DONNÉES HISTOPHYSIOLOGIQUES SUR LA NEURO-SÉCRÉTION

CHEZ QUELQUES ÉPHÉMÉROPTÈRES

INTRODUCTION

L'existence de cellules neuro-sécrétrices dans les centres nerveux des Insectes est connue depuis une quinzaine d'années, mais les données histophysiologiques relatives à ces éléments sont rares.

WEYER (1935), qui signale, le premier, la présence de cellules chargées d'une sécrétion acidophile dans les ganglions cérébroïdes d'*Apis mellifica* s'en tient à cette donnée anatomique.

La préoccupation d'ordre physiologique apparaît trois ans plus tard avec un travail de HANSTRÖM (1938). Cet auteur identifie, dans la *pars intercerebralis* de *Rhodnius prolixus*, des cellules très riches en un produit acidophile ; il rapproche cette constatation des données physiologiques obtenues sur la même espèce par WIGGLESWORTH.

Dans son mémoire fondamental consacré à l'anatomie des ganglions cérébroïdes, de certains organes des sens et des formations endocrines céphaliques chez les Insectes amétaboles, HANSTRÖM (1940) décrit des cellules acidophiles dans la *pars intercerebralis* de tous les Ptérygotes étudiés ; il souligne les rapports étroits entre les *corpora cardiaca* et ces éléments, dont les axones forment le *nervus corporis cardiaci I*. Des arguments tirés de l'anatomie comparée conduisent HANSTRÖM à rapprocher les cellules neuro-sécrétrices de la *pars intercerebralis* des organes frontaux pairs des Crustacés et des Aptérygotes.

Les constatations de HANSTRÖM ont été confirmées et étendues par un certain nombre d'auteurs. C est ainsi que DAY (1940) retrouve, chez des Hyménoptères et chez des Lépidoptères, des cellules analogues à celles identifiées par HANSTRÖM. Il confirme le cheminement des grains acidophiles le long de leurs axones et signale la présence de cellules neuro-sécrétrices dans d'autres centres nerveux, en particulier dans le ganglion frontal et dans le ganglion sous-oesophagien. B. SCHARRER (1941) décrit des faits analogues chez divers Dictyoptères. VOGT (1943) retrouve des cellules neuro-sécrétrices dans les centres nerveux des Diptères brachycères.

L'étude histologique des centres nerveux de *Platysamia cecropia*, faite à l'occasion de recherches expérimentales sur le mécanisme hormonal de la diapause chez les Lépidoptères, conduit WILLIAMS (1948) à l'identification de deux amas latéraux de cellules neuro-sécrétrices, différentes des éléments de la *pars intercerebralis*. CAZAL

(1948) fait des constatations analogues chez des Insectes divers, mais affirme que ces éléments, dont les axones formeraient le *nervus corporis cardiaci* 2, découvert par HANSTRÖM, seraient moins caractéristiques que les cellules de la *pars intercerebralis*. M. THOMSEN (1951) étudie en détail les formations endocrines et les cellules neuro-sécrétrices chez 4 larves de Diptères ; il retrouve les deux groupes latéraux. E. THOMSEN (1952) en confirme la présence chez l'imago de *Calliphora erythrocephala*.

Le fait essentiel qui résulte de cet ensemble de recherches est l'existence, chez tous les Insectes étudiés, d'une « voie neuro-sécrétrice », reliant les cellules à grains acidophiles de la *pars intercerebralis* aux *corpora cardiaca*. Dès 1941, HANSTRÖM souligne l'analogie entre le système *pars intercerebralis-corpora cardiaca-corpora allata* des Insectes et le système hypothalamo-hypophysaire des Vertébrés. Reprise et amplifiée par E. et B. SCHARRER (1944), cette conception a subi un regain d'actualité en raison des progrès récemment accomplis dans l'étude du système hypothalamo-hypophysaire des Vertébrés. En effet, BARGMANN (1949) constate que la coloration par l'hématoxyline chromique-phloxine, mise au point par GOMORI en vue de l'étude du pancréas endocrine, permet de déceler avec une facilité particulière les cellules neuro-sécrétrices des Vertébrés et de suivre le cheminement de leur produit de sécrétion le long des axones. Aussitôt appliquée par BARGMANN et ses élèves à l'étude histologique et expérimentale du système hypothalamo-hypophysaire, cette technique a permis l'obtention de résultats importants, dont le mémoire de BARGMANN, HILD, ORTMANN et SCHIEBLER (1950) donne un aperçu d'ensemble. B. SCHARRER (1951) confirme, au moyen de cette même méthode, le transport de substance chromophile des cellules de la *pars intercerebralis* vers les *corpora cardiaca* de *Leucophaea maderae* et soulève la question des rapports entre ce produit et la sécrétion des *corpora cardiaca ;* les *corpora cardiaca* pourraient ne représenter, d'après B. SCHARRER, qu'un organe de stockage du produit des cellules neuro-sécrétrices. BARGMANN & SCHARRER (1951), E. SCHARRER (1951) envisagent la même éventualité en ce qui concerne le système hypothalamo-hypophysaire des Vertébrés et WELSH (1951), BLISS (1951), PASSANO (1951*a*, 1951*b*) se rallient à une conception analogue en ce qui concerne les rapports de l'organe X et de la glande du sinus chez les Crustacés décapodes.

STUTINSKY (1952) insiste sur l'affinité des cellules neuro-sécrétrices de la *pars intercerebralis* de quelques Insectes (*Gryllus domesticus, Blatella orientalis, Periplaneta americana, Dytiscus marginalis* et *Carausius morosus*) pour l'hématoxyline chromique et redécrit le cheminement du produit de sécrétion vers les *corpora cardiaca ;* les analogies du système neuro-sécréteur des Insectes et du système hypothalamo-hypophysaire des Vertébrés incitent cet auteur à envisager un rôle éventuel du « complexe rétro-cérébral » dans la régulation osmotique. Ce travail comporte également la mention d'une « sécrétion propre des *corpora cardiaca* des *Carausius*, colorée par la phloxine ».

Les données physiologiques sur les cellules neuro-sécrétrices des Insectes sont beaucoup plus sommaires. Mises à part les expériences classiques de WIGGLESWORTH (1939, 1940) et celles de WILLIAMS (1946, 1947, 1948*a*, 1948*b*), l'intervention des cellules neuro-sécrétrices des Phasmides dans le fonctionnement ovarien est rendue probable par les résultats histologiques de DUPONT-RAABE (1951). Récemment, E.

