Némat. -ferr.

après fixation mitochondriale et nous permettent d'affirmer dans ce cas l'existence d'un chondriome ramifié et réticulé bien conservé par le fixateur. (Comparer G et H dans la figure cxv.)

La figure cxvi montre aussi l'existence de petits grains réfringents, non colorés, situés les uns sur le trajet des chondriocotes, les autres libres, isolément ou par groupes. Nous n'avons pu retrouver nettement ces formations sur nos préparations fixées et ne pouvons préciser leur signification. Rappelons ici que nous avons trouvé de tels grains sur les chondriocotes des glandes séricigènes des Phryganides.

Enfin, assez rarement, nous avons pu observer quelques grains prenant le rouge neutre; mais nous n'avons jamais obtenu la coloration par ce

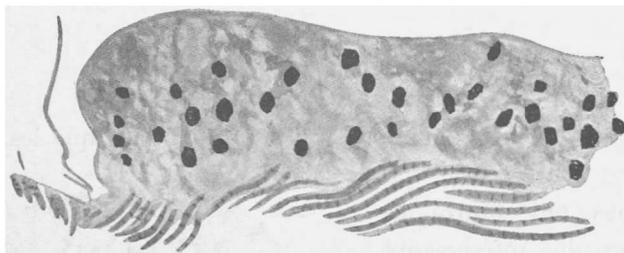


FIG. cxiii. *Corethra plumicornis* : Larve. Chondriome sarcoplasmique en forme de plaques. Fix. : Zenk.-Form  
Color. : Volkonsky.

réactif des grands espaces clairs situés entre les travées cytoplasmiques.

Les imprégnations métalliques ne nous ont pas permis de mettre en évidence le contenu des grandes vacuoles et ce caractère, ajouté à la non colorabilité par le rouge neutre, empêche de les assimiler au vacuome.

Par contre, sur le pourtour de ces grandes vacuoles, l'argent se dépose parfois en un liseré noir qui est un trait plein ou est formé de fines granulations.

Dans les travées cytoplasmiques quelques granulations et filaments sont imprégnés, mais semblent ne correspondre qu'à certaines parties du chondriome évolué.

Enfin deux autres formations peuvent aussi être plus ou moins nettement imprégnées :

a) des lames très minces, raccordées au sarcolemme et aboutissant en majeure partie à la strie Z, et qui sont les membranes fondamentales;

b) des fragments de trachéoles qui se présentent alors sous l'aspect d'une double ligne pointillée, formée de deux rangées de petits tirets très noirs; cette ligne traverse le sarcoplasme, puis pénètre à l'intérieur de la fibre où elle se recourbe pour s'insinuer entre les myofibrilles.

Les prolongements des trachéoles ne peuvent être confondus avec un véritable appareil de Golgi, ni avec les membranes fondamentales.

Les méthodes de Dietrich et du Soudan, nous ont montré qu'il existe quelques globules graisseux dans le sarcoplasme, mais en quantité très minime.

Le sarcoplasme des muscles longitudinaux des Insectes nous paraît

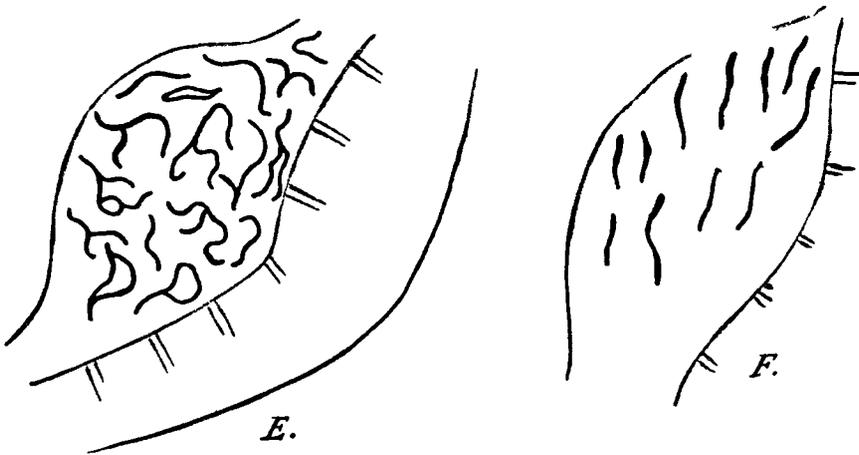


FIG. CXIV. Chronome : Larve. Sarcoplasme. E, Chondriome ramifié; F, chondriome épais, non ramifié. (Observations dans un même champ d'une préparation.) Color. vitale au vert-janus.

donc être le siège d'une série de stades sécrétoires difficilement constatables :

Au cours du cycle sécrétoire, nous voyons le chondriome se modifier, puis disparaître. A aucun moment nous n'avons pu mettre en évidence un « appareil de Golgi » selon la désignation classique. Les appareils réticulés que nous avons pu observer se rapportent ici au chondriome ou à ses modifications. On pourrait peut-être considérer le réseau achromatique qui persiste, au moins en partie, après la diminution du chondriome, comme reliquat de la substance mitochondriale ayant été utilisée au cours du métabolisme fonctionnel du sarcoplasme. Ce reliquat, peu colorable, est sans doute susceptible de récupérer par la suite la substance qui lui est nécessaire pour une reconstitution complète. On peut, en effet, attribuer à une telle reconstitution les aspects assez différents que l'on

observe dans les diverses régions du sarcoplasme d'un même muscle.

L'origine de cette substance complémentaire pourrait être le cytoplasme ou le noyau. Nous avons pu trouver quelques noyaux présentant des nucléoles fragmentés, accolés plus ou moins à la périphérie; mais nous n'avons pas observé de passage de masses nucléolaires dans le cytoplasme sous forme figurée. La question reste donc à résoudre.

De l'état de délabrement extrême auquel aboutit le cycle sécrétoire, on peut conclure à l'impossibilité pour le sarcoplasme de jouer un rôle

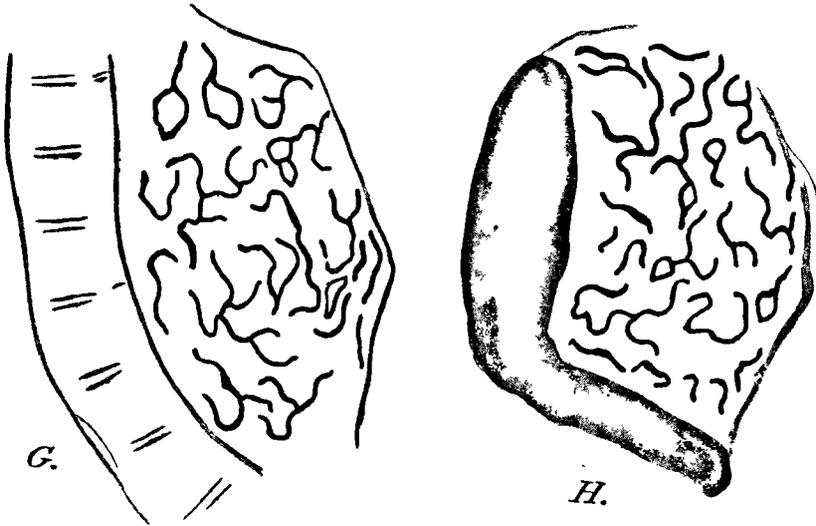


FIG. cxv. Chironome : Sarcoplasme. G, Chondriome en coloration vitale (vert-Janus) ( H, chondriome sur préparation mitochondriale fixée. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Hémat.-ferr.

dans la transmission de l'influx nerveux. Une telle transmission ne serait, en effet, vraisemblable que par l'intermédiaire d'une formation constamment en bon état physiologique, ce qui n'est pas le cas pour le sarcoplasme.

Par contre, il apparaît nettement, d'après la disposition particulière et persistante du chondriome au contact du liquide cavitaire, que cette formation doit avoir une part très active dans l'extraction et l'élaboration des éléments nutritifs contenus dans ce liquide, éléments qu'une transformation adéquate doit amener à l'état de substance assimilable pour le muscle.

## CHAPITRE XII

## Tissu adipeux

## HISTORIQUE

Le tissu adipeux des Insectes a fait l'objet d'un nombre considérable de travaux. Nous n'en citerons que quelques-uns, la presque totalité de ces recherches ayant été effectuées sans l'emploi des méthodes modernes de cytologie. On a de ce fait négligé les constituants cytoplasmiques dont l'étude nous paraît actuellement indispensable à une conception un peu plus précise des phénomènes métaboliques dans la cellule. Nous insistons, par conséquent, plus spécialement sur les travaux publiés après la mise en application de ces méthodes.

Au point de vue purement morphologique, rappelons que la plupart des auteurs : SOMMER,

chez *Macrotoma plumbea*, WIDOWIEJSKI chez *Chironomus* et chez *Culex*, PHILIPSCHENKO chez les Collemboles, BERLESE, OKAJIMA, KREUSCHER chez *Dytiscus*, divisent le tissu adipeux en deux catégories : le tissu adipeux périphérique, placé immédiatement sous l'hypoderme, séparé en masses correspondant aux segments du corps et le tissu adipeux interne, généralement au voisinage du tube digestif.

C'est cette répartition que nous avons également observée chez quelques Diptères (*Culex*, *Chironomus*, *Dicranomyia*) et chez les Phryganides.

Malgré les aspects différents que peut revêtir ce tissu dans des espèces voisines, il ne nous paraît pas utile de considérer d'autres divisions du tissu adipeux, comme a pu le faire HOLMGREN chez les Mycetophilides, où cet auteur arrive à distinguer quatre espèces de tissus adipeux, selon leur position et leur aspect.

En ce qui concerne les produits élaborés par ce tissu, les recherches ont été effectuées plus spécialement sur les larves d'insectes holométa-

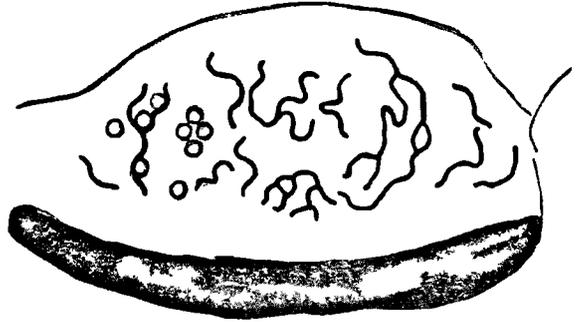


FIG. CXVI. [Chironome : Sarcoplasme. Chondriome ramifié et grains réfringents. Coloration au vert-Janus.

boles, et les auteurs ont pu reconnaître deux catégories de formations de réserves (graisses et albuminoïdes) et un produit d'excrétion : les urates.

Une étude détaillée de l'évolution du corps gras a été faite par PEREZ (1910) chez la larve de *Calliphora erythrocephala*. L'auteur montre que chez cette larve les cellules remplissent en même temps les fonctions de cellules adipeuses et de cellules à urates.

Ce n'est que dans ces dernières années que nous trouvons des travaux ayant été effectués d'après les méthodes mitochondriales.

WEJDOWSKY (1925) publie une étude sur les cellules adipeuses de l'Abeille. Il trouve que « toute la formation de la substance grasseuse a son origine dans les mitochondries ».

Nous avons publié (1927) une note sur le tissu adipeux des Phryganides étudié d'après les colorations vitales et les techniques mitochondriales et d'imprégnation.

NOËL (1928) décrit le chondriome du tissu adipeux chez *Bombyx mori* et chez *Pieris brassicae*.

Dans son travail sur le corps adipeux des Hyménoptères, SCHMIEDER (1928) fait quelques allusions aux théories mitochondriales, mais ses recherches n'ont pas été réalisées à l'aide des techniques mitochondriales. DE BOISSEZON (1930) traite le tissu adipeux de *Culex pipiens* et *Theobaldia annulata* du point de vue histo-chimique sans description spéciale de l'évolution du chondriome. Nos observations sont relatives au tissu adipeux chez *Culex pipiens* et *Culex (Theobaldia) annulatus*, et chez quelques Phryganides. Nous n'avons pas recherché l'origine de ce tissu et avons surtout étudié l'évolution des constituants cytoplasmiques.

#### OBSERVATIONS PERSONNELLES

##### A. — *Culex* (= *Theobaldia*) *annulatus*

TISSU LARVAIRE : *Techniques mitochondriales*. — Le tissu adipeux périphérique est représenté chez la larve très jeune de *Culex annulatus*, par quelques cellules accolées à l'hypoderme, dont elles se distinguent assez difficilement. Mais bientôt, elles forment des nappes qui restent accolées, au moins en partie, à cette couche et simulant une sorte d'assise sous-jacente. Ce n'est cependant que dans le thorax et, parfois, dans les replis segmentaires de l'abdomen, que l'on peut en observer, toujours en petite quantité, surtout dans l'abdomen.

Les cellules sont à ce moment de petite taille; le noyau, relativement volumineux, contient de petits blocs de substance azurophile dont quelques-uns sont disposés avec régularité à la périphérie; il est, de plus,

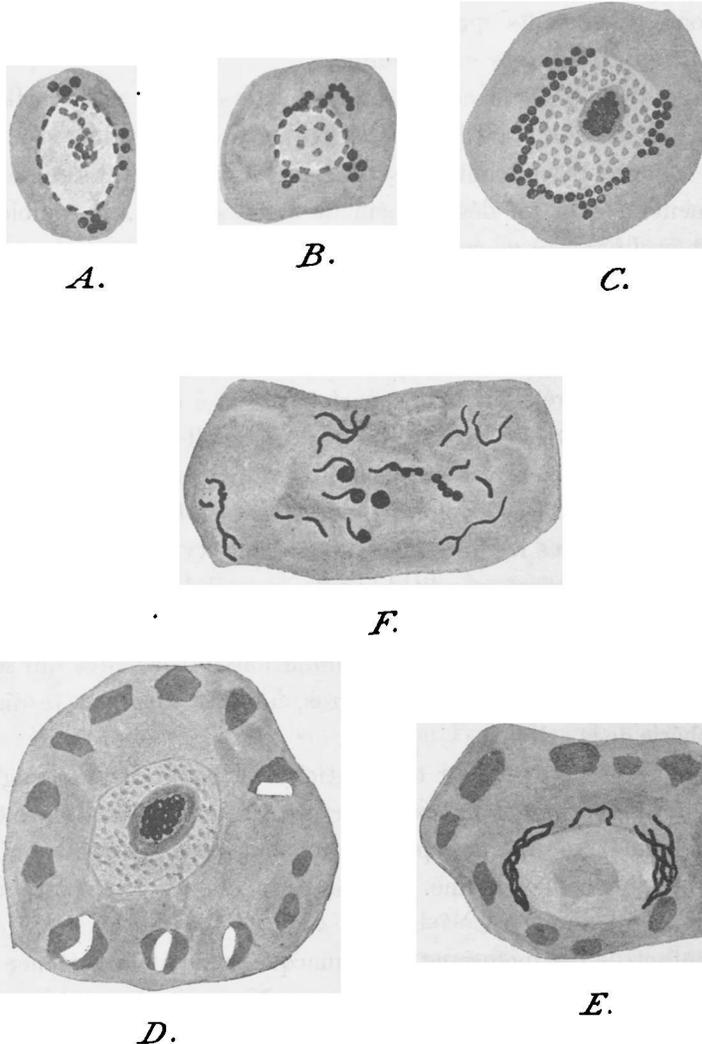


FIG. CXVII. *Culex p.* : Larve jeune. A, Cellule très jeune; B, C, développement des granulations périnucléaires; D, corps cristalloïdes périphériques et vacuoles; E, corps cristalloïdes périphériques, chondriome périnucléaire; F, coupe tangentielle, chondriome formant des plastés. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Hémat.-ferr.

pourvu d'un nucléole fuchsinophile à peu près sphérique, généralement central. Dans le cytoplasme (fig. cxvii A, B, C) on remarque autour de ce noyau et l'entourant plus ou moins complètement, des amas fuchsi-

nophiles, accolés à la membrane et occupant parfois une grande partie de la mince couche cytoplasmique.

Ces amas sont constitués de granulations très rapprochées les unes des autres; fait intéressant, il ne paraît pas exister, en dehors de ces granulations, d'éléments présentant le caractère de chondriosomes individualisés dans le reste de la cellule.

Les nappes adipeuses ne comportent à ce stade qu'exceptionnellement deux couches de cellules. Chez une larve un peu plus âgée, la nappe adipeuse, toujours placée contre l'hypoderme, mais pouvant s'en détacher partiellement, a subi un développement assez sensible. Il semble bien qu'il y ait prolifération de cellules à leur intérieur, comme ont pu également l'observer BERLESE, POSPIELOW et HUFNAGEL chez les Lépidoptères, mais il faut surtout attribuer leur accroissement à l'augmentation de taille de chacun des éléments. Nous n'avons jamais observé de mitose, par contre nous avons parfois observé deux noyaux encore accolés, indice de division directe. Le noyau constitue encore la majeure partie de la cellule et il est entouré de groupements des granulations sphériques chromophiles devenues plus grosses et formant des calottes irrégulières, rattachées les unes aux autres (fig. CXVII C).

A mesure que la larve grandit, la taille des cellules adipeuses s'accroît sans que leur répartition change sensiblement. On assiste alors à une migration centrifuge très nette des granulations précédentes qui se sont fusionnées en quelques globules très gros, lesquels viennent se disposer à la périphérie de la cellule.

Ces inclusions perdent leur chromaticité au cours de leur migration à travers le cytoplasme et finissent par prendre une coloration naturelle jaunâtre à laquelle se superpose parfois au début une légère teinte enfumée, si l'on emploie l'hématoxyline. Par la suite elles ne se colorent plus (fig. CXVII D, E).

Au contact de ces inclusions, on remarque souvent la présence d'une petite vacuole claire, en forme de croissant. Nous n'avons pu déterminer s'il s'agissait d'un retrait de cytoplasme sous l'influence du fixateur, ou d'un changement d'état de l'inclusion.

Nous croyons cependant que les inclusions, très volumineuses, ne se transforment pas entièrement en substance dialysable, car, sur des cellules un peu plus âgées, on retrouve le pourtour de la cellule déchiqueté avec un corps cristalloïde dans chacune des entailles. La coloration naturelle est nettement jaune pâle et l'aspect est devenu cristalloïde.

Certaines cellules isolées semblent ainsi posséder une véritable couronne de ces productions cristalloïdes très semblables à ce moment aux inclusions qui se trouvent dans le tube de Malpighi surtout chez *Culex pipiens*, mais qui en diffèrent cependant par leur insolubilité dans les réactifs employés au cours de la fixation et du montage. Ces formations persistent longtemps à la périphérie de la cellule, spécialement en bordure externe de la nappe adipeuse, c'est-à-dire au contact même du liquide cavitaire, ce qui semble indiquer une dissolution lente par ce dernier.

HOLLANDE a signalé dans le tissu adipeux des chenilles de *Vanessa io* et *V. urticae*, mais à la fin de la vie larvaire, un processus à peu près analogue amenant l'évolution des enclaves périnucléaires en cristalloïdes. L'auteur pense que leur formation pourrait être attribuée au noyau, mais reste très dubitatif. Il envisage une transformation de substances albuminoïdes périnucléaires en urates sous l'influence de ferments sécrétés par le noyau. PAILLOT et NOËL décrivent chez *Pieris brassicae* des formations cristalloïdes à centre clair, peu colorables par la fuchsine, apparaissant seulement à la nymphose et qu'ils considèrent comme produits de déchet de la vie cellulaire.

DE BOISSEZON, chez *Culex pipiens*, publie en même temps que nous-même l'observation de grains d'excrétion à un stade très jeune de la larve.

On voit que les observations rapportées par HOLLANDE, PAILLOT et NOËL, se rapportent à un âge avancé de la larve, à une époque où, par suite, les déchets de l'organisme ont eu l'occasion de s'amasser. Chez *Culex*, cette expulsion correspond, au contraire, au stade jeune de la larve en plein accroissement des tissus; de plus, toutes les cellules adipeuses périphériques semblent passer primitivement par ce stade.

La situation périnucléaire des granulations reconnue par HOLLANDE, laisse penser que le noyau y joue un certain rôle. Toutefois, l'appellation de granulations « chromatiniennes » qu'emploie l'auteur ne nous paraît pas être justifiée ici. Nous avons, en effet, observé que les masses de chromatine intra-nucléaire étaient nettement azurophiles, tandis que les masses périnucléaires sont fuchsinophiles. Sur une cellule très jeune offrant les granulations encore peu épaisses au contact du noyau (fig. CXVIII B) il n'existe qu'un nucléole très réduit. Par contre, lorsque les masses fuchsinophiles sont bien constituées, on observe de nouveau un gros nucléole sphérique dont la partie centrale seule est fuchsinophile.

Y a-t-il eu passage de la substance nucléolaire dans le cytoplasme ? Cela nous paraît extrêmement probable, mais nous ne sommes pas arrivés à le vérifier. De BOISSEZON énonce simplement qu'elles sont sécrétées, par le nucléole du trophocyte.

La nature chimique de ces corps cristalloïdes subit des changements importants : principalement protéique au début, elle finit par se rapprocher des urates avec cependant un léger substratum protéique. HOLLANDE y a mis en évidence des substances du groupe des nucléo-protéides. De BOISSEZON leur attribue une nature purique.

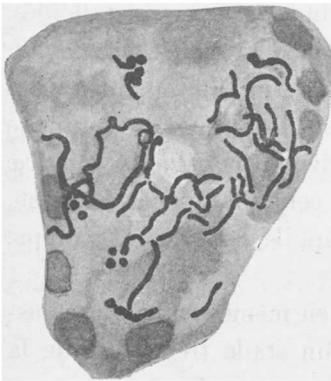


FIG. CXVIII. *Culex annulatus* : Larve âgée. Cellule adipeuse : inclusions périphériques (urates ?). Chondriocentes groupés en complexes. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Hémat.-ferr.

NAKAHARA (1917) signale bien des émissions nucléaires dans le tissu adipeux, mais il les considère comme évoluant en granules albuminoïdes. Au cours des premiers stades de l'évolution intracytoplasmique de ces productions, nous n'avons pu mettre en évidence dans la cellule aucun chondriosome nettement individualisé. Tout au plus peut-on mentionner que les premières masses périnucléaires présentent la même chromophilie que le chondriome, mais il semble y avoir production directe d'enclaves sans production de véritables chondriosomes. Nous ne pensons pas qu'il s'agisse de productions uniquement cytoplasmiques, comme

l'a signalé NOËL chez *Pieris brassicae*; le noyau nous semble bien être à l'origine du phénomène d'élaboration, par émission de substances dialysables et de ferments.

Dès que les corps cristalloïdes ont quitté la zone du noyau, les cellules du tissu adipeux périphérique paraissent commencer un nouveau cycle fonctionnel.

Il est alors fréquent d'observer certaines cellules dont le noyau est entouré presque complètement de masses constituant de minces croûtelles, dans lesquelles on peut cependant distinguer quelques alvéolisations, et aussi quelques filaments qui tendent à se développer dans le cytoplasme. Parfois, un encroûtement est un peu plus épais et forme une masse peu compacte, presque diffuse, tandis que des filaments sont perceptibles dans les régions voisines.

De telles masses sont le plus souvent rassemblées en deux ou trois points de la zone périnucléaire, mais envoient de l'une à l'autre quelques tractus unissants, bien qu'elles demeurent individualisées. En raison de leurs différents caractères, nous les supposons mitochondriales, et constituant à cette période la totalité du chondriome présent dans la cellule. Les mailles deviennent ensuite plus grandes, les filaments, moins ramassés, se dégagent de plus en plus et occupent une zone étendue dans le cytoplasme (fig. CXVII E et CXVIII). Certains filaments sont libres de tout

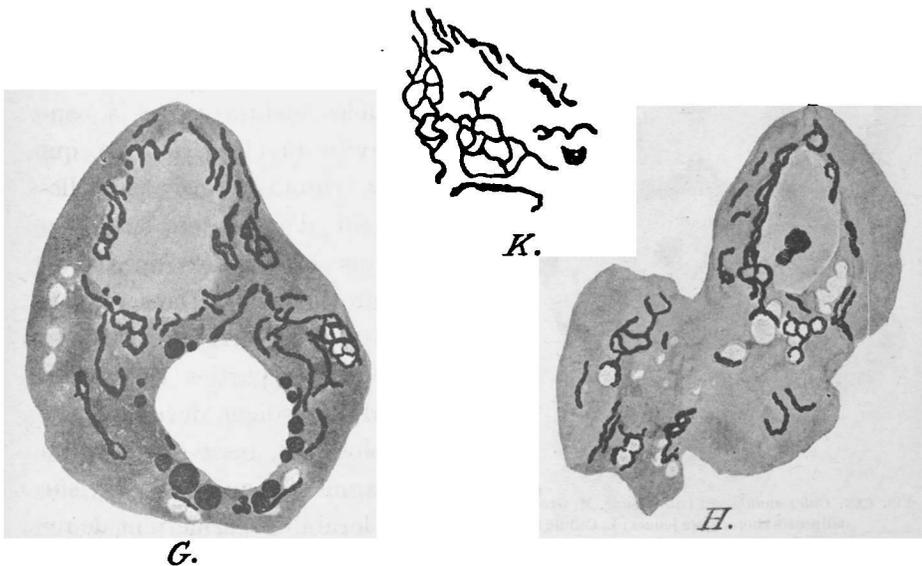


FIG. CXIX. *Culex annulatus* : Larve. Cellules adipeuses thoraciques. G, Vacuoles enclavées dans chondriome et grosse vacuole à plastes albuminoïdes périphériques; H, petites vacuoles enclavées ou bordées par le chondriome, il n'existe pas encore de grosse vacuole ni de plastes albuminoïdes; K, chondriome en réseau dans une cellule adipeuse d'âge moyen. Fix. : G, Zenk.-Form.; H, K, Fix. : Begaud. Color. : Hémat.-ferr.

rapport avec la masse primitive. La plupart se répartissent en petits groupements anastomosés et produisent même de petits réseaux. Le noyau possède à ce moment un gros nucléole central, presque sphérique : il semble à ce stade ne pas subir de modification. Jusqu'à ce moment, il n'existe pas d'enclaves grassieuses ou albuminoïdes dans le cytoplasme du tissu adipeux.

Chez la larve d'âge moyen, les cellules sont de grande taille et leurs limites paraissent moins visibles, mais elles ne forment pas un syncytium. Les nappes de tissu interne ont pris un développement plus important; leurs cellules ressemblent, abstraction faite des corps cristalloïdes qu'on

n'y trouve pas, aux cellules du tissu périphérique. Le chondriome comporte à ce moment deux catégories d'éléments; les uns sont des complexes de chondriosomes, analogues à ceux que nous venons de signaler dans la cellule plus jeune, mais beaucoup plus étendus, ils laissent distinguer de grandes mailles irrégulières formées par les filaments qui s'enchevêtrent et s'anastomosent.

L'évolution de ce chondriome filo-réticulaire se fait ensuite très vite de deux façons nettement différentes :

A) En premier lieu, on voit (fig. CXIX G, H) dans les parties incurvées

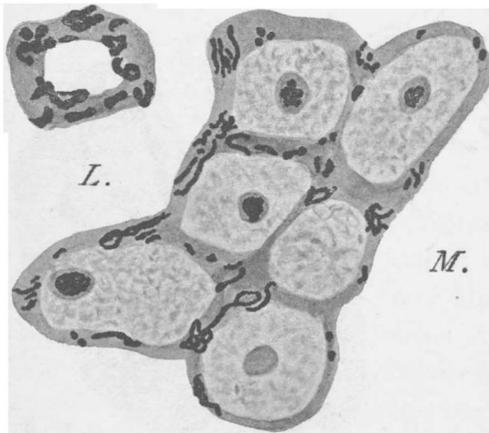


FIG. CXX. *Culex annulatus* : Larve jeune. M, Groupe de cellules adipeuses thoraciques jeunes; L, Cellule adipeuse jeune après imprégnation osmique. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Hémat.-ferr.

que présente le chondriome filamenteux, de petites vacuoles incluses dans la cavité du chondriosome, qui les entoure ainsi partiellement; d'autres sont enclavées dans les mailles du réseau mitochondrial. Dans ce dernier cas, il arrive parfois que certaines parties du réseau primitif soient devenues non colorables, mais les quelques fragments qui gardent leur colorabilité permettent de reconstituer l'ensemble.

Enfin, il existe quelques vacuoles isolées ou par petits groupes, qui sont libres de tout contact avec le chondriome. En raison des nombreuses formes intermédiaires que nous avons observées entre la vacuole largement encapsulée par le chondriosome et le cas où le chondriosome devient de plus en plus réduit, nous pensons que ces vacuoles libres sont des éléments détachés d'un chondrioconte, mais qui ont dû se trouver primitivement à son contact.

Le contenu de ces vacuoles noircit par les vapeurs d'acide osmique et se colore par les réactions au Soudan III, à l'écarlate, au bleu de Nil : il s'agit par conséquent de graisses. Toutefois, si les plus gros globules se colorent intensément par ces derniers colorants, les plus petits se colorent faiblement ce qui indique une évolution encore incomplète.

L'imprégnation osmique d'une cellule plus jeune met en évidence (fig. CXX) quelques gros complexes à mailles peu nombreuses qui rappellent

l'aspect de quelques chondriocotes isolés ou en complexes, fortement empâtés par le dépôt métallique. Le contenu des mailles n'est pas imprégné.

Dès qu'on arrive au stade des vacuoles nombreuses, l'imprégnation ne permet plus guère de distinguer les éléments, les cellules se montrant bourrées d'enclaves ayant réduit massivement l'acide osmique.

Peu à peu, le cytoplasme se remplit de vacuoles très serrées, formant parfois de petits alignements; mais, le plus souvent, elles constituent par leur accollement des plages irrégulières qui occupent de grands espaces de la cellule jusqu'au moment où leur fusion donne naissance à des vacuoles de taille plus grande.

Ensuite, les vacuoles primitivement isolées constituent par la fusion de leur contenu, une énorme vacuole occupant une position voisine du noyau, dont elle atteint à présent la taille (fig. CXIX G).

A ce stade, le chondriome forme encore autour du noyau une sorte d'enveloppe de petits réseaux entremêlés de filaments ainsi que de granulations sidérophiles.

B) On trouve, en outre, d'autres éléments plus individualisés; ce sont des filaments tantôt longs, flexueux et lisses, tantôt plus courts, plus épais, ou moniliformes.

Il faut noter une tendance remarquable du chondriome filamenteux à constituer des grains. On rencontre, d'ailleurs, très souvent, de tels grains encore alignés sur l'emplacement du chondriocote qui leur a donné naissance (fig. CXVII F). A côté de ceux-ci, on trouve d'autres grains de tailles très diverses, intermédiaires entre celle du grain visible sur le chondriocote, jusqu'à celle du gros plaste sidérophile de diamètre cinq à dix fois plus grand.

Deux régions sont particulièrement riches en ce genre de plastes, comme aussi en chondriocotes : ce sont le pourtour du noyau et le bord de la grosse vacuole.

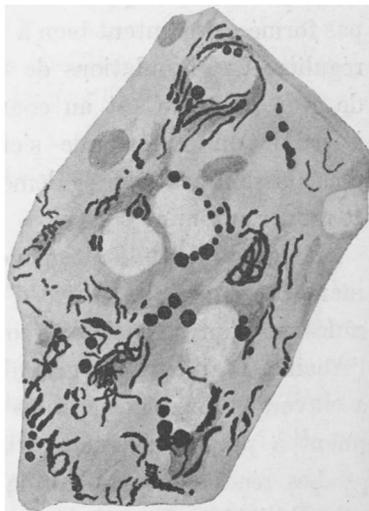


FIG. CXXI. *Culex annulatus* : Larve âgée. Tissu adipeux. Stade des grandes vacuoles bordées de plastes et de chondriocotes. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Hémat.-ferr.

On voit, en effet, souvent accolés à cette dernière, un nombre élevé de plastes, très gros en majorité, bien qu'ils soient entremêlés de quelques grains de petite taille. Tous ces plastes sont disposés sur un ou sur deux rangs, de façon presque régulière, autour de la vacuole. Cette disposition résulte vraisemblablement du refoulement des plastes, ainsi que du chondriome, provoqué par l'augmentation de diamètre de la vacuole (fig. CXXI). Il faut cependant remarquer que la presque totalité des plastes se trouve aux abords immédiats de la vacuole. Certains noyaux, d'ailleurs rares et appartenant à des cellules où la vacuole centrale n'est pas formée, présentent bien à leur périphérie une couronne plus ou moins régulière de granulations de taille moyenne, mais on n'y observe pas de gros plastes. C'est au cours de la dispersion de ces petits plastes à partir du noyau que s'effectue leur croissance, jusqu'au moment où, subissant peut-être également une attraction de la vacuole, ils viennent se ranger autour de celle-ci.

Malgré une étude attentive, nous n'avons pas observé de rupture de membrane nucléaire suivie d'une invasion du cytoplasme par des granules nucléaires basiques comme le signale BISHOP (1922-1923) chez l'Abeille. D'ailleurs, les granules observés croissent bien dans leur trajet à travers le cytoplasme, mais ils ne perdent pas leur basophile et continuent à prendre l'hématoxyline jusqu'à leur complet développement.

Les réactions microchimiques (réactif de Millon), les caractères de colorabilité, montrent que ces plastes sont de nature albuminoïde; ils sont conservés par tous les fixateurs, même non mitochondriaux.

Signalons que la fixation par le Bouin, par exemple, ne montre pas toujours des grains d'aspect homogène : ils sont constitués par de petites granulations agglomérées en une sphère plus ou moins complète, dans laquelle un secteur peut se colorer par l'éosine.

De plus, on peut les retrouver même chez l'adulte.

Comme nous le voyons, l'apparition des plastes albuminoïdes s'effectue déjà chez la larve jeune, bien que leur formation n'acquière son complet développement qu'au moment de la métamorphose. Cette apparition précoce diffère sensiblement de ce qui a été signalé chez les insectes holométaboles où l'apparition des granules albuminoïdes se fait, en général, au moment même de la nymphose, ou à la période qui la précède immédiatement. C'est ce qui a été particulièrement établi chez les Lépidoptères (BERLESE 1899-1901, NAKAHARA 1917, HUFNAGEL 1918), chez les Coléoptères (BERLESE 1899-1901, KREUSCHER 1922) et chez les Hymé-

noptères (BERLESE, PEREZ, TIEGS). Cependant chez les Diptères, BERLESE, PEREZ et récemment DE BOISSEZON ont signalé l'apparition des granules albuminoïdes chez les larves jeunes. KREUCHER (1922) signale chez *Dytiscus* que la formation des granules peut se continuer chez l'imago.

SCHNEIDER (1928) distingue deux catégories de granules albuminoïdes (acides et basiques), et observe chez la larve jeune quelques rares cas d'apparition de granules d'une seule nature — en majorité acides — alors que, chez la larve adulte et la prépupe, il trouve constamment les deux catégories (acide et basique).

Quant à l'origine de ces inclusions albuminoïdes que nous pensons devoir être ici d'origine mitochondriale, elle a fait l'objet de nombreuses discussions.

BERLESE attribue la formation des sphérules albuminoïdes dans le tissu adipeux de *Calliphora erythrocephala* à l'absorption, par le tissu, d'une substance albuminoïde issue du tube digestif (Contra PEREZ).

La substance émigre d'abord vers le noyau, dont les enzymes la transforment en substance élaborée colorable; cette dernière émigre ensuite vers les régions périphériques de la cellule.

Cette première élaboration est suivie de l'absorption et de l'élaboration par les mêmes cellules adipeuses du plasma provenant de la dissolution musculaire. Les produits de ces élaborations forment les pseudonucléi de KOWALESKI et de VAN REES, qui sont ensuite excrétés de la cellule adipeuse, pour servir à l'élaboration de nouveaux tissus.

HUFNAGEL signale chez *Hyponomeuta* une apparition assez tardive de ces inclusions albuminoïdes. Elle n'a lieu que lorsque la chenille a cessé de manger, à la période prémétamorphique et s'effectue « en même temps que la graisse diminue ». Petites dans le thorax, ces inclusions sont beaucoup plus grandes et souvent cristalloïdes dans l'abdomen, particulièrement au voisinage de l'intestin moyen.

Chez l'imago, la graisse réapparaît en même temps que les inclusions albuminoïdes diminuent ou même disparaissent. L'auteur constate l'alternance sur la même cellule des inclusions grasses et des inclusions albuminoïdes, mais n'indique pas si elle voit là l'indice d'une relation entre ces deux sortes de formations.

PAILLOT et NOËL (1928) trouvent quelques gros plastes albuminoïdes, auxquels ils attribuent une origine mitochondriale, dans le tissu adipeux de *Pieris brassicæ* à la fin de la vie larvaire.

*Colorations vitales.* — Si l'on examine, en double coloration vitale, le tissu adipeux d'une larve âgée de *Culex*, il se montre littéralement bourré de globules de différentes tailles. Les uns très petits, sont serrés les uns contre les autres et remplissent la plus grande partie des espaces entre les globules de grande taille. Ces deux catégories sont constituées de globules réfringents, ne se colorant pas par le rouge neutre et prenant une teinte grisâtre par exposition aux vapeurs d'acide osmique. Au milieu de ces globules réfringents, se trouvent des boules à contour moins net, colorées faiblement par le rouge neutre.

Le vert-Janus colore parfois un point sur le bord de certains des petits grains réfringents, ou encore des granulations plus grosses accolées à la périphérie des boules colorées au rouge neutre. Ce sont vraisemblablement des grains albuminoïdes au début de leur élaboration.

Dans la période prémétamorphique, le tissu adipeux de *Culex* se charge de plus en plus en grosses vacuoles, et, au moment de la métamorphose, les travées de cytoplasme sont devenues très minces, formant de place en place une couche un peu plus épaisse entre les gros plastes et les vacuoles. Le chondriome est alors extrêmement rare et souvent constitué par des filaments peu réguliers, isolés, sans formes évolutives. De nombreuses travées, réduites presque à une lamelle, ne montrent même plus de chondriosomes.

