

QL
509.2
E43
ENT.

LES TUBES OVARIQUES ET L'OVOGENÈSE

CHEZ

Carausius hilaris BR.

DISSERTATION

présentée à la Faculté des sciences de l'Université de Lausanne
pour obtenir le grade de docteur ès-sciences

PAR

AMÉLIE ELKIND

de Kharkoff (Russie)

ASSISTANTE AU LABORATOIRE DE ZOOLOGIE DE L'UNIVERSITÉ DE LAUSANNE

Avec 1 planche et 3 figures dans le texte.



LAUSANNE
IMPRIMERIES RÉUNIES S. A.

1915







LES TUBES OVARIQUES ET L'OVOGÉNÈSE

CHEZ

Carausius hilaris BR.

DISSERTATION

présentée à la Faculté des sciences de l'Université de Lausanne
pour obtenir le grade de docteur ès-sciences

PAR

AMÉLIE ELKIND

de Kharkoff (Russie)

ASSISTANTE AU LABORATOIRE DE ZOOLOGIE DE L'UNIVERSITÉ DE LAUSANNE

Avec 1 planche et 3 figures dans le texte.

LAUSANNE

IMPRIMERIES RÉUNIES S. A.

1915

233270



LES TUBES OVARIQUES ET L'OVOGENÈSE

CHEZ

Carausius hilaris BR.

*Le Conseil de la Faculté des sciences, sans se prononcer sur les propositions énoncées par le candidat et en le rapport de la commission d'examen présidée par M. le professeur Henri Blanc, autorise l'impression de la dissertation de M^{lle} Amélie Elkind intitulée : « Les tubes ovariques et l'ovogenèse chez *Carausius hilaris*. »*

Lausanne, le 25 juillet 1915.

Le doyen de la Faculté des sciences :

Prof. L. MAILLARD

GL
574
E.H.C.
1915

LES TUBES OVARIQUES ET L'OVOGENÈSE

CHEZ

Carausius hilaris BR.

DISSERTATION

présentée à la Faculté des sciences de l'Université de Lausanne
pour obtenir le grade de docteur ès-sciences

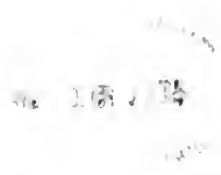
PAR

AMÉLIE ELKIND

de Kharkoff (Russie)

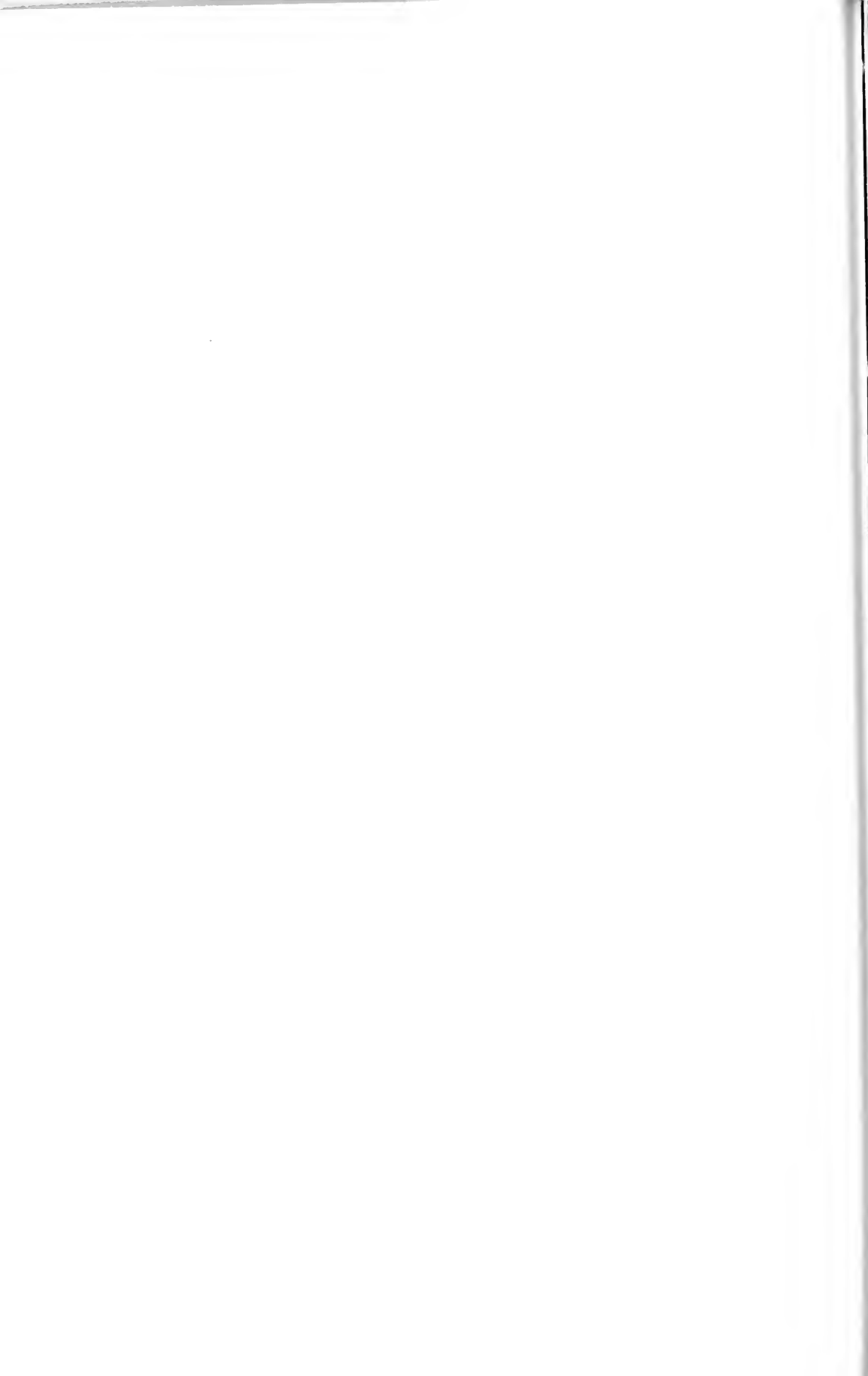
ASSISTANTE AU LABORATOIRE DE ZOOLOGIE DE L'UNIVERSITÉ DE LAUSANNE

Avec 1 planche et 3 pages dans le texte



LAUSANNE
IMPRIMERIES RÉUNIES S. A.

1915



LES TUBES OVARIQUES ET L'OVOGÉNÈSE

CHEZ

Carausius hilaris BR.

PAR

AMÉLIE ELKIND

Introduction.

L'anatomie et l'histologie des glandes ovariennes des Insectes varient selon les ordres. La présence ou l'absence des cellules nourricières a permis de distinguer deux types d'ovaires : ovaires nourricières et ovaires panoïstiques [SREIN 1847(38)].

DE BUYSSE [1898(8)] a essayé d'établir un rapport entre la complication des ovaires et les métamorphoses ; il conclut par ces mots : « L'évolution de l'organe femelle marche de pair avec la complication organique des métamorphoses ainsi qu'avec le développement phylogénétique ».

Des recherches plus récentes n'ont pas tardé à modifier cette manière de voir. Il est actuellement impossible de considérer les Aptérygogènes et les Orthoptères comme des Insectes primitifs en se basant uniquement sur le fait que leurs ovaires sont du type panoïstique. En effet, depuis les observations de LÉCALLEX [1911(35)] on connaît l'existence de cellules nourricières chez les Collembolés et les recherches de BRUXES [1912(6)] ont bien démontré leur présence chez la Forficule.

Ces constatations ne permettent plus d'établir des limites tranchées entre les deux types d'ovaires et ce n'est que leur étude embryologique qui peut nous renseigner.

En 1884-86 parut la théorie de WUL. (64-66) d'après laquelle les cellules de la chambre terminale sont primitivement toutes égales et donnent naissance par bourgeonnement aux cellules folliculaires, aux cellules nourricières et aux ovules. Bientôt abandonnée, elle semble avoir été reprise récemment par GUYMER [1910(26)].

qui cherche à identifier la conception de WILL avec celle des mitoses différentielles de GIARDINA (1901(17)). De même BRAUNS (1912(6)), chez la Forficule, considère la répartition des cellules germinatives et nourricières comme étroitement dépendante du processus des mitoses différentielles quand il dit : « Später konnte Giardina zeigen, wie recht Will mit seiner Ableitung der Nährzellen gehabt hatte, obwohl er noch nicht die Karyokinetischen Vorgänge am Oocytenkern beobachtet hatte. » A peu près en même temps que WILL, SABATIER (1886(51)) disait : « L'ovule primitif donne naissance par voie endogène dans le protoplasme et sans qu'il soit porté atteinte à l'autonomie de la vésicule germinative, aux noyaux des cellules folliculaires et plus tard aux gros noyaux des cellules nutritives. »

PAULCKE (1900(46)), en s'appuyant sur la théorie de WEISMANN, explique la répartition des substances germinatives et somatiques de la façon suivante : « Es bleibt nichts übrig diese Differenzierungsvorgänge als Resultate erbungleicher Teilungen anzusehen. »

Cette hypothèse fut appuyée par les travaux de GIARDINA (1901(17)) qui après avoir montré l'existence des mitoses différentielles chez le Dytique, envisage la possibilité d'étendre l'intervention de ce processus à tous les ordres des Insectes. Mais GOVERTS, (1913(20)) dans une étude comparative de l'ovogénèse de quelques Coléoptères, n'a pas observé de mitoses différentielles chez toutes les espèces examinées. Il doute qu'il soit possible de généraliser la conception de GIARDINA et croit que c'est surtout l'orientation des mitoses qui influe sur la répartition des substances germinatives et nourricières.

Dans les ovaires panoïstiques tels que ceux des Orthoptères, privés de cellules nourricières, cette orientation résultant d'une polarité de l'ovogonie ne doit donc pas se produire et tous les éléments de la lignée génitale deviendront des ovules. Cependant, BÜCHNER (1909(9)), décrit dans la chambre terminale de *Gryllus* deux sortes de cellules, les unes possédant une masse chromatique dont les autres de taille plus petite sont privées. L'auteur n'a pas pu suivre les divers stades résultant de la division de ces éléments, mais il n'hésite pas à conclure que la masse chromatique caractérise les ovules tandis que les petites cellules où elle fait défaut évoluent en cellules nourricières et folliculaires.

Il semble donc que tout en se manifestant à l'œil de l'observateur sous des formes bien diverses, le processus des mitoses dif-

férentielles soit un phénomène général et que la séparation tranchée entre les deux types d'ovaires tende à disparaître.

Si dès lors on est arrivé à démontrer que les cellules nourricières proviennent réellement de l'ovogenèse par division de celle-ci, il n'en est pas de même pour les cellules folliculaires. Au contraire, les travaux de HRYMOSS (1891(28)) ne permettent plus de les considérer comme appartenant à la lignée germinale. Tandis que PENEZ (1886(47)) décrit dans l'ovaire, « des éléments indifférents destinés à donner naissance d'une part à l'épithélium folliculaire, d'autre part aux ovules et aux cellules dites vitellogènes » et que KORSCHNER (1886(32)) trouve dans la chambre terminale des éléments indifférents qui évoluent en cellules germinatives, nourricières et folliculaires, HRYMOSS (1891(28)) montre que le filament terminal et les cellules folliculaires ont la même origine, différente de celle des cellules germinatives et nourricières.

Ces résultats présentés déjà par WULOWIŃSKI (1885(62)) ont été confirmés par les recherches de DE SIXLEY (1901(53)), de GROSS (1902(23)), et de DABER (1904(13)).

Dans le présent travail fait sur un Orthoptère de la famille des Phasmides, le *Carausius hilaris* Br., je me suis efforcée d'éclaircir certains points concernant l'anatomie microscopique des tubes ovariens et l'ovogenèse. Je ne donne qu'un aperçu de la structure de l'appareil génital dans son ensemble, la description de cet appareil ayant été faite par DE SIXLEY (53) chez plusieurs Phasmes et par DABER (13) chez *Bacillus rossii*.

Le sujet de cette étude m'a été proposé par M. le professeur D. H. BLANC qui m'a procuré tout le matériel nécessaire. Pour ses conseils, pour sa bienveillance et l'intérêt avec lequel il a suivi mon travail, je lui exprime ici ma profonde gratitude.