THOMSEN (1952) expose les résultats de l'ablation élective de ces cellules chez l'imago de *Calliphora erythrocephala* et estime que les cellules neuro-sécrétrices de la *pars intercerebralis* représentent l'organe régulateur central du système endocrinien de ce Diptère. POSSOMPÈS (1952) envisage l'intervention des cellules *neuro-sécrétrices* dans le déterminisme de la métamorphose chez *Calliphora erythrocephala*.

En somme, les problèmes relatifs à la neuro-sécrétion chez les Insectes ont retenu l'attention d'un grand nombre de chercheurs, mais leurs travaux ont porté soit sur des Holométaboles, soit sur des Néoptères amétaboles ; nos connaissances sur la neuro-sécrétion chez les Paléoptères sont très sommaires. Les Ephéméroptères, en particulier, n'ont guère été étudiés à ce point de vue que par HANSTRÖM (1940), qui découvre, chez *Ephemera vulgata*, *Cloeon sp.* et *Heptagenia sp.* les cellules neuro-sécrétrices de la *pars intercerebralis* et la chromaticité marquée du *nervus corporis cardiaci* 1. CAZAL (1948), qui reprend cette étude chez *Ephemera vulgata* et chez *Cloeon sp.*, estime que les cellules d'origine du *nervus corporis cardiaci* 1 « se confondent avec les éléments environnants » (1948, p. 164). Nous-mêmes (1950) avons décrit sommairement les cellules neuro-sécrétrices de la *pars intercerebralis* chez 5 espèces d'*Ecdyonuridae*.

La rareté des données précises relatives aux formations neuro-sécrétrices chez les Paléoptères et l'absence de toute donnée histophysiologique sur les rapports entre les éléments neuro-sécréteurs et les formations endocrines chez des Insectes dont l'intérêt au point de vue de la morphologie comparée est bien connu nous ont incité à compléter nos recherches précédentes sur les formations endocrines rétro-cérébrales des Ephéméroptères (1950, 1952*a*, 1952*b*) par l'étude histophysiologique des cellules neuro-sécrétrices des centres céphaliques.

MATERIEL ET TECHNIQUES

La plupart des nos observations histophysiologiques ont été faites sur *Ecdyonurus fluminum* PICTET, dont nous avons pu récolter de nombreuses nymphes dans le ruisseau de la Fontaine Ste Marie, à Meudon (Seine). Les derniers stades du développement postembryonnaire ont été obtenus au laboratoire. Grâce à l'extrême obligeance du Dr. T. T. MACAN (Ambleside, Westmorland, G. B.) nous avons pu étudier, en outre, la nymphe âgée, le subimago et l'imago des deux sexes chez les espèces suivantes :

EPHEMERIDAE	— *Ephemera danica* MULL.
LEPTOPHLEBIIDAE	— *Leptophlebia vespertina* (L.)
	— *Paraleptophlebia submarginata* (STEPH.)
	— *Habrophlebia fusca* (CURT.)
EPHEMERELLIDAE	— *Ephemerella ignita* (PODA)
BAETIDAE	— *Baetis rhodani* (PICT.)
	— *Baetis pumilus* (BURM.)
	— *Centroptilum luteolum* (MULL.)

ECDYONURIDAE — *Ecdyonurus dispar* (CURT.)
— *Ecdyonurus torrentis* KIMMINS
— *Heptagenia lateralis* (CURT.)
— *Rhithrogena semicolorata* (CURT.)

Les individus d'*E. fluminum* ont été fixés par les liquides de Bouin, de Carnoy, de Regaud, de Champy, ainsi que par le Susa et par l'alcool à 90°. Les espèces anglaises nous sont parvenues fixées par les liquides de Bouin et de Carnoy, ainsi que par le formol salé.

L'anatomie microscopique des centres nerveux a été étudiée sur coupes sériées de 5 μ, colorées par l'hémalun-picro-indigocarmin, par la triple coloration de Prenant (variante de Gabe et Prenant, 1949) et par l'Azan. Cette dernière coloration met parfaitement en évidence les cellules neuro-sécrétrices, lorsque le matériel est fixé par un liquide non alcoolique. La coloration par l'hématoxyline chromique-phloxine, appliquée suivant le mode opératoire préconisé par BARGMANN (1949) donne de très bons résultats sur pièces fixées par le Susa, par le liquide de Bouin ou par celui de Regaud. La méthode de Mann-Dominici permet également une bonne mise en évidence des cellules neuro-sécrétrices, dont le produit de sécrétion est fortement acidophile ; associée à l'épreuve de la ribonucléase, elle donne, en outre, des indications relatives à la répartition des ribonucléines pyroninophiles.

Les chondriomes ont été mis en évidence par coloration à la fuchsine d'Altmann-picrate de vert de méthyle (GABE, 1947) et à l'hématoxyline ferrique, sur pièces fixées par le liquide de Regaud (*E. fluminum*) ou par le formol salé (espèces anglaises) et postchromées à la température du laboratoire. Les cellules neuro-sécrétrices apparaissent avec la plus grande netteté sur les préparations ainsi traitées et les méthodes mitochondriales permettent l'étude de leur structure aussi bien que les colorations dites électives.

L'imprégnation osmique des corps de Golgi, suivant la méthode de Nassonov, n'a pu être appliquée qu'à *E. fluminum*.

La recherche des activités phosphatasiques alcalines, suivant la méthode de GOMORI (1946) ne nous a pas donné, chez *E. fluminum*, une mise en évidence des cellules neuro-sécrétrices, qui puisse être comparée à celle décrite par SCHIEBLER (1951) au niveau de l'hypothalamus des Vertébrés ; en effet, toutes les cellules nerveuses des Ephémères, y compris les cellules neuro-sécrétrices sont dotées d'une activité phosphatasique alcaline d'intensité moyenne et les éléments de la *pars intercerebralis* ne se distintinguent pas, sur préparations traitées par la technique de Gomori, des autres cellules ganglionnaires.

RÉSULTATS

D'une manière générale, la mise en évidence des cellules neuro-sécrétrices est facile chez les Ephéméroptères que nous avons étudiés. Même les méthodes générales montrent l'affinité tinctoriale particulière des cellules de la *pars intercerebralis* déjà décrite par HANSTRÖM (1940) et nous ne pouvons pas confirmer l'assertion de CAZAL

(1948, p. 164), suivant laquelle ces éléments se confondraient avec les cellules nerveuses avoisinantes. Les détails de structure des cellules neuro-sécrétrices apparaissent le mieux sur les coupes traitées par les techniques mitochondriales, par l'Azan ou par l'hématoxyline chromique-phloxine et cette dernière méthode est supérieure à toutes les autres pour l'étude du cheminement du produit de sécrétion le long des axones.