**TISSU IMAGINAL.** — Dans la nappe adipeuse chez la larve âgée, la méthode de VOLSKONSKY colore de façon toute particulière un groupe de cellules (en voie de prolifération par amitose) représentant les cellules du tissu adipeux imaginal. Le noyau possède quelques granulations irrégulières, azurophiles et un nucléole assez gros qui ne prend par la fuchsine ou la prend très peu. Le cytoplasme forme autour du noyau une couche mince nettement azurophile dans laquelle on ne distingue pas de formation prenant la fuchsine. Cependant, on trouve parfois, mais rarement, une petite masse fuchsinophile accolée contre le noyau en une région où le cytoplasme est moins coloré. Ces cellules, très petites, accolées les unes contre les autres, paraissent ainsi presque totalement dépourvues de chondriome, ce qui nous paraît être un caractère assez général de toutes les cellules somatiques au stade immédiatement postérieur à une division, ou encore éloignées de leur état fonctionnel, comme nous le verrons à propos des cellules de remplacement dans l'intestin.

Chez l'imago, le tissu adipeux occupe, contrairement à ce que nous avons vu chez la larve, la presque totalité de l'espace laissé libre dans

l'abdomen par les organes génitaux. Ceci, plus particulièrement chez la femelle où la plupart des muscles abdominaux sont en régression très avancée.

Ce tissu abdominal forme une masse unique enveloppant les quelques organes qui se trouvent encore dans cette région. Son aspect réticulé, à grandes mailles vides, est l'aspect d'un tissu arrivé au terme de l'épuisement des réserves (fig. CXXII). Les mailles sont le plus souvent constituées par de minces lames de cytoplasme, à peine reconnaissables si elles n'étaient jalonnées d'un assez grand nombre de chondriocotes

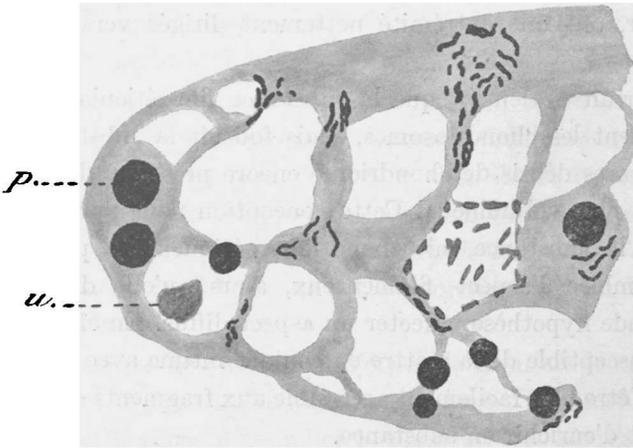


FIG. CXXII. *Culex pipiens* : adulte. Tissu adipeux : chondriome rare, disposé dans les travées cytoplasmiques limitant les vacuoles graisseuses; *p*, plastes albuminoïdes; *u*, corps cristalloïde (urate ?). Fix. Zenk.-Form. Color. : Volkonsky.

courts, disposés en longueur sur les travées. De place en place, une travée se montre plus épaisse et contient dans toute son étendue les mêmes chondriocotes, orientés dans le sens de la longueur. Il semble bien que le chondriome soit redevenu plus abondant qu'au moment de la nymphose. Cette augmentation ne nous paraît pas s'effectuer selon la théorie de la phase descendante du cycle sécrétoire, comme l'a observé NOËL, bien qu'à ce stade on assiste à une diminution des plastes albuminoïdes, qui finiront par disparaître complètement chez la femelle au moment où la vitellogénèse s'achève. Nous n'avons aperçu aucune des formes dites évolutives qui puisse appuyer cette conception; mais nous avons observé, répartis également dans toute la masse adipeuse, des noyaux qui ne nous ont paru contenir aucune nucléole et qui étaient pourvus extérieurement d'une masse tantôt compacte, tantôt filo-réti-

culaire, ou même simplement filamenteuse, appliquée intimement contre la membrane nucléaire, ou mieux, disposée sur l'emplacement même de la limite du noyau.

On peut admettre ici différentes hypothèses sur la régénération du chondriome. Il se peut que la substance sidérophile de la masse filoréticulaire périnucléaire s'organise simplement en filaments qui deviennent libres et émigrent ensuite dans les travées cytoplasmiques adjacentes. C'est d'ailleurs ce qui semble être confirmé dans une certaine mesure par l'aspect qu'offrent certains noyaux entourés de filaments courts, bien individualisés et qui, au lieu d'être appliqués contre le noyau dans toute leur longueur, ont une extrémité nettement dirigée vers la périphérie de la cellule.

Il se pourrait également que la substance filoréticulaire ne formât pas directement les chondriosomes, mais fournisse la substance qui permettra aux rares débris de chondriome encore présents, de reconstituer des éléments plus volumineux. Cette conception nous paraît se heurter au fait que la substance mitochondriale périnucléaire prend, le plus souvent, d'emblée l'aspect filamenteux, alors qu'elle devrait plutôt, dans la seconde hypothèse, affecter un aspect diffus. En effet, ce dernier serait plus susceptible de la mettre en contact intime avec le cytoplasme et partant, d'être plus facilement accessible aux fragments de chondriome qu'il s'agirait d'enrichir en substance.

Nous n'avons pas observé ici de stade diffus du chondriome, et nous pensons que la régénération se fait directement à partir de la substance périnucléaire.

## B. — Phryganides

Chez les larves de Phryganides, le tissu adipeux est surtout développé dans l'abdomen où il forme de petites nappes segmentaires, indépendantes les unes des autres, situées dans la partie latéro-dorsale de chaque métamère.

Examiné par transparence, ce tissu présente une coloration verte, plus ou moins intense, dans tous les genres que nous avons étudiés, sauf chez *Triænodes* où la coloration est jaune.

Le tissu est souvent formé, chez la larve ayant déjà acquis un certain développement, par un syncytium qui présente un système de travées dessinant de grandes mailles : il a l'aspect mésenchymateux, quelque peu analogue à celui que V. VOINOV (1927) a signalé chez le Chironome.

A l'examen sur le frais, sans coloration, on trouve de nombreux noyaux sphériques, à contenu finement piqueté, distribués assez irrégulièrement. Le cytoplasme (souvent très réduit) contient en outre trois catégories d'éléments que nous dénommerons vacuoles, sans vouloir par ce mot, préjuger de leur nature : a) des vacuoles non colorées de 2 à 3  $\mu$  de diamètre, peu nombreuses, disséminées entre les autres formations décrites ci-dessous; b) des vacuoles colorées en vert-bleu de diamètre supérieur et variant de 3 à 5  $\mu$ ; c) des vacuoles colorées en jaune-verdâtre dont les plus petites sont de dimension analogue à celle des vacuoles précédentes, mais dont les plus grosses atteignent jusqu'à 15  $\mu$ . Le contenu de toutes ces vacuoles est toujours homogène.

La couleur verte de l'animal est due à la juxtaposition des deux dernières catégories de vacuoles, la teinte pouvant varier du vert intense au jaune à peine verdâtre selon la catégorie prédominante. Il semble d'ailleurs que les changements de coloration soient en rapport avec l'évolution chimique du contenu de ces éléments et dépendent assez étroitement du temps qui s'est écoulé depuis l'ingestion de la nourriture, ainsi que de la richesse de cette nourriture en pigment chlorophyllien.

Soumis à l'action de l'alcool, de l'éther, le tissu adipeux se décolore complètement. L'action des acides ou des bases, l'examen spectroscopique ne permettent pas d'assimiler le pigment vert-bleu à une chlorophylle, mais à un dérivé. Il est à remarquer que le sang lui-même a une coloration verdâtre. Nous admettons que cette pigmentation est d'origine alimentaire. Les injections de bleu de méthylène, de bleu de crésyl, de rouge neutre, n'ont coloré aucune des vacuoles. Mais, après un séjour de trois semaines dans l'eau teintée par le bleu de méthylène, on observe la coloration de quelques-unes d'entre elles et, en même temps, leur fusion, ce qui est évidemment l'indice d'une action toxique.

L'injection de carmin d'indigo a coloré quelques vacuoles de petite taille, mais aucune de celles qui sont déjà pigmentées.

Le rouge neutre, en solution dans le liquide physiologique, colore *in toto*, les vacuoles a incolores, mais est sans action sur les vacuoles vertes ou jaunes (fig. 8, pl. I). Il rougit, en période subléthale, un nucléole volumineux dans chaque noyau (ainsi qu'une rangée de petites granulations flottant dans le liquide nucléaire, lui-même incolore). L'addition de vert Janus à la solution de rouge neutre met en évidence, plus particulièrement dans les tissus ne contenant plus guère que les vacuoles à

contenu jaune, un chondriome restreint, formé de quelques chondriocotes courts semblant parfois moniliformes et de mitochondries isolées ou en courtes chaînettes. Ces chondriosomes, distribués dans tout le cytoplasme, sans orientation particulière, ne paraissent pas en contact avec les vacuoles.

Par exposition aux vapeurs d'acide osmique, il se produit tout d'abord et très rapidement un brunissement marqué des vacuoles jaunes. C'est seulement après une action beaucoup plus prolongée que les vacuoles vert-bleu brunissent à leur tour. Le changement de coloration s'accompagne donc d'une évolution chimique du solvant dans le sens d'un enrichissement en graisses. La même conclusion résulte de l'examen au Soudan III, qui colore électivement toutes les vacuoles jaunes et non les autres (fig. 9, pl. I). Sur les pièces fixées au Champy ou au Benoît, et imprégnées à l'acide osmique (12 jours), nous n'avons pu reconnaître l'existence d'un appareil de Golgi dans le cytoplasme. La méthode de Da Fano, montre, à l'intérieur des vacuoles, de petits agrégats qui sembleraient permettre d'attribuer une structure hétérogène à ces vacuoles. Mais les résultats négatifs sur le vif font penser qu'il s'agit plutôt d'un phénomène d'ordre physique, ultérieur à la précipitation de l'argent par le contenu vacuolaire. Cette opinion est d'ailleurs renforcée par l'observation suivante, faite sur ces éléments après un séjour de vingt minutes dans la solution de rouge-neutre : dans chaque vacuole se forme une, puis plusieurs granulations rouges qui, animées d'un mouvement brownien, se heurtent et finissent par se fusionner, pendant que de nouvelles granulations prennent naissance. Il s'agit là seulement de la précipitation du rouge neutre qui ne colore que faiblement le contenu vacuolaire avec agglomération ultérieure des grains précipités. La technique de Da Fano créerait donc ici une structure pseudo-hétérogène.

Les fixations mitochondriales conservent bien les vacuoles colorées en bleu-vert, qui se présentent alors sous la forme de sphérules fuchsinophiles dans la coloration d'Altmann. Les grosses vacuoles à contenu jaune ne sont pas conservées en entier. Toutefois, il persiste d'elles une sorte d'écorce fuchsinophile. Le chondriome se retrouve sous des aspects identiques à ceux qui sont décelés par le vert Janus. Les mitochondries et les plus petites vacuoles se comportent de façon identique, à la suite des colorations par la fuchsine et l'hématoxyline, au point que, seule, la différence de taille permet de les distinguer. Ce sont des éléments qui donneront les plastes albuminoïdes, ainsi qu'en témoigne l'existence de

granulations de taille intermédiaire entre les gros plastes et les grains mitochondriaux.

Comme, d'autre part, les vacuoles ici décrites ne possèdent pas de façon complète les caractéristiques du vacuome, on est amené à leur accorder plutôt une origine mitochondriale, conclusion analogue à celle de Poisson pour le tissu adipeux de *Gerris*.

Chez la larve âgée de *Setodes*, nous avons parfois trouvé un tissu adipeux à grands vacuoles séparées par de minces tractus cytoplasmiques, comme chez *Culex*. Le chondriome peut alors s'observer sous forme de chondriocontes assez longs, souvent ramifiés et parfois anastomosés (fig. CXXIII).

Signalons chez *Oxyethira costalis* un aspect légèrement différent : il existe dans cette espèce, un tissu où l'on observe de grandes vacuoles sur le bord desquelles sont amassés des plastes sidérophiles (ou fuchsinophiles) de grande taille, disposition que nous avons relatée chez *Culex*.

A l'intérieur de ces vacuoles, contre leur paroi, existe une couche assez épaisse d'une substance qui, sur les préparations colorées récemment à l'hématoxyline, présente une métachromasie intense, en rouge violacé. Cette coloration disparaît sur les préparations moins récentes.

Le reste du cytoplasme assez fortement basophile contient un chondriome réduit à de courts bâtonnets et à quelques mitochondries. Il existe parfois un chondriome épaissi, ayant assez vaguement la forme d'un huit allongé très aplati, ou encore présentant quelques mailles très petites et très peu nombreuses.

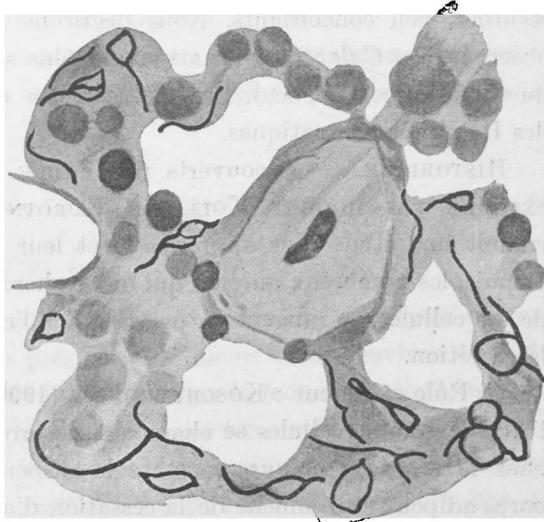


FIG. CXXIII. *Setodes t.* : Larve très âgée. Fragment de lamelle de tissu adipeux avec grandes vacuoles et chondriome ramifié et réticulaire. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Altmann.

## CHAPITRE XIII

## ŒNOCYTES

Malgré le nombre considérable de travaux consacrés aux œnocytes des Insectes, la physiologie de ces cellules est demeurée assez obscure. L'étude de leur développement, de leur histologie a également donné des résultats peu concordants. Nous décrirons ici objectivement les faits observés chez *Culex*, en nous attachant plus spécialement à l'observation du chondriome que, seul, POISSON (1923) a étudié dans son travail sur des Hémiptères aquatiques.

**HISTORIQUE.** — Découverts par FABRE, ces éléments sont ensuite examinés par SIRODOT, KOLLIKER, KOROTNEFF, WIELOWIEJSKI (1886) en fait une étude plus approfondie et leur donne le nom d'œnocytes. Depuis, les nombreux auteurs qui ont recherché quel pouvait être le rôle de ces cellules, se rangent en partisans de l'excrétion et en partisans de la sécrétion.

a) Rôle excréteur : KOSCHEWNIKOW (1900) envisage les œnocytes de l'Abeille comme cellules se chargeant de produits d'excrétion; BERLESE chez *Melophagus ovinus*, constate la dispersion des œnocytes dans le corps adipeux au moment de la cessation d'activité des tubes de Malpighi, et leur disparition lorsque ces organes fonctionnent de nouveau. HOLMGREN, PANTEL, les considèrent comme organes capables d'extraire du sang les produits qu'il excréteront ensuite.

b) Rôle sécréteur : POPOFF (1910) constate chez *Musca domestica*, le rejet de chromatine hors du noyau (chromidium de Hertwig) aboutissant ultérieurement à la constitution des mitochondries, puis de sécrétion.

STENDELL (1912), frappé de la présence des œnocytes au voisinage des trachées, leur attribue un rôle sécréteur, nécessitant une grande richesse en oxygène.

ANGLAS, VERNON, WEISSENBERG attribuent également aux œnocytes un rôle sécréteur.

KREUSCHER (1922) les considère, chez *Dytiscus*, comme des glandes à sécrétion interne. Cette sécrétion ne réduit pas l'acide osmique, elle est soluble dans l'alcool et le toluène.

HOLLANDE (1914) après avoir fait l'étude des œnocytes chez un grand

nombre d'Insectes, les considère comme sécréteurs de cristaux de cire, d'où le nom de cérédocytes qu'il leur donne.

Plus récemment, POISSON (1923), à la suite d'expériences effectuées sur différents genres d'Hémiptères, leur attribue un double rôle : excréteur pour certaines substances susceptibles d'être également rejetées par le tube de Malpighi et sécréteur pour les graisses et le glycogène.

Ce double rôle, qui se continue aussi intensément chez l'imago qu'à la période larvaire, devant assurer la constance des conditions physico-chimiques du milieu intérieur de l'Insecte.

Nous avons publié, en 1925, une note sur les œnocytes chez *Culex* et avons montré l'existence d'une fonction sécrétrice liée aux transformations du chondriome.

#### OBSERVATIONS PERSONNELLES

##### A. — *Culex* (= *Theobaldia*) *annulatus*

La larve jeune de *Culex annulatus* possède des œnocytes de forme presque sphérique, à peu près tous de même taille, environ 15 à 20  $\mu$  de diamètre, et qui sont toujours situés sur la face ventrale et les parties latérales des segments abdominaux. On les trouve soit à l'état isolé, dans le tissu adipeux, entre les muscles, soit en groupes ou nappes, formant une véritable bordure à la partie interne du tissu adipeux, et ils s'étendent parfois le long des tubes de Malpighi.

De petits groupes de ces cellules se trouvent presque régulièrement dans le repli latéral postérieur de chaque métamère. Il arrive parfois qu'une nappe d'œnocytes fasse une avancée dans le dernier segment thoracique; mais, en fait, ces éléments sont cantonnés presque exclusivement dans l'abdomen.

Chez la larve moyenne se différencie une seconde espèce d'œnocytes. Ils se distinguent de ceux décrits plus hauts à la fois par leur taille, leur nombre, leur disposition.

Bien que de dimensions encore restreintes, ces œnocytes ont une taille qui dépasse légèrement celle des œnocytes primitifs; mais ce qui les caractérise essentiellement, c'est leur réunion en groupes de cinq éléments, étroitement accolés les uns contre les autres, et donnant ainsi la fausse impression de glandes cutanées. Ces groupes occupent de chaque côté la partie postérieure des somites abdominaux et leur développement est considérablement accéléré par rapport à celui des éléments de

première catégorie. On n'observe jamais de migration de ces œnocytes, qui semblent conserver jusqu'à la fin de leur existence leur emplacement primitif.

Bien que les développements des deux catégories d'œnocytes ne soient pas synchrones, les processus d'évolution du chondriome nous paraissent être semblables, durée mise à part; aussi la description de l'évolution du chondriome ne sera-t-elle faite en détail que pour l'une des espèces d'œnocytes.

**COLORATIONS VITALES.** — Des larves de *Culex a.* et de *Culex p.* ont séjourné dans une solution très étendue de rouge neutre (environ 1/40.000 à 1/60.000). Comme nous l'avons déjà signalé, le rouge neutre est légèrement toxique et un séjour très prolongé — une à deux semaines — sans entraver entièrement leur développement, ne leur permet pas une évolution normale : elles meurent avant d'avoir réussi à se nymphoser. Aussi avons-nous dû, pour éviter toute action pathologique, ne tenir compte que des résultats après des séjours relativement courts, allant de quelques heures à un maximum de quarante-huit heures.

Dans ces conditions, la larve semble avoir conservé une vitalité normale; seuls, les œnocytes et quelques cellules du tissu adipeux se colorent.

Les œnocytes présentent alors à leur intérieur de petits amas ayant pris le rouge neutre et semblant constitués par des agglomérations d'éléments plus petits, car le contenu n'est pas homogène. Tous ces amas sont localisés dans la zone périnucléaire et, dans certains cas, constituent des plages beaucoup plus grandes, tout en conservant leur aspect non homogène.

Si l'on pratique une coloration post-vitale avec le vert-Janus sur des œnocytes de larves ayant séjourné dans le rouge neutre, ou une double coloration rouge neutre-vert-Janus sur des œnocytes de larves témoins, n'ayant subi aucun traitement, on observe en dehors de la zone occupée par les inclusions ayant pris le rouge neutre, un chondriome susceptible de présenter des aspects différents selon le développement plus ou moins avancé des plages colorées en rouge.

Sur les œnocytes à vacuoles très réduites, il y a surtout des amas de chondriome, parfois simplement filamenteux, mais le plus souvent formant des complexes réticulés aux mailles peu nombreuses, irrégulières. Ces complexes sont répartis dans toute la cellule et paraissent être à peu près isolés les uns des autres. Autour du noyau et intimement accolé contre lui, on remarque un amas chondriosomique plus dense.

On y observe des filaments fortement recourbés, semblant envelopper une partie à peu près sphérique ayant pris le rouge neutre, des parties renflées en gros grains alignés, des petites mailles circulaires alignées en chaînettes.

Les cénocytes à vacuoles nombreuses renferment une très faible quantité de filaments; mais on trouve, surtout dans la zone périphérique de la cellule, un grand nombre de granulations ayant pris le vert Janus. Certaines de ces dernières sont accolées contre les masses vacuo-

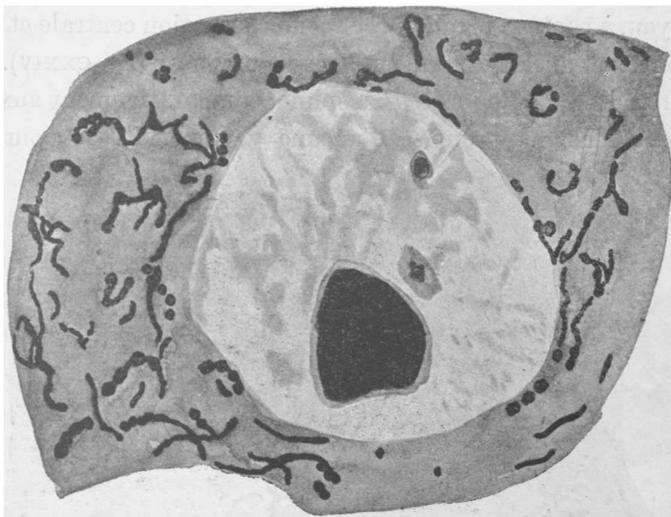


FIG. CXXIV. *Culex annulatus* : Larve jeune. Cénocyte segmentaire : Stade sans vacuoles; chondriome à tendance monilliforme. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Hémat.-ferr.

lisées; mais la majorité est répartie dans le cytoplasme, sans que l'on puisse mettre nettement en évidence leur contact avec une vacuole.

Enfin il arrive un stade où seules quelques mitochondries granuleuses prennent le vert-Janus et, à ce moment, presque tout l'cénocyte est bourré de vacuoles fixant le rouge neutre.

**TECHNIQUES MITOCHONDRIALES.** — Chez une larve très jeune, les cénocytes sont souvent réunis en petits groupes, dont tous les éléments sont de même taille. Il paraît difficile de préciser, à ce stade, quels sont ceux qui évolueront en l'une ou en l'autre des catégories signalées plus haut.

Un caractère commun à toutes ces cellules est une affinité particulière du cytoplasme pour l'hématoxyline, la fuchsine et aussi pour le bleu d'azur. Elles contiennent un chondriome très développé, constitué

par des éléments filamenteux très souvent agglomérés en complexes; leur noyau est régulier, central et généralement pourvu d'un gros nucléole.

Chez la larve un peu plus âgée, on peut trouver des groupes segmentaires d'œncytes en voie de développement. Placées le plus souvent dans un repli de l'hypoderme, sur la paroi latérale de l'abdomen, ces cellules se distinguent par leur taille et aussi par leur forme. Alors que les petits œncytes sont toujours à peu près sphériques, ceux-ci s'accolent par une surface à courbure régulière concave pour l'un, convexe pour l'autre (fig. CXXIV).

Le noyau, à contour régulier, occupe une situation centrale et contient généralement un nucléole anguleux, très volumineux (fig. CXXIV).

Le cytoplasme, toujours très basophile, comparativement aux cellules des autres tissus, n'est creusé d'aucune vacuole. Il est pourvu d'un

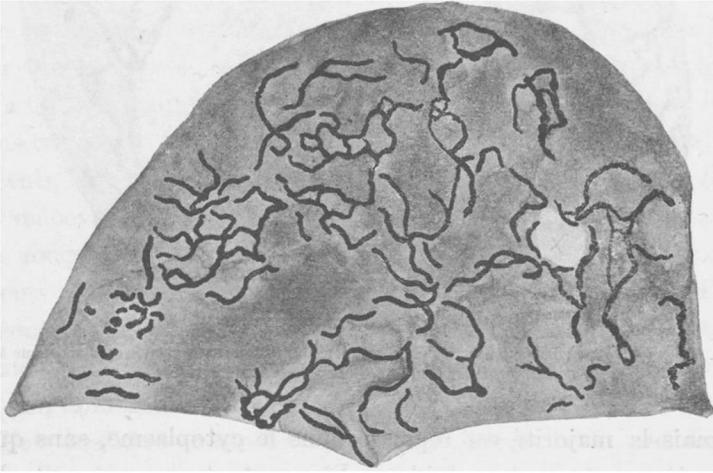


FIG. CXXV. *Culex annulatus* : Larve jeune. Œncyte segmentaire, coupe tangentielle : chondriome formant de nombreux complexes et réseaux. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Hémat.-ferr.

chondriome extrêmement abondant. Une coupe diamétrale (fig. CXXIV) permet de voir des filaments enchevêtrés en petits complexes répartis dans toute l'épaisseur du cytoplasme, depuis le noyau jusqu'à la périphérie. De plus, un certain nombre de grains ou de bâtonnets parsèment les intervalles entre ces complexes.

La coupe voisine (fig. CXXV) est une coupe tangentielle correspondant au même stade que la précédente. Le chondriome produit ici un feutrage beaucoup plus dense qui s'explique par la disposition des chondriosomes en une sorte de nappe disposée concentriquement au noyau.

Beaucoup de ces éléments paraissent seulement enchevêtrés les uns dans les autres; mais il en est qui forment indubitablement des mailles, par soudure de deux branches d'un même chondrioconte, ou par anastomoses entre chondriocontes voisins.

Il est également très remarquable que certaines parties des filaments sont d'un diamètre nettement supérieur, soit sur une portion allongée de leur parcours, soit en un point seulement, ce qui donne à certains d'entre eux un aspect plus ou moins monoliforme, sans cependant indiquer encore une véritable résolution en grains (fig. CXXIV).

Le cytoplasme de ces œnocytes se révèle ainsi pourvu d'un chondriome dont la richesse s'opposera à la pauvreté en ce même constituant dans les cellules plus évoluées et que nous décrirons ultérieurement. En même temps, nous constatons l'absence complète des vacuoles, alors que nous en trouverons de nombreuses dans les œnocytes plus âgés.

En effet, chez ceux-ci (fig. CXXVI, relative à un stade équivalent chez des petits œnocytes), on est frappé par la disposition parti-

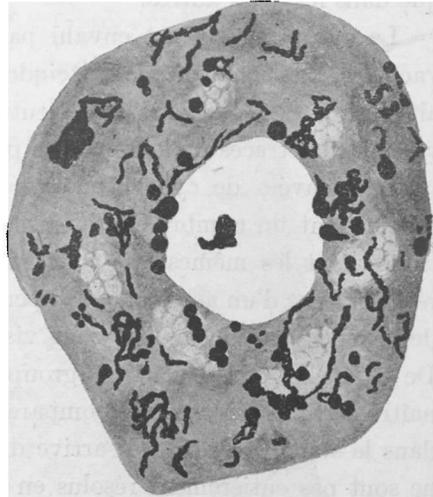


FIG. CXXVI. *Culex annulatus* : Œnocyte segmentaire à complexes mitochondriaux et vacuoles. Nucléole à cheval sur la limite du noyau. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Volkonsky.

culière du chondriome : les groupements de chondriosomes, très peu visibles jusqu'alors, s'accusent nettement. Ces éléments constituent maintenant des petits paquets ou complexes comparables à ceux que nous avons signalés dans les glandes séricigènes des Phryganides (fig. II); l'enchevêtrement des filaments va souvent jusqu'à l'union de branches voisines. En même temps, leurs irrégularités de diamètre deviennent de plus en plus marquées : des renflements nets prennent naissance à leurs extrémités, ou sur leur trajet, ce qui leur confère l'aspect monoliforme. Sur un même filament on observe parfois des grains de tailles très différentes, mais le plus souvent ils sont de même grosseur. Les grains ainsi formés, accolés aux autres filaments non transformés du même complexe, donnent des masses filo-réticulaires ressemblant assez bien à ce qu'a figuré FAURE-FRÉMIET (1910) dans les spermatocytes de *Lithobius*.

Beaucoup de ces grains restent d'ailleurs reliés par des tractus minces, mais encore nettement visibles; en outre, on rencontre des alignements où les grains ne sont plus rattachés, mais dont la disposition cependant ne peut laisser de doute sur leur origine à partir d'un chondrioconte lisse.

La figure CXXVII représente un des cœnocytes segmentaires ayant atteint son complet développement (*a*), accompagné de deux petits cœnocytes (*b* et *c*). Outre la différence considérable de taille, on peut remarquer combien le cycle sécrétoire est plus avancé dans le premier que dans les deux autres.

Le cytoplasme *y* est envahi par de nombreux agrégats de petites vacuoles, dont chacun peut atteindre de grandes dimensions, sans qu'il y ait fusion des éléments constitutifs; il persiste toujours entre ces vacuoles les traces de leurs parois primitives.

Les travées de cytoplasme persistant entre les amas vacuolaires, contiennent un nombre considérable de grains dont les affinités chromatiques sont les mêmes que celles du chondriome. Ces granulations ne résultent pas d'un artefact, car il persiste de nombreux filaments dans les deux cœnocytes voisins qui sont visiblement à un stade moins avancé. De plus, elles constituent des groupements dans lesquels on peut reconnaître certains alignements comparables à ceux que nous avons observés dans le stade précédent. Il arrive d'ailleurs que certains chondriocontes ne sont pas entièrement résolus en grains, mais sont seulement en voie de résolution.

Dans l'ensemble, on peut constater qu'il existe un parallélisme remarquable entre la forme générale des groupements de grains et celle des complexes de chondriosomes de l'époque précédente. D'autre part, il existe un parallélisme non moins remarquable entre les groupements de grains et les groupements de vacuoles: même silhouette générale, même volume, même dimension des éléments constitutifs. Ajoutons qu'il existe parfois, en bordure des vacuoles, des grains d'affinité chromatique douteuse, comme s'ils étaient en voie de subir une modification chimique dont la diminution de chromaticité serait l'indice.

Tous ces arguments nous conduisent à considérer les grains qui s'édifient aux dépens de la substance mitochondriale, comme ne représentant qu'un stade intermédiaire de l'évolution des chondriosomes pour aboutir à la production des vésicules.

Or, l'examen des stades les plus âgés des cœnocytes segmentaires nous montre que la quantité de grains, qui avait augmenté pendant tout le

temps où persistait du chondriome en complexes, diminue notablement dès que tous les éléments chondriosomiques ont été transformés en grains. C'est ainsi que sur un œnocyte de nymphe âgée, on retrouve seulement quelques grains à la périphérie de l'œnocyte; par

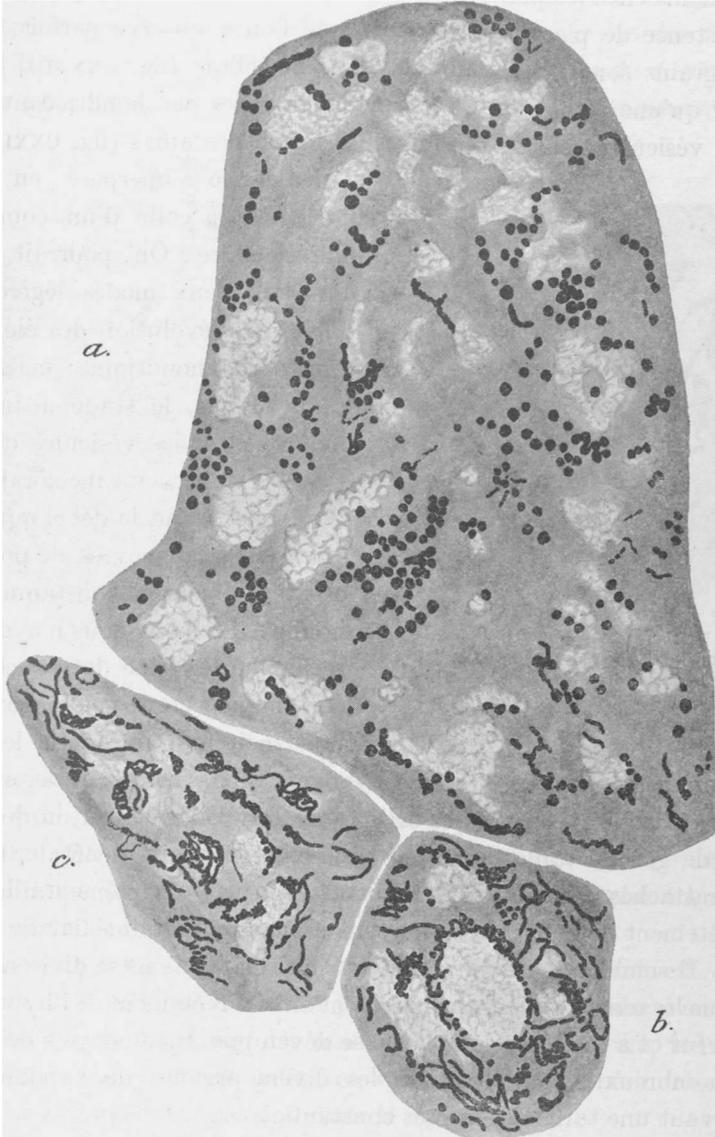


FIG. CXXVII. *Culex annulatus* : Nymphe. a, Œnocyte sementaire : chondriome ayant donné des plastas, cytoplasme vacuolisé; b, œnocyte ordinaire : chondriome au début de la transformation formant des complexes; c, œnocyte ordinaire : complexes de chondriocentes. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Hémat. ferr.

contre, les amas vacuolaires occupent à peu près la totalité de la cellule.

Un tel balancement entre les grains d'origine mitochondriale et les vacuoles ne peut que confirmer notre hypothèse précédente.

La formation des grains est-elle un processus constant ? Il ne le semble pas, au moins chez les petits œnocytes.

L'existence de plages de vésicules que l'on y observe parfois, alors que les grains sont peu nombreux dans la cellule (fig. CXXVIII) laisse supposer qu'une résolution directe des complexes de chondriocotes en amas de vésicules peut se produire. La forme des amas (fig. CXXIX) de

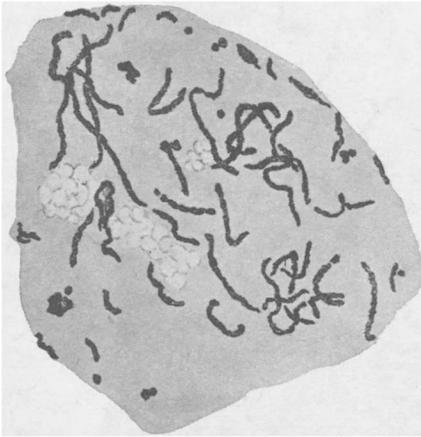


FIG. CXXVIII. *Culex annulatus* : Nymphe. Petit œnocyte : le chondriome ne passe pas par le stade moniliforme. Fix. : Zenk.-Form. color. : Hémat.-ferr.

vésicules se superpose en effet fidèlement à celle d'un complexe filoréticulaire. On pourrait donc admettre deux modes légèrement différents d'évolution des éléments figurés du chondriome ; mais dans les deux cas, le stade ultime est constitué par les vésicules dont le contenu est devenu incolorable.

Pendant tout le développement larvaire, les œnocytes de première espèce augmentent constamment de nombre. Bien que nous n'ayons pas recherché l'origine de ces cellules, certains aspects de nos préparations nous incitent à considérer les œnocytes

comme des cellules d'origine hypodermique. On remarque, en effet, en certains endroits, parmi les cellules de l'hypoderme, un ou deux éléments de grande taille qui font saillie dans la cavité générale, tout en étant rattachés à la cuticule. D'autres éléments, de même taille, mais complètement détachés, se retrouvent au voisinage immédiat de l'hypoderme. Il semble bien que, chez *Culex*, ces éléments ne se divisent pas et que tous les œnocytes larvaires dérivent ainsi directement de l'hypoderme.

Au fur et à mesure que la larve se développe, les œnocytes de plus en plus nombreux, émigrent entre les divers organes de l'abdomen, en conservant une taille à peu près constante.

Les différents stades de leur évolution reproduisent à une allure ralentie ceux de l'évolution des œnocytes segmentaires.

A un premier stade, le cytoplasme contient un chondriome plus ou

moins dispersé, puis à complexes filo-réticulaires, disposition qui devient de plus en plus caractéristique et qui finit par condenser tout le chondriome en un petit nombre de ces complexes à peu près indépendants les uns des autres. Des granulations apparaissent ensuite sur les chondriosomes, sans qu'il y ait encore de vacuoles. C'est chez la larve moyenne que ces dernières font leur apparition, en petits amas voisins des chondriosomes transformés en grains, et également rapprochés du noyau.