A M. P. MEUSIER, assistant, ma reconnaissance sincère pour l'encouragement et l'aide qu'il m'a apportés.

Matériel et technique.

Le riche matériel dont j'ai pu disposer a été prélevé sur les générations de 1913 à 1915 provenant d'Insectes rapportés en 1910 par M. le Prof. BLANC de l'Institut zoologique de Fribourg en Brisgau sous le nom de *Dirippus morosus*. Le distingué spécialiste qu'est M. le Dr GAIL, assistant au Muséum d'histoire naturelle de Genève, a bien voulu examiner quelques individus adultes de la génération de 1914. Il résulte de son examen que le nom de *Dirippus morosus* est employé d'une façon très large et que les Phasmes élevées au laboratoire depuis 1910 appartiennent en réalité au genre *Carausius* et à l'espèce *Carausius hilaris* Br. originaire de l'Inde.

Les observations de M. le Prof. H. BLANC (3) montrent qu'en captivité du moins il n'y a guère de différences entre la biologie de *Carausius hilaris* et celle de *Dirippus morosus*, telle qu'elle a été étudiée par MEISSNER (43). Je ne m'étendrai donc pas sur les détails de l'élevage qui ne présente du reste aucune difficulté. La température du laboratoire où sont exposées les cages à *Carausius* est à peu près constante (18°-22°) et les Insectes qui ont servi à mes recherches ont été nourris avec du lierre sauf certains lots soumis à un jeûne plus ou moins prolongé dans le but d'étudier la répercussion de la privation de nourriture sur le développement des ovules.

Pendant toute la durée de mon travail, j'ai eu à ma disposition un nombre considérable d'individus à tous les stades de leur développement. Malgré l'abondance du matériel, je n'ai jamais pu constater la présence d'un *Carausius hilaris* mâle et M. le Prof. BLANC qui suit les élevages du laboratoire depuis cinq ans n'a pas été plus heureux. Les générations successives sont exclusivement formées de femelles parthénogénétiques. D'après PANTEL et DE SIVÉRY (45), cette parthénogénèse est fréquente dans la famille des Phasmes et pour ces auteurs résulterait de la séquestration des femelles.

La méthode des coupes, indispensable pour l'étude des détails histologiques, n'est malheureusement pas applicable à tous les stades du développement des œufs. Le vitellus chez *Carausius hilarius*, comme chez beaucoup d'autres Orthoptères, devient extraordinairement dur et cassant quels que soient les réactifs employés pour la fixation et l'enrobage. Etant données ces difficultés techniques, j'ai dû renoncer à l'étude de la maturation de l'œuf.

Les individus dont les glandes ovariennes doivent être débitées en coupes ont été tués avant la fixation, les jeunes par l'eau bouillante, les vieux par le chloroforme. Ceci pour éviter les contractions de l'abdomen et des ovaires qui se produisent régulièrement lorsqu'on fait agir les liquides fixateurs sur l'insecte vivant.

Chez les jeunes larves (12-15^{mm}) j'ai fixé l'abdomen entier après ablation du dernier segment pour permettre la pénétration du réactif. L'abdomen des larves plus âgées et des adultes a été préalablement disséqué à sec ou dans la solution physiologique de sel; je n'opère la fixation qu'après l'enlèvement de la paroi abdominale ventrale et du tube digestif en prenant grand soin de laisser les ovaires en place.

J'ai employé de nombreux réactifs fixateurs: liquide de BOVIN, liquide de TELLYESNICKY, liquide de FLEMING, fort ou modifié selon COWBRY (12), liquide de vox RYU à l'acide osmique, le liquide du même auteur à l'acide chloroplatinique, le liquide de GUNSON modifié en augmentant la proportion d'acide acétique et diminuant celle d'acide nitrique, le mélange d'alcool-formol-acétique, l'alcool absolu.

La plupart de ces agents fixateurs ont le défaut de contracter les éléments ovulaires ou de ne permettre que des colorations très spéciales. Je me suis généralement servi du mélange alcool-formol-acétique et du liquide de GUNSON modifié pour l'étude de l'histologie générale des glandes ovariennes. Pour les structures cytologiques fines, j'ai utilisé la méthode de REARD classique ou modifiée selon BERRAND (2) en variant toutefois la proportion de formol suivant l'état plus ou moins avancé des stades larvaires.

Après fixation et lavage, l'abdomen entier ou débarrassé de sa paroi ventrale et de l'intestin est rapidement déshydraté et enrobé dans la paraffine après passage au chloroforme. Les coupes d'une épaisseur de 3 à 6 μ ont été pratiquées suivant le plan horizontal de façon à avoir, autant que possible dans la même coupe, les deux ovaires et la succession des chambres ovulaires.

J'ai coloré principalement par : l'hématoxyline au fer de **HEIDENHAIN** seule ou combinée avec la safranine et le vert lumière ; le bleu de toluidine-éosine, l'hématoxyline de **DELAFIELD**-éosine et le vert de méthyle-pyronine (méthode de **PAPPENHEIM-UNNA**) après fixation à l'alcool absolu.

Les préparations in-toto des ovaires m'ont souvent donné des renseignements précieux. Avec quelque pratique, on parvient aisément à sortir de l'abdomen de l'Insecte les glandes ovariennes presque entières que l'on fixe et colore par une des méthodes indiquées ci-dessus. Le montage des préparations a été fait au baume de Canada.

L'emploi des colorants vitaux tels que le rouge neutre ou le brillant-crésyl-bleu en les faisant agir sur les tubes ovariennes extraits de l'animal vivant, permet également de faire certaines observations intéressantes.

Description de l'appareil génital.

L'appareil génital femelle de *Carausius hilaris* est constitué par les *ovaires*, les *voies déférentes*, leurs *organes* et *glandes annexes*.

Ovaires. (Fig. 1). — Chez la femelle adulte, chaque ovaire est formé par une série de tubes ovariques ou gaines ovigères (*o.*) dont l'ensemble présente un aspect pectiné. Le nombre de ces tubes varie d'un individu à l'autre et peut chez le même individu être différent pour les deux ovaires. Généralement, on en compte de 25 à 29. Par leurs extrémités distales, ces tubes s'insèrent les uns à côté des autres sur de petits prolongements de l'oviducte : les calices ou calyculs (*cy.*). Les filaments terminaux (*f.t.*) qui prolongent leurs extrémités proximales vont s'attacher parallèlement les uns aux autres à un cordon commun (*c.j.c.*, le cordon juxtacardial (DE SISIRY), placé longitudinalement dans le voisinage immédiat du vaisseau dorsal. Chaque tube ovarique possède une chambre terminale ou germinative suivie de 7 à 9 chambres ovulaires. Le volume de ces chambres, déterminé par la taille de l'œuf qu'elles contiennent, est extrêmement variable, surtout celui de la chambre distale toujours beaucoup plus grosse que celle qui la précède. Alors qu'un certain nombre de tubes montrent une chambre distale dilatée par un œuf mûr, d'autres ont cette même chambre beaucoup plus réduite, avec un œuf encore en cours de développement.

Les ovaires de la larve de *Carausius hilaris* examinés au moment de l'éclosion ont une disposition générale semblable à celle de l'adulte et telle qu'HEYMOS (29) l'a décrite chez *Bacillus rossii*.

Le nombre des tubes ovariques est déjà déterminé à l'état larvaire; il correspond à celui de l'adulte. Leur différenciation aux dépens du cordon génital embryonnaire a lieu simultanément sur toute sa longueur, comme HEYMOS (28) l'a montré chez la Blatte.

Mais ces tubes ovariques primitifs sont constitués uniquement par la chambre terminale.

A partir de l'éclosion, l'allongement des tubes ovariques se fait avec rapidité, parallèlement à l'accroissement du corps en longueur. Après chaque mue, on trouve une chambre ovulaire de plus. Les tubes ovariques d'une larve de 3 cc. présentent 3 à 4 chambres ovulaires; une larve de 4 cc. a 4 à 5 chambres et ainsi de suite jusqu'à l'état adulte où on peut compter jusqu'à 7 à 9 chambres par tube.

La chambre terminale des jeunes tubes ovariques est généralement arrondie. Mais à mesure que de nouvelles chambres ovulaires se forment, elle se rétrécit et devient de plus en plus conique.

Pendant toute la vie de l'Insecte, les tubes ovariques restent attachés par leurs filaments terminaux au cordon juxtacardial. Même à la fin de la ponte, les filaments terminaux ne sont pas sensiblement modifiés.

Voies déférentes. (Fig. 1.) — Les oviductes (*od.*) s'étendent du 2^{me} à la limite du 8^{me} segment de l'abdomen. Entre le 3^{me} et le 7^{me} segment, ils portent du côté interne les calyculs (*cy.*) sur lesquels viennent s'insérer les tubes ovariques, dirigés d'arrière en avant.

Au devant du 3^{me} segment, chaque oviducte se termine par une portion effilée dont l'extrémité s'attache latéralement à la paroi du deuxième segment. A la limite des 7^{me} et 8^{me} segments abdominaux, les deux oviductes fusionnent pour former l'utérus (*u.*) qui se prolonge jusqu'à l'orifice génital par un vagin (*v.*) très dilatable, que les replis de sa paroi semblent subdiviser en plusieurs chambres.

Organes et glandes annexes. (Fig. 2.) — Chez *Carausius hilaris*, on trouve à la face dorsale de l'utérus une poche copulatrice (*p.c.*) de forme conique, très élargie à sa base, à parois minces et extensibles.

A droite et à gauche débouchent dans cette poche les conduits vecteurs de deux glandes tubuleuses, ramifiées et emplotonnées, les glandes collatérales (*gl. c.*) correspondant aux caecums latéraux de *Leptynia*, de *Clitumnus* et de *Bacillus* décrits par

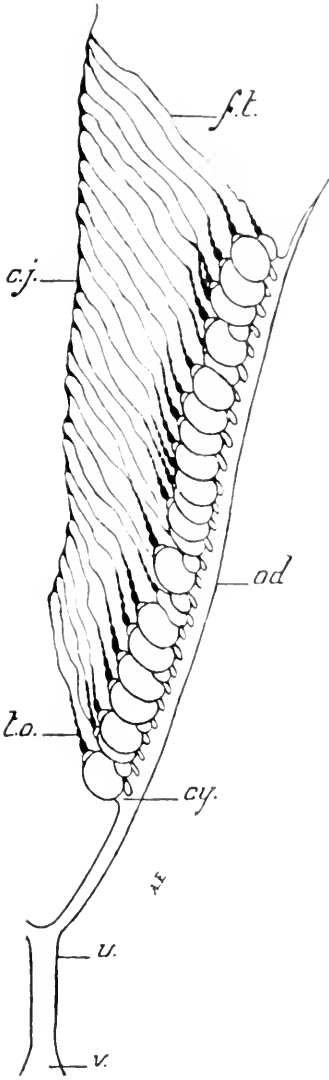


FIG. 1. — Appareil genital femelle de *Carausius hylaris* adulte. Moitié gauche, face ventrale. Gross. 5:1.

c.j. = cordon juxtacardial. — *ft.*, filament terminal. — *t.o.*, tube ovarique. — *cy.* = calyx. — *od.* = oviducte. — *u.* = utérus. — *v.* = vagin.

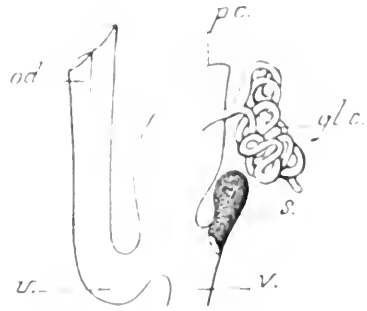


FIG. 2. — Organes annexes de l'appareil genital de *Carausius hylaris* adulte. Vue laterale. Gross. 8:1.

od. = oviducte. — *u.* = utérus. — *v.* = vagin. — *p.c.* = poche copulatrice. — *s.* = spermatheque. — *gl.c.* = glande colleterique.