Nous avons pu ainsi mettre en évidence, chez les espèces énumérées ci-dessus, trois systèmes neuro-sécréteurs. L'un d'entre eux comporte les cellules de la *pars intercerebralis*, le *nervus corporis cardiaci* 1 et le *corpus cardiacum*. Le deuxième relie des cellules situées dans la région dorso-latérale du protocérébron, en arrière des *corpora pedunculata*, au *corpus cardiacum* ; les axones de ce deuxième groupe cellulaire représentent le *nervus corporis cardiaci* 2. Un troisième système neuro-sécréteur comprend des cellules situées à l'intérieur du ganglion sous-oesophagien, le nerf des *corpora allata* et ces derniers.

§ 1. Les cellules neuro-sécrétrices de la *pars intercerebralis* et le *nervus corporis cardiaci I*.

Les cellules de la *pars intercerebralis* représentent, comme nous l'avons rappelé, le plus anciennement connu parmi les systèmes neuro-sécréteurs des Insectes. Leur existence chez les Ephéméroptères a été signalée par HANSTRÖM (1940) et nous avons pu les retrouver chez toutes les espèces étudiées.

Il s'agit de deux groupes de cellules, situées de part et d'autre de la ligne médiane, dans la partie postérieure et supérieure du protocérébron, à proximité de la voie ocellaire médiane et au-dessus du corps central (FIG. 1). Latéralement, ces amas sont en rapport avec les voies ocellaires latérales.

Les deux amas sont composés de neurones de taille moyenne (12 à 15 μ de grand diamètre). Le noyau de ces cellules occupe en général une position centrale ; il est rond, doté d'une chromatine dont la disposition ne diffère pas de celle de la chromatine des autres cellules ganglionnaires ; le nucléole, rond et homogène, est particulièrement apparent. La particularité essentielle du cytoplasme est la présence en abondance variable, de grains de sécrétion acidophiles. L'examen au faible grossissement permet d'identifier ces cellules grâce à l'affinité pour les colorants acides, et l'exploration méthodique des préparations y montre des grains ou des mottes, dont la taille est variable suivant les stades du développement post-embryonnaire. Ce produit de sécrétion prend l'éosine et la fuchsine acide, l'hématoxyline au fer et l'azocarmin ; l'oxydation permanganique lui confère une affinité marquée pour l'hématoxyline chromique de Gomori (1). La détection des ribonucléines pyroninophiles fait apparaître une disposition assez particulière des corps de Nissl, qui permet de distin-

(1) Le terme de « cellules Gomori-positives » ou de « substance Gomori-positive », utilisé souvent dans les publications récentes consacrées à la neuro-sécrétion, prête à confusion, surtout dans l'exposé de recherches ayant mis en œuvre plusieurs techniques dues à GOMORI ; la désignation « hématoxylinophile », employée par STUTINSKY (1952, p. 63 et 65) est évidemment contraire à tout ce que l'on sait sur le mécanisme des colorations par les laques d'hématoxyline.

guer les cellules neuro-sécrétrices des autres neurones plasmatiques même sur coupes colorées par le vert de méthyle-pyronine ou par le bleu de toluidine sans adjonction d'un colorant acide. En effet, les granules pyroninophiles sont groupés autour des inclusions acidophiles, incolores après emploi de ces deux méthodes, alors qu'ils sont répartis de façon à peu près uniforme dans le cytoplasme des neurones plasmatiques.

La mise en évidence des corps de Golgi ne permet pas de distinguer les cellules neuro-sécrétrices des neurones ordinaires ; la disposition des corps de Golgi, dont la plupart ont la forme de dictyosomes, est la même dans les neurones plasmatiques et dans les cellules neuro-sécrétrices, reconnaissables grâce à leur emplacement et grâce à la teinte jaune des inclusions spécifiques. Les techniques mitochondriales donnent, au contraire, des images très nettes et montrent, à côté des grains acidophiles, fortement colorés par la fuchsine d'Altmann ou par l'hématoxyline au fer (Fig. **7**) des chondriocontes très courts et des mitochondries assez rares, difficiles à voir en raison de l'abondance du produit de sécrétion. Dans les neurones plasmatiques on trouve une disposition du chondriome qui correspond à celle que décrit Hosselet (1931) d'après les colorations vitales : des chondriocontes assez longs, légèrement flexueux, ainsi que des mitochondries, sont répartis de façon à peu près homogène dans le cytoplasme, à l'exception d'une mince collerette péri-nucléaire.

Les axones issus de ces cellules forment le *nervus corporis cardiaci* 1, dont le trajet a été minutieusement suivi par Hanström (1940) ; nous sommes en mesure de confirmer entièrement la description donnée par cet auteur. Groupés en un volumineux faisceau, ces axones se dirigent d'abord en avant, en dedans et en bas ; ils s'entrecroisent avec ceux du côté opposé sur la ligne médiane, dans la partie antérieure du protocérébron, à la hauteur du *lobus accessorius* ; après cette décussation, les deux nerfs restent proches de la ligne médiane, passent au-dessous du *lobus accessorius*, sortent des ganglions cérébroïdes en un point situé près de leurs neurones d'origine et abordent le *corpus cardiacum*.

La chromaticité marquée de ces nerfs apparaît après toutes les fixations et même les colorations topographiques les font apparaître très nettement. Il n'en est pas moins vrai que l'Azan, les méthodes mitochondriales et surtout l'hématoxyline chromique-phloxine permettent de suivre avec une facilité particulière le trajet de ces nerfs et d'analyser le transport de matériel acidophile vers le *corpus cardiacum*. En effet, la raison de cette affinité du *nervus corporis cardiaci* 1 pour les colorants acides est la présence, le long des axones, de grains et de traînées d'une substance, dont les affinités tinctoriales sont les mêmes que celles des inclusions situées dans le cytoplasme des cellules de la *pars intercerebralis* (Fig. **2**). On trouve soit des granulations fines, alignées de façon plus ou moins régulière, soit des traînées souvent noueuses, qui portent des épaississements, soit enfin des masses rondes, dont le diamètre dépasse 1 μ. Ces aspects existent sur tout le trajet intra-ganglionnaire du *nervus corporis cardiaci* 1 et nous n'avons pas décelé d'accumulation en un point quelconque.

Des structures analogues existent dans la portion extra-ganglionnaire, très courte, du *nervus corporis cardiaci* 1. Au sein du *corpus cardiacum*, les fibres nerveuses sont accompagnées du même produit de sécrétion, coloré en bleu intense par

l'hématoxyline chromique. L'ensemble des fibres dessine un réseau irrégulier, dans les mailles duquel se logent les deux catégories cellulaires que nous avons décrites dans un travail précédent (FIG. **16**).