La formation des vacuoles dans le voisinage du noyau, que nous

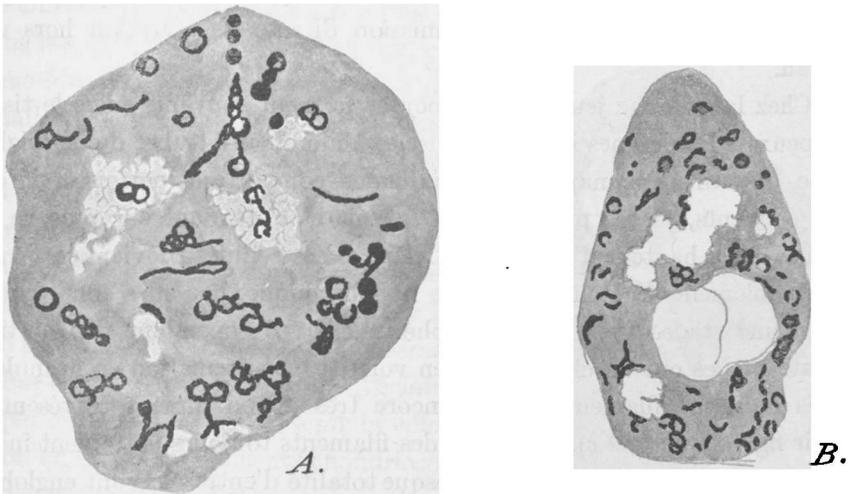


FIG. CXXIX. *Culex annulatus* : Nymphe. A, Petit œnocyte : les granulations ont été rarement conservées en entier. Seule la ceinture du grain a été le plus souvent colorée. Fix. : Reg.-osm. Color. : Hématox.-ferr. B, Petit œnocyte à chondriome à formes dictyosomiques imprégnés. Imprégnation osmique. Sans coloration.

avons également mentionnée à propos des œnocytes segmentaires, montre qu'il peut jouer un rôle dans leur apparition.

POPOFF (1910) trouve, dans les œnocytes de la Mouche, une émission de chromatine (chromidium de HERTWIG), laquelle donne ensuite les mitochondries et l'ergastoplasme.

VEJDOVSKY (1925) signale chez l'Abeille le rejet de sécrétion en gouttelettes hors du noyau; nous n'avons jamais observé chez *Culex* d'émission de sécrétion hors du noyau des œnocytes, mais nous avons remarqué l'existence de nucléoles très petits, en voie de migration périnucléaire et qui, vraisemblablement, passent dans le cytoplasme.

La figure CXXVI représente l'une de ces cellules. Un nucléole est encore au centre du noyau; sur le bord droit de ce dernier, deux nucléoles paraissent à cheval sur la limite nucléo-cytoplasmique; enfin au bord

gauche, un nucléole est déjà en position intracytoplasmique. Un entraînement par le rasoir est ici hors de cause, car il aurait dû en effet se produire dans deux sens opposés.

Nous retrouvons donc, bien que moins net, un phénomène déjà signalé dans divers tissus chez *Culex* et chez les Phryganides. Nous n'avons pu élucider le sort ultérieur de ces nucléoles émigrés; mais il n'est pas vraisemblable qu'un phénomène, en fait relativement rare, puisse donner naissance à la multitude de vésicules que l'on peut observer même chez un œnocyte de larve moyenne. Nous verrons qu'il existe un autre argument contre l'hypothèse d'une émission directe de sécrétion hors du noyau.

Chez la nymphe jeune, ces œnocytes forment souvent, entre le tissu adipeux et les organes internes (muscles abdominaux, tubes de Malpighi, tube digestif), des nappes longitudinales comportant parfois huit ou dix éléments, placés presque bout à bout et s'étendant sur plus de la moitié de la hauteur d'un segment. Toutes ces cellules proviennent vraisemblablement d'un même groupe hypodermique, car elles sont toutes au même stade. De forme sub-sphérique, avec cependant des parties aplaties, elles ont un chondriome en voie de transformation en granules, mais la forme filamenteuse est encore très abondamment représentée (voir fig. CXXVII *b* et *c*). On y voit des filaments toujours nettement individualisés et très longs, mais la presque totalité d'entre eux sont englobés dans les complexes signalés plus haut, où filaments et grains sont intimement intriqués. On y remarque des boucles, des torsades doubles, des groupes longitudinaux de mailles, des paquets de grains accolés les uns aux autres, et, parfois, des filaments très grêles, d'ailleurs peu nombreux, qui paraissent être des chondriococtes en voie de désagrégation.

Au voisinage des complexes chondriosomiques, souvent même à leur contact, et en quelque sorte enrobés par eux, se trouvent des amas de vacuoles formant des avancées qui vont parfois jusqu'au noyau. Cependant, même dans ce cas, il n'y a pas contact immédiat entre les groupes vacuolaires et le noyau.

Autour de ce dernier existent souvent des amas très denses de chondriosomes enchevêtrés, anastomosés et formant de petits systèmes de mailles. Les vacuoles sont ainsi séparées du noyau par une bande de chondriosomes. Une telle disposition ne permet pas de se rallier à l'hypothèse d'une expulsion du contenu vacuolaire hors du noyau et nous pensons que le processus qu'a pu observer VEJDovsky n'est pas général.

et ne s'applique pas au cas de *Culex*. Ceci n'exclut pas d'ailleurs, comme nous le faisons observer précédemment, que le noyau ne puisse jouer un certain rôle d'apport dans la constitution du contenu vacuolaire.

**IMPRÉGNATIONS.** — Les imprégnations osmiques nous ont donné des résultats très différents selon les temps d'imprégnation, et aussi selon le degré d'évolution des cellules.

Les œnocytes de la première catégorie, moins évolués, montrent parfois, sans coloration, des séries de bâtonnets arqués, de grains plus ou moins complets, figurant à peu près des dictyosomes, et aussi quelques filaments contournés en 8 de chiffre, ou même formant de petits réseaux à 3 ou 4 mailles (fig. cxxix). Dans ce cas, tous ces éléments réducteurs se superposent, tant par leur emplacement que par leurs formes, à une partie des chondriosomes décrits précédemment. Les groupes de vésicules se détachent en clair sur le fond généralement teinté du cytoplasme.

Sur une préparation légèrement éclaircie par  $MnO^4K$ , on peut obtenir la coloration en rouge des éléments chondriosomiques et des grains. Les vésicules restent en clair, mais peuvent être bordées partiellement de fragments de chondriosomes fuchsinophiles.

Après imprégnation très poussée d'œnocytes à très nombreuses vacuoles, le contenu vacuolaire peut se colorer en noir. Cette coloration persiste après léger éclaircissement par  $MnO^4K$ , mais le cytoplasme reste extrêmement fuchsinophile et on ne peut distinguer si d'autres éléments chondriosomiques subsistent (fig. cxxx).

Il arrive souvent que, malgré une imprégnation prolongée, la coloration au niveau des vésicules reste peu intense et même disparaît complètement en quelques jours sur les préparations montées au baume, ce qui pourrait faire croire qu'il n'y a pas eu réduction. Cette observation a été faite également par NATH (1930) après montage des préparations de l'appareil de Golgi dans l'œuf d'un Oligochète, *Pheretima posthuma*.

Quant aux œnocytes de deuxième espèce, ils ne contiennent plus, chez la nymphe, de chondriome filamenteux. Seuls les grains que nous

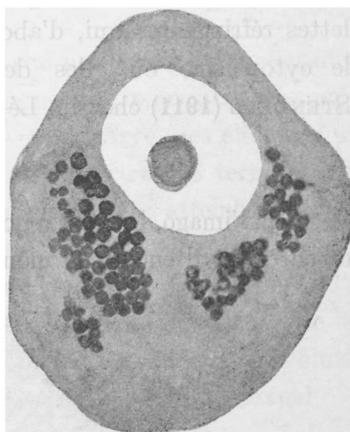


FIG. CXXX. *Culex annulatus* : Larve âgée. Petit œnocyte. Imprégnation osmique prolongée. Seul le contenu des vacuoles est imprégné.

avons signalés sont imprégnés tout d'abord; les vésicules restent en clair ou ne se teintent que fort peu.

On peut donc conclure que, dans les deux catégories d'œnoocytes, le chondriome évolutif est très réducteur, alors que le contenu vésiculaire, qui nous paraît représenter ce qui prend le rouge neutre en coloration vitale, est ici extrêmement labile et ne possède qu'un pouvoir réducteur assez faible.

L'étude de l'évolution du chondriome nous paraît montrer que le contenu vésiculaire se dépose au contact même du chondriome, en même temps que ce dernier disparaît. Nous n'avons pas observé de gouttelettes réfringentes qui, d'abord dans le noyau, passeraient ensuite dans le cytoplasme où elles deviendraient sécrétion, comme l'a signalé STENDELL (1911) chez un Lépidoptère.

#### IMAGO

Chez l'imago, les gros œnoocytes de la période larvaire sont totalement disparus, et il en est de même d'un grand nombre des petits œnoocytes

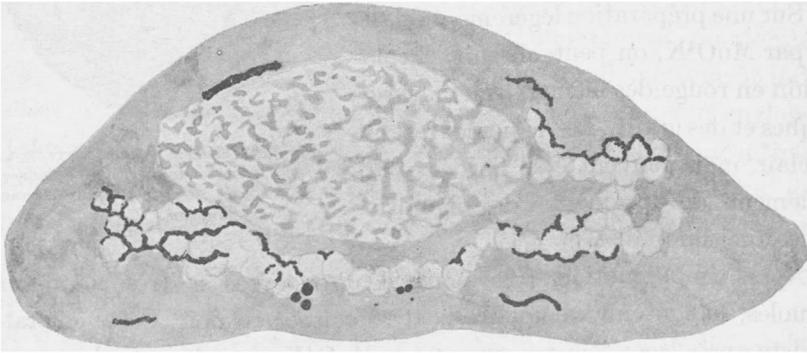


FIG. CXXXI. *Culex annulatus*. Œnoocyte. Chondriome irrégulier sur le bord des vacuoles. Fix. : Reg.-osm. Color. Altmann.

qui avaient émigré entre les divers organes. Il ne subsiste donc plus qu'un nombre assez réduit d'œnoocytes et ils sont isolés dans le tissu adipeux. Leur chondriome est, le plus souvent, très réduit, et on peut y trouver quelques grains comme dans la période larvaire; quant aux vacuoles, elles sont très rares et les cellules sont loin d'offrir les mêmes indices d'activité que pendant la vie larvaire.

Ces œnoocytes conservent un aspect à peu près identique jusqu'à la mort de l'animal.

On peut, après ce qui vient d'être dit, résumer ainsi l'évolution des œnocytes chez *Culex annulatus* :

Ces cellules fonctionnent en glandes holocrines dont l'activité, intense à la fin de la période larvaire, atteint son maximum pendant la nymphose.

Elles constituent deux sortes d'éléments : les uns — œnocytes de deuxième espèce ou œnocytes segmentaires — ont un développement synchrone et atteignent leur stade ultime pendant la nymphose, pour disparaître totalement même chez l'imago venant d'éclore; au moment de la métamorphose, ils déversent dans la cavité générale une substance dont le rôle est vraisemblablement limité aux phénomènes de la métamorphose.

Les autres — œnocytes de 1<sup>re</sup> espèce ou petits œnocytes — ont un développement qui ne paraît être synchrone que pour quelques petits groupes ou nappes. On trouve, dans une même larve, des éléments aux divers stades de leur sécrétion, certains étant arrivés au terme de leur élaboration avant même que les gros œnocytes aient atteint le leur. Le contenu de ces petits œnocytes aurait donc un rôle en rapport avec le métabolisme général dans le développement prémétamorphique de l'individu. Le fait qu'il reste peu de ces éléments chez l'imago, et que leur activité est fortement ralentie, semble bien en rapport avec l'évolution du métabolisme devenu, désormais, principalement d'ordre sexuel.

## B. — Phryganides

Les larves de *Phryganea*, de *Setodes*, de *Leptocerus*, de *Triænodes*, possèdent également des œnocytes; ceux-ci sont généralement isolés dans le tissu adipeux; cependant nous avons observé, chez *Triænodes*, une série de petits groupements d'œnocytes, dont la présence se répète, presque au même niveau, dans chaque segment abdominal. Leur nombre variable, leur taille analogue à celle des autres œnocytes de la larve, ne nous permettent pas de les homologuer entièrement aux œnocytes segmentaires de *Culex* et de *Chironomus*.

Leur évolution ne présente rien de particulier en ce qui concerne le chondriome et le vacuome. Les colorations vitales ont nettement confirmé l'apparition précoce des vacuoles à la périphérie du noyau.

Chez *Triænodes*, nous avons obtenu parfois une double coloration rouge neutre-vert-Janus, montrant deux zones de vacuoles concentriques au noyau et séparées l'une de l'autre par une région claire à

trainées rose pâle tranchant sur la coloration intense des vacuoles. Le chondriome, très réduit à ce stade, était surtout représenté par quelques bâtonnets et quelques grains, occupant la périphérie de la cellule. Il est d'ailleurs possible comme nous l'avons déjà fait observer, que la propriété réductrice du cytoplasme ne permette pas une coloration facile des chondriosomes qui pourraient être situés plus profondément.

Chez cette même espèce, nous avons noté la présence, d'ailleurs exceptionnelle, de gros œnocytes à noyau irrégulier, sans que nous ayons pu mettre en évidence l'expulsion d'un élément figuré hors de ce noyau. Ceci est à rapprocher d'un aspect que nous avons obtenu après fixation mitochondriale, et où un œnocyte possède également un noyau poussant des prolongements dans une même direction. Aux extrémités de ces digitations nucléaires, on a parfois un certain nombre de petites masses sidérophiles, de forme peu régulière, ou vaguement en croissant.

Nous n'avons pu élucider si ces masses, nettement intracytoplasmiques, avaient réellement une origine nucléaire, car leur silhouette est très différente de celle des nucléoles. L'existence de telles digitations nucléaires a-t-elle quelque rapport avec la sécrétion ? Incontestablement c'est là une voie suivie par les échanges nucléo-cytoplasmiques; mais nous n'avons pu, ni sur le frais, ni sur les préparations fixées, observer de gouttelettes intranucléaires qui puissent confirmer l'observation de STENDELL rapportée précédemment.

## CHAPITRE XIV

### SPERMATOGÉNÈSE DE *CULEX* (= *THEOBALDIA*) *ANNULATUS* ET DE *CULEX* *PIPIENS*

#### Techniques mitochondriales

A l'époque qui précède la nymphose, les organes génitaux mâles de *Culex* offrent sur toute la hauteur du testicule une série de travées transversales dont les cellules sont à des stades de plus en plus évolués. C'est ainsi que l'on peut obtenir sur une seule coupe des cellules depuis le stade de spermatogonie jusqu'à celui de spermatide.

Les spermatogonies, localisées dans l'extrémité antérieure, sont polygonales par compression mutuelle à la période jeune.

Le noyau, relativement très gros, possède un ou deux nucléoles dont

l'un, au moins, présente les réactions de coloration identiques à celles de la substance mitochondriale. Ces nucléoles sont souvent de forme un peu anguleuse et, à leur périphérie, se colorent comme la chromatine.

La position des nucléoles dans la vacuole nucléaire n'est pas fixe. Lorsqu'ils viennent de se former, ils occupent une situation presque centrale; puis, sur les cellules un peu âgées, ils se déplacent vers la périphérie. Nous en avons trouvé à la limite même des noyaux, mais nous n'avons pu cependant observer leur passage sous forme figurée dans le cytoplasme.

Dans une jeune spermatogonie, le cytoplasme forme une couche très mince au sein de laquelle il est presque impossible de trouver un chondriosome isolé. Par contre, on distingue, au contact même du noyau, une

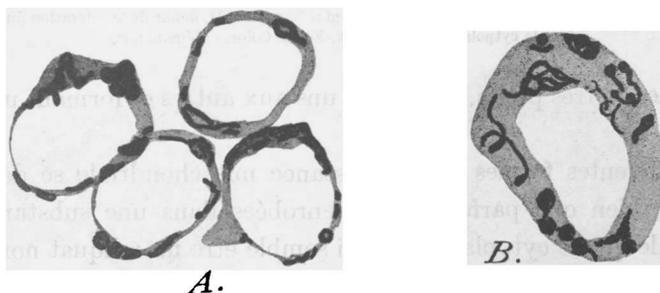


FIG. CXXXI bis. *Culex p.* A, Spermatogoniés. Masses mitochondriales compactes ou filo-réticulaires contre le noyau; B, spermatocyte I : Chondriome en plusieurs complexes dispersés. Fix. : Zenk.-Form. Color. Hémat.-ferr.

mince croûte très dense qui ne laisse pas voir de structure, et que, en raison de ses réactions et de sa destinée ultérieure, nous considérons comme de la substance prémitochondriale. Il ne nous paraît pas que, seule, l'étroitesse de la couche cytoplasmique soit la cause de cette condensation de la substance mitochondriale; car, là où le cytoplasme est plus abondant, et où elle disposerait d'un espace suffisant pour se disperser, les croûtes présentent à peu près le même aspect que dans les zones moins riches en cytoplasme. C'est cette croûte de substance mitochondriale que la plupart des auteurs signalent autour des spermatogonies et qui peut se présenter, selon le matériel, sous l'aspect granuleux (PARAT, POISSON, SOKOLSKA, VANPEL) ou sous forme de filaments, de bâtonnets (DUESBERG, WILKE, JUNKER, TUZET).

Au moment de la prénymphose, on ne trouve plus guère de spermatogonies dans le testicule, mais uniquement des spermatocytes, des spermatides et même déjà des spermatozoïdes.

Les jeunes spermatocytes I possèdent encore des masses croûteuses

compactes appliquées contre le noyau, mais elles sont généralement un peu plus volumineuses que chez les spermatogonies. Elles semblent constituées par une substance de texture très serrée, où l'on peut discerner, bien qu'avec difficulté, quelques petites granulations très chromophiles (fig. CXXXI bis A) et, souvent, de petits systèmes comportant



FIG. CXXXII. *Culex p.* : Spermatocytes; C, chondriome contre le noyau; D, début de la migration du chondriome dans le cytoplasme. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Hémat.-ferr.

5 ou 6 anneaux très petits, soudés les uns aux autres et formant une sorte de réseau.

Ces différentes formes de la substance mitochondriale se détachent nettement, bien que parfois encore enrobées dans une substance plus chromophile que le cytoplasme et qui semble être un reliquat non encore organisé de la substance prémitochondriale.

Dans la région cytoplasmique dépourvue de la substance chromo-

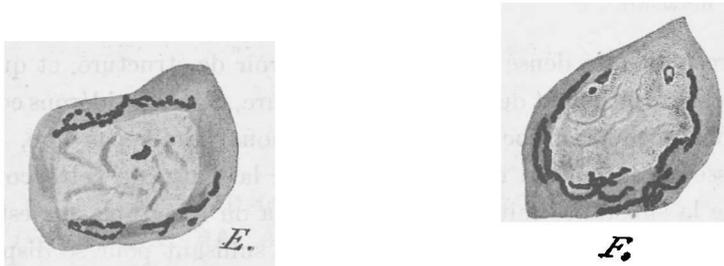


FIG. CXXXIII. *Culex annulatus* : Nympe. Spermatocytes : substance mitochondriale en coiffes accolées au noyau. E, Masses mitochondriales formant calotte sur le noyau; F, masses mitochondriales formant chondriocentes qui enveloppent le noyau.

phile dont nous venons de signaler la présence, il existe également des anneaux, souvent moins réguliers et en quelque sorte tordus sur eux-mêmes en huit de chiffres, ou des bâtonnets incurvés très épais.

A ce stade, nous n'avons trouvé que très rarement un nucléole dans le noyau.

Au cours de la période d'accroissement, les masses mitochondriales du type des figures CXXXI bis A et CXXXII, sont primitivement peu

étendues; elles s'allongent, s'épaississent et finissent par constituer une ou deux bandes. Les figures CXXXIII E et CXXXIV montrent quelques-uns des stades successifs où ces bandes viennent border plus ou moins le noyau en deux pôles opposés ou même l'entourent presque complètement.

Elles sont composées d'une substance qui présente bientôt quelques parties filamenteuses entre lesquelles on distingue une véritable alvéolisation (fig. CXXXV K) en même temps que les contours en sont parfois peu nets, par suite d'une chromophilie différente selon les parties du chondriome. A ce moment, ce constituant se trouve rassemblé en une ou deux masses que nous qualifierons de filo-réticulaires et caractérisées par la présence de mailles. Ces dernières peuvent être très grandes et forment

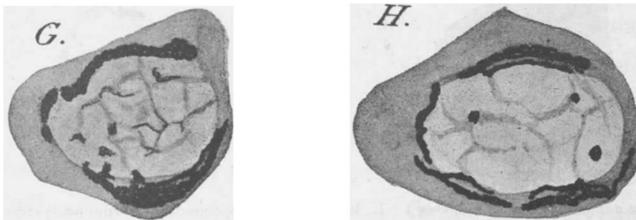


FIG. CXXXIV. *Culex annulatus* : Spermatocyte. Substance mitochondriale en deux coiffes accolées contre le noyau. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Hémat.-ferr.

ensuite des groupes de trois ou quatre éléments (fig. CXXXV L, CXXXVI M N et CXXXVII P).

Les grandes mailles se résolvent parfois en éléments distincts qui se présentent alors sous l'aspect d'anneaux d'abord plus ou moins lâchement reliés entre eux, seulement accolés semble-t-il (fig. CXXXVI N et CXXXVIII) puis qui deviennent enfin indépendants les uns des autres (fig. CXXXVIII et CXXXVI N).

Ces anneaux dont la chromaticité est identique à celle du chondriome, bien que parfois un peu atténuée, comportent une partie plus colorable, épaisse, ayant souvent un ou deux prolongements filamenteux qui s'écartent de l'anneau et entourent une substance peu chromophile.

A côté d'anneaux complets, d'ailleurs toujours en nombre relativement peu élevé (au maximum 6 à 8 dans une coupe de 3  $\mu$ ), d'autres sont ouverts en forme d'U presque fermé, ou encore en arcs de cercle (fig. CXXXVII et CXXXIX).

En ce cas, la paroi est un peu épaissie et elle se colore moins inten-

sément que les chondriocotes qui coexistent dans la cellule; elle peut cependant présenter une région plus chromophile. Comme, peu à peu, ces formations deviennent plus rares, tandis que les chondriocotes sont plus nombreux, il semble bien que ce soit là une phase transitoire du chondriome, intermédiaire entre la masse alvéolisée et le chondriome à l'état ordinaire filamenteux. Cependant, tous les chondriosomes ne passent pas par ce stade et l'on voit des chondriocotes s'individualiser directement à partir des masses primitives tassées.

Il est curieux d'observer que les anneaux, par leur nombre limité, par leur taille, par leur emplacement, rappellent de très près les éléments dont BOWEN (1924) dans son étude sur les spermatocytes des Insectes a fait un appareil de Golgi. Cet auteur reconnaît d'ailleurs que ce

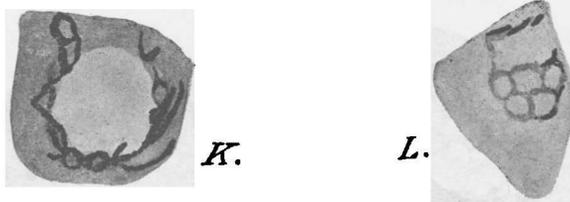


FIG. CXXXV. *Culex annulatus* : Spermatocytes I : K, la substance mitochondriale forme un système vaguement réticulé.; L, coupe tangentielle, chondriome disposé en un système de mailles groupées. Fix. : Zenk.-form. Color. : Hémat.-ferr.

dernier peut être parfois fortement coloré par l'hématoxyline ferrique.

Plus récemment, POISSON (1927) a signalé également la présence de formes analogues dans les spermatocytes I de *Notonecta*, et il les interprète comme un stade précurseur de la forme chondriocote. Les spermatocytes I de *Culex annulatus* ne nous ont jamais présenté des aspects aussi fournis en anneaux ni à disposition aussi régulière que ceux qu'a pu étudier POISSON. D'ailleurs, l'auteur ne signale pas la présence de formations réticulo-filamenteuses dérivant des masses périnucléaires d'aspect plus ou moins compact, lesquelles existent pourtant dans son matériel; il ne nous paraît donc pas possible d'homologuer entièrement l'évolution du chondriome dans les deux espèces étudiées. MEVES (1900) chez *Apis Mellifica*, KUSCHAKEWITSCH (1921) chez les Prosobranches avaient précédemment reconnu l'existence soit d'anneaux, soit de réseaux, dans les cellules génitales mâles. MEVES considère d'ailleurs plus tard (1910) l'appareil de Golgi de ces cellules comme étant une différenciation paraplastique des plastosomes (chondriosomes).

Parallèlement à ce mode de développement de la matière mitochon-

driale en systèmes de quelques grandes mailles, nous avons pu observer un autre mode qui, sans être entièrement différent, présente cependant quelques caractéristiques assez marquées.

On trouve, en effet, dans certains cas, des réseaux aux mailles petites

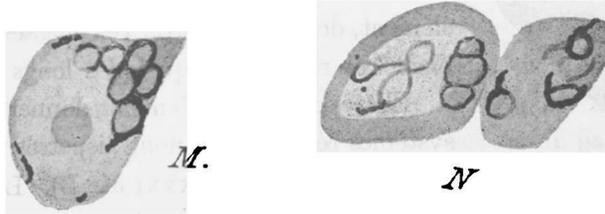


FIG. CXXXVI. *Culex annulatus* : Spermatocytes; M, coupe diamétrale au stade des systèmes de mailles; N, dislocation des systèmes de mailles, certaines parties sont devenues peu colorables. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Hémat.-ferr.

et nombreuses couvrant une grande surface du cytoplasme; ils sont particulièrement visibles sur les coupes tangentielles de ces spermatocytes (fig. CXL a, b). Les mailles de ces réseaux sont de taille très irrégulière et de forme le plus souvent polygonale. Elles sont groupées sans véritable orientation, de sorte que l'ensemble prend les aspects les plus variés. On remarque un certain nombre de filaments divergeant du grou-

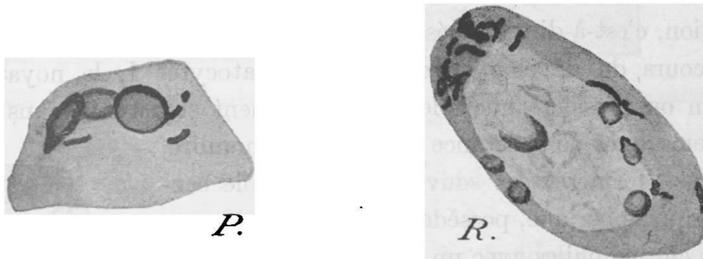


FIG. CXXXVII. *Culex p.* : Spermatocyte; P, chondriome organisé en un système de mailles; R, chondriome en anneaux séparés ou en forme d'U. Fix. : Zenk.-form. Color. : Hémat.-ferr.

pement principal et pouvant conserver une extrémité libre tandis que d'autres marquent une certaine tendance à se souder (fig. CXL a).

Toutes les parties du réseau ne présentent pas la même chromaticité et certaines régions sont à peine colorées, alors que d'autres sont très fortement sidérophiles, ou fuchsinophiles. Sur les coupes diamétrales, le réseau n'est plus perçu que comme une bande paraissant plus ou moins alvéolisée et où les parties moins colorées viennent doubler celles qui le sont plus. Cette bande occupe alors la plus grande épaisseur de la mince couche cytoplasmique (fig. CXL c). Dans les spermatocytes possédant un

cytoplasme plus abondant, on peut souvent distinguer plusieurs masses réticulées paraissant coiffer le noyau (fig. CXL 2). Leur aspect rappelle celui des amas de mitochondries vésiculeuses vues par FAURE-FRÉMIET chez *Grillus campestris*, mais on observe chez *Culex*, dans un même élément, deux ou trois de ces masses qui semblent être réunies par quelques longs filaments.



FIG. CXXXVIII. *Culex annulatus* : Spermatocytes; Presque toute la substance mitochondriale est sous forme d'anneaux, ou de dictyosomes. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Hémat.-ferr.

Elles peuvent également donner de petits systèmes réticulés ou non, dispersés dans tout le cytoplasme (fig. CXXXI bis B). Le fait que nous avons parfois observé une sorte de réseau à mailles moins nettes, mais plus grandes, nous fait supposer que le stade de chondriome nettement réticulé que nous venons de décrire pourrait être un stade qui précède, au moins dans certains cas, les formations à grandes mailles. Les deux systèmes sont d'ailleurs susceptibles tous deux de produire des chondriomates isolés, tandis que les formes en anneaux ouverts proviendraient plutôt du premier mode

d'évolution, c'est-à-dire des réseaux à quelques grandes mailles.

Au cours du développement des spermatocytes I, le noyau renferme un ou plusieurs nucléoles irrégulièrement structurés, sans qu'on puisse remarquer de constance ni dans leur nombre, ni dans leur forme. Assez souvent, un nucléole central, presque sphérique, possède deux calottes opposées très chromophiles avec un centre clair. Dans les autres cas, les nucléoles occupent une position excentrique, et, en particulier chez les spermatocytes jeunes, on les trouve accolés à la frontière nucléocytoplasmique.

Remarquons que c'est précisément à cette époque que la masse chromophile périnucléaire s'accroît rapidement et que l'on y trouve des granulations. Il ne nous a cependant pas été possible de préciser si les nucléoles accolés à la limite nucléaire sortaient sous forme figurée dans le cytoplasme.

POLUSZYNSKI (1928) attribue, chez certains Diptères, la constitution de corpuscules périnucléaires à la sécrétion par le noyau ou par un nucléole.

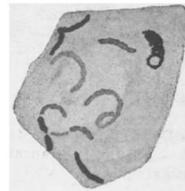


FIG. CXXXIX. *Culex p.* Spermatocyte I. Stade à anneaux ouverts. Fix. : Zenk.-Form. ; Color. : Hémat.-ferr.

HIRSCHLER (1929) chez *Palomena viridissima* Poda constate également l'accrolement d'un nucléole contre la paroi nucléaire et lui réserve un rôle dans la formation de l'appareil de Golgi.

Il paraît bien que le noyau est un centre formateur de nouveaux nucléoles qui émigrent peu à peu, et souvent après fragmentation, vers la périphérie du noyau. Que leur substance puisse passer dans le cytoplasme, sous forme figurée ou non, nous semble fort plausible; c'est une hypothèse qui résulte de la concordance entre leur évolution et celle de la masse mitochondriale. Le fait de n'avoir pu observer un passage d'éléments figurés, phénomène sans doute rapide et par suite peu susceptible

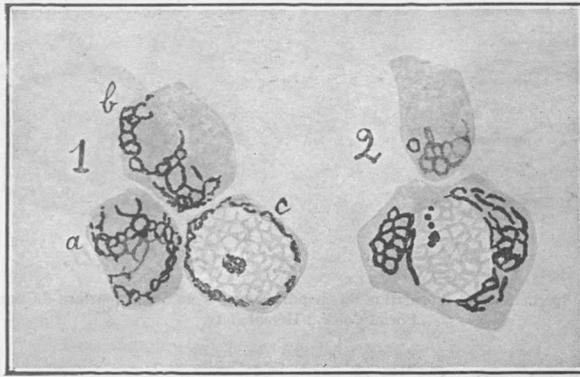


FIG. CXL. *Culex annulatus* : Spermatoocytes I; en 1, fixation mitochondriale; en 2, Imprégnation osmique, préparation éclaircie par Mn O<sup>4</sup> K et colorée par la fuchsine acide.

d'être saisi, ne nous paraît pas devoir infirmer les présomptions en faveur de l'exactitude de cette hypothèse.

A la fin de la période d'accroissement, le chondriome est à l'état de chondriocotes qui, presque soudés ensemble, sont souvent accolés au noyau en masses plus ou moins filamenteuses polarisées. Peu de temps avant la première mitose de maturation, partent de ces masses de longs chondriocotes à contours très irréguliers, quelquefois même un peu diffluent (fig. CXXXIII F, CXL I A B).

Ils émanent souvent d'un pôle ou parfois de deux pôles opposés et s'étendent sur toute la surface du noyau (fig. CXL I A B, CXL II C).

Exceptionnellement, sur toute une aire, ils donnent l'impression de former un complexe légèrement réticulé.

Dans l'intervalle des deux mitoses de maturation, les chondriosomes sont de moins en moins nettement individualisés tout en conser-

vant la forme allongée. Ils viennent se placer en une ou deux masses disposées sur un côté du noyau, parallèlement au grand axe de la cellule (fig. CXLIII E).

Lors de la deuxième mitose, ces masses réunies s'allongent, s'étalent, et déterminent une enveloppe cylindrique entourant le fuseau (fig. CXLIV G).

Les chondriocontes y sont devenus très longs, rectilignes, mais souvent juxtaposés côte à côte, et même accolés assez intimement pour constituer une surface continue où l'on reconnaît à peine quelques éléments restés distincts.

Cette formation se divise transversalement en deux parties égales



FIG. CXLII. *Culex a.* : Spermatocytes. Formation de chondriocontes s'étalant en surface du noyau. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Hémat.-ferr.

qui se séparent à la télophase et accompagnent chacune le noyau dans les spermatides.

Au cours du développement des spermatocytes, on observe fréquemment plusieurs nucléoles, leur nombre peut varier de deux à une dizaine, ceux-ci paraissant d'ailleurs résulter de la fragmentation de deux nucléoles de plus grande taille. Tous ces éléments occupent des positions très irrégulières dans le noyau et se trouvent pour la plupart, sinon au contact du cytoplasme, du moins au voisinage de la limite du noyau.

Pendant la mitose, tous sont disparus, et en dehors des chromosomes, on n'observe que la masse mitochondriale avec une ou deux granulations souvent disposées à l'une ou aux deux extrémités de cette masse.

Dès que la spermatide est constituée, le noyau très clair montre deux grosses granulations sphériques occupant la zone centrale (fig. CXLVI h); l'une d'elles est un peu plus grosse que l'autre, puis la différence s'accroît à mesure que la spermatide évolue. La plus petite émigre ensuite vers la périphérie du noyau. On voit en même temps se condenser contre la face interne même de la paroi nucléaire, des grains basophiles qui finissent

par produire une bande granuleuse sur tout le pourtour, alors qu'à l'intérieur du noyau se distinguent quelques fines travées irrégulières et la granulation centrale (fig. CXLVI *l, m, n*).

Dans la mitose II, la masse mitochondriale se divise en deux parties qui émigrent dans chacune des spermatides, où elles forment chacune un gros bloc qui vient se placer sous le noyau et dont l'évolution se poursuivra selon le processus classique pour donner le Nebenkern.

Mais, à côté de ces masses, persistent des chondriocotes isolés qui sont parfois accolés partiellement sur les bords du Nebenkern, et parfois sont complètement indépendants.

Dans ce dernier cas, ils peuvent constituer des structures remar-

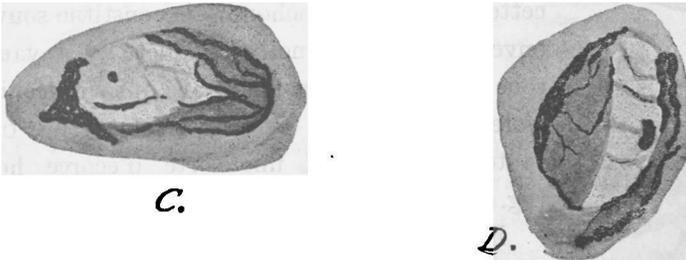


FIG. CXLII. *Culex annulatus* : Spermatocytes. L'une des coiffes émet des prolongements (chondriocotes) qui s'étalent sur le noyau. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Hémat.-ferr.

quables les unes en avant, les autres en arrière du noyau. La figure CXLV N, P, montre deux aspects successifs de la portion en arrière du noyau. On y remarque à la base même du noyau et un peu latéralement un anneau presque complet, dans l'ouverture duquel on distingue trois corpuscules sphériques agglomérés. Dans la figure CXLV P un anneau semblable se retrouve, mais il est accompagné d'un grain à centre clair, plus extérieur que les corpuscules de la figure précédente; cet anneau et le corpuscule final sont l'idiosome et l'acrosome : idiozome-acroblaste, leur parenté mitochondriale nous paraît très vraisemblable, bien qu'ils soient assez difficiles à mettre en évidence par les méthodes mitochondriales.

En arrière de cette formation, sur les parties latérales du Nebenkern, s'étendent quelques autres chondriocotes qui émigrent vers la queue du spermatozoïde; là, ils formeront après s'être agglomérés, une masse plus ou moins alvéolisée (fig. CXLIII F).

Elle ressemble à ce qu'a observé DUESBERG chez la Blatte, et

donne ultérieurement l'enveloppe du filament axile, par un processus qui n'a rien de bien particulier. Peut-être ce chondriome est-il analogue aux formations décrites par HIRSCHLER (1929) dans les spermatides de *Palomena viridissima* Poda et qu'il a considérées comme du Golgi secondaire provenant d'une substance nucléaire venue au contact du cytoplasme.

Les chondriosomes restés sur les parties latérales du noyau nous paraissent être simplement des éléments en voie de migration vers la partie de spermatozoïde en avant du noyau; ils sont généralement accolés contre ce dernier, mais il est possible que cette situation soit uniquement due à la grande minceur de la couche de cytoplasme dans cette région. Il faut signaler cependant que cette substance mitochondriale constitue souvent une enveloppe plus ou moins complète au noyau, tantôt sous forme de filaments épais qui s'infléchissent et restent en contact avec sa surface (fig. CXLV M), tantôt en réalisant une sorte d'écorce homogène (fig. CXLV N, P).

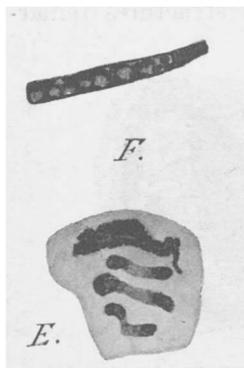


FIG. CXLIII. *Culex annulatus* : Spermatogénèse. E, Substance mitochondriale massée latéralement bordant les chromosomes; F, mitochondries formant la gaine. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Hémat.-ferr.

Nous avons observé aussi une disposition assez vague en anneaux, très épais, aplatis, de nature chondriosomique, accolés les uns contre les autres au même niveau, qui forment une couronne autour de la base du noyau (fig. CXLV L). Peut-être faut-il homologuer de telles formations aux tégosomes de GRASSÉ et TUZET. L'accumulation de substance mitochondriale en cette région précède l'enveloppement de la surface externe du noyau par ladite substance.