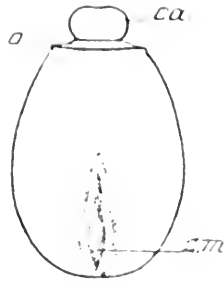


FIG. 3. — Œuf de *Carausius hylaris* adulte. Vue laterale. Gross. 15:1.

ca. = capitolium. — *o.* = opercule. — *z.m.* = zone micropylaire.

DE SINÉTY (53). Comme chez *Clitumnus*, d'après le même auteur, ces organes ont chez *Carausius hilaris* une fonction glandulaire évidente. Ils secrètent une substance visqueuse et collante qui remplit leurs canaux et forme en se déposant sur les parois internes de la poche copulatrice, au dessous des orifices d'écoulement, deux plaques jaunâtres.

Au dessus de la poche copulatrice et communiquant avec la partie basilaire de celle-ci, on constate encore la présence d'un petit organe piriforme dont la cavité est tapissée par un épais revêtement chitineux hérissé d'épines. C'est la spermathèque (*s.*), qui a été décrite par FEXARD (16) chez un certain nombre d'Orthoptères et chez les Phasmes par DE SINÉTY (53) et MARSHALL (39).

Les organes annexes, signalés ci-dessus, n'atteignent leur développement complet qu'après la dernière mue de la larve, alors qu'elle mesure 7 $\frac{1}{2}$ cc.

Les ovaires, les voies déférentes et les organes annexes sont protégés par la membrane péritonéale qui enveloppe séparément chaque tube ovarique.

Cette membrane est riche en fines ramifications trachéennes, tout particulièrement abondantes après la dernière mue, avant le commencement de la ponte. A ce moment, les œufs recouverts par un réseau serré de trachées et par le tissu adipeux sont à peine visibles.

L'œuf. (Fig. 3). — L'œuf pondu par *Carausius hilaris* offre dans son aspect une grande similitude avec celui des autres Phasmes [SHARP (52), DE SINÉTY (53), HENNEGY (27)] et plus particulièrement avec celui de *Bacillus rossii* décrit par HEYMONS (29) et von BEUM (1).

Ovale, comprimé latéralement, il mesure suivant son grand axe de 2 à 2,5 mm. Les œufs déposés par l'Insecte au commencement et à la fin de la ponte sont plus petits que ceux pondus entre ces deux périodes.

A l'un de ses pôles, pôle qui d'après la situation de l'œuf dans la dernière chambre ovulaire est le proximal, se trouve le couvercle ou l'opercule aplati (*o.*), surmonté d'une protubérance chorioniale (capitulum de SHARP, *ca*) en forme de bouchon dont la couleur blanchâtre tranche sur la teinte générale brune plus ou moins foncée de la coque. La protubérance est pleine; sa face supérieure porte une dépression plus ou moins accentuée qui pourrait faire

croire, mais à tort, à l'existence d'un trou. Les bords de l'opercule comme ceux de l'orifice operculaire sont garnis de petites dents engrenées les unes dans les autres, formant une suture en mortaise; la ligne de suture apparaît comme un bourrelet noirâtre. Au moment de l'éclosion, le couvercle tombe en emportant avec lui la protubérance chorioniale.

Vers le pôle opposé à l'opercule, pôle distal de l'œuf, situé latéralement sur un des bords de l'ovoïde un peu aplati que cet œuf représente, on voit une tache allongée, d'un jaune clair, ayant environ 0.75 mm. de longueur. Cette tache marque la position de la zone micropylaire (*z.m.*).

Sous la loupe, cette zone se montre constituée par un bord marginal jaune faisant légèrement saillie à la surface de la coque et une partie centrale plus sombre, renflée, présentant une légère dépression vers son extrémité postérieure. La zone micropylaire des œufs mûrs extraits de leur enveloppe folliculaire, examinée au microscope (Pl. Fig. 4, 5) présente vers le milieu de sa ligne médiane une plage ovale (*m.*) de 25 μ de largeur sur 30 μ de longueur. Son bord légèrement saillant représente assez bien une bague dont un épaissement forme en arrière le chaton. À l'intérieur de ce chaton débouchent à la surface de la coque deux fins canalicules micropylaires (*c.m.*) traversant obliquement les chorions (Pl. Fig. 5).

La coque de l'œuf, légèrement rugueuse, est formée par un exo- et un endochorion.

L'exochorion épais et solide, jaune brun, possède une lame interne ponctuée et plusieurs lames externes d'aspect réticulé rappelant tout à fait les figures données par HENRIEY (27) et GROSS (23).

L'endochorion se présente comme une membrane mince, blanchâtre, ayant deux lames distinctes: l'externe ponctuée, l'interne extrêmement fine, homogène et transparente. Cette dernière correspond probablement à la membrane vitelline.

Anatomie microscopique des tubes ovariens.

La chambre germinative ou terminale.

Quoique chez *Carausius hilaris*, l'étude de la chambre germinative et de ses éléments constitutifs puisse se faire aussi bien sur les adultes que sur les larves, il est préférable de s'adresser à celles-ci lorsque la longueur de leur corps est de 2-4 cc. La chambre germinative atteint à ce stade le maximum de développement (100 μ sur 75 μ) et présente un grand nombre d'ovogonies en voie de différenciation. Avec l'apparition successive des chambres ovulaires on constate un rétrécissement progressif de la chambre germinative et vers la fin de la ponte elle est considérablement réduite (55 μ sur 65 μ) et ne possède plus qu'à peu près la moitié des éléments génitaux contenus habituellement dans les chambres en plein état fonctionnel.

Par leur structure, les éléments renfermés dans la chambre germinative peuvent assez facilement être distingués en deux catégories d'origine embryonnaire différente : les *cellules génitales* ou *ovogonies* et les *cellules épithéliales* ou *folliculaires*.

Les ovogonies. — D'après la répartition des ovogonies et leur état de développement, la chambre germinative ne peut guère être divisée en zone de différenciation et zone d'accroissement comme cela se présente chez *Gryllus* d'après BUCHNER (9) ou chez *Platheimis* d'après Mc. GILL (12). Il est rare que les éléments génitaux se suivent régulièrement des plus jeunes aux plus avancés en allant de l'extrémité proximale à l'extrémité distale de la chambre. On trouve souvent dans sa partie centrale comme à sa base des ovocytes en accroissement. Il en résulte que le nombre de ces jeunes ovocytes n'est pas aussi considérable que chez les espèces citées plus haut.

Toutes les ovogonies de la chambre terminale chez *Carausius hi-*

laris sont nettement délimitées. Je n'ai jamais pu constater leur réunion en un syncytium comme cela a été décrit chez divers Insectes par plusieurs auteurs, SOYER (51,55) entre autres dans sa conception des syncytiums germinaux. Certains réactifs tels que le liquide de GUSOX, excellents pour la fixation du noyau, différencient mal la membrane cellulaire et donnent souvent des images pouvant induire en erreur. Cette membrane est du reste si mince qu'il est souvent difficile de la mettre en évidence.

Les ovogonies sont de grandes cellules (Pl. Fig. 6, 7, *og.*) arrondies, occupées presque entièrement par le noyau entouré d'une mince couche protoplasmique rendue finement granuleuse par la fixation au liquide de GUSOX, d'aspect homogène, bien que semée de mitochondries très fines après l'emploi de la méthode de REAGAN. Ces ovogonies se montrent généralement à l'état de repos; il est extrêmement rare de les trouver en voie de division. Il est probable comme l'a remarqué LECALLOX (35) chez les Collemboles que ce phénomène se passe avec une grande rapidité.

Le noyau des ovogonies au repos présente un réseau chromatique très fin et régulier, sans nucléoles, sans traces d'amas chromatiques quelconques; la chromatine en granulations très fines est répartie également le long des filaments achromatiques (Fig. 7, *og.* 1).

A côté de ces ovogonies, on rencontre çà et là dans la chambre terminale, d'autres éléments génitaux dont le réseau chromatique tend à s'épaissir et à se fragmenter en anses pour une mitose prochaine. A ce stade, toutes ces anses sont semblables et occupent entièrement la cavité nucléaire. Les rares noyaux que j'ai vus en pleine mitose présentaient les figures de diaster (Pl. Fig. 7, *og.* 2) et de dispirème.

Les chromosomes tous égaux sont si serrés pendant la division que leur dénombrement est impossible. Le chromosome accessoire dont la présence a été souvent constatée pendant la spermatogénèse et l'ovogénèse de certains groupes d'Insectes v. BLUM (1), BUCHNER (9), DE SINÉRY (53) et de nombreux auteurs américains, fait ici généralement défaut.

Dans deux cas seulement, le noyau de l'ovogonie possédait outre le réseau chromatique une masse colorée fortement par tous les colorants nucléaires, en forme de croissant accolé au réseau dans le noyau au repos, disposée autour du fuseau pendant la division (Pl. Fig. 8, *m*).

En examinant des tubes ovariens préparés et colorés in-toto, on voit au premier coup d'œil dans la chambre terminale des éléments dont la masse chromatique volumineuse, arrondie, forme un bloc compact (Pl. Fig. 6, *ch.*). Ces masses ont été décrites chez *Bacillus* par DAUER (13), qui les considère comme des nucléoles.

Si l'on fait agir sur des ovaires fraîchement extraits un colorant vital tel que le rouge neutre, on met facilement en évidence ces blocs chromatiques dont la teinte varie du rose très clair jusqu'au rouge vif.

Les coupes de la chambre terminale colorées au bleu de toluidine-éosine donnent de ces masses chromatiques des images très diverses (Pl. Fig. 6, 9, 10 a. b.). Tantôt le bloc central homogène ou vacuolisé, coloré en bleu noir, occupe à lui seul la totalité de l'élément cellulaire; d'autre fois il est entouré d'une couche granuleuse ou filamenteuse colorée en rose par l'éosine et dont la structure rappelle celle du réseau achromatique nucléaire. Dans certains cas cette zone périphérique prend le colorant acide d'une façon intense et renferme des gouttelettes d'un rouge vif, accolées à la masse chromatique. Ces éléments particuliers présentent des modifications d'autant plus profondes qu'ils sont situés plus près de la région distale de la chambre terminale. Le bloc chromatique se fragmente en deux ou trois masses arrondies ou irrégulières (Pl. Fig. 10 a) puis se résout en granulations très petites pendant que la couche acidophile augmente de volume et finit par exister seule, les granulations basophiles ayant totalement disparu (Pl. Fig. 10, b).

Dans la majorité des cas les cellules caractérisées par la présence de ces blocs chromatiques sont disposées par groupe de deux, trois ou plus.

On les rencontre parfois si intimement accolées à une ovogonie à réseau chromatique normal qu'il est impossible de distinguer leur membrane limitante (Pl. Fig. 9); mais on constate que ces cellules réunies par leur substance filamenteuse acidophile sont renfermées dans un espace commun.

Outre les ovogonies, on trouve encore dans la partie distale mais aussi dans la partie centrale de la chambre terminale des jeunes ovocytes à divers stades du petit accroissement (Pl. Fig. 6, 7, *oc.*). Certains de ces éléments à cytoplasme encore peu développé montrent des caractères nucléaires très particuliers.

La chromatine en peloton serré est entièrement concentrée à un des pôles du noyau ou envoyée vers le pôle opposé une ou deux fines anses (Pl. Fig. 7, *og.*³, *og.*⁴). De ces deux stades le premier correspond à un synapsis total observé chez *Mantis* par GRABINY (18), le second au stade bouquet de BECHER (9).

A un stade plus avancé de leur petit accroissement, les ovocytes de la chambre terminale se distinguent par le développement de leur cytoplasme dont la limite est très apparente et par l'augmentation du volume de la vésicule germinative (Pl. Fig. 6 *oc.*). A l'intérieur de cette dernière, la chromatine, régulièrement répartie en granulations fines se colorant seules par les colorants basiques, est nettement distincte du réseau achromatique fortement acidophile.

Les cellules épithéliales ou folliculaires. — D'après plusieurs auteurs, KORSCHNER (32) notamment, on trouve à l'intérieur de la chambre terminale non seulement les éléments de la lignée génitale, ovogonies, ovocytes et cellules nourricières, mais encore des cellules épithéliales.

Bien que les différences originelles de ces deux groupes de cellules aient été démontrées par HEYMONS (28), cet auteur et avec lui MC. GILL (12), BECHER (9) et DAMBER (13) admettent qu'on peut les trouver mélangés dans la chambre germinative.