La comparaison des différents stades du développement post-embryonnaire met en évidence des variations très nettes et systématisées au sein de ce système neuro-sécréteur.

Chez les nymphes jeunes d'*E. fluminum*, les cellules neuro-sécrétrices de la *pars intercerebralis* sont peu nettes et la comparaison avec d'autres préparations, confectionnées dans des conditions rigoureusement identiques, démontre qu'il s'agit bien d'un état particulier. Leur taille n'excède pas 10 μ et les granules acidophiles sont rares au sein du cytoplasme, de sorte que les éléments neuro-sécréteurs tranchent peu sur les cellules ganglionnaires voisines (FIG. **3**). Le nervus *corporis cardiaci* 1 est très peu apparent ; on n'y trouve pour ainsi dire pas de granulations acidophiles et le *corpus cardiacum* en est également dépourvu.

Le nombre des cellules neuro-sécrétrices de la *pars intercerebralis* s'accroît progressivement au cours de la vie nymphale (FIG. **4**) et les granulations acidophiles de leur cytoplasme augmentent de nombre ; le contraste entre ces cellules neuro-sécrétrices et les neurones voisins est d'autant plus net que la nymphe est plus âgée. L'examen de nymphes fixées aussitôt après la mue montre que la *pars intercerebralis* ne subit aucune modification au cours des mues nymphales.

C'est chez la nymphe parvenue au dernier stade que les cellules neuro-sécrétrices de la *pars intercerebralis* sont les plus nombreuses et les plus volumineuses (FIG. **5**, **8**). C'est également à ce stade que le transport du produit de sécrétion le long du *nervus corporis cardiaci* 1 devient net (FIG. **10**).

L'approche de la mue subimaginale est marquée par une augmentation d'intensité de ce transport (FIG. **11**) ; le cytoplasme des éléments neuro-sécréteurs de la *pars intercerebralis* est littéralement rempli d'inclusions plus ou moins volumineuses, rondes qui prennent énergiquement tous les colorants acides ; leur abondance masque le noyau.

Au moment de la mue subimaginale, l'importance du transport du matériel sécrétoire vers le *corpus cardiacum* s'accroît encore. Les cellules neuro-sécrétrices se vident partiellement de leur produit de sécrétion et tous les subimago que nous avons pu examiner diffèrent des autres stades du développement post-embryonnaire par l'accumulation importante de grains ou de mottes acidophiles et colorables par l'hématoxyline chromique de Gomori le long du *nervus corporis cardiaci* 1 ainsi que par un aspect vacuolaire très particulier des cellules neuro-sécrétrices de la *pars intercerebralis*.

Chez l'imago, les images de transport du produit des cellules neuro-sécrétrices vers le *corpus cardiacum* sont beaucoup moins nettes que chez le subimago ; l'état vacuolaire des cellules de la *pars intercerebralis* est moins marqué au cours de ce dernier stade de la vie.

Les modifications quantitatives du produit colorable par l'hématoxyline chromique de Gomori à l'intérieur du *corpus cardiacum* suivent celles que nous venons

de signaler dans les cellules neuro-sécrétrices. Le *corpus cardiacum* des nymphes jeunes est dépourvu d'inclusions colorables par l'hématoxyline chromique ; les premières traînées apparaissent chez les nymphes âgées, dont le mésentéron présente les premiers signes d'involution. Le dernier stade nymphal et la mue subimaginale marquent une augmentation considérable de ces structures, qui ne changent plus au cours de la vie imaginale, dont on connaît la brièveté.

§ 2. Les cellules neuro-sécrétrices du groupe latéral et le *nervus corporis cardiaci II.*

HANSTRÖM (1940), à qui l'on doit la découverte du *nervus corporis cardiaci II* et de ses neurones d'origine chez les Ephéméroptères, ne signale aucune particularité de ces neurones. CAZAL (1948), qui reprend cette description sur des espèces déjà étudiées par HANSTRÖM, ne leur assigne aucun caractère particulier.

L'examen de nymphes âgées d'*Ecdyonurus torrentis*, fixées par le liquide de Bouin et colorées par l'Azan nous a permis de constater que ces cellules, situées à proximité immédiate des glomérules des *corpora pedunculata* présentaient des signes histologiques de neuro-sécrétion. Reprenant alors l'étude systématique de ces éléments sur l'ensemble de notre matériel, nous avons pu déceler, dans les neurones d'origine du *nervus corporis cardiaci 2* des signes de neuro-sécrétion limités à une époque bien définie du développement post-embryonnaire.

En effet, les éléments en question se présentent, chez la nymphe jeune et chez la nymphe moyennement évoluée, à mésentéron encore fonctionnel, sous l'aspect habituel des neurones plasmatiques. Ce n'est qu'au cours du dernier stade nymphal, peu de temps avant la mue subimaginale, que les méthodes dites générales y montrent un grand nombre de granulations petites et fortement acidophiles. Au moment de la mue subimaginale, les cytoplasmes de ces cellules sont beaucoup moins riches en produit de sécrétion ; cet appauvrissement continue au cours du stade subimaginal, si bien que les éléments en question ont repris, chez l'imago, l'aspect de neurones plasmatiques banaux.

Les caractères cytologiques des cellules d'origine du *nervus corporis cardiaci 2* sont, au cours du dernier stade nymphal, les mêmes que ceux des cellules neuro-sécrétrices de la *pars intercerebralis*. On y trouve un noyau volumineux, central et nucléolé. Le cytoplasme est littéralement rempli d'une sécrétion acidophile, qui garde tous les colorants plasmatiques usuels, l'azocarmin (FIG. **13** et **14**), l'hématoxyline ferrique ; cette sécrétion se colore en bleu foncé par l'hématoxyline chromique.

Le trajet du *nervus corporis cardiaci* 2 est dessiné, au cours du dernier stade nymphal, comme celui du *nervus corporis cardiaci* 1, du fait du cheminement d'une substance dont les affinités tinctoriales sont les mêmes que celles des inclusions contenues dans les neurones d'origine. Ces images de cheminement n'existent qu'au dernier stade nymphal.

§ 3. Les cellules neuro-sécrétrices du ganglion sous-oesophagien et le nerf des *corpora allata*.

On sait, depuis HANSTROM (1940), que les *corpora allata* des Ephéméroptères sont dépourvus de toute connexion nerveuse directe avec les ganglions cérébroïdes ou avec le *corpus cardiacum ;* leur innervation, dont l'origine sous-œsophagienne paraissait probable à HANSTRÖM, a été mise en évidence par PFLUGFELDER (1947) ; cet auteur a pu suivre les nerfs des *corpora allata* jusque dans la partie caudale du ganglion sous-œsophagien. CAZAL (1948) et nous-mêmes (1950) avons confirmé l'origine sous-œsophagienne de cette innervation.