Un peu plus tard, les noyaux sont encroûtés extérieurement de petits blocs sidérophiles, parfois allongés, qui déterminent sur une coupe transversale du noyau, un aspect crénelé très caractéristique (fig. CXLVI n). Ces corps ont parfois une forme recourbée en U très fermé qui leur donnent presque l'aspect de vacuoles, ou mieux de dictyosomes. Rappelons ici que CHARLTON a observé, dès les spermatocytes, l'existence de gros corps dispersés, puis susceptibles de donner une association lâche ou de petits agrégats, auquel il attribue une origine mitochondriale tandis que BOWEN les considère comme corps golgiens.

Enfin, en avant du noyau, dans le cytoplasme qui est dépourvu de chondriome au début de la spermiogénèse, apparaissent des chondrio-

somes qui semblent émaner de la couche mitochondriale établie à la périphérie du noyau. Les cas favorables montrent des chondriocotes émergeant de la région mince du cytoplasme latéral au noyau.

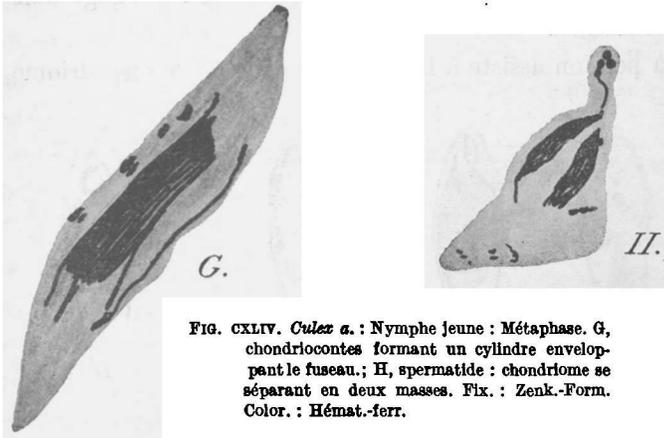


FIG. CXLIV. *Culex a.* : Nymphe jeune : Métaphase. G, chondriocotes formant un cylindre enveloppant le fuseau; H, spermatide : chondriome se séparant en deux masses. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Hémat.-ferr.

Il s'agit là d'une migration de chondriome qui, de la région basale, se porte au moins en partie à l'apex du spermatozoïde. En particulier, l'acroblaste et l'acroosome sont disparus de la région basale. L'acroblaste peut être suivi au cours de son déplacement vers la partie antérieure du

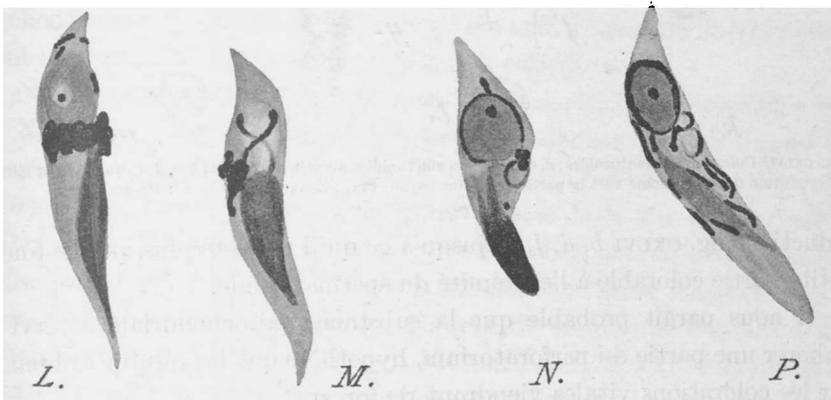


FIG. CXLV. *Culex annulatus* : Spermatisdes. Divers stades de groupements mitochondriaux; en N et P, acroblaste à la base du noyau. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Hémat.-ferr.

noyau. On le voit, en effet, d'abord sur la paroi latérale (fig. CXLVI a, b), puis, émergeant dans la région apicale (fig. CXLVI d).

Il est parfois possible de suivre aussi les déplacements [des autres éléments basaux sur le flanc du noyau (fig. CXLVI c), bien que ces éléments ne soient pas caractérisés par leur forme, comme c'était le cas pour l'acroblaste.

Le chondriome épais, que nous retrouvons dans la région apicale, y est généralement divisé en quelques filaments qui s'affrontent pour constituer une sorte de dôme non fermé à la partie extrême et qui, surmonté d'une ou deux granulations sidérophiles, s'engage dans la pointe de la spermatide.

Peu à peu, on assiste à la fragmentation de ce chondriome, puis à sa

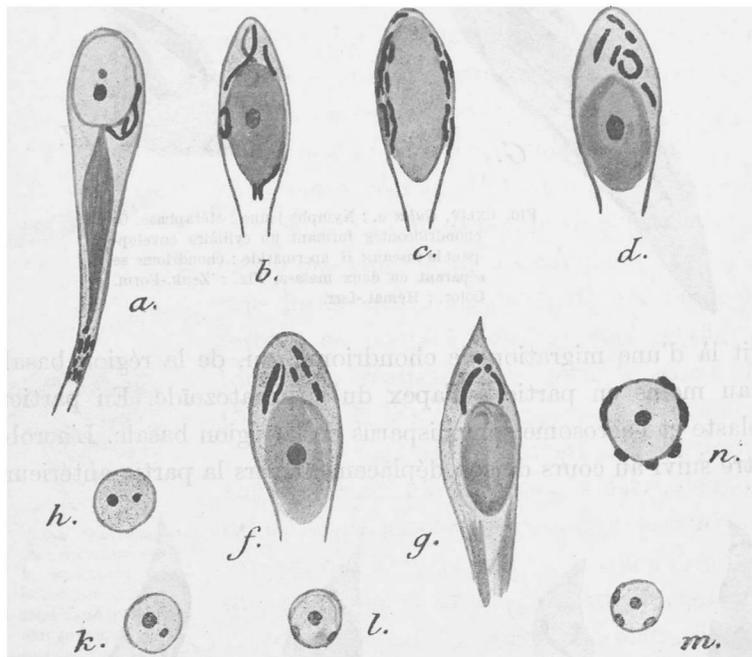


FIG. CXLVI. *Culex p.*: Spermatozoïdes; *n*, corpuscules sidérophiles accolés au noyau; *b, c, d, f, g*, stades de la migration du chondriome vers la partie avant du noyau. Fix.: Zenk.-Form. Color.: Hémat.-ferr.

réduction (fig. CXLVI *b, d, f, g*) jusqu'à ce qu'il ne reste plus qu'une toute petite partie colorable à l'extrémité du spermatozoïde.

Il nous paraît probable que la substance mitochondriale a servi à élaborer une partie du perforatorium, hypothèse que les résultats obtenus par les colorations vitales viendront renforcer.

#### Colorations vitales

L'usage des colorants vitaux ne nous a pas donné, chez les spermatozoïdes, de résultats suffisamment nets, peut-être en raison de la petitesse de la couche cytoplasmique des éléments.

C'est surtout avec les spermatocytes et les spermatides jeunes que les

observations ont été intéressantes. Elles ont, en effet, permis de contrôler par la coloration au vert-Janus, la répartition tantôt polarisée, tantôt uniforme du chondriome des spermatoocytes. Les chondriosomes s'y présentent bien, comme l'ont montré les fixations mitochondriales, sous forme de masses filo-réticulaires alvéolisées dans le cas de polarisation (fig. XII, pl. I, en *a*), et sous forme d'anneaux, de filaments recourbés en U, dans le cas de dispersion (en *b*).

Parmi ces éléments recourbés ou en anneau, certains sont très épais et se distinguent ainsi des autres plus minces, bien qu'on puisse trouver des stades intermédiaires. Chacun de ces éléments épais est accolé intimement à une vacuole prenant le rouge neutre, et son aspect rappelle celui que nous avons décrit dans les glandes séricigènes et dans d'autres tissus, aspect que nous avons qualifié de forme golgiquesque du chondriome et qui se confond ici avec les lépidosomes de PARAT. Toutefois, dans notre matériel, il nous a paru que la vacuole s'accolait réellement au chondriosome, alors que, dans le matériel de PARAT, le chondriome hypertrophié constitue simplement le cadre d'une région occupée par les vacuoles. Un accouplement semblable, chondriome spécialisé et vacuome, a été observé par E. GAMBIER chez le Discoglosse.

Quelques vacuoles, d'ailleurs rares, sont libres de tout contact avec un chondriosome, mais il est probable qu'il s'agit d'éléments libérés seulement à partir d'un certain moment de leur développement.

Dans la spermatide jeune, la masse mitochondriale, rassemblée en un Nebenkern encore filamenteux, prend également le vert-Janus et nous avons pu, dans le spermatozoïde, mettre en évidence des éléments prenant ce colorant les uns à la pointe même de la tête du spermatozoïde, comme l'a observé également TUZET chez *Murex trunculus*, les autres autour du filament axile où ils forment une gaine d'aspect alvéolaire. En aucun cas, nous n'avons observé de membrane entourant un appareil de Golgi, comme en ont signalé HIRSCHLER, MONNÉ, GRABOWSKA.

De plus, le rouge neutre a coloré quelques vacuoles, assez nombreuses dans la jeune spermatide, moins nombreuses dans les stades ultérieurs. Le spermatozoïde en paraît dépourvu.

Toutes ces observations ne font que confirmer les aspects obtenus sur les préparations fixées.

IMPRÉGNATIONS. — A l'imprégnation osmique peu poussée, nous n'avons obtenu que quelques formes dictyosomiques chez les spermatoocytes, et l'indication de l'idiozome, représenté par une partie claire

au centre d'une couche légèrement osmiophile; les autres éléments filamenteux étant franchement fuchsinophiles et non osmiophiles.

Ceci nous permet de déduire que l'idiozome est de nature légèrement différente de celle du chondriome normal, mais se rapproche fortement des chondriosomes épais qui, eux aussi, ont une affinité mi-partie osmiophile, mi-partie fuchsinophile.

En ce sens, nous croyons avec WEIGL, qu'il est extrêmement difficile, dans le matériel considéré ici, d'établir un véritable caractère distinctif entre chondriome et Golgi.

## CHAPITRE XV

### OVOGÉNÈSE

#### A. — Follicule de l'œuf de *Culex*

HISTORIQUE. — Le développement du follicule de l'œuf de *Culex*, a été suivi par LÉCAILLON (1900), puis par KULAGIN (1901) et a été repris récemment par NATH (1925). Ces auteurs n'ont pas étudié l'évolution du chondriome dans les différentes catégories de cellules. C'est, au contraire, ce que nous avons entrepris, plus particulièrement chez *Culex annulatus* et chez *Culex pipiens*. Après la rédaction de notre mémoire, nous trouvons dans une publication très récente de NATH (1930), un compte rendu de l'un de ses travaux antérieurement parus, sur l'appareil de Golgi dans toutes les cellules du follicule de l'œuf de *Culex fatigans*. Nous n'avons pu nous procurer le mémoire original, nous nous contenterons d'en donner ses conclusions essentielles :

a) L'appareil de Golgi des cellules folliculaires et des cellules nourricières est formé de vésicules possédant chacune un bord osmio- ou argentophile, et une aire centrale osmio- ou argentophobe (dictyosomes). Ces vésicules ne contiennent jamais de graisse. L'élément golgien de l'ovocyte est de forme semblable, mais contient presque toujours de la graisse.

b) Les vacuoles prenant le rouge neutre sont distinctes des dictyosomes (contra PARAT).

#### Observations personnelles

Le follicule de *C. pipiens* jeune est constitué par un groupe de cellules, dans lequel il n'y a pas lieu de considérer les trois catégories : folliculaires,

nourricières, ovocytes, car, à cette période, elles ne paraissent présenter encore aucun caractère distinctif.

Tous les éléments, quelle que soit leur position, offrent à peu près la même taille et les mêmes constituants. C'est aussi ce que signale NATH, même quelques heures après la sortie de l'imago. Ces cellules sont assez petites, pourvues d'un gros noyau avec un nucléole sphérique central, et ne possèdent qu'une faible quantité de cytoplasme. Le chondriome y est ramassé en une calotte accolée intimement contre le noyau; il forme une masse dense, mais non pas tout à fait compacte, et on peut y apercevoir des mailles, des amorces de filament, des grains : c'est ce que nous appelons une masse filo-réticulaire.

Ce stade de cellules indifférenciées disparaît pour faire place à deux catégories de cellules :

a) Des cellules folliculaires, plus petites, formant l'enveloppe du follicule.

b) Des cellules de taille plus grande, qui donneront les cellules nourricières ou vitellogènes, et l'ovocyte non encore discernable à cette période, au moins sur les préparations fixées.

#### TECHNIQUES MITOCHONDRIALES

*Cellules folliculaires.* — Le chondriome des cellules folliculaires forme à ce moment, deux calottes disposées de part et d'autre du noyau. Chacune d'entre elles comporte soit des chondriocontes bien distincts, presque parallèles les uns aux autres, soit de petits réseaux de quelques mailles, appliqués étroitement contre un noyau de forme sphérique, pourvu d'un nucléole à peu près central.

Pendant l'accroissement du follicule, les cellules folliculaires se multiplient par mitose (fig. CXLVII A); le nombre des chromosomes est de 6 disposés selon trois couples. Les cellules augmentent peu de taille et conservent toujours un noyau volumineux, entouré d'une couche mince de cytoplasme.

Le chondriome y occupe encore la même position contre le noyau, il forme alors une bande un peu plus épaisse comprenant un assez grand nombre de mailles petites et irrégulières avec quelques filaments, dont une extrémité libre s'écarte de la masse principale chondriosomique (fig. CXLVII B).

Certaines cellules ont même un chondriome plus dispersé dont les filaments, en assez grand nombre, sont libres de toute anastomose.

Quelques-uns de ces filaments portent des grains sur leur trajet.

Au début de l'accroissement de ces cellules, le noyau ne contient que rarement un nucléole. C'est un peu plus tard qu'apparaît un gros nucléole, d'abord central, qui vient souvent s'accoler à la périphérie du noyau, en une région où n'existe pas de chondriome. Certaines cellules ont un noyau dépourvu de nucléole, ce sont celles où le chondriome est le plus abondant, mais nous n'avons pas observé le passage des nucléoles dans le cytoplasme, nous avons seulement pu noter, parfois, une diminution marquée de leur colorabilité.

Dans les cellules ayant atteint leur taille définitive, les nucléoles sont

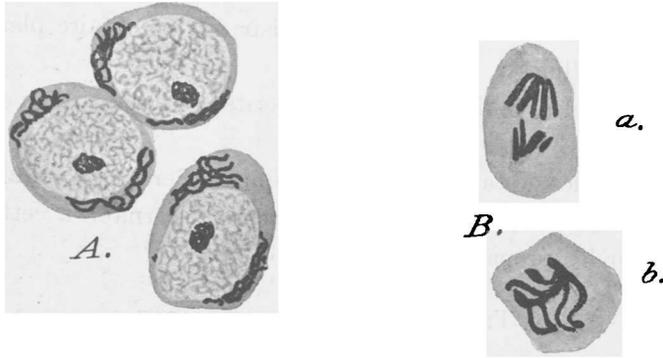


FIG. CXLVII. *Culex pipiens* : A, Cellules folliculaires en voie de divisions; B, cellules indifférenciées du follicule jeune. Chondriome en deux calottes nucléaires. Flx. : Zank.-Form. Color. : A, Hémat.-ferr.; B, Volkonsky.

réapparus ; formés de très gros blocs presque sphériques placés au centre du noyau, ils ne paraissent pas homogènes.

Le chondriome y prend souvent un aspect réticulé très net, et certains complexes forment contre le noyau une coiffe très développée, surtout dans le plan parallèle à la direction même de la membrane folliculaire au point considéré.

*Cellules nourricières.* — Lorsque les cellules folliculaires ont acquis cet aspect qu'elles conserveront définitivement, elles forment une membrane qui entoure complètement le massif de cellules dont la différenciation va donner les cellules nourricières (= vitellogènes) et l'ovocyte

On voit quatre ou cinq cellules intérieures, dont une seule donnera l'ovocyte, prendre des proportions considérables.

Le développement des cellules nourricières est en avance sur celui de l'ovocyte, et c'est leur évolution que nous décrirons tout d'abord.

Chez la cellule nourricière encore peu développée, le noyau se montre

pourvu d'un nombre important de petits nucléoles irréguliers, répartis dans tout le noyau, qui tendent à se déplacer vers la périphérie où quelques-uns sont déjà accolés sous forme de croûtelles peu étendues, tantôt à l'intérieur, tantôt à l'extérieur de la limite nucléaire.

Sur des noyaux voisins, des croûtelles de volume plus considérable, sont moins compactes, et l'on y distingue des parties filamenteuses encore extrêmement enchevêtrées. Le cytoplasme est alors dépourvu de chondriosomes individualisés, et ne contient guère que les masses

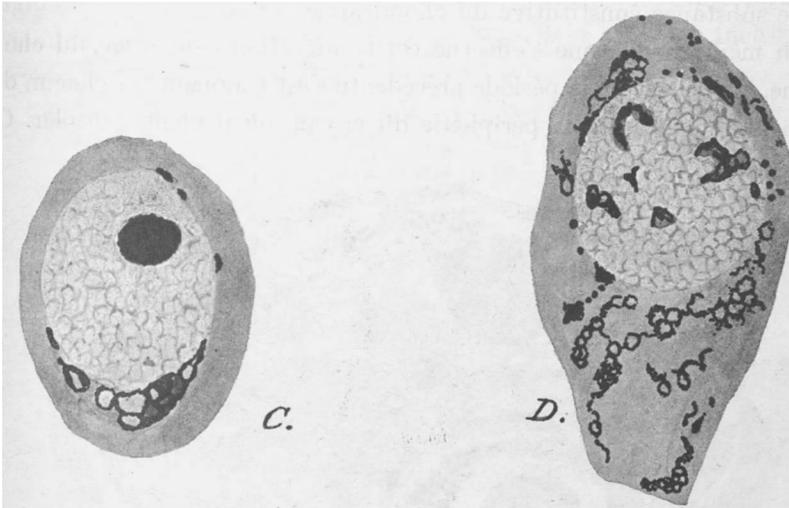


FIG. CXLVIII. *Culex pipiens* : Ovaire jeune. Cellule vitellogène; C, Masse mitochondriale filoréticulaire polarisée; D, Masses mitochondriales s'étendant à partir du noyau vers la périphérie. Fix. : Zenk.-Form. C or. . F ichtine-vert de méthyle.

périnucléaires tranchant par leur chromophilie sur le fond cytoplasmique presque homogène. Peu à peu, la substance de ces masses périnucléaires s'accroît et forme bientôt une ou deux coiffes alvéolisées. La figure CXLVIII C, représente ce stade à chondriome raréfié dans le cytoplasme, coexistant avec une masse périnucléaire déjà en voie d'alvéolisation, où l'on peut même remarquer des filaments anastomosés produisant de grandes mailles irrégulières.

Le noyau est pourvu d'un très gros nucléole, placé excentriquement, du côté où n'existe pas de coiffe.

Dans un même follicule les cellules sont presque au même stade et se montrent toutes pourvues de ces calottes périnucléaires qui se résolvent en masses filo-reticulaires.

Ces formations ne sont qu'un stade transitoire et elles ne tardent pas

à s'étendre, à devenir de moins en moins denses, pour aboutir en se fragmentant à la formation de petites masses filo-réticulaires secondaires, sans que les filaments deviennent bien nets, il s'agit plutôt de granulations.

Ces masses forment d'abord une sorte de couronne autour du noyau, puis émigrent dans le cytoplasme, dont elles finissent par occuper toute l'étendue, mais de façon très irrégulière.

Cette évolution vers la forme filamenteuse, puis granuleuse ainsi que les réactions chromatiques qu'elle présente, confirment l'idée que c'est là une substance constitutive du chondriome.

En même temps que s'effectue cette migration centrifuge du chondriome, le nucléole de la période précédente s'est fragmenté et chacun des fragments émigre vers la périphérie du noyau, où il vient s'accoler. On

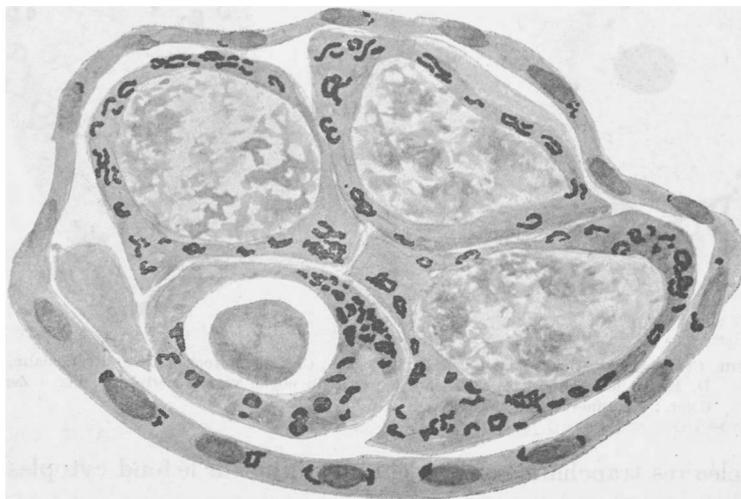


FIG. CXLIX. *Culex pipiens* : adulte. Follicule ovarien jeune : Eléments mitochondriaux à formes dictyosomiques. Imprégn. osmique. Sans coloration.

assiste ainsi continuellement à la reconstitution des petites croûtelles périnucléaires, d'abord intra-, puis extra-nucléaires, et, à partir de ces croûtelles, à la formation de petits massifs filo-réticulaires qui, s'élevant à la périphérie du noyau, semblent fuser dans l'intérieur du cytoplasme (fig. CXLVIII D).

Au contact des éléments mitochondriaux et plus spécialement dans les mailles des complexes réticulés, se développent de petites vacuoles dont le contenu est peu colorable.

A mesure que les vacuoles croissent, le chondriome se réduit. Les

anastomoses des filaments disparaissent et il ne reste plus que les traces du chondriome sur le bord de la vacuole.

*Ovocyte.* — Pendant toute la période d'accroissement des cellules nourricières, le futur ovocyte ne se distingue sur les préparations fixées, ni par sa taille, ni par son noyau, ni par ses constituants cytoplasmiques. Ce n'est qu'à partir de ce moment qu'il va devenir possible de le repérer : le noyau prend, en effet, un aspect entièrement clair, et toute la substance colorable intranucléaire se trouve représentée par un énorme bloc fuchsinophile, non homogène (fig. CXLIX). Ce corps est en réalité formé d'un nombre assez grand de sphérules, se détachant par leur fuchsinophilie intense sur le fond général plus pâle.

Le cytoplasme, par contre, est encore entièrement semblable à celui

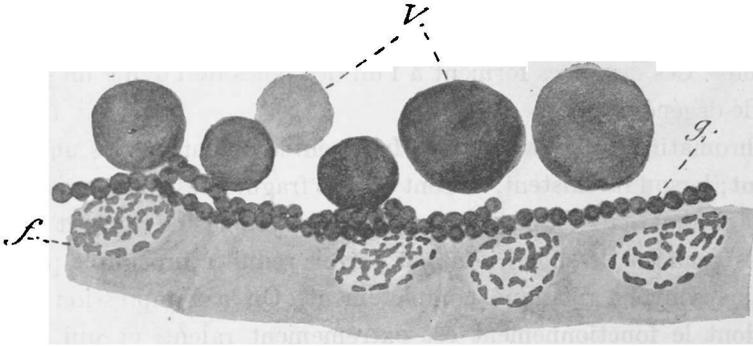


FIG. CL. *Culex pipiens* : Imago. Bord de l'ovocyte à la fin de la vitellogénèse; v, vitellus; g, granulations fuchsinophiles; f, cellules folliculaires. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Hémat.-ferr.

des cellules vitellogènes voisines et pourvu d'un chondriome disposé par petites masses filo-réticulaires, exactement comme nous l'avons décrit dans ces cellules.

En raison de l'accroissement des cellules intra-folliculaires, il n'existe aucun intervalle entre elles, elles sont accolées les unes aux autres. On peut remarquer que c'est vers la surface commune à l'ovocyte et à la cellule nourricière voisine que l'on trouve les amas de chondriome les plus nombreux.

Leur aspect, très irrégulier, est encore nettement réticulaire, mais avec des mailles extrêmement petites.

Dans le follicule arrivé à maturité, les cellules folliculaires présentent un noyau au centre duquel il est possible de mettre en évidence un nucléole très peu fuchsinophile, au contour souvent irrégulier.

Dans le cytoplasme, le chondriome, très rare, a pris l'aspect de traînées

assez vagues ou de petits blocs; on le trouve dans n'importe quelle région de la cellule, toujours très peu abondant.

Nous n'avons pas suivi les premiers stades de la vitellogénèse et nous trouvons dans le cas actuel un ovocyte bourré de sphères vitellines entre lesquelles persistent seulement quelques travées de cytoplasme azurophile, à l'intérieur desquelles existent parfois quelques petites granulations fuchsinophiles.

Entre les cellules folliculaires et l'ovocyte se trouve une sorte de paroi formée de granulations fuchsinophiles de taille moyenne (fig. CL) disposées sur deux ou trois couches, et dont les éléments très serrés donnent l'impression d'être soudés. Cependant, les grains situés vers l'intérieur déterminent souvent des séries alignées et s'écartent légèrement de la bande externe. Cette production est vraisemblablement destinée à fournir le chorion; elle ne se retrouve pas entre l'ovocyte et les cellules nourricières. Ces dernières forment à l'un des pôles de l'ovule un groupe en voie de dégénérescence.

La chromatine du noyau est très fragmentée et souvent les nucléoles manquent; lorsqu'ils existent, ils sont encore fragmentés en de gros blocs, mais leur chromatocité est peu intense. Dans le cytoplasme souvent creusé de petites vacuoles, le chondriome est parfois réduit à un simple piqueté et, le plus souvent, manque complètement. On a l'impression d'une cellule dont le fonctionnement est extrêmement ralenti et qui est en voie de disparition.

#### IMPRÉGNATIONS

L'imprégnation osmique est celle qui nous a donné ici les résultats les plus constants. Dans l'ovaire jeune, les follicules sont serrés les uns contre les autres et leurs limites sont parfois difficiles à reconnaître. Toutes les cellules à l'intérieur d'un même follicule, sont, comme nous l'avons signalé précédemment, d'aspect identique: gros noyau avec mince couche de cytoplasme. Ce dernier prend souvent, par l'acide osmique, une teinte légèrement enfumée et il contient un nombre assez élevé de petits éléments osmio-réducteurs.

La plupart d'entre eux sont massés en une ou deux coiffes contre le noyau qu'elles entourent plus ou moins complètement. On y distingue parfois de petites mailles, soit isolées, soit groupées par deux ou trois éléments. Dans certains cas, il semble qu'il y ait fragmentation et l'on observe alors des bâtonnets trapus ou des sortes de dictyosomes disposés en une couronne entourant le noyau à une certaine distance (fig. CLI E).

Dans les follicules un peu plus âgés, et toujours avec ovocyte indifférencié, le cytoplasme contient des mailles plus grandes; elles forment des réseaux recouvrant une plus grande étendue du cytoplasme, mais cependant non encore localisés à deux endroits opposés du noyau (fig. CLI F).

Les mailles peu régulières semblent souvent déformées par la présence d'épaississements dus à des précipités d'osmium en certains points. L'intérieur des mailles ne paraît pas présenter de coloration différente du cytoplasme environnant; et il ne semble pas que nous ayons affaire

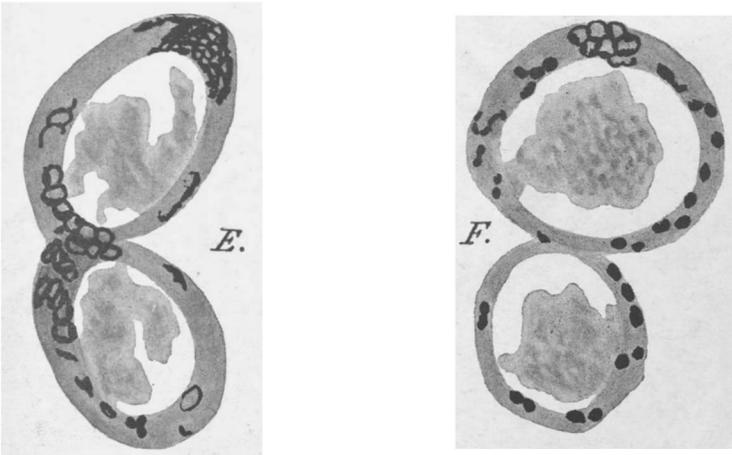


FIG. CLI. *Culex annulatus* : Nymphe. Cellules vitellogènes. Masses mitochondriales réticulées et à formes dictyosomiques. Fix. : Benoît. Imprégn. : Os O<sup>4</sup>. Sans coloration.

à de véritables vacuoles, mais bien plutôt à un système simplement réticulé, d'ailleurs susceptible de contenir ultérieurement des vacuoles véritables.

La figure CXLIX nous montre un aspect plus âgé encore : l'ovocyte se distingue à présent par son noyau clair pourvu d'un gros nucléole composé. Les cellules nourricières possèdent des éléments tantôt en dictyosomes, tantôt en petits systèmes de deux ou trois mailles.

Dans l'ovocyte, la forme dictyosome est prédominante avec, en outre, de nombreux éléments courts, massifs, de forme irrégulière. Cette disposition fragmentée rappelle assez bien la disposition également fragmentée du chondriome de la figure CLII.

Les cellules folliculaires n'offrent sur l'emplacement des calottes mitochondriales, qu'un élément court, recourbé parfois en dictyosome, mais peu net.

Sur une imprégnation osmique qui, après éclaircissement au permanganate, a été colorée par l'Altmann, et où l'ovocyte est nettement différencié, mais ne contient pas de vitellus, les cellules vitellogènes n'ont plus qu'un chondriome amoindri dans lequel abondent les formes évolutives : anneaux, complexes de chondriocentes. Une grande partie de ce chondriome est dispersée dans toute la cellule, et il reste souvent un amas plus dense, difficilement analysable au voisinage, de la sur-

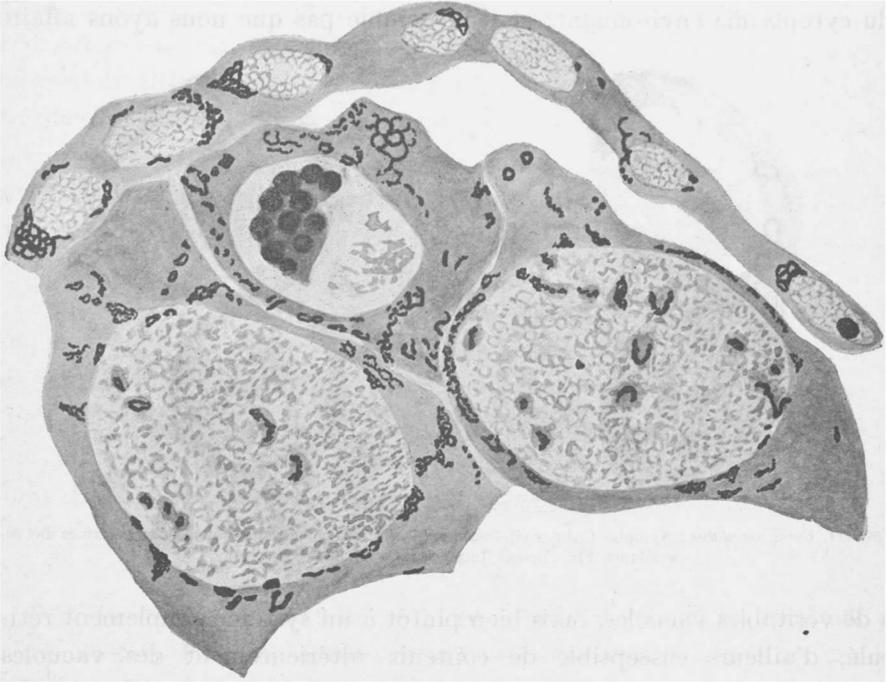


FIG. CLII. *Culex pipiens* : Follicule ovarien. Chondriome : en coiffe réticulée dans les cellules folliculaires; en masses floréticulaires dans les cellules nourricières; plus fragmenté dans l'ovocyte. Croûtelles intra et extra-nucléaires dans les cellules nourricières. Fix : Zenk.-Form. Color. : Volkonsky.

face en contact avec l'ovocyte. Les formes évolutives du chondriome semblent envelopper des espaces plus clairs où l'acide osmique n'est pas réduit.

Dans l'ovocyte, le chondriome comporte :

- a) Une partie dispersée dans tout le cytoplasme.
- b) Une accumulation contre la surface d'accolement aux cellules vitellogènes.

Les chondriosomes dispersés sont presque toujours à l'état de mitochondries, ou d'anneaux de taille variable, dont le centre, à peine indiqué

en clair dans les plus petits, devient plus net sur les éléments un peu plus gros.

Parmi ces éléments isolés, on observe (fig. CLIII) certains grains de la dimension de l'un des anneaux mais qui sont peu fuchsinophiles et marquent une tendance à réduire l'acide osmique, de sorte qu'ils prennent un aspect mixte, osmio-réducteur au centre, un peu fuchsinophile sur le pourtour. A côté de ces petits grains, on en trouve d'autres nettement réducteurs, dont le diamètre peut être huit à dix fois supérieur, avec toutes les tailles intermédiaires entre les plus petits et les plus gros. A mesure qu'ils croissent leur pouvoir osmio-réducteur augmente et leur fuchsinophile diminue. Ces grains constituent des groupements très importants qui occupent parfois une zone importante de la cellule. Il semble bien que leur formation débute à la périphérie du noyau, l'apparition de nouveaux grains fait avancer le groupement vers l'extérieur de la cellule, le gros de la masse des grains persistant à la périphérie du noyau. L'ovocyte est

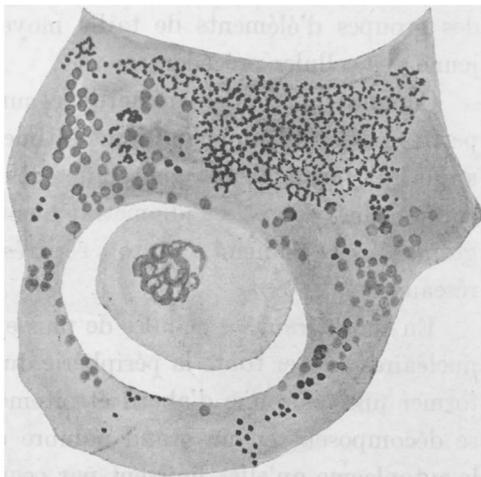


FIG. CLIII. *Culex pipiens* : adulte. Ovocyte : apparition des globules graisseux (?); chondriome formant une masse d'aspect réticulé. Fix. : Champy. Imprégn. : Os O<sup>4</sup>.

la seule cellule du follicule qui présente ces éléments. D'après leur réaction, ce sont vraisemblablement des graisses, et leur élaboration est réalisée par le chondriome qui disparaît au cours de ce processus.

Les chondriosomes de la formation très dense, au voisinage de la surface en contact avec les cellules vitellogènes, sont en majeure partie à l'état de granulations et aussi de filaments très contournés, parfois ramifiés. Notons toutefois qu'un tel aspect, se produisant après l'emploi d'acide osmique à forte concentration, il se pourrait que la forme filamenteuse ait subi une fragmentation très intense ne permettant pas de reconnaître la forme réelle primitive, origine de l'état granuleux.

**COLORATIONS VITALES.** — La figure XIII, planche I montre l'évolution du chondriome des cellules jeunes du follicule, depuis le stade compact jusqu'au stade dispersé, en même temps que son accolement au vacuome.

### B. — Ovaire de *Dicranomyia* (sp ?)

La figure CLIV a été dessinée sur une préparation de ce Diptère non déterminé, très voisin de *Culex*, et pourvu d'un ovaire un peu différent. Les follicules sont très serrés les uns contre les autres, et l'ensemble est maintenu par une gaine très mince.

On distingue, selon l'état de développement du follicule, des cellules de très grande taille, ayant l'aspect des cellules nourricières de *Culex* au moment de leur complet développement; d'autres cellules forment des groupes d'éléments de taille moyenne représentant un stade plus jeune des cellules précédentes.

Comme on peut le remarquer sur la figure, les cellules les plus petites possèdent un chondriome intimement accolé à la paroi du noyau, auquel il forme tantôt une coiffe très allongée, le plus souvent deux coiffes plus denses et diamétralement opposées. Elles sont faites de grains et de filaments tantôt séparés, tantôt anastomosés en petits réseaux.

En considérant les cellules de plus en plus grandes, on voit les coiffes nucléaires gagner toute la périphérie du noyau, auquel elles finissent par former une couronne d'abord étroitement accolée au noyau; puis, elles se décomposent en un grand nombre de petites masses émigrant dans le cytoplasme qu'elles finissent par occuper entièrement.

Sur les cellules de grande taille, nous retrouvons les éléments plus dispersés, également plus filamenteux ou granulaires.

La forme filamenteuse est ici prédominante, mais on trouve de façon irrégulière, quelques petits groupes de mailles assez menues.

Il faut noter que tout ce chondriome est nettement osmio-réducteur; l'animal avait d'abord subi une fixation mitochondriale osmiquée, qui a été suivie de l'action prolongée d'une solution d'acide osmique à 2 p. 100 pendant dix jours à la température de 25°. Tout le chondriome ainsi mis en évidence est coloré très intensément en noir. Peut-être, faut-il attribuer à l'action de la fixation osmiquée la tendance des filaments à se résoudre en grains.

*Ovocyte.* — Les ovocytes déjà très avancés dans leur développement, sont bourrés de grosses sphères vitellines, colorées en gris par l'acide osmique, accolées à des fragments de cytoplasme non réducteur.

Ce dernier contient généralement un chondriome encore abondant, qui s'applique à la surface de la sphère vitelline lorsque celle-ci n'a pas

encore atteint sa taille définitive (fig. CLIV *v*) soit sous forme de petits filaments, soit sous forme de réseaux très nets (*v*).

De façon générale, il y a contact intime entre la sphère vitelline, dès son stade le plus jeune, et le chondriome qui lui forme une écorce plus ou moins réticulée. A mesure que la sphère s'accroît, l'écorce de chondriome est de moins en moins complète et finit par disparaître lorsque la sphère a atteint son complet développement.