Dans ses travaux, WIELOWIEJSKI (62,63) exclut les cellules épithéliales des parties centrales de cette chambre et d'après LECANON (35) il n'existerait dans la chambre gonadiale que des gonades. Chez les Phasmes, DE SINÉRY (33) se rallie à la même opinion.

Dans la chambre terminale de *Carausius hilaris*, les cellules épithéliales sont disposés à la périphérie; elles font défaut dans la partie centrale qui renferme exclusivement les éléments de la lignée génitale (Pl. Fig. 6, 7).

A chaque pôle de la chambre, les cellules épithéliales forment plusieurs couches horizontales serrées; à l'extrémité proximale elles tendent à prendre une direction verticale pour former le filament terminal réuni au cordon juxtacardial.

Les éléments épithéliaux des rangées transversales contribuent surtout à la constitution des gaines ovigères. Par des mitoses répétées ils augmentent en nombre et se glissent de la périphérie au centre entre les jeunes ovocytes. Ainsi se constitue peu à peu l'enveloppe folliculaire de l'ovule.

Les cellules épithéliales (Pl. Fig. 6, 7 *c.f.*) de la chambre germinative comme celles du filament terminal, sont fusiformes, à cytoplasme homogène; elles renferment un noyau allongé, ovulaire, toujours plus petit que ceux des ovogonies avec lesquels il présente souvent quelque ressemblance. Le réseau chromatique, régulier et très fin, ne montre pas de nucléoles distincts.

Un certain nombre de cellules épithéliales placées soit au pôle distal soit au pôle proximal ou sur le pourtour de la chambre germinative ont des caractères nucléaires passablement différents de ceux donnés ci-dessus. Elles se distinguent par l'existence d'un ou de plusieurs nucléoles acidophiles toujours absents dans les éléments normaux. Dans d'autres cas, la chromatine se condense en blocs fortement colorables par les colorants basiques. Ces blocs paraissent se désagréger en masses et en granulations plus petites passant de l'état basophile à l'état acidophile pour disparaître ensuite totalement.

La coloration vitale au rouge neutre des ovaires sortis de l'Insecte vivant révèle la présence à la périphérie de la chambre terminale et tout particulièrement à sa partie distale entre les jeunes ovocytes, de nombreuses formations intercellulaires, ovales, arrondies, granuleuses ou cristallines. Elles disparaissent généralement sous l'action des liquides fixateurs et des alcools. Cependant la méthode de REGAUD les conserve du moins en partie. Après la fixation par l'alcool-formol-acétique, elles ne persistent qu'en très minime quantité.

Les chambres ovulaires.

Les ovocytes. — En étudiant la succession des chambres ovulaires chez les larves de 2-4 ce on se rend compte que si l'apparition des ovocytes se fait rapidement, leur évolution est assez lente. Les deux ou trois ovules qui font suite à la chambre terminale ne présentent guère entre eux que des différences de forme, l'antérieur étant plutôt sphérique, les autres tendant à devenir de plus en plus allongés.

Le cytoplasme de l'ovocyte proximal, finement granuleux, légèrement basophile, est limité par une membrane mince, colorable par l'éosine. Les formations mitochondriales y sont réparties d'une façon uniforme. Ces mêmes caractères se retrouvent dans les deux

ovules suivants. Cependant leur cytoplasme est devenu plus nettement acidophile et l'on y constate l'apparition de globules d'aspect homogène, tantôt au voisinage de la vésicule germinative, tantôt dans la région périphérique. Ces globules prennent l'éosine dans la coloration au bleu de toluidine-éosine, mais se colorent fortement en noir par l'hématoxyline au fer et restent colorés même après une différenciation de longue durée.

A partir de la troisième chambre ovulaire, en allant de la région proximale à la région distale du tube ovarique, les caractères de l'ovule se modifient sensiblement. Le nombre des globules sidérophiles du cytoplasme augmente, mais ils sont généralement dissimulés par les sphères deutoplasmiques apparaissant dans toutes les régions de l'ovule, tout particulièrement à la périphérie et aux pôles. On remarque, ici et là dans le cytoplasme, des lacunes occupées dans l'ovule frais par des sphérules graisseuses dissoutes par les réactifs. Les mitochondries disposées généralement en un réseau uniforme sont quelquefois sériées par groupes de quatre, cinq ou davantage (Pl. Fig. 11, *m.*).

Les ovoocytes plus avancés, riches en vitellus, sont difficiles à étudier. Il n'est plus possible de distinguer le cytoplasme du deutoplasme; tout le contenu de l'ovule, après fixation, présente l'aspect d'une masse plus ou moins homogène, criblée de vacuoles vides. Sur les préparations fraîches, ces vacuoles sont remplies de globules graisseux, de compositions chimiques différentes si l'on en juge par leur inégal pouvoir de réfraction.

Chez les larves à partir de 6 cc. et chez les adultes, on rencontre souvent dans le cytoplasme des ovules distaux, parmi les sphères vitellines, des formations rappelant les pseudo-noyaux de Blochmann. Ce sont des masses arrondies prenant les colorants nucléaires et entourées quelquefois par une mince couche de substance acidophile. De taille uniforme, ces corps ne présentent jamais la structure réticulaire de véritables noyaux mais paraissent généralement homogènes ou granuleux. A côté de ces pseudo-noyaux, on peut trouver dans les mêmes ovules, des masses volumineuses de forme parfois bizarre qui, vis-à-vis des réactifs chromatiques, se comportent comme les noyaux de Blochmann. Ces formations peuvent être réparties dans tout l'ovule mais elles sont surtout fréquentes à la périphérie.

La vésicule germinative toujours sphérique, située au centre de l'ovoocyte, augmente de volume parallèlement à l'accroissement

de l'élément génital. Elle est limitée par une membrane très nette. Sur le matériel bien fixé ou absolument frais je n'ai jamais pu constater l'existence d'une zone périnucléaire telle que GIARDINA (19) l'a décrite. Il est possible d'obtenir des images analogues à celles de cet auteur sur des ovules anormalement contractés par les réactifs fixateurs. La zone périnucléaire devient également visible sur des ovocytes non fixés mais altérés par la mort.

Au début de l'accroissement de l'ovocyte, la chromatine de la vésicule germinative présente une répartition régulière; il n'y a pas de nucléoles. A partir de la quatrième chambre ovulaire, la chromatine se condense et forme un amas plus ou moins compact souvent divisé en deux ou trois masses, tantôt complètement séparées, tantôt réunies entre elles. Cette formation nucléolaire est particulièrement visible sur les ovocytes frais ou fixés et colorés in-toto. Elle est beaucoup moins nette sur les coupes minces. Avant ce stade on peut constater l'apparition dans la vésicule germinative d'autres nucléoles de petite taille, arrondis, franchement acidophiles situés dans le réticulum achromatique aussi bien que dans l'amas nucléolaire basophile.

Dans les ovocytes très avancés, il m'a été impossible de trouver la vésicule germinative. Aux derniers stades où j'ai pu l'observer, sa situation s'était modifiée par une migration centrifuge du côté du pôle distal de l'ovocyte.

L'épithélium folliculaire. — Dans la première chambre ovulaire, l'épithélium folliculaire est constitué par des éléments fusiformes, peu nombreux, d'aspect semblable à celui des cellules épithéliales de la chambre germinative et du filament terminal. Leur grand axe est tangent à la surface de l'ovocyte. Avec la croissance des ovules, leur nombre augmente rapidement par des mitoses répétées. Grâce à la pression qu'elles opèrent les unes sur les autres elles s'arrondissent puis prennent une forme cylindrique, le grand axe du cylindre étant perpendiculaire à la surface de l'ovule (Pl. Fig. 11, *cf.*). La formation du follicule chez *Carausius* est très semblable à celle que DE SIXÉRY (53) et MARSHALL (40) ont décrite chez les Phasmes. Parallèlement à leur changement de forme, les cellules folliculaires subissent dans leur structure des modifications profondes. Les noyaux s'allongent et occupent presque tout le corps cellulaire: dans leur réseau chromatique apparaissent quelques nucléoles acidophiles; le cytoplasme accumulé

aux deux pôles est presque invisible autour du noyau. Il présente des formations ergastoplasmiques, de fines vacuoles et des mitochondries accumulées entre le noyau et la membrane cellulaire. Aux points de séparation des chambres ovulaires, les cellules épithéliales sont disposées en plusieurs assises transversales (Pl. Fig. 12, *et.*). Beaucoup moins serrées que sur le pourtour de la chambre, elles laissent entre elles de petits espaces remplis d'une substance granuleuse éosinophile, semblable à celle que l'on rencontre entre les ovocytes de la chambre terminale et dans les lacunes séparant les tubes ovariens de la membrane péritonéale.

Dans les chambres distales des tubes ovariens, chez les larves subissant la dernière mue et chez les adultes, on peut constater parfois une dégénérescence complète de l'épithélium folliculaire. Les noyaux subissent une modification profonde, se transformant en masses chromatiques compactes qui sont fréquemment rejetées dans le cytoplasme de l'ovule. D'autres fois, à l'intérieur de la cellule folliculaire dégénérée, le noyau est remplacé par des masses acidophiles rappelant tout à fait les sphères vitellines. Dans son ensemble, le follicule a perdu son aspect normal et se présente comme un tissu lâche fortement vacuolisé.

Je n'ai jamais pu voir de solution de continuité dans les cloisons qui séparent les chambres ovulaires (Pl. Fig. 12). La chambre distale ne communique pas directement avec le calyculé et nulle part je n'ai pu observer ce que DE SINÉRY (53) appelle une lumière virtuelle.

Le follicule de la chambre ovulaire distale mérite une description spéciale à cause des modifications qu'il subit au moment de la formation des chorions. La majeure partie de l'enveloppe folliculaire présente des éléments beaucoup moins allongés que dans les chambres précédentes. Leur forme est plutôt cubique; leurs noyaux toujours volumineux sont souvent étranglés, lobés ou repliés à la suite de l'aplatissement des cellules qui les contiennent.

Le réseau chromatique nucléaire renferme de nombreux nucléoles acidophiles. Dans le cytoplasme, on observe des filaments ergastoplasmiques et des mitochondries quelquefois sériées en chondriomites. Enfin la membrane de l'extrémité de la cellule tournée vers l'ovocyte est considérablement épaissie.

La structure de ces cellules folliculaires n'est pas la même sur

tout le pourtour de la chambre distale, contrairement à ce que DE SIXÉTY (53) a observé chez les Phasmes. Aux points où vont se former l'opercule et son capitulum, sur tout le pourtour du bourrelet sutural operculaire ainsi qu'au niveau de la zone micropylaire, les éléments folliculaires ont conservé et même exagéré la forme cylindrique de leur corps et de leur noyau.

Au pôle proximal de l'ovule, lorsque le capitulum est en voie de développement, les cellules folliculaires, à l'exception de celles de la cloison, présentent une forme extrêmement effilée et envoient des prolongements jusqu'à l'intérieur de la protubérance chorioniale (Pl. Fig. 13). A la partie supérieure du capitulum, l'impression des prolongements cytoplasmiques reste visible après la ponte et constitue la dépression dont j'ai parlé plus haut.

Le long de la suture operculaire, aux points où se forment les dents, les cellules folliculaires ont également gardé leur forme cylindrique bien que moins allongées que dans la région du capitulum (Pl. Fig. 14).

Les cellules folliculaires matrices de la région micropylaire sont également très allongées et les prolongements cytoplasmiques qu'un certain nombre d'entre elles envoient jusqu'au contact de l'ovule remplissent l'infundibulum et les canalicules micropylaires d'où on peut les faire sortir par l'arrachement du follicule.

Après la descente de l'œuf dans le calycul, l'épithélium folliculaire de la chambre qui le contenait reste visible pendant un certain temps. Il est fortement plissé; ses éléments manifestent une dégénérescence rapide (Pl. Fig. 15, *c.f.d.*). Leurs restes expulsés dans le vide central se transforment en globules graisseux, en sphères homogènes, entremêlés de débris d'aspect keratinisé.

Cet amas de cellules dégénérées constitue, entre la base de l'avant-dernière chambre ovulaire et le calycul, un corps jaune (*corpus luteum*), qui chez *Carausius hilaris* ne diffère pas de celui que plusieurs auteurs [STEIN (58), KORSCHULT (33), GROSS (22)] ont décrit chez certains Insectes.