Or, l'examen des coupes sériées du ganglion sous-œsophagien, colorées par l'Azan ou par l'hématoxyline chromique-phloxine montre, dans l'amas cellulaire ventral, un nombre variable de neurones qui diffèrent des cellules ganglionnaires voisines par les affinités tinctoriales de leurs cytoplasmes. Colorés en rouge intense par l'Azan, en bleu par l'hématoxyline chromique-phloxine, ces cellules doivent leurs affinités tinctoriales particulières à la présence d'un grand nombre de grains ou de masses irrégulières, identiques à celles que l'on rencontre dans les cellules neuro-sécrétrices de la *pars intercerebralis* (FIG. **16** et **17**).

La disposition des corps de Nissl dans ces cellules rappelle celle que nous avons signalée à propos des cellules d'origine du *nervus corporis cardiaci* 1. Les grains basophiles et pyroninophiles, dont la taille est très petite, sont groupés autour des grains de sécrétion. Les corps de Golgi de ces éléments ne présentent aucune particularité. Les techniques mitochondriales font apparaître les grains de sécrétion avec une grande netteté et permettent de suivre le cheminement du produit le long des axones (FIG. **18**) au même titre que la coloration par l'Azan ou par l'hématoxyline chromique-phloxine.

Le trajet intra-ganglionnaire de ces axones peut-être suivi très facilement. A partir des neurones d'origine, situés dans le tiers caudal du ganglion sous-œsophagien, les fibres se dirigent dans le sens dorsal et médial ; elles atteignent le raphé médian du ganglion et cheminent alors en avant et en haut, si bien qu'elles atteignent la face dorsale du ganglion sous-œsophagien dans un plan transversal situé en arrière de la limite postérieure du tentorium. Chaque nerf traverse la ligne médiane, en se croisant avec celui du côté opposé dans la couche dorsale du ganglion sous-œsophagien et rejoint le *corpus allatum* correspondant après un trajet extra-ganglionnaire assez court, oblique en haut, en dehors et en avant.

Les images de cheminement du produit acidophile sont très rares dans la partie extra-ganglionnaire des nerfs des *corpora allata ;* nous n'en avons jamais trouvé au sein des *corpora allata* ou dans la partie distale de ce nerf, qui se termine dans la glande ventrale (PFLUGFELDER, 1947, ARVY & GABE, 1950).

L'évolution de ce troisième système neuro-sécréteur au cours du développement post-embryonnaire est très différente de celles que nous avons eu à décrire précédemment. En effet, les cellules neuro-sécrétrices sont les plus nombreuses et les plus riches en produit de sécrétion chez les nymphes dont le mésentéron est encore

fonctionnel. Au cours des derniers stades nymphaux le nombre des cellules riches en produit de sécrétion diminue régulièrement ; on en rencontre encore deux au dernier stade nymphal. Chez le subimago, ces éléments sont en tous points comparables aux neurones environnants, dont ne les distingue aucune particularité cytologique et il en est de même chez l'imago.

DISCUSSION DES RÉSULTATS

Les données exposées ci-dessus doivent être discutées à plusieurs points de vue.

Du point de vue de la *cytologie de la cellule neuro-sécrétrice* en général, nos constatations confirment, à propos d'un matériel nouveau, des faits antérieurement connus. Les affinités du produit de sécrétion des cellules neuro-sécrétrices pour tous les colorants acides, pour l'hématoxyline et pour l'azocarmin sont bien établies chez les Vertébrés et chez divers Invertébrés. De même, l'affinité de ce produit pour l'hématoxyline chromique pouvait être prévue d'après l'ensemble de son comportement à l'égard des réactifs histologiques et nos résultats sont en accord avec les constatations faites sur d'autres Insectes. Il y a d'ailleurs lieu de faire remarquer, à ce propos, que la coloration par l'hématoxyline chromique-phloxine, dont les avantages pratiques ont été soulignés ci-dessus, ne représente nullement une coloration spécifique de la « substance neuro-sécrétrice ». Certes, les cellules neuro-sécrétrices de tous les Vertébrés et de tous les Insectes étudiés à cet égard, prennent l'hématoxyline chromique dans les conditions techniques définies par Gomori ; il en est de même de l'organe X des Crustacés décapodes (Bliss, 1951, Passano, 1951*a*) et des cellules neuro-sécrétrices de certains Mollusques (Gabe, recherches inédites). L'éventualité opposée peut, toutefois, se produire. Defretin (1952) vient de signaler le fait que les cellules neuro-sécrétrices de *Nereis irrorata* Malmgren contiennent un produit que l'hématoxyline chromique ne colore pas et le produit de sécrétion des cellules neuro-sécrétrices chez certains Gastéropodes taenioglosses est coloré en rouge intense par l'hématoxyline chromique-phloxine (M. Gabe, inédit). De toute façon, l'affinité du produit de sécrétion des cellules neuro-sécrétrices pour l'hématoxyline chromique ne permet, dans l'état actuel de nos connaissances, aucune déduction relative à la nature chimique de ce composé.

Le processus sécrétoire des cellules de la *pars intercerebralis* et des autres cellules neuro-sécrétrices des Ephéméroptères correspond à l'une des éventualités analysées par E. Scharrer et collaborateurs (1946). L'apparition du produit de sécrétion est contemporaine d'une raréfaction des corps de Nissl qui sont d'autant plus clairsemés que la cellule est plus riche en produit acidophile. Nous n'avons jamais trouvé la traduction morphologique d'une intervention directe du noyau dans ce processus de sécrétion. Nos préparations ne permettent pas d'affirmer une intervention des corps de Golgi dans l'élaboration des grains de sécrétion de la cellule neuro-sécrétrice ; quant à une intervention éventuelle du chondriome, l'étude en est rendue particulièrement difficile par la taille relativement petite des cellules et par l'identité des affinités tinctoriales des chondriosomes et du produit de sécrétion.

Le cheminement le long des axones se fait, chez les Ephéméroptères que nous avons étudiés, suivant les modalités longuement décrites à propos des Vertébrés et il nous a paru inutile d'y insister.

Quant à la destinée de ce produit dans l'organe récepteur, nous avons décrit les aspects que montre la coloration par l'hématoxyline chromique-phloxine dans le *corpus cardiacum* ; la substance mise en évidence par l'hématoxyline chromique reste toujours en dehors des cellules du *corpus cardiacum* et nous n'avons jamais constaté la moindre traduction de son passage dans le milieu intérieur de l'animal. Il ne nous a pas été possible de déceler une substance colorée par l'hématoxyline chromique à l'intérieur du *corpus allatum* ou de la glande ventrale.