Il n'est pas douteux que le chondriome joue ici surtout un rôle de centre de condensation de produits cédés par le cytoplasme; comme on

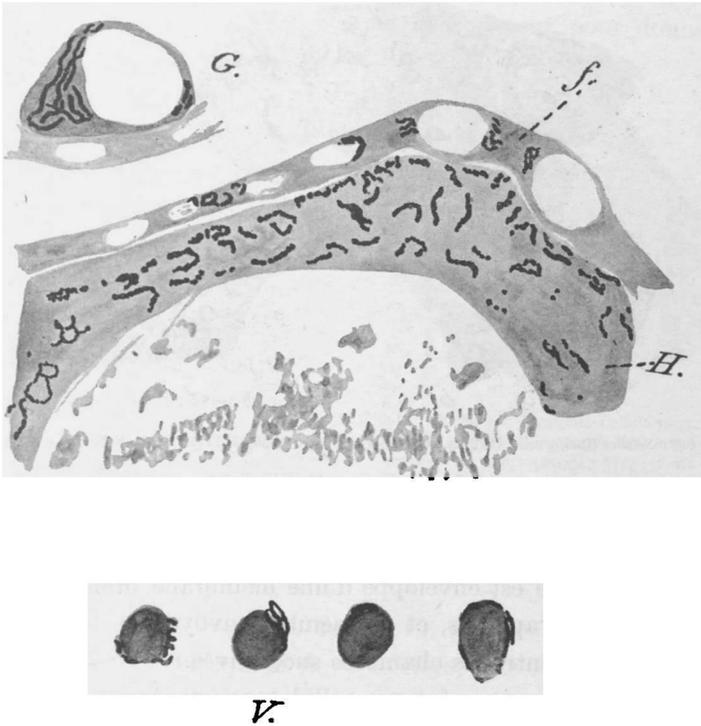


FIG. CLIV. *Dicranomyia* (sp. ?) Ovaire. Cellules nourricières; G, stade jeune; H, stade âgé; *v*, vitellus accolé au chondriome. ; *f*, cellules folliculaires.

peut s'en rendre compte, le chondriome est encore très fourni lorsque les sphères vitellines sont déjà très développées; il semble même qu'il n'y ait pas de diminution de cet élément, sauf en toute dernière période où il disparaît. Jusque là, sous forme de groupements complexes ou de véritables réseaux, il se trouve accolé à la sphérule dont l'accroissement ne se fait pas sensiblement aux dépens de la substance mitochondriale.

Cet accolement du chondriome au vitellus a été signalé par HIBBARD et PARAT chez l'Épinochette, où les auteurs admettent que le chondriome ne semble jouer aucun rôle morphologique dans la vitellogénèse.

### C. — Ovaire de *Setodes tineiformis*

L'ovaire de cette espèce est constitué par un certain nombre de follicules allongés, eux-mêmes divisés transversalement en chambres successives contenant alternativement des cellules de petite taille et des

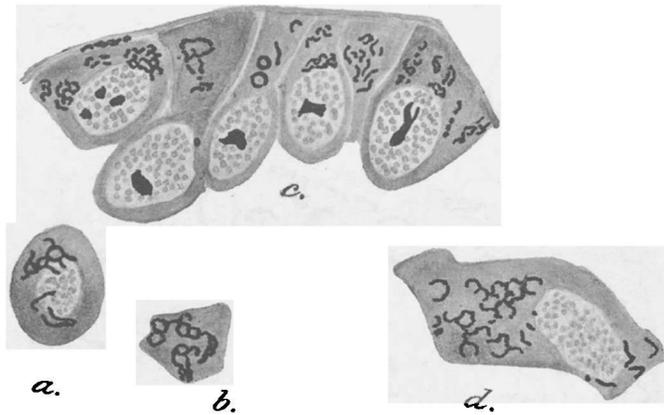


FIG. CLV. *Setodes tineiformis* : Cellules nourricières à divers stades. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Volkonsky.

cellules de grande taille. Parmi ces dernières se reconnaît l'ovocyte, à raison d'un seul par groupe cellulaire.

Chaque follicule est enveloppé d'une membrane mince, formée d'une couche de cellules aplaties, et qui semble envoyer les travées transversales séparatrices entre les chambres successives.

Les cellules jeunes — futures cellules nourricières — sont pourvues d'un noyau sphérique contenant quelques petits blocs de chromatine et souvent un nucléole irrégulier, rarement deux.

Le cytoplasme, peu abondant et très basophile, contient un chondriome s'étalant en coiffe sur le noyau, qu'il enserre d'une série de petits réseaux très nets, aux mailles irrégulières, nombreuses (fig. CLV a, b).

Lorsque les cellules sont un peu plus âgées (fig. CLV c) les réseaux sont réduits à deux ou trois mailles devenues circulaires placées bout à bout, et à quelques chondriosomes épais. Le noyau renferme un gros nucléole central.

Les cellules se disposent à ce stade en une sorte de rangée circulaire bordant le follicule, et entourant une moitié de l'ovocyte; l'autre moitié est en contact avec les cellules nourricières de grande taille.

Le chondriome des cellules externes est rassemblé en grande partie dans la région entre le noyau et la paroi folliculaire (fig. CLV c).

Seules, les cellules externes possèdent une telle disposition de chondriome, laquelle nous paraît être en rapport avec la fonction d'absorption puisque c'est exclusivement dans les éléments au contact du liquide de la cavité générale que l'on observe cet arrangement superposable, en position et forme, à un appareil de Golgi.

Tandis que le noyau et le cytoplasme s'accroissent pour donner le stade définitif de la cellule vitellogène, le nucléole se fragmente et ses différentes parties émigrent vers la périphérie du noyau. Il arrive souvent que les nucléoles secondaires soient enrobés dans une substance basophile qui les accompagne dans leur migration, révélant ainsi une dualité de constitution remarquable. Les figures CLVI, CLVII, CLVIII montrent quelques-uns des aspects observés au cours de cette fragmentation et de cette migration; les éléments fuchsinophiles sont en noir, les éléments azurophiles sont en gris.

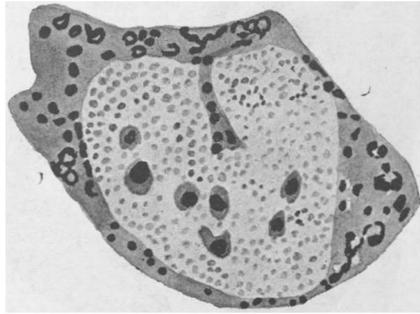


FIG. CLVI. *Setodes t.* : Nymphe. Cellule nourricière : travée servant de passage des nucléoles du noyau vers le cytoplasme. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Volkonsky.

Les aspects des figure CLVI et figure 10, planche I permettent de croire que cette partie basophile des nucléoles, qui correspondrait aux faux-nucléoles ou encore nucléoles plasmatiques, est susceptible de former une sorte de travée communiquant parfois avec le cytoplasme, dont elle présente d'ailleurs les réactions de coloration. Ces travées pourraient peut-être servir de voie de migration du vrai nucléole jusque dans le cytoplasme.

Le passage du nucléole dans le cytoplasme s'effectue-t-il sous forme figurée ?

La figure CLVI semble l'indiquer, les fragments nucléolaires sont disposés dans la travée en communication avec le cytoplasme, et les deux petits éléments qui se trouvent à son débouché ressemblent bien aux autres éléments encore intranucléaires.

Dans la figure CLVII L, l'un des fragments nucléolaires de très grande taille paraît bien avoir fait extrusion dans le cytoplasme, en un endroit où la séparation nucléo-plasmatique devient floue et impossible à déterminer avec précision.

Si l'on examine le cytoplasme dans ces mêmes cellules, plusieurs faits assez curieux s'observent :

a) Ce sont généralement les cellules les plus pauvres en chondriome qui ont le noyau le plus riche en nucléoles (fig. CLVII L, CLVIII N).

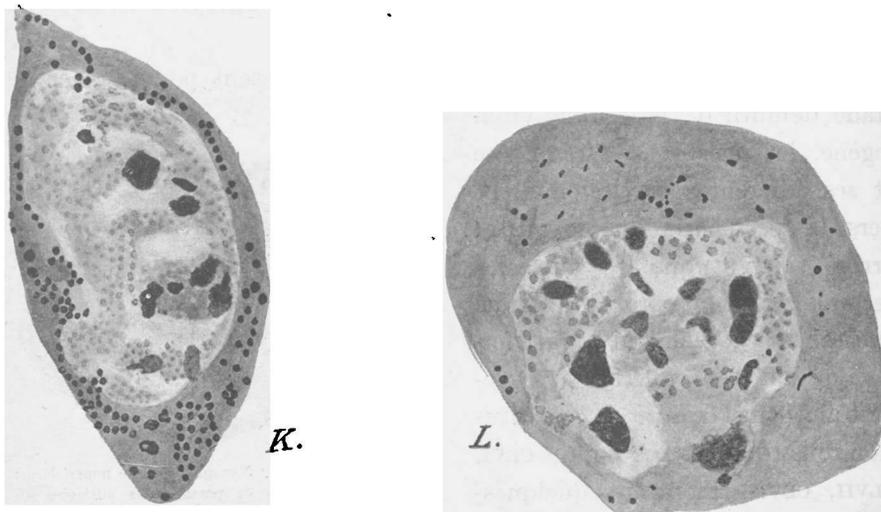


FIG. CLVII. *Setodes tineiformis* : Nymphe. K, Cellule nourricière. En noir : granulations (mitochondries) et nucléoles; en gris, granulations de chromatine; L, cellule nourricière à chondriome réduit et à nucléoles fragmentés : un nucléole en voie de migration (?); en noir : mitochondries et nucléoles; en gris, granulations de chromatine. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Millot.

b) Dans les cellules riches en chondriome, les nucléoles sont très réduits, parfois même absents.

c) Enfin dans les cellules où une seule région se trouve être riche en chondriome, il n'existe pas de nucléoles à la périphérie du noyau avoisinant cette région, et un groupe réduit de nucléoles se trouve à la périphérie du noyau proche de la région pauvre en chondriome (fig. CLVIII M).

Ces observations rapprochées 1° de l'existence de nombreux fragments nucléolaires situés contre la périphérie du noyau ou même faisant saillie dans le cytoplasme, et 2° de la communauté des réactions de coloration entre ces nucléoles et le chondriome, nous paraissent être une confirmation de l'hypothèse de la régénération du chondriome par des émissions

de substance nucléolaire, hypothèse que nous avons émise dès le début de ce travail.

Est-ce à dire que les processus soient toujours aussi nettement séparés ? Nous ne le croyons pas. Selon les cellules, il se peut que la régénération des nucléoles et leur émission soit un phénomène continu ou non, de sorte qu'on pourra observer, à la fois la présence d'un chondriome abondant et de nucléoles en voie de fragmentation, du fait d'un retard dans l'élaboration par le chondriome.

Si nous nous reportons à la figure CLVI qui représente une cellule nour-

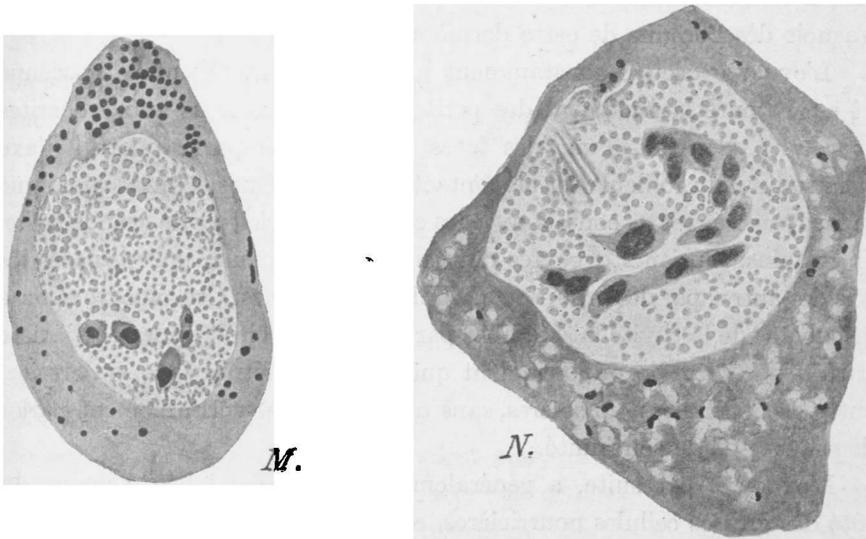


FIG. CLVIII. *Setodes* t. : Nymphe. M. Cellules nourricière à nucléoles peu nombreux : chondriome massé à l'opposé des nucléoles; N, cellule nourricière à cytoplasme vacuollisé; chondriome presque disparu. Fix. : Zenk.-Form. Color. : Volkonsky.

ricière de grande taille, nous pouvons constater que le chondriome y prend de nombreuses formes évolutives, parmi lesquelles nous signalerons plus spécialement les anneaux, isolés ou par petits groupes de 2 ou 3 éléments. Ces anneaux qui ont au début une périphérie régulière, ne tardent pas à s'épaissir par endroits, acquérant des sortes de granulations sur le bord de l'anneau, en même temps que le centre devient plus clair, susceptible de prendre parfois l'orange dans la technique de VOLKONSKY. Un processus identique peut également avoir lieu sur le trajet de filaments, spécialement quand ceux-ci se recourbent ou se ramifient. On assiste en fait à la naissance d'une vacuole au contact même du chondriome ainsi évolué.

A mesure que la vacuole devient plus nette, le chondriome se réduit ; il persiste tout d'abord sous forme d'une petite granulation sur le bord de la vacuole (fig. CLVI, à droite du noyau), puis finit par disparaître presque complètement, alors que les vacuoles plus nombreuses se détachent visiblement sur le fond cytoplasmique basophile (fig. CLVIII N et fig. 10, pl. I).

Il peut d'ailleurs persister quelques éléments chondriosomiques inemployés, le plus souvent sous forme de grains isolés.

De cet examen de l'évolution du chondriome, nous concluons à sa disparition au cours de l'élaboration, et à son accolement intime à la vacuole dès l'origine de cette dernière.

L'ovocyte occupe constamment le milieu de la chambre ovarienne et est entouré latéralement des petites cellules que nous avons décrites plus haut. Souvent, l'une des faces transversales par rapport à l'axe longitudinal du follicule est en contact avec les mêmes cellules, alors que la face opposée est en contact avec les cellules nourricières de grande taille. Il y a ainsi plusieurs ovocytes dans un même follicule, mais espacés les uns des autres par des groupes de cellules vitellogènes. Cet ovocyte épouse les recoins de la cavité laissée libre par les cellules vitellogènes et il existe parfois une sorte de prolongement qui semble pénétrer dans l'interstice, entre deux cellules nourricières, sans que l'on puisse véritablement parler de soudure ou de continuité.

L'ovocyte, par suite, a généralement une forme lobée, surtout du côté des grosses cellules nourricières, région qui est également plus riche en cytoplasme. Le chondriome est intimement appliqué contre le noyau, en une calotte d'aspect filo-réticulaire, très dense.

Par contre, la région qui s'avance vers les cellules nourricières possède un chondriome beaucoup plus dispersé, depuis le noyau jusqu'à la périphérie de l'ovocyte.

Ce constituant y forme des groupements où l'on peut rencontrer des anneaux, plus spécialement en bordure même de la partie en contact avec une cellule nourricière, et aussi des complexes de chondriosomes.

#### D. — Follicule de *Chironomus plumicornis*

Les premiers stades du développement des follicules de *Chironome* diffèrent peu de ce que l'on voit chez *Culex*. Les cellules d'un follicule sont tout d'abord indifférenciées, elles sont alors de taille moyenne, de

forme polygonale, étroitement appliquées les unes contre les autres. Leur noyau volumineux est pourvu d'un seul nucléole de grande taille, généralement central.

Le chondriome est accumulé sous forme d'un croissant massif placé contre la paroi du noyau. Dans certains cas, on peut y distinguer une sorte d'alvéolisation avec quelques granulations fuchsinophiles.

Les cellules s'accroissent simultanément, ainsi que leur chondriome qui forme bientôt une couronne périnucléaire complète.

Les croissants primitifs se sont en effet étalés à la surface du noyau, en même temps qu'ils devenaient moins massifs. La substance mitochondriale y est encore très dense, mais une alvéolisation croissante lui confère bientôt un aspect flo-réticulaire accusé (fig. CLIX).

On peut même, en quelques endroits, trouver un chondriome filamenteux bien individualisé, à côté de masses où le réseau est tout à fait net.

A ce stade, certaines cellules de la périphérie s'étalent en surface du groupe tandis qu'elles se divisent, elles constituent rapidement ainsi la membrane folliculaire, qui ne comporte qu'une seule couche de cellules, de taille beaucoup plus petite que celle des cellules devenues internes.

Les cellules folliculaires ont, comme chez *Culex*, un chondriome en complexes réticulés, souvent disposés de manière à constituer une sorte de coiffe latérale sur le noyau, et les variations que l'on observe sont parallèles aux variations observées chez *Culex*.

A l'intérieur du follicule, les cellules se réduisent à deux : une cellule nourricière et l'ovocyte (fig. CLX).

La cellule nourricière est reconnaissable à son noyau énorme, parsemé de blocs de chromatine peu colorables, parmi lesquels de nombreux fragments nucléolaires fuchsinophiles émigrent vers la périphérie. Nous n'avons cependant pu observer ici l'accolement de ces nucléoles à la périphérie du noyau, non plus que l'existence de croûtelles mitochondriales autour de ce dernier.

Le cytoplasme contient un chondriome à nombreuses formes, très grêles, réticulées ou ramifiées, qui produit très souvent une bordure dense,



FIG. CLIX. Chronome : Larve âgée. Cellules folliculaires à chondriome d'abord en masse flo-réticulaire (P), puis organisée en chondriosomes (R). Fix. : Zenk.-form. Color. : Hémat.-ferr.

mais peu élevée, contre la surface en regard des cellules folliculaires. Quelques éléments isolés sont répartis dans la région moyenne du cytoplasme, puis une bande de chondriome entoure le noyau. De place en place, on rencontre cependant, dans la région moyenne, une plage pourvue d'un chondriome plus abondant. Enfin, la zone qui fait face à l'ovocyte est toujours chargée de chondriome et ceci, dans toute la couche de cytoplasme, depuis le noyau jusqu'à la périphérie.

L'ovocyte est caractérisé par son noyau clair à nucléole unique, de beaucoup plus petit que le noyau des cellules nourricières.

Le noyau est également remarquable chez l'ovocyte jeune par l'existence d'une masse fuchsinophile intracytoplasmique qui le coiffe, et s'étale très loin dans le cytoplasme. Cette masse se révèle aux forts grossissements sous un aspect identique à celui des masses filo-réticulaires que nous avons signalées dans les spermatoctytes de *Culex*.

Dans l'ovocyte plus âgé, le noyau contient un certain nombre de petites granulations à peu près hémisphériques accolées, à intervalles presque réguliers, contre la périphérie du noyau.

Ces granulations peuvent s'accroître et leur centre devient plus clair.

L'ovocyte constitue à ce moment une cellule petite comparativement à la cellule nourricière, et elle figure une sorte de croissant accolé à la cellule nourricière. Son cytoplasme n'est pas azurophile, à l'inverse de la cellule nourricière. Il contient un chondriome très dispersé par rapport au stade précédent, en ce sens qu'il n'y a plus localisation autour du noyau; tout le cytoplasme est parsemé de filaments dont quelques-uns seulement sont isolés. Les autres forment de véritables lacis par leurs formes recourbées et anastomosées. Ces complexes présentent souvent des mailles et l'on peut également trouver quelques anneaux dispersés. Une caractéristique du chondriome à ce moment est son extrême gracilité eu égard à l'épaisseur des cordons mitochondriaux des cellules folliculaires.

Ensuite, le chondriome est formé de nombreux petits éléments soit filamenteux et recourbés, soit annulaires, enveloppant de petits espaces clairs qui prennent une teinte orangée dans la coloration de VOLKONSKY. La substance mitochondriale a perdu l'aspect gracile de la période précédente et constitue des éléments plus épais, répartis dans tout le cytoplasme. Quelques-uns de ces éléments à aspect vacuolaire, plus spécialement ceux que l'on trouve à la périphérie de l'ovocyte vers les cellules folliculaires, évoluent rapidement; on obtient alors des globules de forme

un peu allongée dont la périphérie prend encore la fuchsine et dont le centre prend de plus en plus la teinte orangée. On distingue à ce moment des sphères vitellines. Ici, la vitellogénèse débute à la périphérie, au contact du chondriome, et progresse très rapidement à partir des cellules folliculaires, dont le chondriome constitue à ce moment d'énormes calottes coiffant latéralement les noyaux.

Au cours de ce développement, la cellule nourricière persiste avec sa taille et son noyau énorme à nombreux petits nucléoles qui se renouvellent constamment, en se portant vers la périphérie où ils disparaissent.

Le chondriome forme, dans toute la cellule, de petits groupements de chondriosomes tantôt anastomosés, tantôt réticulés. Il en existe, en outre, un assez grand nombre accolés à la périphérie du noyau, et ceux-là paraissent plus denses. Nous n'avons pu préciser si ces amas provenaient bien d'une émission de substance nucléolaire; cependant, l'aspect de quelques-uns nous permet de croire qu'il y a eu, sinon émission sous forme figurée, au moins dialyse d'une substance, un peu à la façon dont KOCH (1925) signale, dans l'œuf des Géophilides, une émission nucléolaire manifestée par des propriétés chromatiques.

Nous n'avons pu trouver dans les cellules folliculaires, ni dans les cellules vitellogènes, d'éléments figurés permettant d'attribuer aux unes ou aux autres de ces cellules l'élaboration du vitellus. Seul, l'ovocyte est susceptible de réaliser la synthèse de cette réserve. Le rôle des cellules folliculaires nous paraît ici très important dans l'assimilation de substances situées dans le liquide de la cavité générale et transmises à l'ovocyte. Il nous semble au contraire que la cellule nourricière fournit à l'ovocyte un élément tout autre car la vitellogénèse apparaît de préférence au contact des cellules folliculaires.

Lorsque la vitellogénèse est à peu près terminée, l'ovocyte étant bourré de sphères vitellines, le cytoplasme des cellules vitellines se montre, particulièrement au niveau de l'ovocyte, pourvu d'un grand nombre de vacuoles. Chacune d'elles se détache en clair et son contenu ne paraît avoir fixé qu'un peu d'orangé; de plus, elle est bordée partiellement soit d'un petit bâtonnet mitochondrial, soit d'un filament recourbé qui l'entoure presque complètement. Dans quelques plages où les vacuoles ne sont pas encore apparues, on peut trouver un chondriome plus abondant, réticulé, dans les mailles duquel on observe parfois une partie se détachant en clair sur le fond azurophile. Cette partie devient d'autant plus claire que la formation est plus grande. On relève ainsi toute une

série d'intermédiaires entre les vacuoles de petite dimension encore légèrement colorées, et les vacuoles de plus grande taille, au contenu entièrement incolore.

Dans les plages où les vacuoles sont plus achevées, le chondriome est à peu près réduit aux petits chondriosomes bordant une vacuole, le reste du chondriome est disparu.

On peut donc conclure à une diminution du chondriome dans la cellule. Si l'on ajoute à ceci le fait que les nucléoles, si abondants dans les périodes précédentes, sont presque totalement disparus du noyau, on aboutit à la conception d'une fin de fonctionnement de la cellule nourricière, qui est annoncée par l'élaboration, par le chondriome d'une substance accumulée dans les vacuoles et par la disparition consécutive de ce chondriome et des nucléoles. Cette période précède immédiatement le début des phénomènes de régression qui aboutiront à la disparition de la cellule nourricière.

#### DISCUSSION DES FAITS

Si nous examinons les faits observés au cours des premiers stades de développement de l'ovocyte, nous pouvons constater que le chondriome et le vacuome ont un développement et une répartition parallèles. Nous sommes en présence de trois séries de faits : 1° l'existence d'une calotte nucléaire aux dépens de laquelle se produit le chondriome où apparaissent les premières vacuoles ; 2° l'accroissement de la coiffe jusqu'à produire une couronne périnucléaire complète ; 3° la dispersion centrifuge des éléments mitochondriaux et vacuolaires. Or, ces faits se retrouvent dans chacun des types de cellules des follicules observés. Un tel parallélisme semble assez répandu et n'avait d'ailleurs pas échappé aux auteurs ; PARAT signale en particulier chez *Helix pomatia*, un groupement « Mitochondries ordinaires-Lépidosomes-vacuoles » qui subit une dispersion débutant par un véritable encerclement du noyau, et se continuant par répartition centrifuge, les éléments les plus âgés étant à la périphérie. Les lépidosomes manifestant une tendance fort nette à s'accoler aux vacuoles auxquelles ils forment cadre, de même que les mitochondries ordinaires se groupent par plages circonscrivant les vacuoles à vitellus.

Des observations semblables ont été faites par cet auteur chez *Aplysia punctata* et chez *Chrysaora hysocella*, puis par YUNG-KO-CHIN, au début de l'ovogénèse chez les Céphalopodes.

Par contre, HARVEY (1925) trouve bien chez *Lumbricus terrestris*, des mitochondries concentrées contre le noyau des ovogonies en une

coiffe qui se résout en filaments, mais il observe constamment des éléments golgiens séparés et dispersés auxquels il attribue une origine cytoplasmique.

NATH (1929) considère les éléments golgiens comme des vésicules à bord osmio-réducteur et indépendantes du vacuome et du chondriome. Nous ferons observer que nous avons également obtenu à l'imprégnation des formes dictyosomiques et des formes en anneaux, mais qu'elles pouvaient être obtenues après certaines techniques mitochondriales et paraissaient pouvoir se superposer à certains des éléments mitochon-

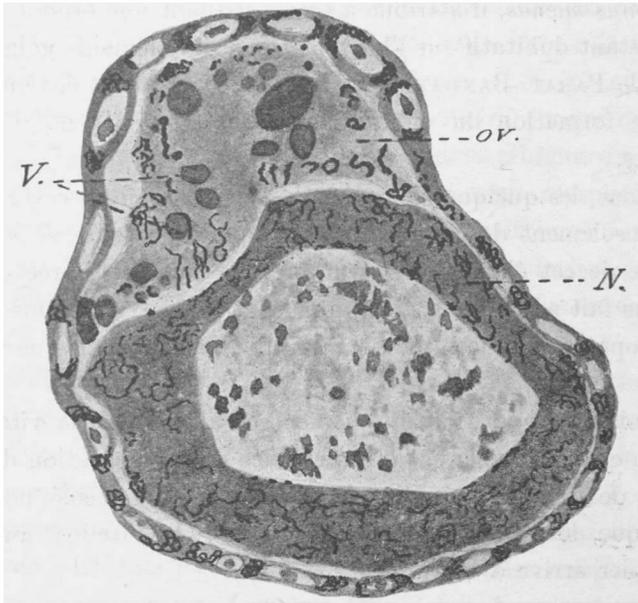


FIG. CLX. Chronome : Follicule ovarien. Début de vitellogénèse; Ov., ovocyte; N, cellule nourricière; v, vitellus  
Fix. : Zenk.-Form. Color. : Volk.

driaux. Nous sommes d'accord avec l'auteur sur l'existence de graisses dans le seul ovocyte.

En ce qui concerne l'apparition du vitellus, les nombreux auteurs qui ont écrit à ce sujet, se rangent en quatre catégories :

a) Ceux qui admettent une origine mitochondriale du vitellus : LOYEZ, RUSSO, MONTEROSSO, GAJEWSKA, BULLIARD, BATTACHARYA (1925), GOVAERTS (1913), KONOPACKI (1927), G. LEVI (1927), BRAMBELL (1925), KING, etc.

b) Ceux qui admettent une origine golgienne : PARAT, sauf cependant dans le cas d'Ascidie où il a trouvé une origine mitochondriale, tout en faisant des réserves sur la possibilité d'un stade non perçu. BOWEN (1926),

STEOPOE (1926), HIBBARD (1927), Marg. PARAT, WEINER, GATENBY, etc.

c) Ceux qui admettent une origine double, à partir du chondriome et de l'appareil de Golgi : KIRSCHLER (1916), SEMBRAT (1930), TACHOIRE (1930).

d) Ceux qui admettent une origine indépendante du chondriome et de l'appareil de Golgi : HARVEY (1925) chez le Ver de terre, voit le vitellus naître du cytoplasme. Le même auteur, étudiant *Ciona intestinalis* (1927) attribue la formation du vitellus à des émissions nucléolaires; enfin, chez *Carcinus maenas*, il attribue à ce constituant une origine golgienne, tout en restant dubitatif sur l'homologation des éléments golgiens et du vacuome de PARAT. BANDARI et NATH (1930) émettent également l'opinion de la formation du vitellus protéique aux dépens d'extrusions nucléolaires.

Pour nous, les quelques faits que nous avons pu observer montrent bien un accollement de chondriome aux sphères vitellines; pourtant, la persistance de cet élément pendant presque toute la durée de l'élaboration nous fait admettre qu'il n'intervient pas ici, au moins au début, par sa propre substance, mais vraisemblablement par une action de catalyse.

Toutefois, la disparition du chondriome à la fin de la vitellogénèse, disparition qui ne semble pas être précédée d'une séparation de ce constituant et de la sphère vitelline à laquelle il était accolé, nous semble indiquer que le constituant fusionne avec le vitellus au moment où ce dernier arrive à maturité.

## CHAPITRE XVI

### DISCUSSION GÉNÉRALE DES RÉSULTATS

Les observations rapportées dans ce travail montrent quelle complexité présente la morphologie du chondriome chez les Insectes. Ce constituant offre ici un polymorphisme si développé qu'il est parfois difficile de la rattacher aux formes classiques signalées dans les autres groupes.

Bien que certains aspects complexes aient déjà été décrits dans différents matériels par un certain nombre d'auteurs, on en est resté trop longtemps, selon nous, à la conception un peu stricte d'un constituant

nettement figuré, aux formes aberrantes exceptionnelles, en tout cas plutôt rares.

C'est ce qui a permis à GIROUD, dans son étude chimique du chondriome, de considérer toutes les formes différant du schéma rigide comme des artefacts provenant de l'action des fixateurs utilisés.

Les multiples aspects complexes que nous avons systématiquement relevés, à certains stades fonctionnels des cellules, tant après coloration sur le frais qu'après fixation mitochondriale, ne nous permettent pas d'accepter cette opinion, au moins en ce qui concerne les Insectes. D'autre part, les quelques observations que nous avons pratiquées sur d'autres matériels — Vertébrés ou Invertébrés — et que nous rapporterons plus loin, nous font croire que la présence de formes dites « aberrantes » est plus générale qu'on ne l'avait admis. Il nous est apparu de plus en plus évident qu'une définition purement morphologique du chondriome, aussi stricte que l'ancienne, devenait insuffisante et que seule l'étude détaillée de toutes les phases évolutives du constituant envisagé permettait d'en déterminer le plus exactement la nature.

Cette étude restait à faire, hors du concept ancien, grain-bâtonnet-filament lisse. Sans doute, il est difficile d'affirmer qu'un fixateur ne provoque pas d'artefacts; il y a cependant un cas où selon toute vraisemblance l'aspect fixé est véritable : c'est celui où l'on retrouve sur la préparation fixée des aspects décelés sur le vif par la coloration vitale. Si, en outre, on peut noter dans deux cellules voisines du même tissu ou mieux encore dans la même cellule, à la fois des formes « aberrantes » et des formes « classiques », il est difficilement concevable que ce soit l'œuvre du fixateur bouleversant la morphologie de certains chondriosomes pour conserver celle des chondriosomes immédiatement voisins.

Nous admettrons donc que les observations, présentant le double caractère énoncé précédemment, à savoir : être faites sur le frais, puis sur pièces fixées, même si elles ne concordent pas rigoureusement avec la morphologie véritable du chondriome, s'en approchent cependant beaucoup, sont susceptibles de servir de base sérieuse de travail. Ajoutons que nous avons toujours pris soin de procéder à la comparaison des résultats obtenus par des méthodes différentes, et nous n'avons retenu que ceux dont la réalité recevait de cette comparaison la plus grande présomption.

### A. — Phase compacte du chondriome

L'une des phases que nous avons signalées dans diverses publications est celle de masse mitochondriale non structurée. Nous l'avons trouvée au début de la spermatogénèse de *Culex*, de l'ovogénèse de *Culex* et de *Triaxnodes*; et aussi dans le premier stade du développement des cellules de remplacement de l'intestin moyen chez *Culex*. Il semble donc que ce stade soit le plus souvent réalisé dans la cellule à un stade jeune. De plus sa position constante, toujours au contact du noyau, où elle se présente en une masse compacte d'abord non structurée, nous fait admettre qu'elle provient d'émissions de substance nucléaire. Il faut noter tout de suite qu'à ce stade on ne distingue pas de chondriome isolé dans le cytoplasme. De plus, il est possible de suivre la transformation de cette substance compacte en éléments qui sont indubitablement de nature et d'allure mitochondriales. Nous avons relaté à propos de l'évolution du chondriome dans les divers tissus que nous venons de mentionner, le processus de la différenciation de la masse compacte se convertissant dans une autre qui est filo-réticulaire, laquelle aboutit à son tour à des filaments.

C'est aussi un stade massif non structuré que nous avons trouvé, d'une part, dans le muscle en voie de différenciation au moment de la métamorphose, d'autre part dans les cellules en voie de prolifération dans la zone marginale des disques imaginaires. Dans ces deux cas, nous avons affaire non plus précisément à des cellules jeunes, mais à des cellules à un état métamorphique qui les rapproche de l'état jeune. Nous n'avons pu, dans ces deux cas préciser le rapport des stades massifs avec les noyaux comme nous avons pu le faire pour les premiers exemples; de plus, l'aspect des masses est quelque peu différent, moins compact, donnant plutôt l'impression d'une substance légèrement diffuse. Mais nous avons pu suivre leur réorganisation en un chondriome réticulé ou filamenteux, ce qui ne nous laisse pas de doute sur la réalité de la phase diffuse observée.

Peut-être faut-il rattacher à ce stade l'observation faite par POISSON, pendant les divisions de maturation dans la spermatogénèse de *Notonecta*, de chondriocotes impossibles à colorer post-vitalement en entier par le vert-Janus ou le violet Dahlia; seules, les extrémités renflées de ces éléments se colorent, et l'auteur ajoute : « on a l'impression qu'à ce stade, les chondriocotes ont tendance à perdre leur aspect figuré et à

former une phase continue avec le protoplasme ». Cette phase continue serait d'ailleurs d'après FAURÉ-FRÉMIET, VERNE (1925) un état fréquent chez beaucoup d'Invertébrés.

#### B. — Phase réticulaire du chondriome et chondriome golgiesque

Une deuxième phase, à propos de laquelle nous avons publié plusieurs notes, a été appelé phase réticulaire.

L'observation de réseaux mitochondriaux, ou tout au moins de ramifications, a été faite par de nombreux auteurs. C'est ainsi que MEVES signale (1900) la présence d'anneaux dans les spermatocytes de *Paludina*, puis (1907) dans les spermatocytes d'*Apis mellifera*. COMES (1909), BARINETTI (1912), PENSA (1913) trouvent des réseaux mitochondriaux dans la cellule cartilagineuse; MISLAWSKY (1913), LUNA (1913) dans la cellule pancréatique; ROMEIS (1913) dans les cellules de l'utérus et celles de l'intestin chez *Ascaris megalcephala*, DEINEKA (1914) signale la possibilité pour le chondriome polarisé des cellules ostéoblastes, de former un nœud (*Knaüel*) de chondriocoques qui donne un réseau à l'imprégnation; KUSCHAKEWITSCH (1921) représente un chondriome nettement réticulé dans les spermatocytes des Prosobranches; PARAT et PAINLEVÉ (1925) homologuent les centrophormies de la cornée à un complexe formé par un amas de vacuome, auquel s'ajoute un chondriome réticulé, mais seulement sous l'action du colorant vital. PARAT et GODIN (1925) signalent dans la cellule cartilagineuse l'existence, en coloration vitale d'un grand réseau mitochondrial pénétrant dans la zone vacuolaire et constatent l'union anastomique et réticulée du chondriome ordinaire et du chondriome périvacuolaire. PARAT (1928) représente dans son mémoire un cas de chondriome ramifié chez *Triton marmoratus*.

Cependant, PARAT prend soin de bien préciser dans son mémoire qu'il considère toutes ces anastomoses comme résultant le plus souvent d'un artefact, et il fait toutes réserves sur la réalité et surtout sur la généralité du chondriome réticulé. GUILLIERMOND (1927) signale chez un *Saprolegnia*, des chondriocoques souvent très allongés et parfois ramifiés.

Le matériel Insecte que nous avons étudié nous a fourni outre les formes classiques, de nombreux exemples de réticulation du chondriome, et, en dehors des cas se rapportant à ce matériel, nous avons pu mettre ce phénomène en évidence sur plusieurs types de cellules d'autres animaux; nous en donnons ci-dessous quelques aspects.

La figure CLXI B représente les parties basale et moyenne d'une cellule intestinale d'*Ascaris megalcephala*; on y voit un chondriome comprenant un grand nombre de chondriocotes grêles, disposés parallèlement les uns aux autres dans le sens de la hauteur de la cellule. La presque totalité du chondriome est ici à l'état de chondriocotes, mais parmi eux on peut observer de petits réseaux très nets, ne comportant guère que deux ou trois mailles. Il nous paraît extrêmement improbable qu'une altération ait pu ainsi se localiser sur quelques éléments pour y provoquer des mailles, alors que les autres seraient conservés intacts, aussi repoussons-nous dans ce cas l'hypothèse d'un 'entrefact. Ce résultat est légèrement différent de celui obtenu par GIROUD, qui a d'ailleurs plutôt porté son attention sur la composition chimique, et qui a pu avoir affaire à des cellules, comme nous en avons rencontrées, extrêmement pauvres en formes réticulées.