Ce corps jaune se résorbe peu à peu; de l'épithélium folliculaire de la dernière chambre, il ne persiste plus que la membrane basale formant une collerette plissée à la limite de l'avant-dernière chambre ovulaire et du calycul (Pl. Fig. 15, *v.*).

Sur quelques particularités de l'ovogenèse.

L'origine commune des éléments de la chambre terminale des tubes ovariques, cellules épithéliales et ovogonies, leur genèse aux dépens d'éléments indifférents a été longtemps soutenue. Bien que la majorité des travaux récents (GARDINA (17), LECAILLON (35), DAMBER (13), GENTHERT (26), GOVERIS (20)) montrent d'une façon à peu près certaine que les cellules folliculaires n'appartiennent pas à la lignée génitale, certains auteurs (PALLECKE (16), Mc. GILL (12), SOYER (56), BECHNER (9)), dans le courant de ces dernières années, se sont encore ralliés à l'opinion de KORSCHNEL (32) d'après laquelle les ovogonies proviennent d'éléments indifférents.

Chez *Carausius hilaris*, il m'est impossible de dire ce qui se passe tout au début de l'apparition des ébauches génitales. Mais en étudiant la structure du cordon génital embryonnaire et en observant la différenciation des ovogonies dans la chambre germinative des larves et des adultes, je n'ai jamais réussi à découvrir une parenté quelconque entre les cellules épithéliales et les éléments génitaux. Au stade du cordon embryonnaire, ces deux groupes d'éléments sont nettement distincts; les formes intermédiaires font défaut.

Chez les larves et les adultes, la chambre terminale, comme je l'ai déjà indiqué plus haut, contient uniquement des éléments de la lignée génitale. A la base du filament terminal, les cellules qui le constituent, disposées en rangées horizontales, présentent du côté interne une membrane basale. La chambre et le filament terminal sont complètement séparés. Cette séparation ne paraît pas exister chez tous les Phasmodés. DAMBER (13) et DE SINTY (53) n'en parlent pas.

Je l'ai observée d'une façon générale chez *Carausius hilaris*, plus ou moins apparente chez les larves, bien distincte chez les adultes. J'en conclus que le passage des cellules du filament terminal à l'intérieur de la chambre germinative ne peut pas se faire et comme cette dernière ne contient que des éléments de la lignée

génitale. L'augmentation du nombre des ovogonies résulte de leurs divisions répétées et non d'une différenciation des cellules du filament terminal.

L'ovaire de *Carausius hilaris* appartient au type panoïstique; sa chambre germinative ne renferme que des ovogonies et des ovocytes. Les cellules nourricières font défaut. Il est donc impossible d'y observer le processus si intéressant des mitoses différentielles que GIARDINA (17) a mis en lumière chez le Dytique.

Mais si les cellules nourricières manquent dans la chambre terminale de *Carausius*, on y rencontre d'une façon constante les éléments en dégénérescence caractérisés par la condensation de leur chromatine en boules volumineuses dont j'ai suivi plus haut (voir page 18) les modifications. Ces formations ont été décrites par MOLLISON (44), Mc. GILL (42), MARTIN (41). Il me semble qu'on peut également y rapporter certaines figures données par WILL (66) et par GUXMERT (26) ainsi que « les Wanderelemente » de BRANDT (5).

Les divers auteurs qui ont relevé l'existence de ces éléments énigmatiques dans la chambre germinative des ovaires panoïstiques, les qualifient généralement d'ovules abortifs, sans dire toutefois pour quelle raison il arrive d'une façon régulière et pour ainsi dire fatale qu'un certain nombre d'éléments de la lignée génitale dégèrent, alors que rien dans leur situation puisse faire admettre une nutrition insuffisante. Il est facile de concevoir que les ovogonies d'une même génération aient une vitalité inégale et que les moins favorisées disparaissent, absorbées peut-être par leurs sœurs. Autre chose est de trouver les causes de cette inégalité.

Si l'apparition de ces soi-disant ovules abortifs est en relation avec les phénomènes de la nutrition, il semble possible de la retarder ou de l'accélérer expérimentalement en donnant à l'Insecte une nourriture abondante ou en le soumettant à un jeûne plus ou moins prolongé.

Les expériences que j'ai faites avec des larves et des adultes de *Carausius* sont restées sans résultat sous ce rapport. Après une privation de nourriture de longue durée, alors que de nombreux ovocytes à la période du grand accroissement dégèrent et montrent une vésicule germinative complètement désagrégée, le nombre des pseudo-ovules abortifs de la chambre germinative ne diffère pas sensiblement de celui qu'on y rencontre chez les individus normaux.

En étudiant le processus de différenciation de ces éléments, j'ai pu constater qu'ils apparaissent au moment de la mitose de certaines ovogonies. Au stade de la télophase, les chromosomes se comportent d'une façon très différente dans les deux cellules filles. Bien qu'en nombre égal, ils reforment dans l'une un spirème normal, tandis que dans l'autre, ils fusionnent, s'agglutinent en une masse compacte fortement basophile (Pl. Fig. 9). Les destinées des deux éléments ainsi formés sont bien différentes. Le premier continue son évolution d'ovogonie normale, le second dégénère sur place. Son existence est éphémère, pour ainsi dire virtuelle, puisque dès le début de son individualisation il régresse. La cellule inachevée qui résulte ainsi de la division d'un élément de la lignée génitale ne mérite donc pas le nom d'ovule abortif puisqu'à aucun moment elle ne présente les caractères d'un ovule.

La mitose qui lui donne naissance ne peut pas, pour la même raison, être considérée comme une mitose différentielle comparable à celle qui dans les ovaires méroïstiques amène la formation des cellules nourricières. Ces dernières en effet évoluent pendant un certain temps parallèlement à l'ovogonie dont elles proviennent, vivent, remplissent des fonctions déterminées et ne dégèrent que plus tard.

La seule signification que je puisse accorder à cette mitose est celle d'un processus de réduction chromatique subie par le noyau de l'ovogonie, processus de réduction qui n'est pas sans analogie avec celui de la formation du premier globule polaire pendant les cinèses de maturation.

Quant à la destinée de la chromatine rejetée par le noyau de l'ovogonie, elle peut être facilement suivie. La boule primitive se vacuolise, se fragmente, passe de la basophilie à l'acidophilie pour subir enfin une véritable fonte qui la fait disparaître totalement.

Les substances liquides résultant de cette fonte peuvent-elles passer par osmose dans les ovogonies et contribuer à leur nutrition? Il serait bien hasardé de l'affirmer. Tout ce que je peux dire, c'est que je n'ai jamais constaté la pénétration de ces restes chromatiques dans l'ovocyte sous forme d'éléments figurés.

Même si cet apport nutritif pouvait être démontré, la démonstration serait insuffisante pour qu'il soit possible de qualifier les pseudo-ovules abortifs de cellules nourricières. Tout au plus pourrait-on émettre l'hypothèse que l'ovaire panoïstique de *Carausius hilaris* représente un stade primitif de l'ontogénèse des ovaires

méroïstiques télotrophes et que les cellules nourricières de la chambre germinative de ces derniers ne sont qu'un perfectionnement des soi-disant ovules abortifs de *Carausius*.

Je n'insiste pas sur cette hypothèse purement gratuite, car il serait tout aussi soutenable de considérer ces éléments particuliers comme les derniers vestiges de cellules nourricières ayant existé à l'état fonctionnel chez les ancêtres des Orthoptères.

La chambre germinative de *Carausius* n'étant pas divisée en zones distinctes, il est difficile de déterminer à quelle génération appartiennent les ovogonies qui subissent la mitose que je considère comme une réduction chromatique. Cependant, dans la plupart des cas, j'ai trouvé les masses chromatiques accolées aux ovocytes tout au début du petit accroissement. Il est donc fort probable que cette réduction caractérise la dernière génération des ovogonies et marque leur passage à l'état d'ovocytes.

L'absence chez *Carausius hilaris* des mitoses différentielles et des cellules nourricières qui en résultent ne paraît pas être un fait général chez les Orthoptères. BUCHNER (9), dans la chambre germinative de *Gryllus*, a constaté la présence de deux sortes de cellules de tailles inégales. Les plus grandes possèdent une masse chromatique ou chromosome accessoire dont les autres sont privées. Pour BUCHNER, les premières seules deviennent des ovogonies, les secondes dégénèrent et participent à la formation des cellules nourricières et folliculaires. L'auteur identifie le chromosome accessoire de *Gryllus* avec l'anneau chromatique observé par GIARDINA (17) chez le Dytique. Mais comme DEBAISIEUX (14) il lui attribue un rôle trophique.

Dans la chambre germinative de *Carausius hilaris*, j'ai rencontré à deux reprises des ovogonies en mitose renfermant une masse chromatique accessoire semblable à celle de *Gryllus* (Pl. Fig. 8. *a, b.*). Mais c'est un cas exceptionnel dans le cours de l'évolution des ovogonies en ovocytes. Ces derniers éléments sont toujours privés de la masse chromatique, ce qui m'incite à croire que les ovogonies qui la possèdent chez *Carausius* dégénèrent sur place dans la chambre terminale.

Quelle est la signification de la masse chromatique ou chromosome accessoire chez *Carausius*?

Les recherches récentes sur cet organe lui attribuent un rôle important dans la détermination progame du sexe. Il est donc permis de supposer que les ovogonies à masse chromatique acces-

soire de la chambre germinative de *Carausius hilaris* représentent des ovules producteurs de mâles.

Chez les femelles parthénogénétiques en captivité, ils avortent avant d'atteindre l'état d'ovocytes, tandis que leur développement suit son cours lorsque l'insecte vit dans son milieu normal (voir page 8).

D'après les travaux de GRADINX (18), GILGOM (21), BRUNER (9), GOVIER (20), les noyaux des ovogones de la dernière génération passent par un stade de synapsis total qui paraît être constant au début du petit accroissement.

Les nombreuses figures synaptiques (Pl. Fig. 7) que j'ai vues dans la chambre germinative de *Carausius* me permettent de me rallier à l'opinion des auteurs précités.

Je constate simplement le fait, sans vouloir entrer ici dans des considérations sur la signification de l'état synaptique, de la « Kernhypertrophie » de R. HEIWE, et ses élèves, ni sur les critiques qu'elle a soulevées.

Au cours de la reconstitution du réseau chromatique régulier du noyau de l'ovocyte, le synapsis total du début prend l'aspect classique du bouquet (Pl. Fig. 7, *ag* 4).

On constate ensuite la séparation des particules purement chromatiques et leur tendance à se grouper aux nœuds du réseau. La condensation de ces microsomes aboutit à la formation des nucléoles toujours granuleux chez *Carausius* et qui plus tard contribuent probablement à la constitution des chromosomes comme Mc. GILL (42) l'a décrit chez l'*Aaar* et VISELY (61) chez les Orthoptères en général.

Dans la nutrition des ovocytes, il y a à considérer deux phénomènes distincts : l'apport des substances nutritives à l'élément génital et leur élaboration par ce dernier en matériaux de réserve soit la deutoplasmagénèse.

Les cellules nourricières des ovaires méroïstiques jouent un grand rôle dans l'apport nutritif en cédant à l'ovocyte les produits issus de leur noyau, leur cytoplasme et même, d'après GOVIER (20), leurs mitochondries.

L'absence de cellules nourricières dans l'ovaire panoïstique de *Carausius hilaris* oblige à chercher ailleurs les éléments fonctionnant comme intermédiaires entre l'hémocoèle et les ovocytes. Au stade du petit accroissement, comme à celui du grand accroissement, la chambre germinative et les chambres ovulaires sont

complètement entourées par les cellules folliculaires à divers états morphologiques. Il convient donc de s'occuper tout d'abord du processus par lequel les éléments du follicule transmettent à l'ovocyte en voie d'accroissement les matériaux nutritifs provenant du sang.