Du point de vue de la *morphologie comparée*, la signification du premier des trois systèmes neuro-sécréteurs que nous avons décrits ci-dessus est bien connue depuis HANSTRÖM (1940). Nous avons rappelé que, d'après cet auteur, les particularités histologiques des cellules de la *pars intercerebralis* et le trajet du *nervus corporis cardiaci* 1 autorisent l'homologation de ces cellules aux organes frontaux pairs des Aptérygotes ; ceux-ci doivent, à leur tour, être rapprochés des organes frontaux pairs des Crustacés. Le deuxième système neuro-sécréteur, qui comporte les groupes latéraux de cellules neuro-sécrétrices et les *nervi corporis cardiaci* 2 n'a été mis en évidence que chez les Insectes Ptérygotes ; l'existence même d'un *nervus corporis cardiaci* 2 chez les Aptérygotes est niée par HANSTRÖM (1940). Quant au troisième système, qui assure l'innervation des *corpora allata*, ses connexions rendent assez malaisée l'homologation avec les cellules neuro-sécrétrices décrites chez d'autres Insectes Ptérygotes. On sait, en effet, que l'innervation des *corpora allata* par le ganglion sous-œsophagien n'existe, parmi les Insectes Ptérygotes, que chez les Ephéméroptères. Chez les Aptérygotes, le corps jugal des Thysanoures, décrit par CHAUDONNERET (1946) et interprété par cet auteur comme un *corpus allatum*, est innervé par le ganglion sous-œsophagien. La position ventrale des *corpora allata* des Ephéméroptères et leur innervation par le ganglion sous-œsophagien représentent probablement un caractère primitif, qui a disparu chez tous les autres Ptérygotes étudiés à cet égard ; de ce fait, les cellules neuro-sécrétrices du ganglion sous-œsophagien des Ephéméroptères, cellules dont les axones forment les nerfs des *corpora allata*, ne peuvent pas être comparées aux cellules neuro-sécrétrices décrites dans le ganglion sous-œsophagien des autres Insectes Ptérygotes.

L'évolution des trois systèmes neuro-sécréteurs en fonction du *développement post-embryonnaire* ne prend toute sa signification que si on la compare à l'évolution de l'organe auquel se rendent les axones issus des cellules neuro-sécrétrices. En effet, nous avons pu établir, dans un travail précédent (1950) que le *corpus cardiacum* des *Ecdyonuridae* subit, durant les derniers stades du développement post-embryonnaire, une augmentation de volume, alors que les *corpora allata* et la glande ventrale atteignent leur maximum de développement au moment où apparaissent les premiers signes histologiques d'involution du mésentéron et régressent à partir de ce moment. L'étude quantitative, faite chez les espèces étudiées en vue du présent travail, confirme entièrement nos données précédentes en ce qui concerne les *Ecdyonuridae*. L'évolution des *corpora allata* et du *corpus cardiacum* des autres familles étudiées ici est identique

à celle de ces organes chez les *Ecdyonuridae* (FIG. DE TEXTE I à III); la régression de la glande ventrale est plus complète chez les *Ecdyonuridae*, dont la vie subimaginale est plus longue que celle de tous les autres Ephéméroptères, si bien qu'on en trouve encore des traces chez l'imago des *Ephemeridae*, des *Leptophlebiidae*, des *Ephemerellidae* et des *Baetidae* que nous avons examinées.

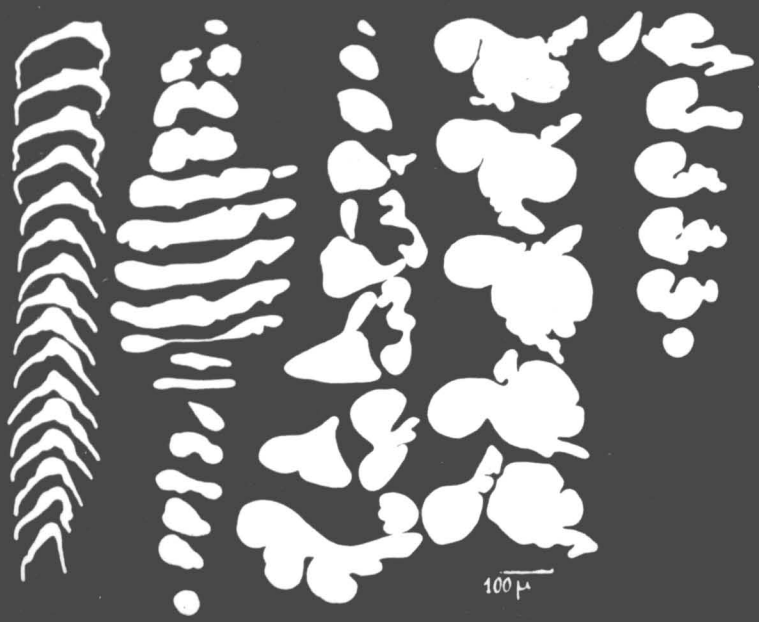


FIG. DE TEXTE I. — Dessins des coupes sériées du *corpus cardiacum* (1e rangée), du *corpus allatum* (2e rangée) et de la glande ventrale droite (3e à 5e rangée) chez une nymphe jeune d'*Ecdyonurus dispar*, à mésentéron encore fonctionnel.

Or, cette augmentation de volume du *corpus cardiacum* au cours du dernier stade nymphal est contemporaine du maximum d'abondance du produit de sécrétion acidophile dans les cellules neuro-sécrétrices de la *pars intercerebralis*. C'est au moment de la mue subimaginale, époque d'apparition de traductions morphologiques d'un phénomène sécrétoire dans le *corpus cardiacum*, que les cellules neuro-sécrétrices de la *pars intercerebralis* montrent des aspects de vacuolisation et que les images de transport du produit vers le *corpus cardiacum* sont les plus nettes. C'est également au cours du dernier stade nymphal et au moment de la mue subimaginale que l'on constate la présence d'un produit de sécrétion acidophile dans les cellules d'origine du *nervus corporis cardiaci 2*, cellules qui, chez la nymphe moins évoluée et chez l'imago, sont identiques aux neurones environnants.

Toute différente est la chronologie de l'évolution du troisième groupe de cellules neuro-sécrétrices, dont les axones assurent l'innervation des *corpora allata* et de la glande ventrale. Le maximum d'activité se situe vers le milieu de la vie nymphale, à un moment où le mésentéron est encore fonctionnel; c'est précisément

à ce stade que s'achève la croissance des *corpora allata* et de la glande ventrale ; la diminution du nombre des cellules neuro-sécrétrices dans le ganglion sous-œsophagien est suivie de près par la diminution de taille des *corpora allata* et de la glande ventrale.