Nous avons d'ailleurs retrouvé, dans les ovocytes d'*Ascaris megalcephala*, des réseaux mitochondriaux plus nombreux et plus étendus, résultat conforme à ce qu'a obtenu ROMÉIS sur le même matériel.

Malgré le nombre impressionnant d'auteurs qui l'ont signalé, le chondriome réticulé a été très souvent considéré comme ne correspondant pas à la réalité, mais à des artefacts créés par les fixateurs, et il faut reconnaître que cette opinion s'est parfois montrée justifiée.

Récemment, GUILLIERMOND attirait avec raison l'attention des cytologistes sur les nombreux artefacts tels que réticulation, vésiculation du chondriome, provoqués en particulier par les méthodes osmiques; il rappelait la nécessité de contrôler spécialement par les colorations vitales les résultats obtenus par les méthodes incriminées. Nous avons nous-même constaté dans les fixations des tissus des Insectes, l'action souvent néfaste de l'acide osmique, à la suite de laquelle le chondriome se présente trop souvent sous forme de chondriomites, ou de vésicules, c'est-à-dire toujours fragmenté. Aussi avons-nous été amené à exclure peu à peu l'acide osmique de notre technique comme fixateur ordinaire, ce qui a entraîné, dans la plupart des cas, la disparition de ces formes douteuses. C'est par l'emploi du fixateur Zenker-formol, méthode lente, ou méthode rapide indiquée par PARAT, et aussi, mais avec un succès beaucoup moins constant, par l'emploi du fixateur de Regaud, que nous avons obtenu les résultats les plus conformes à ceux que les colorations vitales nous avaient fournis.

Sans prétendre établir une comparaison pour laquelle nous manquons

d'éléments d'appréciation, on peut cependant rappeler que, dans le noyau, un même constituant, le chromosome, se présente au cours de son évolution, tantôt sous forme de bâtonnet bien figuré, tantôt sous forme de filament lâche, puis de bande alvéolisée, enfin de réseau aux anastomoses nombreuses et aux contours peu nets.

Il nous semble donc justifié d'admettre l'existence du chondriome

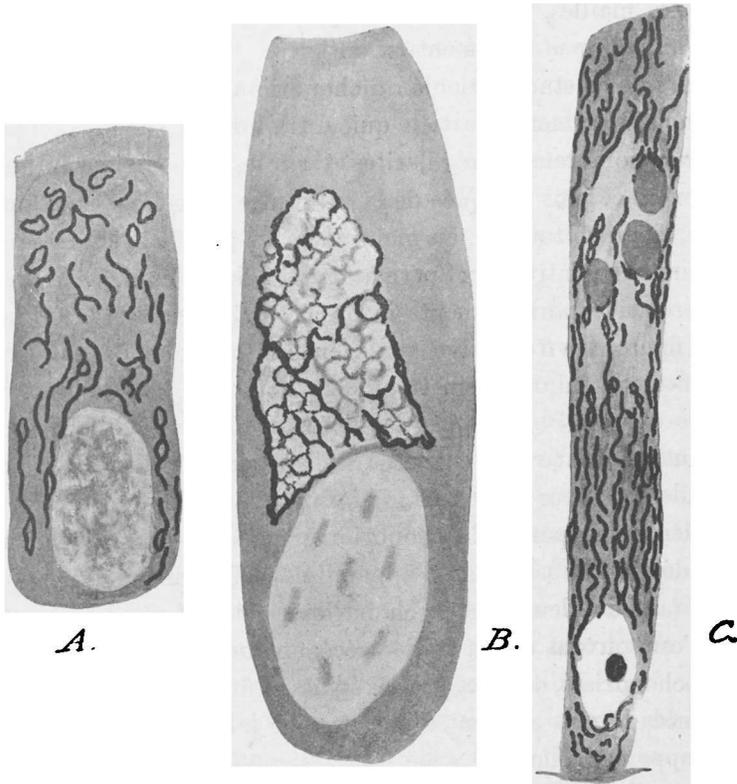


FIG. 61. A, Cellule duodénale de Triton (technique mitochondriale) quelques chondriocotes ramifiés; B, cellule intestinale de Triton : imprégnation osmique; C, cellule intestinale chez *Ascaris megalocephala* : quelques chondriocotes forment des mailles (technique mitochondriale).

réticulé, en tant que stade morphologique. Mais une question se pose : le stade du chondriome réticulé est-il en rapport avec les phénomènes d'élaboration et marque-t-il une phase évolutive vers un produit d'élaboration ou vers un nouveau constituant.

Si nous nous reportons aux descriptions que nous en avons données, nous le voyons presque constamment apparaître au moment où commence l'élaboration d'un produit. C'est là un phénomène qui est particulière-

ment bien indiqué, dans la glande salivaire des Phryganides, lorsque les chondriosomes forment des complexes à l'intérieur desquels se trouvent des vacuoles; ou encore au moment où la cellule digestive de *Culex* commence à fonctionner; nous l'avons observé chez *Triton* dans la cellule duodénale (fig. CLXI c) et dans le pancréas.

Nous ne croyons pas que toute maille soit inévitablement et en totalité remplie par une vacuole, mais il arrive très souvent que, dans certaines des mailles, on constate la présence d'une vacuole qui ne la remplit d'ailleurs pas forcément en entier.

Au cours de ce stade réticulé du chondriome on voit souvent se produire des épaissements partiels qui se traduisent, sur les préparations fixées, par de nombreuses irrégularités et, sur les préparations imprégnées, par une tendance plus marquée de la substance mitochondriale à devenir réductrice, sinon en totalité, au moins dans les parties épaissies.

La figure CXL relative aux Spermatoctytes I de *Culex a.*, les figures XXVI et XXVIII relatives aux éléments à forme golgienne dans la cellule nerveuse, la figure XLVII relative aux éléments réticulés dans les espaces nerveux intercellulaires, permettent de constater le parallélisme remarquable des aspects obtenus par les deux techniques mitochondriale et d'imprégnation, en ce qui concerne les appareils réticulés, et nous ne voyons nullement pour notre part, de raisons plausibles qui empêcheraient de rattacher à une partie du chondriome quelques-unes des formations réticulées décrites sous le nom d'appareil de Golgi dans certaines cellules.

Il s'en faut d'ailleurs que le chondriome réticulé soit un aspect définitif : il n'est souvent qu'un stade précédant une dislocation de la substance mitochondriale, dont les parties épaissies finiront seules par persister, accompagnées le plus souvent d'une vacuole à laquelle elles constituent une enveloppe partielle.

Ce dernier aspect que nous avons observé très souvent, n'apparaît pas uniquement à la suite d'une fragmentation de réseau; nous l'avons vu se réaliser directement à partir d'un simple chondrioconte dont la substance subit alors une transformation comparable à celle du chondriome en réseau : il s'épaissit en effet de façon remarquable, en même temps que ses propriétés de colorabilité et aussi réductrices indiquent une modification chimique profonde.

C'est pour marquer l'analogie entre la forme et les réactions de ce constituant, et celles des éléments mis en évidence par les méthodes golgiennes, que nous l'avons appelé chondriome golgiques, afin de le

distinguer du chondriome *stricto sensu* qui coexiste presque constamment dans la cellule.

Il n'y a aucun doute que ce constituant particulier corresponde au chondriome actif ou pachynétique de PARAT. On sait que cet auteur en a établi, à la suite d'observations microchimiques, la nature incontestablement mitochondriale. Nous étions parvenu à la même conclusion par l'observation des phases successives que traverse cette substance et la constatation d'une teneur croissante en lipoides.

Qu'il nous suffise ici de rappeler nos observations sur le vif chez les glandes séricigènes des Phryganides, où nous avons trouvé de nombreux intermédiaires entre la forme chondriocente ordinaire et la forme renflée, colorée cependant par le vert-Janus, et en contact avec une plage diffuse prenant le rouge neutre. Nous avons décrit les aspects superposables de ce même chondriome aux formes dictyosomiques révélées par les imprégnations osmiques et argentiques.

L'appellation de chondriome actif, qui lui a été donnée d'abord par GUILLIERMOND chez les Végétaux, puis par PARAT pour les cellules somatiques des Animaux, a évidemment l'avantage d'attirer l'attention sur le fait que le chondriome se trouve à cette époque en période d'activité très intense, mais elle a l'inconvénient de faire supposer que le reste du chondriome est inactif. GUILLIERMOND et MANGENOT ont établi chez les Végétaux l'existence d'une lignée inactive. EMBERGER (1927) paraît cependant moins affirmatif et admet que le chondriome est « un » et que ses modalités diverses d'être, dépendent de son rôle plus ou moins actif. Il ne nous semble pas que l'on puisse considérer une lignée inactive de chondriome dans le matériel que nous avons étudié.

Nous avons bien rencontré, en particulier à la base des cellules de la région moyenne du méso-intestin chez *Culex*, à la base des cellules digitées du proventricule chez *Chironomus* et, aussi, à la base des cellules des tubes de Malpighi, des chondriocentes en rangée serrée, à aspect palissadique et dépourvus parfois de formes évolutives; mais, nous avons toujours observé qu'à un autre stade de la cellule, des formes évolutives apparaissent plus ou moins nombreuses en ces endroits. En fait, les différents éléments de ce chondriome entraînent en action les uns après les autres, les différentes phases de fonctionnement et de repos pouvant alterner ou coexister dans une même cellule. C'est d'ailleurs une opinion parallèle que soutient A. MAIGE pour la cellule végétale. L'auteur, dans l'étude du verdissement du tubercule de la pomme de terre et des coty-

lédons des Légumineuses, montre combien est délicate l'interprétation de la valeur morphologique et du rôle des divers éléments du chondriome incolore de la cellule végétale, susceptible de renfermer des plastes qui n'évoluent pas en chloroplastes, parce que les conditions physiologiques spéciales qui leur seraient nécessaires ne sont pas réalisées.

Nous n'avons jamais observé de lignée inactive; nous pouvons même ajouter qu'il est rare de voir un chondriosome vraiment inactif, car il paraît au contraire presque constamment en voie d'évolution, ce qui ne signifie pas forcément en voie d'élaboration.

La dénomination de chondriome golgienne nous semble traduire assez bien le rôle que peut jouer cette phase du chondriome dans la production des éléments dits golgiens, tels que les révèlent les méthodes spéciales.

Ce chondriome constitue-t-il la totalité des éléments golgiens étrangers au vacuome? On sait que de nombreux auteurs, parmi lesquels HIRSCHLER et ses collaborateurs, admettent l'existence de corps qui, non colorables par les colorants vitaux, diffèrent à la fois du chondriome et du vacuome, et constitueraient le véritable appareil de Golgi. Nous n'avons, pour notre part, observé que les quelques grains réfringents non colorables que nous avons décrits à propos des glandes séricigènes des Phryganides: il nous paraît douteux que ces éléments, assez rares, représentent les éléments golgiens, assez abondants dans ce matériel.

Quant aux cellules génitales, nous n'avons pu y observer d'éléments nettement incolores.

### C. — Chondriome et vacuoles

Les rapports du chondriome et des vacuoles ont été très discutés ces dernières années.

Après une période où les vacuoles étaient envisagées comme totalement indépendantes du chondriome, certains auteurs ont signalé la présence du chondriome au contact des vacuoles. PARAT et PAINLEVÉ l'ont observée dans l'œuf d'Amblystome; PARAT et HIBBARD dans l'œuf de Perche; HIBBARD écrit, à propos de l'œuf de *Discoglossus*: « The mitochondria are clearly visible as refringent bodies, closely applied to and winding among the red vacuoles. » PARAT trouve, dans le pancréas de l'*Axolotl* des chondriocontes qui serpentent entre les vacuoles, souvent intimement accolés à elles; de même dans les spermatoocytes I d'*Helix*

*pomatia*, certaines vacuoles, colorées au rouge neutre, sont accolées intimement à des bâtonnets prenant le vert-Janus. Marguerite PARAT observe, dans la glande pelvienne du Triton, un chondriome spécial entre les vacuoles et pouvant les border intimement. FEYEL, dans les cellules rénales des Batraciens, admet que ce chondriome s'insinue entre les vacuoles; dans l'organe de l'éclosion chez les Sélaciens, il constate, en coloration vitale, la présence de chondriome semblant se modeler à la surface de certains grains, et parfois même leur formant une enveloppe partielle, mais trouve rarement le contact avec les vacuoles colorables au rouge neutre *in toto*. DORNESCO observe dans la cellule hépatique, ce même chondriome, mais disposé entre les vacuoles et non contre celles-ci. GAMBIER (1929) établit au cours de la spermatogénèse chez *Discoglossus*, l'accouplement d'un chondriome spécialisé et du vacuome dans un but élaborateur. VOLKONSKY (1930) décrit dans les choanocytes des Eponges calcaires un processus d'attraction des chondriosomes autour d'une vacuole déjà formée.

Nous avons pu faire sur différents matériels de nombreuses observations où le développement des vacuoles a lieu au contact même des chondriosomes. Elles nous ont amené à concevoir qu'il existe, entre les deux éléments, un rapport plus intime et plus constant que ne l'admettent la plupart des auteurs précédents, lesquels voient surtout dans cet accollement un phénomène exceptionnel, secondaire, et envisagent plutôt une intrication, de nature plus ou moins passive entre chondriosome et vacuole.

Une telle conception, qui fait du chondriome un élément venant s'insinuer, comme après coup, entre des vacuoles préformées, ne s'applique pas à nos observations. Lors du début de la mise en charge d'une cellule séricigène chez les Phryganides, c'est au contact même des chondriosomes que débudent les vacuoles très petites prenant le rouge neutre, et ce, toujours dans une concavité dudit chondriosome, ou dans une maille des petits systèmes réticulés et complexes mitochondriaux existant à ce moment.

Pouvons-nous admettre que ces vacuoles proviennent du chondriome ? Il faut évidemment préciser le sens qui doit être attaché à un tel processus. Il ne nous paraît pas, sauf dans l'élaboration du pigment, qu'il y ait simplement transformation de la substance mitochondriale en une vacuole, encore que MILLOT (1926) ait observé, dans les glandes séricigènes des Aranéides, tous les stades intermédiaires entre la mitochondrie et le grain de sécrétion.

Nous avons vu dans quelques cas, et nous avons représenté le fait dans nos dessins (fig. 3, pl. I), qu'il se produisait parfois, sur le trajet de certains chondriocotes, de petites granulations se colorant *in toto* par le vert-Janus, et dont la taille était toujours très faible. Ces granulations semblaient faire corps avec le chondriosome. De plus, en d'autres cas, nous avons observé des granulations réfringentes enchâssées dans la courbure d'un chondriocote et qui n'étaient colorables ni par le vert-Janus, ni par le rouge neutre (fig. 4 a, pl. I).

En même temps, nous pouvions observer quelques-uns de ces éléments réfringents hors du contact des chondriocotes. Nous ne pouvons, bien entendu, affirmer qu'il y a une relation directe entre les granulations du chondriocote et les grains réfringents. Toutefois, la taille des premières est légèrement inférieure à celle des grains qui peuvent atteindre 1 à 2  $\mu$  de diamètre, et les plus petites vacuoles prenant le rouge neutre ont à peu près cette taille.

Faisons observer ici que les chondriocotes sur lesquels apparaissent les grains sont souvent libres, non serrés les uns contre les autres, et il n'existe, semble-t-il, pour eux, aucune nécessité mécanique de s'accoler aux grains qui pourraient être de formation indépendante.

Peut-on admettre la continuité entre les grains mitochondriaux, les grains réfringents, puis les petites vacuoles qui, elles aussi, sont enchâssées dans la courbure des chondriocotes ? Peut-on considérer ces grains réfringents comme des primordia de vacuoles ? C'est là une hypothèse qui nous agrée, mais le problème nécessiterait de nouvelles recherches et nous nous contenterons ici de rappeler ce qui nous paraît plus sûrement établi, c'est-à-dire la juxtaposition générale du chondriosome et de la vacuole aux stades où celle-ci peut être mise en évidence par le rouge neutre, et l'accolement intime de ces deux éléments pendant une partie du développement de la vacuole.

Ceci paraît être en contradiction avec l'observation, rapportée par VOLKONSKY, de vacuoles allant s'accoler aux corpuscules ingérés par les choanocytes des Eponges, le chondriome venant entourer ultérieurement les vacuoles. Cependant, il faut remarquer qu'en la circonstance la vacuole contient une particule alimentaire et qu'il n'y a peut-être pas lieu de l'homologuer à une vacuole ordinaire. Signalons que chez les Amibes, HORNING (1926) observe que les mitochondries viennent au contact de la proie, y adhèrent, puis qu'une vacuole se forme autour de la particule ingérée, et les mitochondries se dissolvent lentement pendant la digestion.

Mais comment faut-il concevoir la collaboration qui ne peut manquer, selon nous, d'exister entre chondriosome et vacuole ? Il ne peut s'agir d'une simple transformation de substance mitochondriale en la substance contenue dans la vacuole. La disproportion qui peut exister entre les deux formations, et surtout la persistance du chondriosome accolé à une vacuole déjà très évoluée, suffisent à montrer qu'il n'en est rien et que le phénomène est d'ordre plus complexe; il semble y avoir, en effet, nécessité de l'intervention du cytoplasme, le chondriome servant, en ce cas, de lieu de condensation, peut-être par action catalytique comme l'a supposé NAGEOTTE. Toutefois cette dernière explication est elle-même insuffisante, car en ce cas le chondriome ne devrait pas disparaître. Il suffit de revoir nos figures des cellules nerveuses de Phrygane, des glandes séricigènes des Phryganides, du tube de Malpighi, du tissu adipeux, pour constater que le chondriosome peut persister assez longtemps le long de rangées de vacuoles, mais avec des aspects très particuliers.

Il s'épaissit d'abord sensiblement, ce qui rend la forme filamenteuse moins nette, puis il devient plus grêle, plus réduit, très irrégulier, comme s'il y avait perte de substance.

On ne rencontre plus ensuite que quelques granulations qui finissent par disparaître lorsque le contenu vacuolaire est évolué.

On sait que PARAT attribue au couple chondriome-vacuole la valeur d'un système phase lipoidique + phase aqueuse, reconnu comme le plus actif dans la synthèse des protéines; la phase lipoidique serait le chondriome, au niveau duquel s'effectueraient, selon ROBERTSON, la ségrégation des amino-acides issus du noyau, et la phase aqueuse serait représentée par le vacuome. Cette hypothèse nous paraît bien susceptible d'expliquer une partie des phénomènes complexes qui s'effectuent au niveau du chondriome, mais elle laisse dans l'obscurité l'apparition du vacuome.

#### D. — Disparition du chondriome

La disparition du chondriome au cours de l'élaboration, a été admise par LAGUESSE, qui fait observer que, dans le pancréas, il n'y a pas de coque (mitochondrie) persistant après la sécrétion; par HOVEN, par CHAVES, par MORELLE qui trouve un balancement remarquable entre l'existence des chondriosomes et celle des grains de sécrétion; par HORNING, puis HORNING et PETRIE chez les Infusoires et aussi chez les Végétaux.

Par contre, NOEL signale, dans le foie de la Souris, un cycle subi par le chondriome, se décomposant en une « phase ascendante » au cours de laquelle le chondriome élabore les plastes albuminoïdes qu'il continue à entourer d'une coque, puis, une « phase descendante » au cours de laquelle le chondriome revient à la forme primitive. PAILLOT et NOEL établissent un cycle identique à propos de la formation de plastes albuminoïdes dans le tissu adipeux des Insectes.

NOEL insiste particulièrement sur la présence de formes intermédiaires pendant les deux phases ascendante et descendante. Chez les Végétaux GUILLIERMOND observe la persistance du chondriome actif sous forme, d'amyloplastides très minces; MANGENOT dans l'oosphère des Characées, EMBERGER dans le sporange des Fougères, MOTTE chez les Mousses, admettent également la « réversibilité fonctionnelle ».

A. MAIGE, étudiant le verdissement du cotylédon du Haricot, met en évidence un phénomène de croissance du plaste d'origine mitochondriale ou « chloroplastogénèse », suivi d'une « régression plastidale » qui ramène le plaste à son état primitif de plaste incolore, donc avec persistance du chondriome; mais il a montré que, dans certains cas, il pouvait y avoir chez les plastes amylofères déchéance physiologique, ou même disparition, de l'écorce plastidale. Il admet donc la possibilité de la non réversibilité fonctionnelle et même la disparition du chondriome.

Il semble que, selon le matériel, on observe tantôt la persistance, tantôt la disparition, du chondriome; mais, en ce qui concerne le matériel Insecte que nous avons étudié, il s'est constamment trouvé que le chondriome diminuait ou disparaissait au cours de l'élaboration de la sécrétion, après être resté au contact des formes figurées qui peuvent être considérées comme représentant cette sécrétion. C'est donc que la substance même du chondriosome intervient dans la constitution du contenu vacuolaire, mais pour une partie seulement.

De plus, dans la première phase d'élaboration, au moment où le chondriome prend ce que nous avons appelé la forme golgiesque, nous avons vu que sa composition chimique variait, et que cet élément devenait, en particulier, réducteur pour l'acide osmique et le nitrate d'argent. Ceci semble bien indiquer un enrichissement en lipoides, qui s'effectueraient d'ailleurs à la fois sur le chondriome et dans la région immédiatement voisine, comme en témoigne l'existence d'une zone intervacuolaire riche en lipoides, reconnue par PARAT et ses collaborateurs,

à moins qu'il ne faille attribuer cette richesse à une diffusion des lipoides chondriosomiques dans le cytoplasme voisin, par suite de l'action de fixateurs.

### E. — Régénération du chondriome

Sauf dans de très rares cas — formation du pigment de l'œil par exemple — on ne peut tenir pour définitif l'état de la cellule dans laquelle le chondriome est disparu à la suite d'une élaboration.

Aussi avons-nous cherché comment pouvait réapparaître le chondriome dans la cellule qui va commencer un nouveau cycle fonctionnel. Une telle recherche a été abordée par de nombreux auteurs et a conduit à des résultats peu concordants.

Pour les uns, le chondriome émane du cytoplasme (LUTZ, FAURÉ-FRÉMIET, VERNE, CHAMBERS); MORELLE pense que le protoplasme basal élabore des substances spéciales destinées à faire de nouveaux chondriocontes. KOZLOWSKI (1919-20) admet l'existence de petites gouttelettes qui s'agrègent en chondriocontes. Pour d'autres, il peut se produire une multiplication, à partir des quelques éléments mitochondriaux qui ont pu persister (RUBASHKIN, FAURÉ-FRÉMIET). Ce dernier a, en particulier, observé *in vivo* chez *Carchesium polypinum*, des stades de division simultanée du micronucleus et des chondriosomes, et, sur préparations fixées, des stades nombreux de division de chondriosomes chez d'autres Protozoaires. HORNING (1925) chez *Opalina*, KASSMANN (1926) chez un végétal (*Cabomba aquatica*) décrivent des stades de division des mitochondries.

Récemment, MORIN et JULLIEN (1930) décrivent dans l'organe de Bojanus d'*Helix pisana* un double processus de la régénération de l'activité mitochondriale par un afflux leucocytaire qui, 1<sup>o</sup> assurerait un apport en chondriome frais, et 2<sup>o</sup> réactiverait le chondriome des cellules vacuolisées.

D'autres auteurs attribuent la régénération du chondriome aux dépens du noyau, soit par l'émission de chromatine, soit par celle de nucléoles.

Nous avons décrit (1928), dans les glandes séricigènes des Phryganides, deux phénomènes connexes : un processus de migration des nucléoles dans le cytoplasme et la régénération du chondriome aux dépens des masses ainsi émigrées.

La migration des nucléoles dans le cytoplasme est-elle un phénomène général ?

On trouvera dans le mémoire de JOYET-LAVERGNE (1926) un histo-

rique complet de la question en ce qui concerne les Protozoaires et, plus spécialement, les Coccidies et les Grégarines. Cet auteur admet également l'existence de ce phénomène. Nous avons pu, pour notre part, observer, chez des Grégarines fixées accidentellement dans le tube digestif de *Phryganea grandis*, des aspects qui confirment parfaitement ses observations

Ajoutons que ce même auteur a publié (1928) une note où la parenté chimique entre le chondriome et les éléments nucléaires est nettement exprimée. Il a, en effet, réussi à établir l'existence d'un pouvoir oxydo-réducteur commun à ces deux organites et qui serait dû à leur richesse commune en glutathion.

Il ne nous est pas possible d'analyser ici les travaux ayant trait à l'observation des émissions nucléaires. Les premiers auteurs qui ont envisagé la question ont mentionné des extrusions de chromatine : CRAMPTON (1899) et surtout R. GOLDSCHMIDT (1905) à la suite de la découverte du phénomène chez les Protozoaires par HERTWIG (1903). GOLDSCHMIDT a admis l'existence de deux chromatines dont l'une, la « trophochromatine » est destinée à émigrer dans le cytoplasme où elle peut évoluer en enclaves très diverses parmi lesquelles les chondriosomes; ces résultats ont été confirmés, mais avec quelques modifications, par POPOFF, BÜCHNER, JÖRGENSEN, SCHAXEL, etc.

Il n'est pas très facile de savoir si cette « trophochromatine » se confond avec ce que nous désignons sous le nom de nucléoles. La plupart des auteurs actuels précisent, en effet, que les nucléoles sont des formations différentes de la chromatine elle-même, tant par leur colorabilité que par leur morphologie.

Quel que soit l'intérêt de la question des extrusions nucléaires ou nucléolaires, nous nous plaçons uniquement ici au point de vue d'une évolution ultérieure possible en chondriome.

La recherche de la destinée ultérieure des nucléoles intra-cytoplasmiques a, en effet, donné lieu à des interprétations très diverses que nous pouvons cependant ramener à quelques conceptions :

a) Les nucléoles évoluent en une sécrétion : contenu vacuolaire, vitellus, etc. CARLIER (1905) voit une émission de chromatine se transformant ensuite en prozymogène, puis en zymogène.

BRANDTS (1909) signale dans le foie l'expulsion d'éléments qui évoluent en pigments biliaires ou en pigment lipochrome. Il semble bien que ces deux auteurs n'ont pas eu en vue la sortie des nucléoles.

MAZIARSKI (1911) trouve, dans la glande séricigène de divers Lépidoptères, l'émission de nucléoles qui se transforment dans le cytoplasme en « prosecret » qui s'accumule dans les vacuoles.

NAKAHARA (1917) attribue aux nucléoles émigrés dans le cytoplasme, la formation d'une partie au moins de la sécrétion dans les glandes séricigènes chez *Pieris rapæ* et *Neuronia postica*, Walker.

SCHREINER (1918) observe chez *Myxina glutinosa* des granulations émigrées du noyau, se transformant en sécrétion.

LUDFORD (1921) est moins affirmatif, il admet que, chez *Patella*, les émissions de nucléoles oxyphiles dans l'ovocyte jeune de *Patella* pourraient préparer le cytoplasme en vue de l'activité des éléments de Golgi pendant la formation du vitellus.

GATENBY (1932) signale dans l'ovocyte de *Saccocirrus* des nucléoles dont les fragments viennent se fixer à la partie externe de la membrane nucléaire, puis s'en détachent pour émigrer dans le cytoplasme où ils deviennent les granules de « nuclear deutoplasm ».

NATH (1923), puis NATH et DEVRAJ METHA (1929) voient chez *Luciola* les nucléoles amphophiles émigrer dans le cytoplasme où ils donnent directement le vitellus protéique (albuminous yolk).

VERNE (1926) observe que les nucléoles rejetés dans le cytoplasme donnent des concrétions calcaires.

MILLOT (1926) trouve dans les tubes de Malpighi de certains Ara-néides, des nucléoles, qui, expulsés dans la lumière, se transforment en guanine, en dehors du cytoplasme.

PAILLOT et NOËL (1928) voient, dans les glandes séricigènes de *Bombyx mori*, les nucléoles émigrés évoluer en sécrétion.

PEACOCK et GRESSON (1928) observent dans les ovocytes de *Thrinax macula* et d'*Allantus pallipes*, l'émission de nucléoles les uns oxyphiles, les autres basophiles. Les premiers se transforment directement en vitellus protéique ou disparaissent dans le cytoplasme; les seconds joueraient un certain rôle dans la nourriture de l'ovocyte.

BEAMS et WU (1928) signalent, dans la glande séricigène de *Platyphylax designatus*, Walker, l'émission de nucléoles qui interviennent ultérieurement, au moins pour une part, dans la formation de la sécrétion.

b) Les nucléoles donnent naissance au chondriome : SCHREINER (1918) semble admettre l'origine nucléolaire des mitochondries en ce sens qu'il indique que les parties émises hors du noyau se transforment en sécrétion en passant par le stade mitochondrie.

RADU (1930) décrit, dans le canal déférent chez *Armadillidium vulgare*, Latr. l'expulsion dans le cytoplasme de mitochondries formées dans les nucléoles, mais il n'a pu constater avec précision l'émission des nucléoles eux-mêmes.

c) Les nucléoles forment les éléments golgiens ou le vacuome: J. HIRSCHLER (1929) signale dans les spermatocytes de *Palomena viridissima* Poda, l'existence d'un nucléole spécifique basophile demeurant en contact avec l'appareil de Golgi dans la formation duquel il intervient.

De même, chez *Macrothylacia rubi* L. l'auteur observe dans les spermatocytes une substance nucléaire qui, au contact du cytoplasme formerait, avec le résidu fusorial, les éléments de Golgi, et, sans ce résidu fusorial, formerait le vacuome.

d) Les nucléoles émis ne jouent pas de rôle bien déterminé :

MEVES et KORFF observent, au cours de la mitose, que les nucléoles expulsés dans le cytoplasme se joignent aux éléments figurés d'origine mitochondriale.

FRANKENBERGER (1923) signale dans les cellules des canaux excréteurs des glandes salivaires de *Limax maximus*, des granulations qui lui paraissent provenir du noyau, mais il reste dubitatif sur leur origine et sur leur destinée ultérieure.

POLUSZYNSKI (1928) étudie dans les cellules mâles de *Notophilis* Fall. et de *Dichaeta* Meig. des corpuscules périnucléaires qui semblent recevoir quelque chose du noyau ou du nucléole. Ces corpuscules seraient différents de l'appareil de Golgi et des mitochondries.

La variété des résultats auxquels sont arrivés les différents observateurs semble bien montrer qu'il n'existe pas de processus unique, mais que, selon les espèces, l'interaction du noyau et du cytoplasme aboutit à des résultats différents, et il est sans doute assez vain de vouloir établir une règle générale.

On peut seulement admettre que le noyau peut expulser, selon les cas, des substances figurées ou non. C'est d'ailleurs cette opinion de substances dialysables et non figurées qu'admettent un assez grand nombre d'observateurs (FAURÉ-FRÉMIET, GIROUD, KOCH, PARAT, etc.), pour qui les émissions sous forme figurée sont des artefacts résultant d'une mauvaise fixation ou de coloration défectueuse.

Ce dernier argument ne peut être retenu en ce qui concerne les glandes séricigènes des Phryganides, où nous avons pu observer le phénomène en coloration vitale et sur préparations fixées. Dans les nombreux cas

où nous avons simplement observé sur les préparations fixées, l'existence de masses identiques à l'intérieur et à l'extérieur du noyau, on peut admettre qu'il y a seulement présomption de passage; cependant, le fait que nous avons retenu seulement les préparations où la fixation était réussie permet, après comparaison avec les aspects contrôlés par diverses méthodes dans les glandes séricigènes, d'admettre également le passage de masses figurées du noyau dans le cytoplasme. C'est, en particulier, ce qui résulte de nos observations dans les cellules vitellogènes chez *Setodes*, dans les cellules cœcales de *Culex*, dans le tube de Malpighi de *Setodes*.

Toutefois, nos efforts pour trouver des stades équivalents dans les autres cellules ne nous ont fourni que de très fortes présomptions et non des faits absolument probants, en faveur de l'hypothèse d'extrusions sous forme figurée. C'est le cas dans les spermatogonies de *Culex*, dans les tubes de Malpighi de *Culex* et des Phryganides, sauf chez *Leptocerus*. Nous avons vu, en effet, que chez cette larve, il se formait à l'intérieur du noyau une série de vacuoles, les unes incolores, les autres pigmentées, qui finissent par envahir tout le cytoplasme infranucléaire. Il n'y a d'ailleurs pas en ce cas de régénération visible du chondriome par les émissions nucléaires.

Nous n'avons pas observé de formes pouvant être interprétées comme des cas de division des chondriosomes; aussi pensons-nous que, dans le matériel que nous avons étudié, la régénération du chondriome s'effectue surtout aux dépens de substance nucléolaire émise dans le cytoplasme sous une forme qui peut être soit figurée, soit simplement dialysable. Les quelques cas de chondriosomes en haltère que nous avons pu trouver et qui auraient pu être interprétés comme formes de division, étaient ou des formes évolutives, ou des formes altérées. Ces dernières peuvent, en effet, se présenter sur les pièces traitées par un fixateur contenant une proportion élevée d'acide osmique, et nous avons constaté leur disparition, lorsque nous faisons usage de fixateurs non-osmiques.

#### F. — Chondriome et Golgi

Nous avons insisté à plusieurs reprises sur cette propriété remarquable que possède le chondriome, à une certaine phase de son évolution, de devenir réducteur et de s'imprégner par les traitements spéciaux utilisés pour la mise en évidence de l'appareil de Golgi.

Comment devons-nous concevoir, d'après nos recherches, les relations entre chondriome et ce que les auteurs conviennent d'appeler appareil de Golgi.

Nous avons dit à propos des imprégnations réalisées sur les différents tissus des Insectes, que nous n'avions pu mettre que rarement en évidence un système réticulé unique dans une cellule, sauf cependant dans la cellule nerveuse de *Phryganea*.

Presque toujours, en effet, nous avons obtenu un ensemble de petits éléments maillés ou non, dispersés dans la cellule. Cette disposition a d'ailleurs déjà été signalée par WEIGL et par d'autres auteurs chez les Insectes et aussi chez un grand nombre d'Invertébrés.

C'est le cas, en particulier, pour certains éléments réducteurs signalés par BEAMS et WU dans la glande séricigène de *Platyphylax*. Nous avons discuté ailleurs (chap. Glande séricigène, p. 29) l'indépendance de ces formations et nous avons montré leur homologie avec un chondriome modifié.

Il n'y a donc pas lieu, à notre avis, de maintenir en ce cas l'expression d'« appareil » et nous préférons employer celle d'« éléments golgiens », car nous ne trouvons pas chez les Insectes comme chez les Vertébrés, de zone localisée correspondant à la « secretogenous area » de SAGUCHI ou à la « zone de Golgi » de MORELLE. Dans presque toutes nos observations sur les Insectes, nous avons eu affaire à un système dispersé d'éléments réducteurs dont la répartition ne permet pas de lui attribuer une appellation comme celle d'appareil, de zone ou de tache.

Nous croyons cependant que de tels éléments, si aberrants qu'ils soient, peuvent être homologués partiellement aux appareils de Golgi que l'on a décrits chez les Vertébrés, et cela en raison même de la presque impossibilité de désigner de façon rigoureuse ce qu'on doit ainsi nommer.

COWDRY (1925) montre dans son traité de Cytologie combien il est difficile de définir de façon précise cet « appareil de Golgi »; aussi est-il prudent actuellement de ne retenir qu'un caractère microchimique : la mise en évidence, par les méthodes spéciales d'imprégnations, d'éléments réticulés ou non que l'on peut trouver dans les tissus.

On sait combien la réalité même, ou, si l'on veut, l'indépendance de ces éléments golgiens, a été discutée dans les travaux récents. Une mise au point a été faite dans le très remarquable mémoire de PARAT (1928). Cet auteur, dans une série impressionnante de recherches, arrive à la conclusion que le vacuome seul est le véritable constituant donnant

naissance au Golgi; il admet que le rouge neutre est un colorant spécifique du vacuome et par suite de l'appareil de Golgi. Toutefois, d'autres auteurs, bien qu'ils reconnaissent l'existence du vacuome, se refusent à en accepter l'homologie avec les éléments golgiens. Citons HIRSCHLER (de Cracovie) et ses collaborateurs qui considèrent que les éléments véritables de l'appareil de Golgi ne se colorent pas par les colorations vitales, contrairement au vacuome et au chondriome. Citons aussi KARPOVA, pour qui l'appareil de Golgi est constitué par des dictyosomes différant à la fois du chondriome et du vacuome et occasionnellement accompagnés par les vacuoles.

La spécificité même des colorants vitaux, et particulièrement celle du rouge neutre pour la coloration exclusive du vacuome, c'est-à-dire des éléments golgiens au sens de PARAT, est d'ailleurs mise en doute par d'autres auteurs. GRASSÉ (1929) signale que le parabasal de *Cryptobia*, assimilé à l'appareil de Golgi (contra M. et A. LWOFF), se colore admirablement par le vert Janus en même temps que les grains mitochondriaux.

TUZET (1929) conteste également la spécificité des colorants vitaux et considère, dans la spermatogénèse de *Tubularia*, le Golgi comme étant formé de deux dictyosomes prenant le vert Janus dans leur partie chromophile, et par conséquent différents du vacuome constitué par des amas de vacuoles prenant le rouge neutre. Cet auteur aboutit à des conclusions identiques (1930) dans la spermatogénèse de l'éponge *Reniera simulans*.

Cette difficulté d'obtenir par une technique indubitablement sélective la séparation nette des constituants cytoplasmiques, en particulier du chondriome et de l'appareil de Golgi, a amené les auteurs à se demander s'il n'existait pas une certaine parenté entre ces éléments.

La parenté a été envisagée sous des formes diverses. Nous nous bornerons à rappeler les travaux les plus récents, postérieurs à la revue de DUESBERG (1912) et à celle de NUSSBAUM (1913).

DEINEKA (1914) identifie, dans les ostéoblastes, l'appareil de Golgi à une partie du chondriome polarisé susceptible, dans la cellule jeune, de former tantôt un réseau, tantôt d'être au cours du processus de différenciation, désagrégé en chondriocentes et mitochondries. Cette dernière désagrégation devenant impossible dans les cellules adultes.