La participation du follicule à la deutoplasmagenèse a été relevée par plusieurs auteurs tels que WILL (64), BRANDT (5), KORSCHBELT (31), GRUNBERG (25), MOLLISON (44), BRUNELLI (7), MARSHALL (40), TICLIX (60), GOWERTS (20). Mais on est loin d'être d'accord sur la façon dont se traduit le fonctionnement des cellules folliculaires dans l'apport nutritif. Certains auteurs insistent particulièrement sur l'activité sécrétoire de ces éléments, élaborant des substances liquides qui passent par osmose dans l'ovocyte; d'autres décrivent l'émission d'éléments figurés d'origine nucléaire et même le passage dans le cytoplasme de l'ovule de noyaux folliculaires entiers.

Chez *Carausius*, ces deux modes d'intervention du follicule paraissent être réalisés mais semblent avoir des significations bien inégales. Je commence par le dernier qui n'apparaît que dans des circonstances très particulières.

Le rejet au sein du cytoplasme de boules chromatiques, de véritables chromatolytes, résultant de la dégénérescence des noyaux folliculaires, ne se rencontre pas d'une façon régulière pendant l'ovogenèse de *Carausius hilaris*.

Comme je l'ai décrit plus haut, l'apparition de ces corps figurés, nullement comparables à des chromidies, se fait dans les chambres distales des tubes ovariens. Les noyaux d'un certain nombre d'éléments folliculaires condensent leur chromatine en blocs homogènes qui se fragmentent et passent dans l'ovocyte sous forme de boules, de taille et d'aspect extrêmement variables. La cellule folliculaire dégénère en entier; son contenu se vide dans le cytoplasme ovulaire. Il est possible de suivre toutes les phases du phénomène et les modifications subies par les restes chromatiques dans l'ovocyte. Ces débris nucléaires présentent souvent une structure comparable à celle des pseudo-noyaux de BLOCHMANN (4).

Je ne considère pas ce processus comme un apport normal de substances nutritives des cellules folliculaires à l'ovocyte. Dans la majeure partie des cas, l'examen de la chambre ovulaire dans son ensemble montre qu'il s'agit d'une dégénérescence généralisée atteignant la vésicule germinative.

Au cours de l'évolution normale de l'insecte, les émissions nu-

cléaires du follicule n'apparaissent qu'à certaines périodes critiques de la vie et surtout au moment de la dernière mue. Pendant toute la durée de celle-ci, l'animal ne mange pas et cet arrêt de la nutrition retentit d'une façon plus ou moins intense sur les ovules distaux en pleine voie d'accroissement.

Le jeûne forcé de l'Insecte, pendant cette période qui paraît correspondre à celle de la nymphose chez les Holométaboles, amène fatalement la dégénérescence d'un certain nombre de ces ovules. Le même résultat peut être obtenu expérimentalement chez les larves et les adultes de *Carausius* par la privation de nourriture ou la saignée résultant de l'arrachement des appendices. J'ai toujours constaté l'apparition de l'émission chromatique folliculaire à la suite de ces expériences. On pourrait voir dans ce phénomène une tentative de suppléance à l'apport sanguin momentanément insuffisant; mais l'observation montre que cette suppléance est illusoire et n'empêche pas la dégénérescence ovulaire.

Je conclus en disant que chez *Carausius*, la formation des masses chromatiques folliculaires et leur rejet dans l'ovocyte ne constitue pas un processus normal d'apport nutritif, mais un phénomène pathologique.

Du reste, la dégénérescence des éléments constitutifs des tubes ovariens et même de tubes entiers en relation avec les conditions biologiques a été étudiée chez les Insectes par GUYMER (26), KNOCH (30) et POSPELOW (48) entre autres auteurs.

Je dois envisager maintenant l'autre mode possible de nutrition de l'ovule par l'intermédiaire des éléments du follicule. Ces derniers peuvent être des éléments sécrétoires élaborant dans leur cytoplasme des produits liquides dérivés du sang et passant par osmose dans l'ovocyte. Il ne s'agirait pas d'une filtration purement mécanique du liquide nutritif contenu dans l'hémocoèle, mais d'une première transformation chimique opérée par les cellules folliculaires puisant les matériaux nutritifs dans les haemes sanguines, les métamorphosant en une substance particulière aux dépens de laquelle la vésicule germinative et les mitochondries ovulaires élaboreront les sphères deutoplasmiques.

Le rôle sécrétoire et nutritif des éléments folliculaires a été admis par plusieurs auteurs. KORSCHLT (33), RABES (49), SOYER (57) décrivent des prolongements pseudopodiques réunissant les éléments du follicule au cytoplasme de l'ovocyte et la formation de

replis folliculaires destinés à augmenter la surface sécrétoire. Ces arguments me semblent de faible valeur et les images obtenues peuvent provenir d'accidents de fixation et de préparation.

Dans les tubes ovariens de *Carausius hilaris*, l'enveloppe folliculaire est constituée par une paroi latérale et des cloisons transversales à plusieurs strates cellulaires interposées entre chaque chambre et celle qui la précède ou qui la suit. J'insiste sur la distinction à faire entre ces deux régions dont les éléments constitutifs, à peu près identiques dans la chambre germinative, deviennent dissemblables dans les chambres ovulaires successives.

Comme je l'ai décrit précédemment, les cellules folliculaires formant la paroi latérale des chambres ovulaires, d'abord fusiformes, deviennent cubiques puis cylindriques, s'allongent de plus en plus perpendiculairement à la surface de l'ovocyte. Cette modification survient à la suite de leur prolifération intense. A cet état palissadique du tissu folliculaire, les noyaux occupent toute la partie moyenne des cellules tandis que le cytoplasme est accumulé aux deux pôles.

Au voisinage du noyau, la méthode de REGAUD révèle l'existence de nombreuses mitochondries et le cytoplasme du côté de l'ovocyte renferme des filaments ergastoplasmiques et de fines vacuoles.

En présence de tels caractères, il est difficile de nier la fonction sécrétoire des cellules folliculaires en palissade. Mais à quoi sert leur sécrétion ? A la nutrition de l'ovule, à la formation du chorion ou tout à la fois à l'une et à l'autre comme l'admet GOVERTS (20) ?

Chez *Carausius*, le lieu d'apparition des sphères deutoplasmiques de l'ovule, la distribution de ses formations mitochondriales ne présentent aucun caractère permettant de déceler un apport nutritif certain des cellules de la paroi latérale du follicule.

D'autre part, le rôle important des produits sécrétés par les cellules devient évident au moment de l'apparition, mais surtout vers la fin de la différenciation des chorions. A ce moment, partout où l'enveloppe chorioniale présente une minceur relative, sa formation est achevée : les cellules folliculaires s'aplatissent, leurs noyaux se modifient et les premiers symptômes de dégénérescence apparaissent. L'édification des épaissements du chorion tel que le capitulum (Pl. Fig. 13, *ca.*), la zone micropylaire, les dents suturales de l'opercule (Pl. Fig. 14, *d.*) est encore en cours et les

cellules qui participent à cette édification ont gardé leur aspect palissadique, l'intégrité de leur noyau et leurs manifestations sécrétoires. Il semble donc que les phénomènes de sécrétion dont les éléments folliculaires de la paroi latérale sont le siège aboutissent uniquement à la formation des chorions. Les produits élaborés s'accumulent progressivement sur leur bord interne du côté de l'ovocyte et subissent dans le temps qui précède la ponte une véritable solidification d'où résulte la constitution des enveloppes chorioniales.

Il reste à examiner le rôle des éléments des cloisons transversales (Pl. Fig. 12, *ct.*). Leur situation par rapport à l'hémocèle est particulièrement favorisée. En effet, la membrane péritonéale (*m.p.*) moulée sur les parois latérales des chambres ovulaires se soulève au niveau des étranglements existant entre elles et passe de l'une à l'autre à la façon d'un pont.

Sur tout leur pourtour, les pédicules de réunion des chambres sont baignés par le sang remplissant la lacune (*L.*) ainsi formée. Cette disposition visible sur les préparations fraîches de tubes ovaires se montre très nette sur les coupes: le coagulum granuleux (*s.c.*) renfermé dans la lacune sanguine se colore par les colorants acides et empâte fréquemment des amibocytes (*a.*) parfois en pleine division mitotique.

L'action des colorants vitaux donne des images frappantes. Dans toute l'épaisseur des cloisons, en particulier vers la base de la chambre germinative, apparaissent, vivement colorés, une masse énorme de grains de petite taille, arrondis mais quelquefois d'allure cristalline. Ces formations ne peuvent pas être confondues avec les produits de la dégénérescence nucléaire des éléments constitutifs des chambres. Ces derniers résistent aux diverses fixations, tandis que les grains colorables *in-vivo* disparaissent en totalité. Cependant le mélange d'alcool-formol-acétique les conserve en partie et ils prennent alors fortement la pyrouine par la coloration de PAPPELUM-UNY.

Les cellules folliculaires des cloisons transversales produisent une quantité considérable de ces grains probablement d'origine chromidiale qui s'accumulent aux deux pôles des ovocytes.

Je n'ai jamais pu constater d'une façon certaine leur passage dans le cytoplasme ovulaire sous forme d'éléments figurés, mais je crois qu'après avoir subi une véritable fonte ils y arrivent à l'état fluide.

Par leur connexion étroite avec les lacunes sanguines et par l'élaboration continue de leurs grains, les cellules folliculaires des cloisons me semblent jouer le rôle important dans l'apport à l'ovocyte des matériaux nutritifs puisés dans le sang.

Dans la chambre distale, les éléments des cloisons transversales ne prennent aucune part à la formation des chorions. Ainsi le capitulum, situé immédiatement au-dessous de la cloison distale (Pl. Fig. 13, *ca.*) n'est pas édifié par elle mais par les cellules de la paroi latérale. Enfin les cellules folliculaires séparant la dernière chambre du calyculé présentent une dégénérescence marquée qui ouvre à l'œuf mûr un passage vers l'oviducte.

Il n'est peut-être pas sans intérêt de faire remarquer que les cellules folliculaires à fonction nutritive occupent entre les chambres ovulaires de l'ovaire panoïstique de *Carausius*, la place où se rencontrent les cellules nourricières des ovaires méroïstiques polytrophes.

Le début de la deutoplasmagenèse aux dépens des matériaux nutritifs apportés à l'ovocyte se manifeste par l'apparition des premières sphères vitellines dans la quatrième chambre ovulaire chez *Carausius hilaris*.

Quelle est la part que prend la vésicule germinative à l'élaboration du vitellus ?

Tous les auteurs qui se sont occupés de cette question lui accordent un rôle plus ou moins important qui peut se traduire de diverses manières : émissions chromatiques ou chromidiales, déplacement au sein de l'ovocyte.

Le mécanisme de l'émission chromidiale a donné lieu à de nombreuses discussions. L'expulsion des chromidies par effraction de la membrane nucléaire bien que rarement constatée a été souvent admise. Récemment, BUCHNER (10) chez quelques Hyménoptères a décrit sous le nom de « Karyomeriten » de véritables formations chromidiales prenant naissance par bourgeonnement de la vésicule germinative. Par son interprétation, l'auteur revient à l'ancienne conception de BLOCHMANN. La signification de ces « noyaux de BLOCHMANN » semble être actuellement démontrée.

POUR BRUNELLI (7), HENNEGUY (27), GROSS (22), ils proviennent d'une migration de noyaux folliculaires entiers dans le cytoplasme ovulaire. J'ai pu observer le même phénomène chez *Carausius*, dans les chambres ovulaires en dégénérescence (voir page 23).

POUR STÜBLMANN (39), LOYEZ (36-37), GIARDINA (17), Mc. GILL (42),

GOVERTS (20), le passage des chromidies à travers la membrane de la vésicule germinative se fait sous forme de substances fluides qui par précipitation au sein du cytoplasme reprendraient l'état figuré. Pour ne pas être obligée d'y revenir, je dirai de suite que dans les ovocytes normaux de *Carausius* je n'ai jamais pu constater le passage de particules chromatiques au travers de la membrane du noyau. Pour ce qui concerne le mécanisme des émissions nucléaires, je me range donc à l'opinion des auteurs cités plus haut.

Chez *Carausius*, les chromidies existent déjà dans l'ovocyte à la période du petit accroissement. Leur situation au voisinage immédiat de la vésicule germinative, leur ressemblance avec les nucléoles acidophiles dont l'apparition précède la leur, ne permet guère de douter de leur origine.

À la période du grand accroissement, ces chromidies sont visibles dans tous les ovules sauf dans les distaux où l'abondance du deutoplasme empêche de les distinguer.