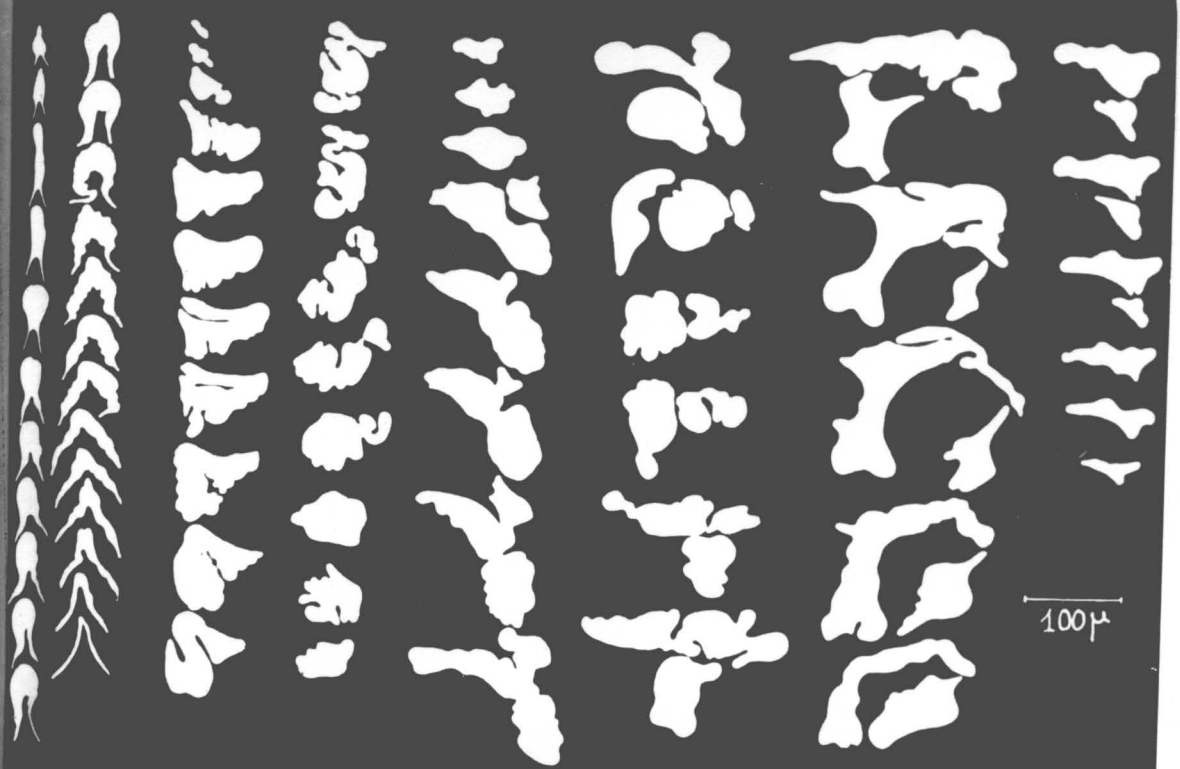


FIG. DE TEXTE II. — Dessins des coupes sériées du *corpus cardiacum* (1e et 2e rangée) du *corpus allatum* droit (3e et 4e rangée) et de la glande ventrale droite (5e à 8e rangée) chez le subimago ♂ d'*Ecdyonurus dispar*.

Malgré leur chronologie différente, les deux cycles sont donc superposables en ce sens que le maximum d'abondance du produit de sécrétion acidophile dans les cellules neuro-sécrétrices et dans leurs axones correspond au maximum de taille des organes dont ces axones assurent l'innervation.

La recherche d'un *rapport éventuel entre le cheminement du produit acidophile le long des axones et la sécrétion* des *corpora allata* est assez difficile. Comme nous l'avons signalé ci-dessus, il ne nous a pas été possible de déceler, à l'intérieur des *corpora allata*, un produit colorable par l'hématoxyline chromique. On sait, d'autre part, que des signes certains d'une sécrétion des *corpora allata* n'ont été signalés, parmi les Ephéméroptères, que dans la famille des *Leptophlebiidae* (ARVY & GABE, 1952*a*). Chez les 4 représentants de cette famille que nous avons pu étudier dans ce travail, l'accumulation d'un produit de sécrétion dans la lumière des *corpora allata* (qui sont creux chez les *Leptophlebiidae*) s'accentue d'ailleurs aux derniers

stades du développement post-embryonnaire ; elle est contemporaine d'une réduction de volume de ces organes.

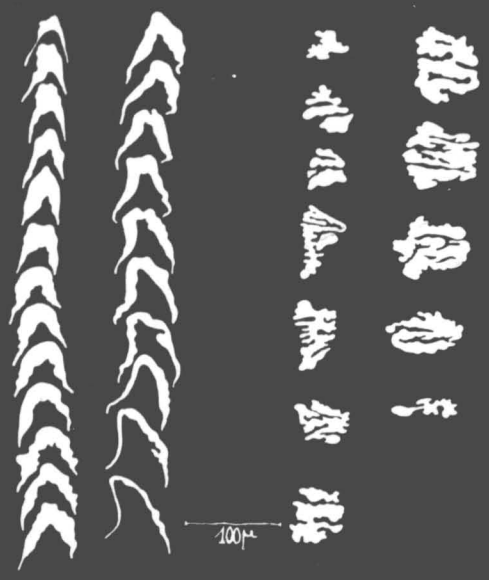


FIG. DE TEXTE III. — Dessins des coupes sériées du *corpus cardiacum* (1e et 2e rangée) et du *corpus allatum droit* (3e et 4e rangée) chez l'imago ♂ d'*Ecdyonurus dispar*. L'atrophie de la glande ventrale va jusqu'à la disparition complète de l'organe.

Il n'en est pas de même de la sécrétion du *corpus cardiacum*, dont les rapports avec les deux systèmes neuro-sécréteurs qui assurent l'innervation de cet organe sont évidents. En effet, cette sécrétion, très passagère, n'existe que chez le subimago. Or, c'est précisément à ce stade que le *corpus cardiacum* contient le plus de substance colorable par l'hématoxyline chromique de Gomori ; c'est également à ce stade que l'on trouve des aspects nets de « vacuolisation » des cellules neuro-sécrétrices et que les images de transport le long des axones sont les plus évidentes.