KOLATSCHEV (1916) trouve dans les cellules nerveuses de Lymnée et de Planorbe des formes de transition entre chondriome et appareil de Golgi.

C'est à une conclusion analogue qu'aboutit JORDAN (1921) dans ses recherches sur les cellules géantes de la moelle osseuse. DUBOSQ et GRASSÉ (1925) établissent l'homologie de l'appareil parabasal d'une part avec l'appareil de Golgi et d'autre part avec le chondriome; ils en déduisent qu'il ne s'agit en ce cas, que d'une catégorie de chondriome.

MORELLE (1925) estime que les chondriocotes se dissolvent dans la substance de Golgi, préparant ainsi, de concert avec cette dernière substance, la matière qui donnera les granules.

Chez un Dinoflagellé, *Polykrikos Schwartzi*, BÜTSCHLI, CHATTON et GRASSÉ (1928) signalent, outre les vacuoles prenant le rouge neutre, des vésicules osmiophiles qu'ils assimilent au véritable Golgi et qui sont sans relation avec les vacuoles, ni avec le parabasal, à moins cependant qu'elles proviennent de fins granules émis par ce dernier.

Les figures que donne KARPOVA (1925) dans son travail sur les cellules mâles d'*Helix pomatia* nous paraissent relever d'une même interprétation. La communauté de propriétés que l'auteur a pu établir entre chondriome et dictyosomes lui permet de conclure, comme l'avait fait FAURÉ-FRÉMIET (1912), à l'existence de deux formes d'un même constituant : le chondriome, bien qu'elle n'ait jamais observé de passage d'une forme à l'autre. Ce qu'elle désigne sous le nom d'appareil de Golgi, est superposable à ce que nous avons obtenu et que nous considérons comme vacuome + chondriome; mais, alors que l'association entre chondriome et vacuome lui paraît accidentelle (« es ist möglich dass in einigen Fällen die Dictiosomen auch unmittelbar die Vacuolenwand bilden »), nous pensons, au contraire, que cette association est physiologiquement obligatoire à un stade déterminé de l'évolution.

De même, la figure 4 (p. 751) du mémoire de JASSVOIN (1925), d'aspect semblable aux figures de NASSONOW (1923) sur le foie de la Souris, montre dans la cellule rénale du Triton un appareil de Golgi supranucléaire qui se superpose à ce que nous avons obtenu dans la glande pelvienne et dans la cellule intestinale du même matériel (fig. CLXI B). La comparaison nous confirme dans notre hypothèse sur la nature du constituant imprégné, à savoir le chondriome golgiesque.

La seule différence, entre les résultats de ces auteurs et ce que nous obtenons chez les Insectes, réside en ce que cette localisation supranucléaire, si commune chez les Vertébrés, n'existe que rarement dans notre matériel.

TCHASSOWNIKOW (1927), à propos des cellules de revêtement de la

muqueuse gastrique, tend à prouver que l'appareil de Golgi de ces cellules résulte de l'imprégnation du chondriome apical.

VOINOV (1928) distingue dans les préparations imprégnées deux constituants : l'un, réticulé, véritable appareil de Golgi ; restant inerte pendant la vie cellulaire ; l'autre formé d'éléments ovales, aplatis, pouvant se multiplier ou se réduire et qu'il a dénommés « ergastoblastes ». C'est à ces derniers éléments qu'il homologue les parasomes observés dans les glandes salivaires d'*Helix*.

Nous avons fait remarquer précédemment que les figures d'ergastoblastes que VOINOV a fournies, par exemple dans la cellule nerveuse, se superposaient aux imprégnations du chondriome golgiques que nous avons obtenues sur un matériel analogue.

HIRSCHLER semble admettre, dans ses premiers travaux sur la question (1915) une certaine relation entre le noyau, l'appareil de Golgi et les mitochondries, en raison de leur comportement vis-à-vis de l'acide osmique, mais dans ses dernières recherches sur la spermatogénèse (1929), il paraît se rallier à l'idée suivante : il existerait des relations d'origine entre nucléole, appareil de Golgi et vacuome. Le nucléole fournirait une certaine substance capable de former, à elle seule, le vacuome, et de donner le « Golgi » lorsqu'elle reçoit un apport du résidu fusorial.

Les résultats que nous avons obtenus dans les glandes séricigènes des Phryganides s'accordent avec l'opinion de PARAT, à savoir la spécificité du rouge neutre pour la coloration du vacuome : les plages colorées que nous avons observées sont bien pour nous un vacuome aux formes irrégulières ; mais nous attachons une importance assez grande à cette irrégularité même, car la morphologie du vacuome se confond alors sensiblement avec celle du chondriome, ce qui ne peut que confirmer la dépendance du vacuome et du chondriome.

Dans les colorations doubles, au fur et à mesure que s'accroît la quantité de vacuome, on constate la diminution sensible des éléments se colorant par le vert-Janus. Ceci vient confirmer ce que nous avons déduit de l'examen des séries de préparations fixées ; et qui peut s'exprimer ainsi : dans le complexe chondriome + vacuome, il y a évolution continue, tant chimique que morphologique, du premier constituant au bénéfice de l'accroissement (au moins en partie) du second. Il est, bien entendu, difficile de faire le départ, dans cet accroissement, entre ce qui provient du cytoplasme et ce qui provient du chondriome lui-même ; mais nous pensons que ce sont bien les plages colorées au rouge neutre et le chondriome

qui leur est strictement adhérent, qui constituent les éléments imprégnés, quelle que soit d'ailleurs la méthode suivie, osmique ou argentique.

Nous avons montré dans nos publications de 1928, 1929, et 1930 et dans les chapitres précédents, que les figures données par l'imprégnation dans les autres tissus des Insectes, étaient superposables partiellement aux figures fournies par les méthodes mitochondriales, l'ensemble imprégné correspondant à la vacuole et seulement à la partie renflée du chondriosome qui la borde. Les éléments golgiens des Insectes, qu'ils soient sous forme d'anneaux ou d'appareils réticulés, ne sont donc en définitive que le résultat de l'imprégnation du complexe chondriosome + vacuole; et il ne nous paraît pas nécessaire de supposer l'existence d'un constituant d'origine indépendante : l'appareil de Golgi.

Notre conclusion est voisine de celle de PARAT et de ses collaborateurs, pour qui l'appareil de Golgi n'est pas une entité, c'est un artefact dû exclusivement au vacuome; nous nous écartons légèrement de PARAT en admettant que, dans notre matériel, le chondriome est susceptible d'intervenir, à une certaine phase, dans la formation de cet artefact. Ce dernier comporte, à notre avis, chondriome golgiesque + vacuome, ou selon les cas d'évolution plus ou moins avancée, l'un ou l'autre de ces deux constituants. Dans leur mémoire publié en 1929, ZWEIBAUM et ELKNER émettent une opinion presque identique et attribuent la constitution de la structure de Golgi à l'imprégnation du vacuome et des mitochondries, quelquefois même à l'imprégnation de ces dernières seulement.

Bien que nos conclusions soient fondées principalement sur le matériel Insecte, il est très probable qu'elles sont valables pour les autres groupes, malgré les quelques variations que peuvent subir les processus cellulaires quand on passe d'un groupe à un autre. Nous en avons d'ailleurs indiqué quelques cas (Triton, *Ascaris*).

Puisqu'en fait, la plupart des auteurs conservent plutôt par commodité l'appellation d'éléments golgiens pour désigner certaines figures fournies par les imprégnations, il ne nous paraît pas possible d'éliminer ce chondriome golgiesque, ou chondriome au sens large, de la constitution de ces éléments. Cette élimination ne pourrait se faire qu'au nom de la conception d'une certaine entité, délimitée d'avance.

Il nous paraît plus justifié de reconnaître la complexité des éléments qui composent l'appareil de Golgi, d'essayer d'en déterminer plus rigoureusement les parties constitutives et d'en préciser le rôle.

*Laboratoire de l'Institut de Zoologie. Lille le 9 octobre 1930.*

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- 1926-1927. ALEXANKO (B.). Plasmatische Bildungen bei der Spermatogenese der *Paludina vivipara*. (*Zeitsch. für Zellforsch.* Bd. IV, p. 413.)
1929. AVEL (M.). Quelques méthodes d'imprégnation osmique de l'appareil de Golgi. (*C. R. de la Soc. de Biol.* T. XCII.)
1927. BEAMS (H.-W.). Studies on the Golgi apparatus of the mammary gland. (*Science* 306.)
- 1929 a. — Studies on the « Golgi apparatus » of insect muscle. (*Anat. Rec.* T. XLII, p. 323-334.)
- 1929 b. — The vacuole of cardiac and smooth muscle of the rat. (*Anat. Rec.* T. XLIV, p. 237.)
1929. BEAMS (H.-W.) and WU (C.-F.). Cytological studies on the spinning glands of *Platyphylax designatus* Walker (Trichoptera) : respective rôles played by the nucleus and the Golgi apparatus during secretion. (*Journ. of Morphol. and Physiol.* Vol. XLVII, 261-278.)
1925. BENOIT (J.). Recherches anatomiques, cytologiques et histologiques sur les voies excrétrices du testicule chez les Mammifères. (Thèse Strasbourg.)
- 1899-1901. (BERLESE (A.). Osservazioni su fenomeni che avvengono durante la ninfosi degli insetti metabolici. (*Rivista Pat. veg.* Anno 8-9-10.)
1901. — Vorgänge welche während d. Nymphosis d. metabolischen Insekten vorkommen. (*Zool. Anz.* Bd. XXIV, p. 515-521.)
1912. BIALKOWSKA (W.) et KULIKOWSKA. Ueber den feineren Bau der Nervenzellen bei verschiedenen Insekten. (*Bull. Acad. Sc. Cracovie.* T. II.)
- 1930 a. BOISSEZON (P. de). Le rôle du corps gras comme rein d'accumulation chez *Culex pipiens* L. et chez *Theobaldia annulata* M. (*C. R. Soc. Biol.* T. CIII, p. 1233.)
- 1930 b. — Les réserves dans le corps gras de *Culex pipiens* et leur rôle dans la maturation des œufs. (*Ibid.* T. CIII, p. 1232.)
- 1930 c. — Sur l'histologie et l'histophysiologie de l'intestin de la larve de *Culex pipiens* L. (*Ibid.* T. CIII, p. 567.)
- 1930 d. — Sur l'histologie et l'histophysiologie de l'intestin de *Culex pipiens* L. (imago) et en particulier sur la digestion du sang. (*Ibid.* T. CIII, p. 568.)
- 1922 a. BOWEN (H.-R.). Studies on Insect Spermatogenesis. (*Journ. of Morphol.* T. XXXVII, n° 1.)
- 1922 b. — Studies on Insect Spermatogenesis. On the formation of the Sperm in Lepidoptera. (*Quart. Journ. of microsc. Sc.* T. LXVI. Part. IV.)
1924. BOWEN (R.-H.). Studies on Insect Spermatogenesis. (*Journ. of morphol.* Vol. XXXIX, p. 351-400.)
1926. — Notes on the form and function of the Golgi apparatus in striated muscle. (*Biol. Bull.* L, p. 108-116.)
1927. — A preliminary report on the structural elements of the cytoplasm in plant cells. (*Biol. Bull.* LIII, p. 179-196.)

1929. — Studies on the structure of plant protoplasma. II. The plastidome and pseudochondriome. (*Zeitsch. f. Zellforsch.* Bd. IX, p. 1.)
1912. BUSANA. L'apparato mitochondriale nelle cellule nervose adulte. (*Anat. Anz* Bd. XLII, p. 620-622.)
1915. GAJAL (R.-Y.). Algunas variaciones fisiológico y patológico del aparato reticular de Golgi. (*Trab. del Lab. de Invest. Biol.* T. XII.)
1911. CHAMPY (C.). Recherches sur l'absorption intestinale et le rôle des mitochondries dans l'absorption et la sécrétion. (*Arch. Anat. micr.* T. XIII.)
1921. CHAMPY et CARLETON. Observations on the shape of the nucleus and its determination. (*Quart. Journ. of microsc. Sc.* T. LXV, p. 589.)
1928. GHATTON (E.) et GRASSÉ (P.). Le chondriome, le vacuome, les vésicules osmophiles, le parabasal, les trichocystes et les cnidocystes du Dinoflagellé *Polykrikos Schwartzi* Bütschli. (*C. R. Soc. Biol.* T. C, p. 281-284.)
1928. CHLOPIN (N.-G.). Experimentelle Untersuchungen über die Secretorischen Prozesse in Zytoplasma. Ueber die Reaktion der Gewebelemente auf intra vitale Neutralrotfärbung. (*Arch. f. Exper. Zellforsch.* Bd. IV, p. p. 462-599.)
1910. GIACCIO (C.). Contributo alla distribuzione ed alla fisio-patologia cellulare dei lipoidi. (*Arch. f. Zellforsch.* Bd. V.)
1925. CORTI (A.). Il lacunome delle cellule dell'epitelio intestinale dell'Uomo. (*Arch. ital. di Anat. et di Embriol.* XXII, p. 457-482.)
1926. — L'apparato interno del Golgi Comunicazione sintetica. (*C. R. de l'Ass. des Anat.* 21<sup>e</sup> réunion, p. 171.)
1924. COWDRY (E.-V.). La signification de l'appareil réticulaire interne de Golgi en physiologie cellulaire. (*Bull. Histol. appliq.* T. I, p. 224.)
1920. DA FANO (C.). Method for the demonstration of the Golgi apparatus in nervous and other tissues. (*Journ. of Royal mic. Soc.* n° 251.)
1922. — On Golgi's internal apparatus in different physiological conditions of the Mammary gland. (*Journ. of Physiology.* Vol. LVI.)
1925. — Méthodes pour la démonstration de l'appareil interne de Golgi. (*Bull. d'Hist. appl.* T. II, p. 216-288.)
1929. DAWSON (A.-B.). The vacuome of skeletal muscle in *Necturus maculosus*. (*Anat. Rec.* XLIV, p. 1-10.)
1925. DEHORNE (A.). Aspects du chondriome de *Stylaria lacustris* Linn. (*La Cellule.* Vol. XXXVI.)
- 1918 a. DEHORNE (A.) et HOSSELET (C.). Passage de masses nucléolaires dans le cytoplasme des glandes séricigènes des Phryganides. Le Nucléo-Rouge. (*C. R. Soc. Biol.* T. XCIX, p. 573.)
- 1928 b. — Le Nucléo-Rouge dans les cellules séricigènes des Phryganides donne naissance au chondriome. (*C. R. Soc. Biol.* T. XCIX, p. 575.)
1912. DEINEKA. Der Netzapparat von Golgi in einigen Epithel- und Bindegewebezellen während der Ruhe und während der Teilung derselben. (*Anat. Anz.* Bd. XLI, p. 289, 309.)
1914. — Beobachtungen über die Entwicklung des Knochengewebes mittels der Versilberungsmethode. (*Anat. Anz.* Bd. XLVI, p. 97-160.)

1928. DORNESCO (G.-Th.). Recherches sur les constituants morphologiques des cellules fibrillaires de l'hépto-pancréas de l'Écrevisse, et en particulier sur les relations de l'appareil de Golgi et du vacuome. (*C. R. Acad. Sc. T. CLXXXVI*, p. 1652.)
- 1929 a. — Constitution de la zone de Golgi de la cellule hépatique des Poissons osseux. (*C. R. Soc. Biol. T. CI*, p. 127.)
- 1929 b. — Variations numériques des éléments de Golgi (vacuome) au cours du fonctionnement de la cellule hépatique des poissons osseux. (*C. R. Soc. Biol. T. CI*, p. 130-131.)
- 1929 c. — L'appareil de Golgi dans les cellules hépatiques de *Lacerta viridis*. (*C. R. Soc. Biol. T. CII*, p. 366.)
1930. — La pluripolarité de la zone de Golgi des cellules hépatiques de la Souris blanche. (*C. R. Soc. Biol. T. CIV*, p. 390.)
1930. DORNESCO (G.-Th.) et VALVERDE (R.-E.). La cellule muqueuse intestinale du Rat blanc. (*C. R. Soc. Biol. T. CIII*, p. 684.)
1925. DUBOSCQ (O.) et GRASSÉ (P.). Note sur les Protistes parasites des Termites de France. Appareil de Golgi, mitochondries et vésicules sous-flagellaires de *Pyronympha vertens* Leidy. (*C. R. Soc. de Biol. T. XCIII*, p. 345.)
1928. — Note sur les Protistes parasites des Termites de France. L'appareil paraba-sal de *Joenia annectens* Grassi. (*C. R. Soc. Biol. T. CIX*, p. 1219-21.)
- 1910 a. DUESBERG (J.). Les chondriosomes des cellules embryonnaires du Poulet et leur rôle dans la genèse des myofibrilles, avec quelques observations sur le développement des fibres musculaires striées. (*Arch. f. Zellf. Bd. IV*.)
- 1910 b. — Nouvelles recherches sur l'appareil mitochondrial des cellules séminales. (*Arch. f. Zellforsch. Bd. VI*, p. 40-138.)
1930. EICHORN (A.). Action des colorants vitaux sur la croissance des racines. (*C. R. Soc. Biol. T. CIII*, p. 374.)
1923. EMBERGER. Recherches sur le protoplasme des Lycopodiées. (*Arch. Anat. Mic. T. XIX*.)
1927. EMBERGER (L.). Nouvelles recherches sur le chondriome de la cellule végétale. (*Rev. gén. Bot. XXXIX*, p. 341-420.)
1929. ERTOGROUL (T.). Sur l'origine de la membrane péritrophique chez le Ver à soie. (*C. R. Acad. Sc. T. CLXXXVIII*, p. 652.)
1910. FAURÉ-FREMIET (E.). Etude sur les mitochondries des Protozoaires et des cellules sexuelles. (*Arch. Anat. Micr. T. XI*.)
1912. — Un appareil de Golgi dans l'œuf de *Ascaris megalocephala*. (*Bull. de la Soc. Zool. de France. T. XXXVII*, p. 135-138.)
1924. — L'œuf de *Sabellaria alveolata* L. (*Arch. d'Anat. micr. T. XX*, p. 213-331.)
1923. FAURE-FREMIET (E.) et GARRAULT (H.). Constitution de l'œuf ovarien de *Patella vulgaris*. (*C. R. Soc. Biol. T. LXXXVIII*, p. 1183.)
- 1929 a. FEYEL (P.). Constitution de la cellule excrétrice. Rein des Batraciens. Glande verte de l'Écrevisse. (*C. R. Ass. Anat. Bordeaux*.)
- 1929 b. — L'appareil de Golgi dans les cellules rénales des Batraciens. Résultats des techniques convergentes. (*C. R. Soc. Biol. T. CI*, p. 362-63.)

- 1929 c. — L'appareil de Golgi dans les cellules rénales des Batraciens. Action des colorants vitaux basiques et acides. (*C. R. Soc. Biol. T. CI*, p. 416.)
1928. GAMBIEE (E.). Sur la constitution de l'idiosome de la cellule sexuelle mâle de *Discoglossus pictus* Otth. (*C. R. Soc. Biol. T. LXXVIII*, p. 1524.)
- 1929 a. — Evolution du chondriome ordinaire et du chondriome actif (lépidosomes) au cours de la spermatogénèse et de la spermiogénèse du Discoglosse., (*C. R. Soc. Biol. T. CI*, p. 667.)
- 1929 b. — Evolution du vacuome au cours de la spermiogénèse du Discoglosse. (*C. R. Soc. Biol. T. .*)
1927. GARDINER (Mary-S.). Oogenesis in *Limulus polyphemus*. (*Journ. of Morph. T. XLIV*, p. 217-253.)
1925. GATENBY (BRONTE) et BHATTACHARYA (D.-R.). Notes on the Cytoplasmic Inclusions in the Spermatogenesis of the India Scorpion, *Palamnaeus bengalensis* C. Koch. (*La Cellule. T. XXXV*, p. 253-262.)
1925. GATENBY (J. BRONTE). A reinvestigation of the spermatogenesis of *Peripatus*. (*Quart. Journ. micr. Sc. T. LXIX*, p. 629-642.)
1893. GILSON. Recherches sur les cellules sécrétantes. La soie (Lépidoptères et Trichoptères). (*La Cellule, T. X.*) Pour Lépidoptères : 1<sup>re</sup> partie : *La Cellule. T. VI*. 1890.)
1925. GIROUD (A.). Le Chondriome. Recherches sur sa constitution chimique et physique. (*Arch. Anat. microsc. T. XXI*, p. 145-247.)
1926. — Les variations de position de l'appareil de Golgi, leur interprétation. (*C. R. Ass. des Anat. 21<sup>e</sup> réunion*, p. 222.)
- 1928 a. — Structure des chondriosomes. (*C. R. Acad. Sc. T. CLXXXVI*, p. 794.)
- 1928 b. — Protoplasme et glutathion. (*C. R. Biol. T. XCVIII*, p. 376.)
1929. — Recherches sur la nature chimique du chondriome. (*Protoplasme. VII*, p. 72-97.)
1929. GLASUNOW (M.). Beobachtungen an den mit Trypanblau vitalgefärbten Meer-schweinchen II. Morphologie der Trypanblauablagerungen in mesenchymatösen Zellen (nebst einigen Bemerkungen über dem Golgi. Apparat in denselben). (*Zeitsch. f. Zellforsch. T. IX*, p. 697-733.)
1927. GODORINSKAIA (R.-S.). L'appareil de Golgi dans les éléments reproducteurs chez l'homme (en russe). (*Journ. med. Irkoutsk. V*, p. 5-12.)
1929. GOLANSKY. Composants plasmatiques des cellules sexuelles mâles chez *Lithobius forficatus* L. (*C. R. Soc. Biol. T. C*, p. 227.)
1909. GOLDMANN. Die äussere und innere Sekretion des gesunden Organismus im Lichte der « Vitalen Färbung ». Tübingen.
1913. GOVAERTS (P.). Recherches sur la structure [de l'ovaire des [Insectes, la différenciation de l'ovocyte et sa période [d'accroissement. (*Arch. Biol. T. XXVIII*, p. 247-445.)
1927. GRABOWSKA (L.). L'appareil de Golgi dans les spermatozoïdes des Crustacés, *Astacus fluviatilis* et *Astacus leptodactylus*. (*C. R. Soc. Biol. XCVII*, p. 3.)
1929. GRANÉL (F.). Observations histologiques sur l'appareil de Golgi de la cellule hépatique du cobaye après injection d'hémoglobine. (*C. R. Ass. Anat. Bordeaux*, p. 257-265.)

1930. — Le vacuome de la cellule granuleuse du poumon des Mammifères. (*C. R. Soc. Biol.* T. CIII, p. 119.)
1929. GRASSÉ (Pierre-P.). Les constituants cytoplasmiques des éléments mâles du Crapaud accoucheur (*Alytes obstetricans* Laur.). (*C. R. Soc. Biol.* T. CI, p. 79.)
1929. GRASSÉ (P.) et TUZET (O.). Les tégosomes dans la spermatogénèse des Mollusques prosobranches et leurs rapports avec le noyau. (*C. R. Acad. Sc.* T. CLXXXIX.)
- 1929 a. GRESSONS (R.-A.-R.). Yolk formation in certain Tenthredinidæ. (*Quart Journ. of microsc. Sc.* T. LXXIII, p. 345-363.)
- 1929 b. — Nucléolar phenomena during Oogenesis in certain Tenthredinidæ. (*Quart. Journ. of micr. Sc.* T. LXXIII, p. 177.)
1926. GUILLIERMOND (A.). Sur la réversibilité de formes du vacuome observées au cours de la plasmolyse. (*Ass. fr. av. Sc. C. R.* 50<sup>o</sup> sess. Lyon, p. 375-379.)
1927. — Recherches sur l'appareil de Golgi dans les cellules végétales et ses relations avec le vacuome. (*Arch. Anat. microsc.* XXIII, p. 1-99.)
1927. — Observations vitales sur l'instabilité de formes des mitochondries et leur permanence. (*Bull. Biol. de Fr. et Belg.* T. LXI.)
- 1929 a. — Observations des cellules végétales au fond noir. (*C. R. Soc. de Biol.* T. C, p. 1181.)
- 1929 b. — A propos de l'appareil de Golgi dans les cellules végétales et de la valeur des méthodes osmiques employées pour la différenciation de cet appareil. (*C. R. Soc. de Biol.* T. CI, p. 567.)
- 1929 c. — Nouvelles observations ultra-microscopiques sur les cellules végétales et quelques vues sur la constitution physique du protoplasme. (*C. R. Soc. de Biol.* T. CI, p. 619.)
- 1929 d. — Nouvelles remarques sur l'appareil de Golgi dans les levures. (*C. R. Acad. des Sc.* T. CLXXXVIII, p. 1003.)
1930. — Sur la toxicité des colorants vitaux. (*C. R. Soc. Biol.* T. CIV, p. 469.)
1924. GUYON (L.). Constitution de la cellule blanche adulte chez les Mammifères. (*C. R. de la Sc. de Biol.* T. XCI, p. 466.)
1929. HADJIOLOFF. Recherches histophysiologiques sur le tissu adipeux. (*Thèse Université de Lyon.*)
1929. HALL (R.-P.) et NIGRELLI (R.-F.). Mitochondria in relation to food vacuoles in the Ciliate *Vorticella*. (*Anat. Rec.* T. XLIV, p. 238.)
1929. — Osmiophilic and neutral red-stainable cytoplasmic inclusions of certain free-living ciliates. (*Anat. Rec.* T. XLIV.)
1928. HANSTROM. Vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbellosen Tiere unter Berücksichtigung seiner Funktion. Berlin. J. Springer.
1925. HARVEY (Leslica). On the relation of the mitochondria and Golgi apparatus to yolk-formation in the egg-cells of the common Earthworm *Lumbricus terrestris*. (*Quart. Journ. micr. Sc.* LXIX, p. 291-313.)
1927. — The history of the cytoplasmic inclusions of the egg of *Ciona intestinalis* (L.) during oogenesis and fertilisation. (*Proceed. Roy. Soc. London.* B. 708, p. 136-162.)

1926. HERINGA (G.-C. et LOHR (H.-A.). Origine et structure ultra-microscopique de la substance collagène. (*C. R. Ass. des Anat.*, p. 257-261.)
- 1927 a. HIBBARD (Hope) et PARAT. L'ovogénèse de certains Téléostéens. Caractères spéciaux du chondriome, du vacuome et formation de vitellus. (*C. R. Ass. Anat. Londres*, p. 117.)
- 1927 b. — Rôle des constituants cytoplasmiques dans la vitellogénèse d'un Amphibien, *Discoglossus pictus* Otth. (*C. R. S. B. T. XCVII*, p. 45.)
1928. HIBBARD (H.). Cytoplasmic constituents in the developing egg of *Discoglossus Pictus* Otth. (*Journ. of Morphol. T. XLV*, p. 233-250.)
1927. HILL (A.-G.) et GATENBY (Bronte-J.). The oogenesis of *Daphnia* by intravitam and post-vitam staining. (*Nature*, p. 917.)
1918. HIRSCHLER (J.). Ueber den golgischen Apparat embryonaler Zellen. Untersuchungen an Embryonen von *Limneus stagnalis*. (*Arch. f. mik. Anat. Bd. XCI.*)
1924. — Sur une méthode de noircissement de l'appareil de Golgi. (*C. R. S. B. T. XC*, p. 893.)
1924. — Sur les composants lipoidifères du plasma des Protozoaires. (*C. R. Soc. de Biol. T. XC*, p. 891.)
1928. — Sur un composant plasmatique de *Proteromonas lacertae viridis grassi* (Flagellés). (*C. R. Soc. Biol. T. XCVIII*, p. 1101.)
1928. — Relations topographiques entre l'appareil de Golgi et le vacuome au cours de la spermatogénèse chez *Phalera bucephala* et *Dasychira selenitica*. (*C. R. Soc. Biol. T. XCVIII*, p. 494.)
- 1929 a. — Sur un appareil de Golgi primaire et secondaire dans les spermatides de *Palomena viridissima* Poda (Rhynchote-Pentatomide). (*C. R. Soc. Biol. T. CI*, p. 851.)
- 1929 b. — Sur la relation entre le noyau et les composants plasmatiques (appareils de Golgi, vacuome) dans les spermatocytes des Lépidoptères. (*C. R. Soc. Biol. T. CI*, p. 82-84.)
- 1929 c. — Sur la relation entre le noyau et les composants plasmatiques (appareil de Golgi) dans les spermatocytes de *Palomena viridissima* Poda (Rhynchote-Pentatomide). (*C. R. Soc. Biol. T. CI*, p. 269.)
1928. HIRSCHLER (J.) et MONNÉ (L.). Comportement de l'iodiosome au cours de la spermatogénèse chez le Lapin (*Lepus cuniculus*). (*C. R. Sloc. Bio. T. XCVIII*, p. 1102-1103.)
1930. HIRSCHLER (J.) et HIRSCHLEROWA (Z.). Sur la coexistence de l'appareil de Golgi, du vacuome et des mitochondries dans les cellules sexuelles mâles
1928. HIRSCHLER (J.) et HIRSCHLEROWA (Z.). L'appareil de Golgi et le vacuome dans une certaine catégorie de cellules somatiques chez la larve de *Phryganea grandis* L. (*C. R. Soc. Biol. T. XCVIII*, p. 1099.)  
chez *Gryllus campestris* L. (Orthoptères). (*C. R. Soc. Biol. T. CIV*, p. 953.)
1928. HIRSCHLEROWA (Z.). Les composants plasmatiques des cellules génitales femelles de *Phryganea grandis* L. (Trichoptera). (*C. R. Soc. Biol. T. XCIX*, p. 476.)

1899. HOLMGREN. Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen des Kaninchens und des Frosches. (*Anat. Anz.* Bd. XVI.)
1927. HOMES (M.). Evolution du vacuome au cours de la différenciation des tissus chez *Drosera intermedia* Hayne. (*Bull. Acad. Roy. de Belg. Classe de Sciences* [5]. XIII.)
1929. — Contribution à la cytologie des plantes carnivores. Le vacuome au cours de la digestion dans les tentacules de *Drosera rotundifolia*. (*C. R. Soc. Biol.* T. CI, p. 1170.)
1927. HOMUTH. Die Rolle der Körperflüssigkeiten bei der Vitalfärbung von Zellen und Fasern. *Zeitsch. f. d. ges. exper. Mediz.* LV, p. 445.)
1925. HORNING (E.-S.). The mitochondria of a Protozoan (*Opalina*) and their behaviour during the life cycle. (*Austr. Journ. of Exp. Biol. and Med. Sc.* II, 167-171.)
1926. — Observations on mitochondria. (*Austr. Journ. of Exp. Biol. and Med. Sc.* III, p. 148-159.)
1928. HORNING (E.-S.) et PETRIE (A.-H.-K.). Fonction enzymatique des mitochondries dans la germination des céréales. (*Soc. roy. de Londres*, 19-I-28.)
1924. HOSSELET (C.). Sur l'hypoderme et son chondriome dans le genre *Cyclops*. (*C. R. de la Soc. de Biol.* T. XCI, p. 567.)
1925. — Les œnocytes de *Culex annulatus* et l'étude de leur chondriome au cours de la sécrétion. (*C. R. Acad. des Sc.* T. CLXXXVIII, p. 399.)
- 1927 a. — Sur la genèse des myofibrilles et la structure radiée dans les myoblastes des pattes de *Culex annulatus*. (*C. R. de l'Acad. des Sc.* T. XVIII, p. 119.)
- 1927 b. — Etude cytologique du tissu adipeux des larves de Phryganides (*Setodes tineiformis*, *Oxyethira corsalis*). (*C. R. de la Soc. de Biol.* T. XCVI, p. 1381.)
- 1927 c. — Etude du chondriome et du vacuome des glandes salivaires de Phryganides. (*C. R. de la Soc. de Biol.* T. XCVII, p. 450.)
- 1928 a. — Le comportement du chondriome au cours de la différenciation musculaire dans la nymphe de *Culex annulatus*. (*C. R. Soc. Biol.* T. XCVIII, p. 301.)
- 1928 b. — Le chondriome dans la production de la striation transversale et des grains interstitiels dans les muscles du vol de *Culex annulatus*. (*C. R. Soc. Biol.* T. XCVIII, p. 304.)
- 1928 c. — Deux modes d'évolution du chondriome dans les disques imaginaux chez *Culex annulatus*. (*C. R. Soc. Biol.* T. XCVIII, p. 1108.)
- 1928 d. — Quelques aspects remarquables de l'évolution du chondriome dans la spermatogénèse de *Culex annulatus*. (*C. R. Soc. Biol.* T. XCVIII, p. 1174.)
- 1929 a. — Chondriome et appareil de Golgi dans les glandes séricigènes des Phryganides. (*C. R. Soc. Biol.* T. CI, p. 87.)
- 1929 b. — Le chondriome et la fonction sécrétrice dans les cellules nerveuses géantes chez *Phryganea grandis*. Le chondriome réticulaire. (*C. R. Soc. Biol.* T. C., p. 1078.)
- 1929 c. — Chondriome à forme d'éléments golgiens dans la cellule nerveuse des Insectes. (*C. R. Soc. Biol.* T. C., p. 1075.)

- 1929 *d.* — Les éléments du chondriome dans les espaces nerveux intercellulaires et dans le nerf, chez les Insectes. (*C. R. Soc. Biol. T. CI*, p. 85.)
- 1929 *e.* — Une phase réticulaire du chondriome dans les spermatocytes I de *Culex annulatus*. (*C. R. Soc. Biol. T. CI*, p. 737.)
- 1929 *f.* — Topographie et structures du chondriome dans le sarcoplasme des muscles dorso-ventraux des larves de *Setodes tineiformis*. (*C. R. Soc. Bio.. T. CI*, p. 739.)
- 1929 *g.* — Etats sécrétoires du sarcoplasme des muscles longitudinaux des Phryganides et du Chironome. (*C. R. Soc. Biol. T. CI*, p. 1016.)
- 1929 *h.* — Colorations vitales du chondriome réticulé. (*C. R. Soc. Biol. T. CI*, p. 1014.)
- 1930 *a.* — Le chondriome et les enclaves de la cellule adipeuse chez *Culex* et quelques Phryganides. (*C. R. Soc. Biol. T. CIV*, p. 150.)
- 1930 *b.* — Observations cytologiques sur le tube de Malpighi de *Culex* et de quelques Phryganides. (*C. R. Soc. Biol. T. CIV*, p. 270.)
- 1930 *c.* — Aspects du chondriome dans les cellules folliculaires, les cellules nourricières et l'ovocyte chez les *Culicidae* et chez *Setodes*. (*C. R. Soc. Biol. T. CIV*, p. 354.)
1918. HUFNAGEL (A.). Métamorphose de *Hyponomeuta*. (*Arch. de Zool. exp. et gén. T. LVII*, p. 49-195.)
1925. JASSWOIN (G.). Zur Histophysiologie der Tubuli contorti der Amphibienniere. (*Zeitschr. f. Zellf. u. mkr. Anat. Bd. II*, p. 741.)
1920. JORDAN (H.-E.). Studies on striped muscle structure, 6. (*Amer. Journ. of Anat. T. XXVII*, p. 1-61.)
1925. JOYET-LAVERGNE (Ph.). Recherches sur le cytoplasme des Sporozoaires. (*Arch. d'Anat. micr. T. XXII*, p. 1-128.)
1926. — Sur la coloration vitale au rouge neutre des éléments de Golgi des Grégarines. (*C. R. Soc. Biol. T. XCIV*, p. 830.)
- 1927 *a.* — Etude comparée de l'action de l'acide osmique sur le polleux et l'ovule de quelques Phanérogames. (*C. R. Soc. Biol. T. XCVI*, p. 25.)
- 1927 *b.* — Sur le rôle du chondriome dans le métabolisme cellulaire. (*C. R. Soc. de Biol. T. XCVII*, p. 327.)
- 1928 *a.* — Sur les rapports entre le nucléole, le chondriome et la glutathion. (*C. R. Soc. Biol. T. XCVIII*, p. 567.)
- 1928 *b.* — Le pouvoir oxydo-réducteur du chondriome des Grégarines et les procédés de recherche du chondriome. (*C. R. Soc. Biol. T. XCVIII*, p. 504.)
- 1928 *c.* — Sur les rapports entre le nucléole, le chondriome et le glutathion. (*C. R. Soc. Biol. T. XCVIII*, p. 567.)
- 1928 *d.* — Sur le pouvoir oxydo-réducteur du chondriome. (*C. R. Acad. Sc. Séance du 13-2-28.*)
- 1928 *e.* — Sur quelques procédés de recherche microscopique du glutathion dans les cellules. (*C. R. Soc. Biol. T. XCVIII*, p. 658.)
- 1929 *a.* — Glutathion et chondriome. *Protoplasma VI*, p. 84.
- 1929 *b.* — Une démonstration expérimentale des lois de sexualisation cytoplasmique. (*C. R. Acad. Sc. 9-9-29.*)

1923. JUNKER (Hermann). Cytologische Untersuchungen an den Geschlechtsorganen der halbzwittrigen Steinfliege *Perla marginata* Panzer. (*Arch. f. Zellf.* Bd. XVII, p. 185-257.)
1925. — KARPOVA (Lydia). Beobachtungen über den Apparat Golgi (Neben Kern) der Samenzellen von *Helix Pomatia*. (*Zeitsch. f. Wissentsch. Abteil. Zellforsch.* T. II, p. 494.)
1926. KASSMANN (Franziska). Die Entwicklung der Chondriosomen und Chloroplasten von *Cabomba aquatica* und *Cabomba caroliniana* auf Grund von Dauerbeobachtungen an lebenden Zellen. *Planta*. (*Arch. f. wiss. Bot.* I, p. 624-656.)
1926. KINNEY (Elisabeth). A cytological study of secretory phenomena in the silk gland of *Hyphantria cunea* (*Biol. Bull.* LI, p. 405-434.)
1925. KOCH (A.). Morphologie des Eiwachstums der Chilopoden. (*Zeitschrift für Zellf. und mikrosk. Anat.* Bd. II.)
1927. KONOPACKI (M.). Sur le comportement des mitochondries au cours du développement de la Grenouille. (*Bull. d'Hist. appl.* IV., p. 40-51.)
- 1919-20. KOZŁOWSKI (A.). Über Neubildung der Plastiden aus Chondriosomen in den Pflanzenzellen. (*Bull. Acad. Sc. de Cracovie.* T. II, p. 15-20.)
1925. KREMER (J.). Die Oenocyten der Coleopteren. (*Zeitschr. f. mikr. anat. Forsch.* II, p. 536-58.)
1922. KREUSCHER (A.). Der Fettkörper und die Oenocyten von *Dytiscus marginalis*. (*Zeitsch. f. Wiss. Zool.* Bd. CXIX, p. 247-284.)
1922. KULMATYCKI (W.-J.). Bemerkungen über den Bau einiger Zellen von *Acsaris megalcephala* mit besonderer Berücksichtigung des Sogenannten Chromidialapparates. (*Arch. f. Zellforsch.* Bd. XVI, p. 473-550.)
1921. KUSCHAKEWITSCH (S.). Studien über den Dimorphismus des Männlichen Geschlechtselemente bei den Prosobranchia. (*Arch. für Zellforschung.* T. XV, p. 312-376.)
- 1912 a. LAGUESSE et DEBEYRE. Sur les formes de chondriosomes dans quelques glandes salivaires traitées par le vert-Janus. (*C. R. Soc. Biol.* T. LXXIII.)
- 1912 b. — Méthode de coloration vitale des chondriosomes par le vert-Janus. (*C. R. Soc. Biol.* T. LXXIII, p. 151.)
1925. — A propos de chondriome et de grains de sécrétion. (*C. R. de la Soc. de Biol.* T. XCII, p. 445.)
1924. LAGUESSE. Sur le sort des chondriosomes après l'élaboration des grains de sécrétion. (*Bull. d'Histol. appl.* T. I, p. 304-320.)
1926. — La première ébauche des fibrilles conjonctives provient-elle du chondriome? (*Arch. Anat. micr.* XXII, p. 129-176.)
1926. — L'histogénèse des fibrilles de la cornée dans ses rapports avec le chondriome. (*Arch. Anat. micr.* XXII, p. 293-328.)
1929. LAPICQUE (L.). Sur l'état physique des constituants cellulaires. (*C. R. Soc. Biol.* T. CI, p. 623.)
1928. LAZARENKO (Th.-M.). Experimentelle Untersuchungen über das Hypodermisepithel der Insekten. (*Zeitsch. f. mik. Anat. Forsch.* T. XII, p. 467-508.)
1899. LÉGER et DUBOSCQ. Les tubes de Malpighi des Grillons. (*C. R. Soc. Biol.* XI<sup>e</sup> série, II.)