Je ne crois pas qu'elles servent à l'élaboration des sphères vitelines comme l'ont admis LOYEZ (36) et GOVERTS (20) pour les «noyaux de BLOCHMANN». Le plus souvent, on voit apparaître autour de la chromidie une vésicule claire dans laquelle elle finit par se dissoudre. Il est probable que la chromidie engendre les globules de nature grasseuse, distincts dans les ovocytes frais. Les vacuoles que laissent ces globules après leur solution dans les réactifs fixateurs se montrent chez *Carausius* dans le cytoplasme ovulaire avant les sphères deutoplasmiques et peu après l'apparition des chromidies.

Quelle que soit la destinée des formations chromidiales de la vésicule germinative chez *Carausius*, leur nombre est toujours restreint dans les ovocytes normaux.

Seuls les ovules en voie de dégénérescence ont un cytoplasme farci de chromidies et de «noyaux de BLOCHMANN» extrêmement variables comme taille, forme et affinités vis-à-vis des colorants plasmatiques et nucléaires. La provenance de ces éléments figurés est facile à découvrir lorsqu'on peut retrouver la vésicule germinative. Atteinte par la dégénérescence, elle présente les déformations les plus bizarres. On la surprend parfois en désagrégation, ayant l'aspect d'une urne déversant son contenu dans le cytoplasme. Je ne m'arrêterai pas plus longtemps à ces figures de nécrose trop longues à décrire.

La quantité minime de chromidies éliminées par la vésicule germinative semble montrer que sa participation à la vitellogenèse a peu d'importance. Il est loin d'être démontré cependant que tous les matériaux à l'état fluide qui passent du noyau dans le cytoplasme ovulaire donnent naissance à des corps figurés; il est bien possible qu'une partie, la plus grande peut-être, échappe à l'analyse microscopique.

KORSCHLITZ (34) et DAIBER (13) ont interprété comme une manifestation d'activité nutritive le déplacement centrifuge de la vésicule germinative. J'ai pu constater le même phénomène chez *Carausius*, où cette migration vers la périphérie me paraît être en relation avec la maturation prochaine.

Il me reste à dire quelques mots sur la participation à la deutoplasmagénèse de l'appareil mitochondrial du cytoplasme ovocytaire.

Les mitochondries des ovocytes chez les Insectes sont encore peu connues. LOYEZ (36) a décrit chez le Bourdon des granulations très semblables à des mitochondries, mais qui n'en auraient pas la nature. DUESBERG (15), par contre, dans l'œuf de l'Abeille met en évidence des formations granuleuses qui correspondent à de véritables mitochondries. GOVERTS (20) a pu suivre l'évolution de l'appareil mitochondrial pendant l'ovogénèse chez *Trichiosoma lucorum*, sans pouvoir établir son rôle dans la formation des sphères deutoplasmiques.

Chez *Carausius*, par les méthodes de REGAUD et de BERTRAND, j'ai pu déceler dans le cytoplasme ovulaire la présence de granulations dont la répartition générale est semblable à celle que GOVERTS (20) a décrite. Serrées autour du noyau en une zone compacte dans les ovocytes au stade du petit accroissement, elles se répartissent d'une façon uniforme dans le cytoplasme où, dans la période du grand accroissement, elles sont disposées en réseau dont les vacuoles et les sphères vitellines occupent les mailles. Sur les travées du réseau, ces granulations très fines se sérient souvent par groupes de cinq ou six. Je n'ai jamais pu constater comme GOVERTS (20) une concentration de ces grains sur le pourtour de l'ovocyte au contact des cellules folliculaires de la paroi latérale de la chambre; par contre je les ai quelquefois trouvés accumulés aux deux pôles, au voisinage des éléments des cloisons transversales dont j'ai essayé plus haut d'établir l'importance dans l'apport des substances nutritives à l'ovocyte.

Enfin dans les œufs des chambres distales, à l'achèvement de la vitellogenèse, les mitochondries n'ont toujours échappé.

Il me serait bien difficile de me prononcer sur le rôle de ces mitochondries dans la deutoplasmagenèse. Souvent il semble que les sphères deutoplasmiques résultent de la transformation directe des granulations mitochondriales comme l'a décrit LOYEZ (37) chez les Ascidiés. Malheureusement mes observations sont insuffisantes pour qu'il me soit permis d'émettre une opinion définitive à cet égard.

Chez les *Carausius hilaris* en captivité, la mort arrive en pleine ovogenèse, à un moment où la différenciation des ovogonies dans les chambres germinatives est encore en activité. Le dénombrement approximatif des ovogonies et des ovocytes des tubes ovariens chez l'Insecte à la fin de sa vie montre qu'il lui restait à pondre autant d'œufs qu'il a pondus.

Ce fait curieux résulte évidemment de la séquestration qui doit amener un raccourcissement de la vie de l'adulte ou un ralentissement considérable de la ponte.



Index bibliographique.

1. BAEHR (v. W.).— *Ueber die Zahl der Richtungskörper in parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von Bacillus rossii.* — Zool. Jahrb. (Anat. u. Ont.) Bd. 24, 1907.
2. BERTRAND (L.).— *Un nouveau procede pour la recherche des mitochondries.* — Bibl. Anat. Paris, T. 23, 1913.
3. BLANG (H.).— *Observations sur la biologie de Dicippus morosus.* — Bull. soc. vaud. sc. nat. vol. 49. Proc. verb, p. XXV. 1913.
4. BLOCHMANN (F.).— *Ueber die Eireifung bei Insekten.* — Biolog. Centralb. N. 18. 1886.
5. BRANDT (A.).— *Die Ernährung und das Wachstum des Dotters im Insektenei.* — Zool. Anz. Bd. 8, 1885.
6. BRAUNS (F.).— *Die Entstehung der Nährzelle und die Bedeutung derselben für das wachsende Ei bei Forficula auricularia.* — Abh. nat. Ges. Rostock (N. F.) Bd. 4. 1912.
7. BRUNELLI (G.).— *Ricerche sull'ovario degli insetti sociali.* — Rendiconti. Acad. da Lineei. 13. 1904.
8. BRUYNE (de C.).— *Recherches au sujet de l'intervention de la phagocytose dans le développement des invertébrés.* — Archives de Biologie T. 25. 1898.
9. BUCHNER (P.).— *Das accessorische Chromosom in Spermatogenese und Orogenese der Orthopteren, zugleich ein Beitrag zur Kenntniss der Reduktion.* — Archiv. f. Zellforsch. Bd. 3. 1909.
10. BUCHNER (P.).— *Die trophochromatischen Karyomeriten des Insekteneies und die Chromidienlehre.* — Biolog. Centralb. Bd. 28. 1913.
11. BUGNION (E.).— *Harapoda.* In A. Lang : Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere. Jena. 1914.
12. COWDRY (E. V.).— *The relations of mitochondria and other cytoplasmic constituents in spinal ganglion cells of the pigeon.* — Intern. Monatsch. f. Anat. u. Physiol. Bd. 29. 1912.

13. DAIBER (M.). — *Beiträge zur Kenntniss der Ovarien von Bacillus rossii Fabr. nebst einigen biologischen Bemerkungen.* — *Ien. Zeitsch.* Bd. 39 (N. F.) 1905.
14. DEBAISIEUX (P.). — *Les débuts de l'ovogenèse dans le Dytiscus marginalis.* — *La Cellule* T. 25. 1909.
15. DUESBERG (J.). — *Sur l'existence de mitochondries dans l'œuf et l'embryon d'Apis mellifica.* — *Anat. Anz.* Bd. 32. 1908.
16. FENARD (M.). — *Recherches sur les organes complémentaires internes de l'appareil génital des Orthoptères.* — *Bull. scient. de la France et de la Belgique* T. 26 et Thèse. Paris 1896.
17. GIARDINA (A.). — *Origine dell'oocite e delle cellule nutrici nel Dytiscus.* — *Intern. Monatsch. f. Anat. u. Physiol.* Bd. 18. 1901.
18. GIARDINA (A.). — *Sui primi stadii dell'oogenesi e principalmente sulle fasi di sinapsi.* — *Anat. Anz.* Bd. 21. 1902.
19. GIARDINA (A.). — *Sull'esistenza di una speciale zona plasmatica perinucleare nell'oocite e su altre questioni che vi si conettono.* — *Giorn. di Sc. natur. ed. Econom.* Palermo. 25. 1905.
20. GOVAERTS (P.). — *Recherches sur la structure de l'ovaire des Insectes, la différenciation de l'ovocyte et la période d'accroissement.* *Archives de Biologie.* 28. 1913.
21. GRÉGOIRE (V.). — *Les phénomènes de l'étape synaptique représentent-ils une Caryocinèse avortée ?* — *La Cellule.* T. 25. 1908.
22. GROSS (J.). — *Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren zugleich ein Beitrag zur Amitosenfrage.* — *Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. 69. 1901.
23. GROSS (J.). — *Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums.* — *Zool. Jahrb. (Anat. u. Ontog).* Bd. 18. 1902.
24. GROSS (J.). — *Heterochromosomen und Geschlechtsbestimmung bei Insekten.* — *Zool. Jahrb. (Zool. u. Physiol.)* Bd. 32. 1912.
25. GRÜNBERG (K.). — *Untersuchungen über die Keim- und Nährzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren.* — *Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. 74. 1903.
26. GÜNTHERT (T.). — *Die Eibildung der Dytisciden.* — *Zool. Jahrb. (Anat. u. Ontog)* Bd. 30. 1910.
27. HENNEGUY (L. E.). — *Les Insectes.* — Paris 1904.
28. HEYMONS (R.). — *Die Entstehung der Geschlechtsdrüsen von Phyllodromia [Blatta] germanica L.* — *Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. 53. 1891.
29. HEYMONS (R.). — *Ueber die Organisation und Entwicklung von Bacillus rossii Fabr.* — *Sitzungsbl. d. Kgl. Preuss. Acad. d. Wiss.* Bd. 16. 1897.

30. KNOGHE (E.). — *Ueber Insektenovarien unter natürlichen und Künstlichen Bedingungen.* — Verhandl. der deutsch. Zool. Gesellsch. 1908.
31. KORSCHÉLT (E.). — *Ueber die Bildung des Chorions und der Micropylen bei den Insekteneiern.* — Zool. Anz. Bd. 7. 1884.
32. KORSCHÉLT (E.). — *Ueber die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellenelemente des Insektenovariums.* — Zeitsch. f. wiss. Zool. Bd. 43, 1886.
33. KORSCHÉLT (E.). — *Ueber einige interessante Vorgänge bei der Bildung der Insekten Eier.* — Zeitsch. f. wiss. Zool. Bd. 45. 1887.
34. KORSCHÉLT (E.). — *Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes.* — Zool. Jahrb. (Anat. u. Ont.) Bd. 4. 1891.
35. LÉCAILLON (A.). — *Recherches sur l'ovaire des Collemboles.* — Archives d'Anat. micr. 1901.
36. LOYEZ (M.). — *Les noyaux de Blochmann et la formation du vitellus chez quelques Hyménoptères.* — C. R. de l'Assoc. des Anat. 1908.
37. LOYEZ (M.). — *Les premiers stades de la vitellogénèse chez quelques Tuniciens.* — C. R. de l'Ass. des Anat. 1909.
38. LOYEZ (M.). — *Histologie de l'ovaire chez la reine de la fourmi, Lasius niger.* — C. R. de l'Assoc. des Anat. 1913.
39. MARSHALL (W. S.) and SEVERIN. — *Ueber die Anatomie der Gespenstheuschrecke: Diapheromera femorata.* — Arch. f. Biontol. Berlin Bd. 1. 1906.
40. MARSHALL (W. S.). — *A study of the follicular epithelium from the ovary of the Walkingstick: Diapheromera femorata.* — Arch. f. Zellforsch. Bd. 3. 1909.
41. MARTIN (F.). — *Zur Entwicklungsgeschichte des Polyembryonalen Chalcidiers Ageniaspis (Fucyrus) fuscicollis Dalm.* — Zeitsch. f. wiss. Zool. Bd. 110. 1911.
42. MC GILL (C.). — *The Behavior of the Nucleoli during Oogenesis of the Dragon-Fly with Especial Reference to Synapsis.* — Zool. Jahrb. (Anat. u. Ontog.) Bd. 23. 1906.
43. MEISSNER (O.). — *Biologische Beobachtungen an Dirippus morosus Br.* — Entomolog. Zeitsch. Jahrg. 25. 1911.
44. MOLLISON (Th.). — *Die ernährende Tätigkeit des Follikel-epithels im Ovarium von Melolontha vulgaris.* — Zeitsch. f. wiss. Zool. Bd. 77. 1904.
45. PANTEL (T.) et SINÉTY (de R.). — *Sur l'apparition de mâles et d'hermaphrodites dans les pontes parthénogénétiques des Phasmes.* — C. R. Acad. Sc. Paris v. 147. 1908.

46. PAULCKE (W.). — *Ueber die Differenzierung der Zellenelemente im Ovarium der Bienenkönigin.* — Zool. Jahrb. (Anat. u. Ont.) Bd. 14. 1900.
47. PEREZ (J.). — *Sur l'histogénèse des éléments contenus dans les gaines ovigères des Insectes.* — C. R. Acad. Sc. Paris. v. 102. 1886.
48. POSPJELOW (W.). — *Die postembryonale Entwicklung und die imaginale Diapause bei den Lepidopteren.* — Mém. de la soc. d. natur. de Kieff. v. 21. 1911.
49. RABES (O.). — *Zür Kenntnis der Eibildung bei Rhizotrogus solstitialis.* — Zeitsch. f. wiss. Zool. Bd. 67. 1900.
50. RIEDE (E.). — *Vergleichende Untersuchung der Sauerstoffversorgung der Insektenovarien.* — Zool. Jahrb. (Zool. u. Physiol.) Bd. 32. 1912.
51. SABATIER. (A.). — *Sur la morphologie de l'ovaire des Insectes.* — C. R. Acad. Sc. Paris vol. 102. 1886.
52. SHARP (M. A.). — *Account of the Phasmidae with notes on the eggs.* — Cambridge. London, Clay and Sons. 1899.
53. SINÉTY (de R.). — *Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes.* — La Cellule. T. 19. 1901.
54. SOYER (Ch.). — *Considérations théoriques sur l'ovogénèse des Insectes.* — C. R. Soc. Biol. Paris. T. 62. 1907.
55. SOYER (Ch.). — *Recherches cytologiques sur l'évolution de l'ovoplasmode chez les Lépidoptères.* — C. R. Soc. Biol. Paris. T. 62. 1907.
56. SOYER (Ch.). — *Considérations sur les cellules folliculeuses et certaines homologues de l'ovaire des Insectes.* — C. R. Soc. Biol. Paris T. 63. 1907.
57. SOYER (Ch.). — *Nouvelle série de faits cytologiques relatifs à l'ovogénèse des Insectes.* — C. R. Soc. Biol. Paris. T. 63. 1907.
58. STEIN (F.). — *Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insekten. 1. Die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer.* — Berlin. 1847.
59. STUHLMANN (F.). — *Die Reifung des Arthropodeneies.* — Biolog. Centralbl. N° 13. 1886.
60. THULIN (Y.). — *Zur Kenntnis der Oocyten von Vespa germanica.* — Anat. Anz. Bd. 46. 1914.
61. VESELY (J.). — *Neue Ansichten über Chromatinveränderungen während der Ovogenese der Orthopteren.* — IX^e Congrès intern. Zool. Monaco. 1913.

62. WIELOWIEJSKI (H.). — *Ueber die Eibildung bei der Feuerwanze.* — Zool. Anz. Bd. 8. 1887.
63. WIELOWIEJSKI (H.). — *Weitere Untersuchungen über die Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Insektenovariums.* — Arbeit. a. d. Zool. Inst. Wien, Bd. 16. 1905.
64. WILL (L.). — *Ueber die Entstehung des Dotters und der Epithelzellen bei den Amphibien und Insekten.* — Zool. Anz. Bd. 7. 1884.
65. WILL (L.). — *Bildungsgeschichte und morphologischer Werth des Eies von *Nepa cinerea* und *Notonecta glauca*.* — Zeitsch. f. wiss. Zool. Bd. 41. 1885.
66. WILL (L.). — *Oogenetische Studien. Eibildung bei *Colymbetes fuscus* L.* — Zeitsch. f. wiss. Zool. Bd. 43. 1886.



Explication de la planche.

FIG. 4. Zone micropylaire, Leitz, ob. 2, oc. 2, ch. claire.

m = micropyle.

FIG. 5. Région centrale de la zone micropylaire, ob. 7, oc. 2, ch. claire.

m = micropyle, *c. m.* = canal micropylaire.

FIG. 6. Chambre terminale. Larve de 2 cc, ob. 7, oc. comp. 8, ch. claire. Bleu de toluidine-éosine.

og. = ovogonies, *ch.* = masses chromatiques en dégénérescence, *c. f.* = cellules folliculaires, *oc.* = ovocyte, *c. f. d.* = cellules folliculaires en dégénérescence, *n. p.* = noyau de la membrane péritonéale.

FIG. 7. Chambre terminale. Larve 6 cc, liq. v. Rath, Bleu de toluidine-éosine, ob. 7, oc. comp. 8, ch. claire.

*og*¹ = ovogonie au repos, *og*² = ovogonie en mitose, *og*³ = noyau d'une ovogonie en synapsis, *og*⁴ = bouquet, *oc.* = ovocyte, *c. f.* = cellule folliculaire, *m. p.* = membrane péritonéale.

FIG. 8. *a* et *b* — Deux coupes successives d'une ovogonie à masse chromatique accessoire pendant la mitose. Gilson, Bleu de toluidine-éosine, ob. im. hom. $\frac{1}{16}$, oc. comp. 8, ch. claire.

m. = masse chromatique.

FIG. 9. Ovogonie après la réduction chromatique. Gilson, Hématoxyline de Heidenhein-vert lumière, ob. im. hom. $\frac{1}{16}$, oc. comp. 8, ch. claire.

og. = ovocyte, *ch.* = masse chromatique expulsée.

FIG. 10. *a* et *b.* — Deux stades successifs de la dégénérescence des masses chromatiques. Gilson, Bleu de toluidine-éosine, ob. im. hom. $\frac{1}{16}$, oc. comp. 8, ch. claire.

FIG. 11. Deutoplasme et cellules folliculaires d'un ovocyte de la 6^e chambre ovulaire d'un adulte. Méthode de Bertrand, ob. im. hom. $\frac{1}{16}$, oc. comp. 8, ch. claire.

s. d. = sphères deutoplasmiques, *m.* = mitochondries, *c. f.* = cellules folliculaires, *v.* = vacuoles.

FIG. 12. Portion d'un tube ovarique entre la 4^e et la 5^e chambre ovulaire d'une larve de 6 cc. liq. V. Rath. Bleu de toluidine-éosine. ob. 7. oc. 2. ch. claire.

oc. = ovocyte, *m. p.* = membrane péritonéale, *l.* = lacune sanguine, *s. c.* = sang coagulé, *c. t.* = cloison transversale, *a.* = amibocyte.

FIG. 13. Pôle proximal de la dernière chambre ovulaire d'un adulte au moment de la ponte. Gilson. Bleu de toluidine-éosine. ob. 4. oc. 2. ch. claire.

c. f. = cellules folliculaires, *c. t.* = cloison transversale, *ca.* = capitulum.

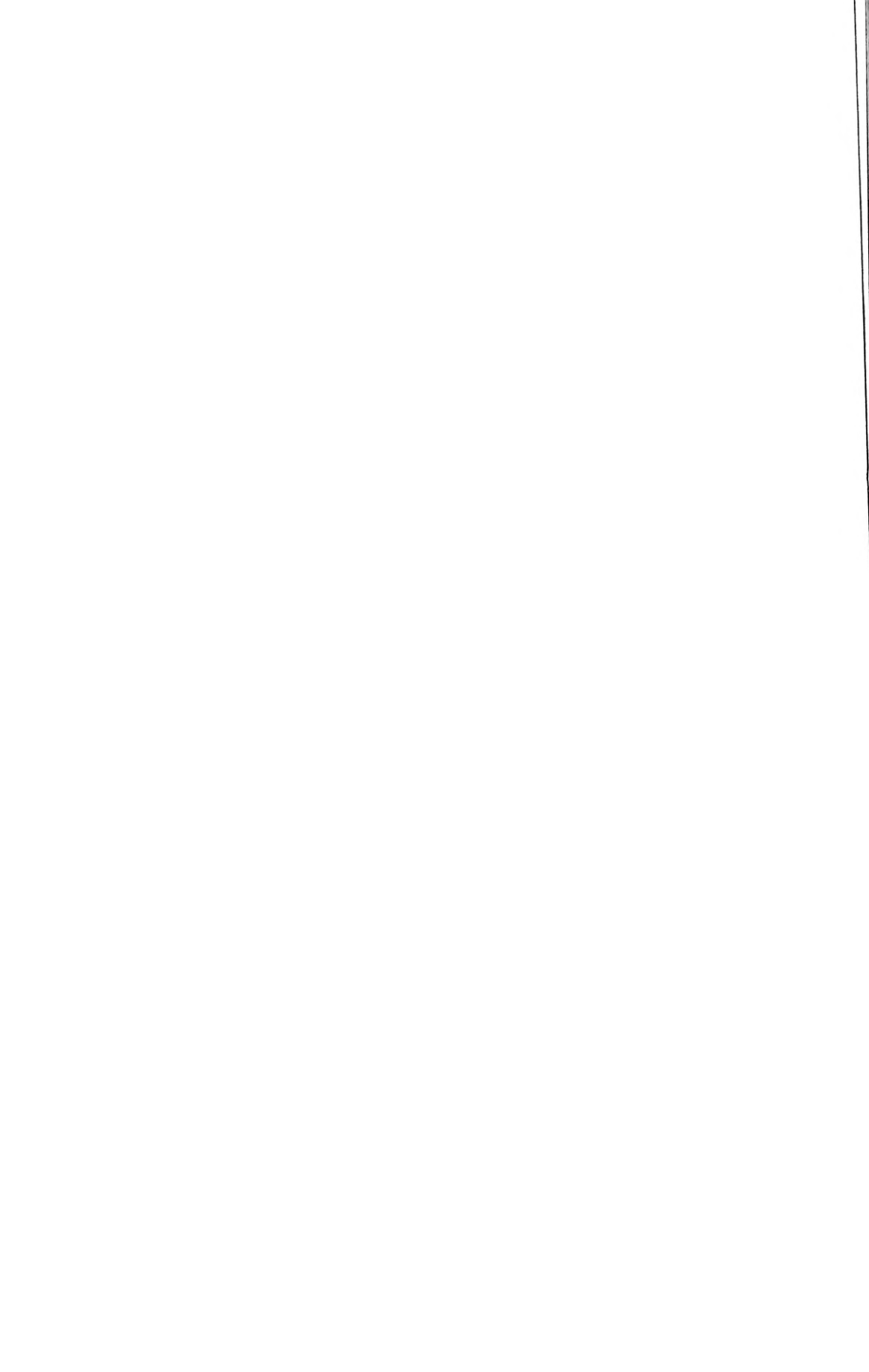
FIG. 14. Fragment du follicule de la dernière chambre ovulaire d'un adulte au moment de la ponte, à la hauteur du bourrelet sutural de l'opercule. Gilson. Bleu de toluidine-éosine. ob. 7. oc. 2. ch. claire.

c. f. = cellules folliculaires, *d.* = dent.

FIG. 15. Follicule vide après la descente de l'œuf dans l'oviducte et restes des chambres distales. Gilson. Bleu de toluidine-éosine. ob. 2. oc. 2. ch. claire.

c. f. d. = cellules folliculaires en dégénérescence, *m. b.* = membrane basale, *c. t.* = cloison transversale, *cy.* = calyculé, *r.* = restes des chambres distales.







Fold-out Placeholder

This fold-out is being digitized, and will be inserted at a future date.



Fold-out Placeholder

This fold-out is being digitized, and will be inserted at a future date.















QL Elkind, Amelie.
509.2 Les tubes
E43 ovariques et
Ent. l'ovogenese chez
Carausius hilaris Br.

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



3 9088 00356870 6

Number QL509.2 E43

Les tubes ovariens et l'ovogenèse chez