1912. LEVI (Giuseppe). I condriosomi nelle cellule secernenti. (*Anat. Anz.* Bd. XLII, p. 576-592.)
1926. LIM (S.-K.-S.) et MA (W.-C.). Mitochondrial changes in the cells of gastric glands in relation to activity. (*Quart. Journ. exp. Phys.* T. XVI, p. 87-110.)
1926. LÖWENTHAL (N.). Des mitochondries de l'épithélium de la glande sus-parotidienne du Rat blanc. (*Arch. Anat., d'Hist. et d'Embr.* VI, p. 321-336.)
1928. LUDFORD (R.-J.). The vital staining of normal and malignant cells. I. Vital staining with trypan blue and the cytoplasmic inclusions of liver and kidney cells. (*Proceed. Royal. Soc. London.* B. 724, p. 288-301.)
1913. LUNA (E.). Ricerche sulla biologia dei condriosomi. Condriosomi e pigmento retinico. (*Arch. fur Zellforsch.* T. X, p. 343-358.)
1922. LUTZ (H.). Physiologische à morphologische Deutung der in Protoplasma der Drüsenzellen ausserhalb des Kernes vorkommenden Strukturen. (*Arch. f. Zellforsch.* Bd. XVI, p. 47-87.)
- 1927 a. MAIGE (A.). Remarques au sujet du verdissement des cellules végétales. (*C. R. Acad. Sc.* CLXXXV, p. 789.)
- 1927 b. — Observations sur les phénomènes de chloroplastogénèse et de régression plastidale dans les cotylédons des diverses légumineuses. (*C. E. Acad. Sc.* CLXXXV, p. 1508.)
1928. — Phénomènes de fatigue des plastes pendant l'amylogénèse. (*C. R. Acad. Sc.* CLXXXVI, p. 885.)
1929. — Rôle du cytoplasme dans l'amylogénèse. (*C. R. Acad. Sc. T.* CLXXXVIII p. 1058-1059.)
1929. MAKAROV (P.). Studien über die Pigmentogenese. Ueber den Anteil der Mitochondrien an der Bildung des Melanins in den Zellen des Pigments epithels der Retina. (*Arch. Russes d'Anat., d'Histol. et d'Embryol.* T. VIII, p. 378-326.)
- 1927 a. MANGENOT (G.). Notes histologiques sur la Sensitive (*Mimosa pudica*). (*C. R. Acad. Sc. T.* LCXXXVIV, n° 11, p. 694.)
- 1927 b. — Sur la présence de vacuoles spécialisées dans les cellules de certains végétaux. (*C. R. Soc. Biol.* XCVII, p. 342.)
- 1929 a. — Sur les constituants morphologiques du cytoplasme des Spirogyres. (*C. R. Soc. Biol.* T. CI, p. 663.)
- 1929 b. — Sur les phénomènes dits d'aggrégation et la disposition des vacuoles dans les cellules conductrices. (*C. R. Acad. Sc. T.* CLXXXVIII, p. 1431.)
1920. MARCUS (H.). Ueber die Struktur und die Entwicklung der quergestreiften Muskelfasern, besonders bei Flügelmuskeln der Libellen. (*Anat. Anz.* Bd. LII.)
1910. MAZIARSKI (S.). Sur les changements morphologiques de la structure nucléaire. (*Arch. f. Zellforsch.* T. IV.)
1927. MELKA (J.). Contribution expérimentale à la question de la signification physiologique des sarcosomes du muscle strié. (*C. R. Soc. Biol.* T. XCVII, p. 775.)
- 1929 a. MERLAND (P.-A.). Appareil de Golgi et vacuome dans la surrénale de Cobaye gravide. (*C. R. Soc. Biol.* T. CII, p. 929.)
- 1929 b. — Appareil réticulaire de Golgi dans les cellules paraganglionnaires normales et hypertrophiées. (*C. R. Soc. Biol.* T. CI, p. 929.)

1926. METCALF (M.-M.). The contractile vacuole granules in *Amoeba proteus*. (*Science*, 523.)
1907. MEVES (F.). Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene nebst Bemerkungen über die Chromatinreduktion. (*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. LXX.)
1920. — Ueber Samenbildung und Befruchtung bei *Oxyuris ambigua*. (*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. XCIV.)
1908. MEVES-DUESBERG. Die Spermatocytenteilung bei der Hornisse. (*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. LXXI.)
1926. MIGLIAVACCA (A.). Sulla struttura della cellula nervosa dell'*Astacus*. (*Boll. Soc. Biol. Sper.* I, 301-304-1926; 3<sup>e</sup> sér. T. II, fasc. II, 1926-1927.)
1925. MILLOT (J.). Les processus sécréteurs des tubes de Malpighi des Aranéides. (*C. Ass. Anat. Turin*, p. 286-289.)
- 1926 a. — La sécrétion de la soie chez les Araignées. (*C. R. Soc. Biol.*, p. 10.)
- 1926 b. — Contribution à l'histophysiologie des Aranéides. (Thèse, Paris, 1926.)
1928. MILOVIDOV (P.-F.). Sur la constitution chimique des chondriosomes et des plastes chez les végétaux. (*C. R. Acad. Sc. T. CLXXXVII*, p. 140-141.)
1927. MONNÉ (L.). Observations sur les spermatocytes des Mollusques après coloration vitale (Appareil de Golgi-vacuome). (*C. R. Soc. Biol. T. XCVII*, p. 1450-51.)
1928. — Les structures fibrillaires dans les cellules sexuelles mâles chez *Helix lutescens*. (*C. R. Soc. Biol. T. CI*, p. 418.)
1915. MONTEROSSO (Br.). Su l'origine e la costituzione dei materiali deutoplasmici nell'oozite in accrescimento dei Mammiferi. (*Arch. f. Zellf.* Bd. XIII, p. 530-562.)
1923. MORELLE (J.). Constituants cytoplasmiques dans le pancréas et leur rôle dans la sécrétion. (*Bull. Acad. Roy. Belg. n<sup>o</sup> 4*, p. 139-157.)
1924. — La substance de Golgi dans les cellules pancréatiques des Vertébrés. (*C. R. de la Soc. de Biol. T. XCI*, p. 1173.)
1925. — La substance de Golgi dans les cellules exocrines du pancréas. (*Ann. de la Soc. Sc. de Bruxelles*, sér. C, *Sc. Méd. T. XLVII*, p. 5-10.)
1925. — Les constituants du cytoplasme dans le pancréas et leur intervention dans le phénomène de sécrétion. (*La Cellule. Vol. XXXVII*, p. 77-140.)
1927. — Remarques sur la structure et le fonctionnement de l'appareil de Golgi. (*Ann. de la Soc. Sc. de Bruxelles*, sér. C, *Sc. Méd. T. XLVII*, p. 5-10.)
1930. MORIN (G.) et JULLIEN (A.). Le chondriome de l'organe de Bojanus au cours de l'estivation artificielle chez *Helix pisan*. (*C. R. Soc. Biol. T. CIV*, p. 207.)
1926. MOTTE (J.). Sur l'évolution cytologique de l'anthérozoïde chez les Mousses. (*C. R. Ass. Anat. 21<sup>e</sup> Réunion*, p. 413.)
1927. — Sur la valeur du chondriome chez les végétaux verts. (*C. R. Ass. Anat. Londres*, 22<sup>e</sup> réunion, p. 194-195.)
1923. MOULIN (F. de). Beiträge zur Kenntnis des Baues der Ganglienzelle. (*Arch. f. Zellforsch. T. XVII*, p. 389-396.)
1927. NAGEL. Über die Lebendbeobachtung und Beeinflussung von Vitalfarbungs Vorgängen bei der Larve von *Corethra plumicornis*. (*Zeitsch. f. Zellforsch. u. mikr. Anat. T. VI*, p. 286.)

1922. NAGEOTTE (J.). L'organisation de la matière dans ses rapports avec la vie. (Paris, Alcan.)
1917. NAKAHARA (W.). Preliminary note on the nuclear division in the adipose cells of Insects. (*Anat. Rec.* Vol. XIII, p. 81-86.)
1924. NASSONOW (D.). Die Exkretionsapparat (kontraktile Vakuole) der Protozoa als homologen des Golgischen Apparats der Metazoazellen. (*Arch. f. Zellforsch.* T. CIII.)
- 1925 a. NATH (V.). Mitochondria and sperm tail formation, with particular reference to Moths, Scorpions and Centripedes. (*Quart. Journ. micr. Sc.* LXIX, p. 643-659.)
- 1925 b — Egg follicle of *Culex*. (*Quart. Journ. micr. Sc.* LXIX, p. 151-175.)
1929. — Studies on the shape of the Golgi apparatus. I. Egg follicle of *Culex*. (*Zeitsch. Zellforsch. mikr. Anat.* Bd. VIII, 8 heft.)
- 1929-1930. — Studies on the shape of the Golgi apparatus. II. Observations on the on the fresh Egg of the Indian Earthworm, *Pheretima posthuma*. (*Quart. Journ. of Mikr. Sc.* Vol. LXXIII, p. 478-505. )
- 1929-1930. NATH (V.) et DEV RAJ MEHTA. Studies in the Origin of Yolk III. Oogenesis of the Firefly *Luciola gorhami*. (*Quart. Journ. of micr. Sc.* Vol. LXXIII, p. 1-23.)
1927. — Origin of yolk in the eggs of *Luciola Gorhami*. (*Nature*, p. 13-14.)
- 1926-27. NIHOUL. Recherches sur l'appareil de Golgi dans les premiers stades du développement des Mammifères. (*La Cellule*. Vol. jubilaire 3<sup>e</sup>) part. T. XXXVII, p. 21.)
1922. NOEL (R.). Recherches histophysiologiques sur la cellule hépatique des Mammifères. (*Arch. Anat. Micr.* T. XIX.)
1924. — Que deviennent les chondriosomes après l'élaboration des granulations intra-cellulaires? (*Bull. d'Hist. appl.* T. I, p. 49-55.)
1925. — La structure de la substance protoplasmique dans les plaques motrices des Vertébrés. (*Bull. Histol. appli.* T. II, p. 124-133.)
1928. — Sur le chondriome de la cellule hépatique chez certains Poissons. (*C. R. Soc. Biol.* T. XCVIII, p. 49.)
1926. NOEL (R.) et PAILLOT (A.). Sur le chondriome des cellules péricardiales du Bombyx du Mûrier et de *Pieris brassicae*. (*C. R. Soc. Biol.* T. XCV, [p. 43.]
1913. NUSBAUM (Z.). Ueber den sogenannten inneren Golgischen Netzapparat und sein Verhältnis zu den Mitochondrien, Chromidien und anderen Zellstrukturen im Tierreich. (*Arch. f. Zellforsch.* T. X, p. 359-367.)
1917. NUSBAUM-HILAROWICZ (J.). Ueber das Verhalten des Chondrioms während der Eibildung bei *Dytiscus marginalis* L. (*Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. CXVII.)
1926. OLIVO (O.). Les caractères cytologiques des myoblastes d'embryon de poulet cultivé *in vitro* pendant 14 mois. (*C. R. Ass. Anat.* 21<sup>e</sup> réunion, p. 445.)
1929. OUANG TE YIO. Les constituants cytoplasmiques de l'organe de l'éclosion chez les Sélaciens. (*C. R. Ass. Anat. Bordeaux*, p. 410-425.)
1930. — L'évolution de la glande de l'éclosion chez les Raies. (*C. R. Soc. Biol.* T. CIII, p. 418.)

1928. — Recherches histophysiologiques sur les glandes séricigènes et les pigment des larves d'Insectes (*Bombyx mori* et *Pieris Brassicae*). (*Bulletin d'Hist. appl.* T. V.)
1928. PAILLOT et NOËL. Recherches histophysiologiques sur le tissu adipeux des larves d'Insectes. (*Bull. Hist. appl.* T. V, p. 1-19.)
1929. — Histo-physiologie des glandes séricigènes du Ver à soie pendant la mue. (*C. R. Soc. Biol.* T. CI, p. 1153.)
1927. PARAT (Marguerite). Le vacuome (Appareil de Golgi) au cours de l'ovogénèse et du développement de l'Oursin (*Paracentrotus lividus* Lk.). (*C. R. de la Soc. de Biol.* T. XCVI, p. 1360-1362.)
- 1928 a. — Contribution à l'étude cytologique de la glande pelvienne du Triton marbré. (*C. R. de la Soc. de Biol.* T. XCVIII, p. 932-934.)
- 1928 b. — Vacuome et appareil de Golgi de la glande pelvienne... au cours de l'évolution glandulaire. (*C. R. de la Soc. de Biol.* T. XCIX, p. 201-203.)
1928. PARAT (Marg. et Maurice). Détection élective du chondriome actif de la cellule animale. (*C. R. Soc. de Biol.* T. XCIX, p. 1950.)
1925. PARAT (Maurice). Vacuome et appareil de Golgi. (*C. R. de l'Ass. des Anat.* (Turin, p. 206-311.)
1926. — Sur la constitution de l'appareil de Golgi et de l'idiozome; vrais et faux dictyosomes. (*C. R. de l'Acad. des Sc.* T. CLXXXII, p. 808-809.)
1926. — Vacuome et l'appareil de Golgi. (*C. T. de l'Ass. des Anat.*, Liège, p. 609-617.)
1926. — Mise en évidence du chondriome et des lipoides cellulaires. (*Bull. d'Hist. appl.* T. III.)
1927. — Les colorations vitales des cellules animales, d'après von Möllendorff, *Publications Chahine*, Paris, fasc. 3, p. 1-37.)
1927. — Evolution du vacuome au cours de l'ovogénèse et de l'ontogénèse; son importance physiologique chez l'adulte. (*C. R. de l'Ass. des Anat.* Londres, p. 197-202.)
1927. — A review of recent developments in histochemistry. (*Biol. Reviews*, Vol. II, p. 285-297.)
1928. — Sur les rapports du chondriome et du vacuome dans la zone de Golgi; constitution de cette zone. (*C. R. de l'Ass. des Anat.* Prague).
1928. — Contribution à l'étude morphologique et physiologique du cytoplasme. Chondriome, vacuome (appareil de Golgi), enclaves, etc. (*Arch. d'Anat. micr.* T. XXIV.)
1929. — Le chondriome actif de la cellule animale et le phénomène de pachynèse. (*C. R. Acad. Sc.* T. CLXXXVIII, p. 1517.)
1927. PARAT (M. et Marg.). Vacuome et inversion des phases cytoplasmiques dans l'œuf d'Oursin activé. (*C. R. Soc. Biol.* T. XCVI, p. 1363.)
1924. PARAT (M.) et PAINLEVÉ (J.). Constitution du cytoplasme d'une cellule glandulaire: la cellule des glandes salivaires de la larve du Chironome. (*C. R. Acad. Sc.* T. CXLXIX, p. 543-544.)
1913. PENSA (A.). La cellule cartilagineuse (Formations endocellulaires). *C. R., de l'Ass. des Anat.*, Lausanne, p. 161-177.)

- 1914-1915. — Ancora sulla struttura della cellula cartilaginea (a proposito del Referat di J. Duesberg « Trophospongien und Golgi'scher Binnenapparat »). (*Anat. Anz.* Bd. XLVII, p. 628-634.)
1919. — Osservazioni di morfologia e biologia cellulare (la cellula pancreatica esocrina). (*Monit. Zool. Ital. Ann.* XXX.)
1920. — Osservazioni e considerazioni sulla struttura de la cellula. (*Boll. della Soc. med. di Parma*, Anno XIII.)
1925. — Les questions les plus discutées sur le cytoplasme des végétaux. (*C. R. Assoc. des Anat.* Turin, p. 21-59.)
1902. PEREZ (Ch.). Contribution à l'étude des métamorphoses. (*Thèse de Paris et Bull. Sc. de la France et de la Belgique.* T. XXXVII.)
1910. — Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides (*Calliphora erythrocephala* Mg.). (*Arch. de Zool. exp. et gén.* T. IV.)
1910. PERRONCITO (A.). Contribution à l'étude de la biologie cellulaire. Mitochondries, chromidies et appareil réticulaire interne dans les cellules spermatiques. les phénomènes de la dictyokinèse. (*Arch. ital. de Biol.* T. LIV, p. 307-345.)
1907. PHILIPTSCHENKO (J.). Anatomische Studien über Collembolen. (*Zeitschr. f. Wiss. Zool.* Bd. LXXXV.)
1924. POISSON (R.). Contribution à l'étude des Hémiptères aquatiques. (*Bull. Bio. de France et de Belgique.* T. LVIII, p. 1-305.)
1927. — Recherches sur quelques processus observés dans les éléments sexuels jeunes de *Notonecta maculata* Fab. (*Arch. de Zool. exp. et gén.* T. LXVI, p. 23-70.)
1928. — Les composants cytoplasmiques des éléments germinaux mâles de l'Hémiptère Hétéroptère *Velia currens* (Fab.). (*C. R. Soc. Biol.* T. XCIX, p. 1897.)
1911. POLUSZYNSKI (G.). Untersuchungen über den Golgi. — Kopsch'schen Apparat und einige andere Strukturen in den Ganglienzellen der Crustaceen. (*Bull. Acad. Sc. Cracovie.* T. II, p. 104-144.)
1923. — Corpuscules périnucléaires des cellules sexuelles mâles chez certains Diptères. (*Q. R. Soc. Biol.* T. XCVIII, p. 1067.)
1929. — Vacuome et appareil de Golgi au cours de la spermatogénèse chez la Panorpe (*Panorpa communis* L.). (*C. R. Soc. Biol.* T. C, p. 780.)
1908. POPOFF. Experimentelle Studien. I. A (*Arch. f. Zellforsch.* Bd. I.)
1910. — Ein Beitrag zur Chromidialfrage. (*Festschrift zum 60<sup>o</sup> Geburtstag Richard Hertwigs.* Bd. I, p. 20-45.)
1911. PRENANT (A.). Problèmes cytologiques généraux soulevés par l'étude des cellules musculaires. (*Journ. d'Anat.* T. XLVII, p. 449-524 et 601-678.)
1929. PY (Germaine). Sur l'évolution du chondriome pendant la formation des grains de pollen d'*Helleborus foetidus*. (*C. R. Soc. Biol.* T. CI, p. 919.)
1930. RADU (V.). Le noyau générateur de mitochondries dans les cellules glandulaires du canal déférent chez *Armadillidium vulgare*. (*Latr. C. R. Soc. Biol.* T. CIII, p. 285.)
1929. RAPKINE (L.), STRUYK (A.-P.) et WURMSER (R.). Potentiels d'oxydoréduction de quelques colorants vitaux. (*C. R. Soc. Biol.* T. C, p. 1020.)

1925. RAU (A.-S.) and BRAMBELL (F.-W.-R.). Staining methods for the demonstration of the Golgi apparatus in fresh vertebrate and invertebrate material (*Journ. Roy. Micr. Soc.* p. 438-444.)
1925. RAU (A.-S.), BRAMBELL (F.-W.-R.) and GATENBY (J.-B.). Observations on the Golgi bodies in the living cells. (*Proc. of Roy. Soc. B.*, Vol. XCVII, p. 400-405.)
1925. RAU (A.-Subba) et LUDFORD (R.-J.). Variations in the Form of the Golgi bodies during the Development of Neurones. (*Quart. Journ. of micr. Sc.* T. LXIX, p. 509-517.)
1909. REGAUD (Cl.). Sur les mitochondries des fibres musculaires du cœur. (*C. R. Acad. Sc. T. CXLIX*, p. 426-27.)
1909. REGAUD (Cl.) et FAVRE. Granulations interstitielles et mitochondries des fibres musculaires striées. (*C. R. Acad. Sc. T. CXLVIII*, p. 662-6663.)
1924. RENYI (G.-S.). Studies on pigment genesis. (*Journ. of morph.* T. XXXIX, p. 415-430.)
1912. ROMEIS. Beobachtungen über Degenerationerscheinungen von Chondriosomem. (*Arch. f. mikr. Anat.* LXXX.)
1913. — Ueber Plastosomen und andere Zellstrukturen in der Uterus, Darmund Muskelzellen von *Ascaris megaloccephala*. (*Anat. Anz.* T. XLIV, p. 1-14.)
1923. SAGUCHI (S.). Untersuchungen über die Wechselbeziehung zwischen Karyo- und Zytoplasma. Das argentophile Gebilde im Kern und seine Beziehung zum Zytoplasma. (*Zytologische Studien.* Heft. II. Kanazawa.)
1923. SAWERZYNSKA (J.). Appareil de Golgi et vacuome dans les cellules sexuelles mâles de *Philodromia germanica* L. (*C. R. Soc. Biol.* T. XCIX, p. 1124.)
1927. SCHAEDE (Rh.). Vergleichende Untersuchungen über Cytoplasma, Kern und Kernteilung im lebenden und fixierten Zustand. (*Protoplasma* III, p. 145-190.)
1920. SCHAEFFER (E.-L.). The germ-cells of *Cicada (Tibicen) septendecim*. (*Biol. Bull.* XXXVIII.)
1920. SCHREINER (K.-A.). Zur Kenntnis der Zellgranula. (*Arch. f. mikr. Anat.* T. XCIII T. XCIII.)
1923. SEMBRAT (K.). Recherches sur les composants plasmatiques des cellules génitales femelles de *Dendrocaelum lacteum* Mull. (*C. R. Soc. Biol.* T. XCIX, p. 1907.)
1929. — Appareil de Golgi et vacuome des cellules sexuelles mâles de *Dendrocaelum lacteum* Mull. et de *Planaria gonocephala*. (*C. R. Soc. Biol.* T. CII, p. 1079.)
1930. — Vitellogénèse et vacuome dans les ovocytes de *Planaria gonocephala* Dug. (*C. R. Soc. Biol.* T. CIII, p. 760.)
1926. SOKOLOW. Untersuchungen über die Spermatogenese bei den Arachniden. II. Ueber die Spermatogenese der Pseudoskorpione. (*Zeitsch. f. Zellforsch. u. mikr. Anat.* III, p. 615-681.)
1923. SOKOLSKA (Julià). L'appareil de Golgi dans les cellules somatiques et sexuelles spermatogénèse-ovogénèse) de l'Araignée domestique. (*C. R. Soc. Biol.* T. LXXXIX, p. 1395.)

1924. — Ueber Ausbleiben der Teilung, respektive über ungleiche Teilung des Golgischen Apparates während der Spermatogenese bei der Hausspinne (*Tegenaria domestica* Cl.). (*Arch. f. Zellforsch.* T. CIII, p. 425-430.)
1927. — Sur les composants lipoides du plasma du Protozoaire parasite *Opalina ranarum*, Purk et Val. (*C. R. Soc. Biol.* T. XCVI, p. 570.)
- 1928 a. — Appareil de Golgi et vacuome au cours de la spermatogenèse chez l'Araignée *Tegenaria domestica* L. après coloration vitale. (*C. R. Soc. Biol.* T. XCIX, p. 1122-23.)
1928. b. — Vacuome et appareil de Golgi pendant la première division de maturation chez l'Araignée *Tegenaria domestica*. (*C. R. Soc. Biol.* T. XCIX, p. 1548.)
1911. STENDELL (W.). Ueber Drüsenzellen bei Lepidopteren. (*Anat. Anz.* Bd. XXXVIII p. 582-585.)
1930. СТЕРОЕВ (L.). Les constituants cytoplasmiques et la vitellogénèse chez *Lygia oceanica*. (*C. R. Soc. Biol.* T. CIII, p. 178.)
1930. TACHOIRE (J.). L'origine des vitellus dans les ovocytes de *Ciona intestinalis* L. (*C. R. Soc. Biol.* T. CIV, p. 1013.)
1925. TAKAGI (K.). Untersuchungen über Unterkieferdrüse der Katze mit besonderer Berücksichtigung des Chondrioms. (*Zeitsch. f. mikr. Anat.forsch.* II, p. 254-323.)
- 1929 a. ТЧЕБОУ-ТАИ-ЧУИН. Sur les vacuoles digestives chez les Scyphistomes. (*C. R. Soc. Biol.* T. CII, p. 825.)
- 1929 b. — Les phénomènes cytologiques au cours de la digestion intracellulaire chez le Scyphistome de *Chrysaora*. (*C. R. Soc. Biol.* T. CII, p. 557.)
- 1930 a. — Sur l'emploi de l'encre de Chine pour l'étude du vacuome. (*C. R. Soc. Biol.* T. CIII, p. 983.)
- 1930 b. — Contribution à l'étude de la formation des grains de sécrétion chez le Scyphistome. (*C. R. Soc. Biol.* T. CIII, p. 315.)
1929. TRUC (E.). Des variations morphologiques de l'appareil de Golgi au cours de la sécrétion rénale. (*C. R. Soc. Biol.* T. CI, p. 358.)
1927. ТSCHASSKOWNIKOW (N.). Ueber den Gang des Sekretionsprozesses in] den Zellen des Magensdeckepithels bei einigen Amphibien und Säugern (Zur Frage über die Rolle des Golgischen Apparats und der Chondriosomen im Sekretionsprozesses). (*Zeit. f. Zellf. u. mikr. Anat.* Bd. V, p. 680-703.)
1926. TUPA. Recherches sur les processus cytologiques dans la glande sous-maxillaire du Rat et de la Souris. (*Bull. Hist. appl.* III, p. 293-306.)
1926. TURCHINI (J.). Appareil de Golgi dans diverses cellules glandulaires. (*C. R. Ass. Anat.*, p. 608.)
1927. — Appareil de Golgi et polarité glandulaire. Déterminisme de la position de cet appareil. (*Bull. Hist. appl.* IV, p. 10-14.)
1930. TURCHINI (J.) et BROUSSY (J.). Appareil de Golgi et division cellulaire dans quelques tumeurs. (*C. R. Soc. Biol.* T. CIII, p. 1223.)
1928. TUZET (O.). Observation sur le vivant, des composants cytoplasmiques des éléments mâles typiques du Mollusque prosobranche. *Polliæ orbigny* Payraudeau. (*C. R. Soc. Biol.* T. XCVIII, p. 506.)

1929. — Spermiogénèse dans la lignée mâle atypique de *Murex trunculus*. (*C. R. Ass. Anat.*, p. 514.)
1929. — Spermiogénèse et colorations vitales chez la Tubulaire (*Tubularia mesembryanthemum* Allm.). (*C. R. Soc. Biol.* T. CII, p. 747.)
1929. — L'idiozome et les centrosomes dans la lignée mâle typique de *Cerithium vulgatum* Brug. (*C. R. Soc. Biol.* T. CI, p. 411.)
- 1930 a. — Sur la spermatogénèse de l'Eponge *Reniera simulans*. (*C. R. Soc. Biol.* T. CIII, p. 971.)
- 1930 b. — Recherches sur la spermatogénèse des Prosobranches. (*Arch. de Zool. exp. et gén.* T. LXX, p. 95-229.)
1930. VARDE (V.-P.). Contribution à l'étude de l'ovogénèse des Insectes : l'ovogénèse des Coléoptères dyticipes. (*Thèse Université, Clermont.*)
1929. VAUPEL (J.). The spermatogenesis of *Lebistes reticulatus*. (*Journ. of Morph.* T. XLVII, p. 555-574.)
1925. VEJDOVSKY (F.). Quelques remarques sur la structure et le développement des cellules adipeuses et des cénocytes pendant la nymphose de l'Abeille ♀. (*La Cellule.* Vol. XXXV.)
1926. VERNE (J.). Les pigments dans l'organisme animal. (Librairie Doin. Paris.)
1928. VERRIER (M.-L.). Sur les particularités de l'appareil mitochondrial de quelques Cécidies. (*C. R. Acad. Sc.* T. CLXXXVII, 1928, p. 611.)
1928. VOINOV (D.). Sur une nouvelle inclusion cytoplasmique prenant part à la formation du perforateur dans les éléments mâles du *Gryllotalpa vulgaris*. (*C. R. Soc. Biol.* T. LXXXVIII, p. 1345.)
1927. — Le vacuome dans les cellules génitales mâles de *Notonecta glauca*. (*C. R. de la Soc. de Biol.* T. XCVI, p. 1017.)
- 1928 a). Les parasomes sont des ergastoblastes (Dictyosomes). (*C. R. Soc. Biol.* T. XCIX, p. 1355.)
- 1928 b. — Deux constituants cellulaires : l'appareil de Golgi et les dictyosomes. (*C. R. Soc. Biol.* T. XCIX, p. 1358.)
- 1928 c. — La pigmentogénèse chez les larves de *Simulium*. (*Arch. Zool. exp. gén.* T. LXVII, p. 223-258.)
1929. — Mécanismes sécrétoires des cellules. (*C. R. Soc. Biol.* T. CI, p. 323.)
1928. VOINOV (D.) et ATHANASIOS (M.). Les dictyosomes (ergastoblastes) dans la cellule nerveuse. (*C. R. Soc. Biol.* T. XCIX, p. 1357.)
1927. VOINOV (V.). Sur l'existence d'un tissu mésenchymateux vacuolaire dans les larves de *Chironomus*. (*C. R. de la Soc. de Biol.* T. XCVI, p. 1015-1016.)
1928. VOLKONSKY (M.). Sur une nouvelle modification de la technique d'Altman. (*Bull. d'Hist. appl.* T. V.)
- 1929 a. — Les phénomènes cytologiques au cours de la digestion intracellulaire chez quelques Ciliés. (*C. R. Soc. Biol.* T. CI, p. 133.)
- 1929 b. — Les choanocytes des Eponges calcaires. Résultats de quelques techniques cytologiques et particulièrement des imprégnations métalliques. (*C. R. Soc. Biol.* T. CII, p. 759.)
- 1929 c. — Les choanocytes des Eponges calcaires. Le « corps apical » organite cellulaire nouveau. (*C. R. Soc. Biol.* T. CII, p. 664.)

- 1929 d. — Les grains porocytes des cellules sphéruleuses de l'Ascon *Clathrina coriacea* (Mont.). (*Bull. Zool. de France*. T. LIV, p. 380-385.)
1930. — Les choanocytes des Eponges calcaires. Les phénomènes cytologiques au cours de la digestion intracellulaire. (*C. R. Soc. Biol.* T. CIII, p. 668.)
1927. WALKER (C.-E.) et ALLEN (Margaret). On the nature of Golgi bodies in fixed material. (*Proc. Roy. Soc. London*. V. CXII, p. 468-482.)
1912. WEIGL (R.). Vergleichende cytologische Untersuchungen über den Golgi-Kopschsen Apparat und dessen Verhältnis zu anderen Strukturen in den Somatischen und Geschlechtzellen verschiedener Thiere. (*Bull. Acad. Sc. Cracovie.*)
1925. WEINER (P.). Der Golgische Apparat bei der Ovogenese. (*Zeitsch. f. mik. Anat. Forsch.* IV. p. 149-162.)
1912. WILE (G.). Zur Frage nach der Herkunft der Mitochondrien in den Geschlechtzellen. (*Anat. Anz.* Bd. XLII, p. 499-506.)
1913. — Chromatinreifung u. Mitochondrienkörper in der Spermatogenese von *Hydrometra paludum* Fabr. (*Arch. f. Zellforsch.* T. X, p. 204-234.)
1925. WOODGER (J.-H.). Observations on the origin of the germ-cells of the Fowl (*Gallus domesticus*) studied by means of their Golgi bodies. (*Quart. Journ. Sc.* T. LXIX, p. 445-462.)
1930. WU (C.-F.). Cytological studies on the spinning glands of the larva of *Galleria melonella* : respective roles played by the nucleus, the Golgi apparatus, and the mitochondria during secretion. (*Journ. Morph. and Physiol.*, V. XLIX, p. 509-534.)
1928. YAO-NAN. Recherches histologiques sur les tubes de Malpighi chez le Ver à soie du mûrier. (*Thèse Université Lyon.*)
1929. YUNG-KO-CHING. Etude cytologique des premiers stades de l'ovogénèse chez les Céphodopodes. (*C. R. Ass. Anat. Bordeaux*, p. 534-539.)
1930. ZWEIBAUM (J.) et ELKNER (A.). Les structures cytoplasmiques et l'appareil de Golgi dans les cellules cultivées *in vitro*. (*Arch. f. expér. Zellf.* Bd. IX, p. 419.)







## EXPLICATION DE LA PLANCHE I

Abréviations : V-J = Vert-Janus; R-N = rouge neutre. — Gross : 1500 d.

FIG. 1. Glande séricigène de *Trienodes b*, stade de repos : chondriocentes nombreux. Colorat. double V-J — R-N.

FIG. 2. Glande séricigène de *Trienodes b*, début d'activité : formation de complexes de chondriosomes. *a*, Accollement du vacuome et du chondriome; *b*, grain réfringent en contact avec un chondriocente. Colorat. double V-J — R-N.

FIG. 3. Glande séricigène de *Trienodes b*, la larve ayant séjourné dans une solution de rouge neutre au 1/40.000 : en *a*, séjour 3 heures. Différentes colorations des vacuoles : à croissant, à grains intérieurs; de *b* à *e*, séjour 24 heures. Examen dans le V-J : plages colorées au rouge neutre, intriquées avec le chondriome. *g*, *h*, *k*, formes réticulées du chondriome dans les régions dépourvues de vacuoles.

FIG. 4. Glande séricigène de *Phryganidagr.* : *a*, chondriome ramifié et grains réfringents; *b*, formation de complexes mitochondriaux floréticulaires; *c*, quelques complexes plus grossis; *d*, vacuole accolée au chondriocente; *e*, grain colorable sur un filament mitochondrial.

FIG. 5. Emission nucléolaire dans la glande séricigène de *Trienodes* : *a*, masses prenant le R-N, en voie de migration dans le cytoplasme; *b*, quelques traces bleues se perçoivent dans la masse colorée par le R-N. — Colorat. double V-J — R-N. Les masses sont moins sphéruleuses que sur la fig.

FIG. 6. *Culex a*. Disque imaginal de l'œil : formation du pigment aux dépens du chondriome. — Fix. Zenk formol. — Colorat. : Hématox.-ferr.

FIG. 7. *Phryganea gr.* Larve. Tube de Malpighi = coexistence des grains fuchsinophiles et des grains de pigment. — Fix. : Zenker.-formol. — Colorat. : Altmann.

FIG. 8. *Setodes t.* Larve. Cellules adipeuses jeunes : les vacuoles colorées naturellement en vert bleu et en jaune, ne prennent pas le colorant. — Colorat. : R-N.

FIG. 9. *Setodes t.* Larve. Tissu adipeux : seules les vacuoles colorées naturellement en jaune sont colorées par le Soudan III.

FIG. 10. *Setodes t.* Nymphe. Cellule nourricière : nucléoles à deux constituants. Cytoplasme azurophile et vacuolisé. — Fix. : Zenk-form. — Colorat. : Volkonsky.

FIG. 11. *Phryganea gr.* Imago. Cellule nerveuse géante à vacuoles fusionnées en canalicules bordés de chondriome en voie de disparition. — Fix. : Zenk.-form. — Colorat. : Volk.

FIG. 12. *Culex a.* Imago venant d'éclore. Spermatocytes : *a*, chondriome polarisé en deux masses filo-réticulaires; *b*, chondriome dispersé. Double coloration : V-J — R-N.

FIG. 13. *Culex.* Imago venant d'éclore. Cellules non différenciées d'un follicule ovarien : évolution du chondriome et du vacuome du stade polarisé au stade dispersé. — Colorat. double : V-J — R-N.