Cette chronologie de l'évolution des cellules neuro-sécrétrices de la *pars intercerebralis* et de celles des groupes latéraux, situés à proximité des *corpora pedunculata*, montre de façon indiscutable le sens du cheminement de la substance colorable par les colorants acides et par l'hématoxyline chromique ; en effet, des images de « vacuolisation » des cellules de la *pars intercerebralis*, images qui existent chez tous les individus au stade subimago et que nous n'avons rencontrées à aucun autre stade, coïncident dans le temps avec un maximum d'abondance du produit de sécrétion le long des axones et au sein du *corpus cardiacum*. Il est donc certain que le produit provient des cellules neuro-sécrétrices et se dirige vers le *corpus cardiacum*. L'hypothèse d'une « neurocrinie » des *corpora cardiaca*, avancée par CAZAL (1948, p. 214) n'est pas à retenir.

Le produit de sécrétion des cellules du *corpus cardiacum*, dont nous avons signalé l'existence chez le subimago des *Ecdyonuridae* (1950) et que nous avons pu retrouver chez toutes les autres espèces envisagées ici, est différent de la substance élaborée par les cellules neuro-sécrétrices. En effet, le produit acidophile responsable des affinités tinctoriales des cellules neuro-sécrétrices des Ephéméroptères est très mal conservé par le fixateur de Carnoy ; sa dissolution n'est, toutefois, pas aussi complète que celle du produit des cellules hypothalamiques des Vertébrés. Le produit de sécrétion du *corpus cardiacum* est, au contraire, parfaitement conservé par le liquide de Carnoy. D'autre part, l'hématoxyline chromique-phloxine colore le produit des cellules de la *pars intercerebralis* en bleu, alors que les grains de sécrétion élaborés par les cellules du *corpus cardiacum* prennent une teinte rouge intense. De ce fait, l'hypothèse suivant laquelle le *corpus cardiacum* ne serait qu'un organe de stockage n'est pas à retenir ; l'accumulation du produit de sécrétion des cellules neuro-sécrétrices dans le *corpus cardiacum*, telle qu'elle a été décrite par B. Scharrer (1951) chez *Leucophaea maderae* existe également chez les Ephéméroptères, mais le *corpus cardiacum* contient, en plus, un autre produit de sécrétion, dont le comportement à l'égard des réactifs histologiques est tout différent. Signalons, à ce sujet, que la glande du sinus des Crustacés malacostracés, également interprétée comme étant un « organe de stockage » du produit de sécrétion élaboré dans l'organe de Hanström (organe X), contient aussi deux produits de sécrétion différents par leur comportement à l'égard des fixateurs et par leurs réactions histochimiques ; l'un de ces produits semble bien provenir de l'organe X, mais l'autre est formé sur place (Gabe, 1952).

Quant à la *signification fonctionnelle* des modifications qui surviennent dans les systèmes neuro-sécréteurs reliés au *corpus cardiacum* en fonction du développement post-embryonnaire des Ephéméroptères étudiés ici, nos données histophysiologiques sont en accord avec les résultats de l'expérimentation physiologique. En effet, l'intervention de ces cellules dans le déclenchement des mues a été prouvée de façon irréfutable par Wigglesworth (1939, 1940). Les expériences de Williams (1946, 1947, 1948*a*, 1948*b*) établissent leur rôle dans la métamorphose chez *Platysamia cecropia*. Chez *Calliphora erythrocephala* enfin, l'intervention des cellules neuro-sécrétrices dans la métamorphose a été établie au moyen d'expériences d'ablation et de réimplantation de fragments des ganglions cérébroïdes par Possompès (1952). Nos propres constatations conduisent à assigner aux cellules neuro-sécrétrices, dont les axones forment les *nervi corporis cardiaci* un rôle dans les phénomènes qui se déroulent au moment du dernier stade nymphal et de la mue subimaginale.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Notre étude de la neuro-sécrétion chez 5 familles d'Ephéméroptères apporte donc les précisions suivantes :

1° A côté du système neuro-sécréteur qui comporte les cellules de la *pars intercerebralis*, les *nervi corporis cardiaci* 1 et le *corpus cardiacum*, système découvert par Hanström, les ganglions cérébroïdes des Ephéméroptères en contiennent un

deuxième, dont les neurones d'origine siègent à proximité des glomérules des *corpora pedunculata* et dont les axones forment les *nervi corporis cardiaci 2*. Un troisième système neuro-sécréteur est représenté par des cellules qui siègent dans le tiers caudal du ganglion sous-œsophagien et dont les axones forment les nerfs des *corpora allata* et de la glande ventrale.

2° Les particularités cytologiques des cellules neuro-sécrétrices rappellent, de très près, celles qui ont été signalées chez les Vertébrés et chez divers Invertébrés. Le produit de sécrétion, dont l'accumulation au sein du cytoplasme est contemporaine d'une diminution des corps de Nissl, prend énergiquement tous les colorants acides, l'azocarmin et l'hématoxyline au fer. L'oxydation permanganique lui confère une forte affinité pour l'hématoxyline chromique.

3° Le cheminement du produit de sécrétion le long des axones se fait avec les mêmes modalités que chez les Vertébrés. C'est à ce cheminement qu'est due la facilité de la mise en évidence des deux paires de *nervi corporis cardiaci* et c'est grâce à lui que nous avons pu identifier le trajet intra-ganglionnaire des nerfs des *corpora allata*. Le produit de sécrétion des cellules de la *pars intercerebralis* peut être mis en évidence au sein du *corpus cardiacum*, où il s'accumule entre les cellules de cet organe ; nous n'avons jamais trouvé un produit colorable par l'hématoxyline chromique dans les *corpora allata* ou dans la *glande* ventrale.

4° Chacun des trois systèmes neuro-sécréteurs subit, au cours du développement post-embryonnaire, des modifications que nous avons pu retrouver chez toutes les espèces examinées.

Les cellules de la *pars intercerebralis* sont peu distinctes chez la nymphe jeune ; le produit de sécrétion augmente régulièrement au cours de la vie nymphale et atteint son maximum d'abondance peu de temps avant la mue subimaginale. C'est au moment de cette mue qu'apparaissent, dans les cellules de la *pars intercerebralis*, des images de vacuolisation, qui n'existent pas au cours des stades précédents et que le cheminement du produit acidophile jusqu'au *corpus cardiacum*, où il s'accumule, atteint son maximum d'intensité. La sécrétion propre des cellules du *corpus cardiacum*, qui n'existe que chez le subimago, se traduit par l'accumulation d'un produit différent du matériel sécrétoire venu de la *pars intercerebralis ;* ce produit de sécrétion du *corpus cardiacum* passe dans le milieu intérieur du subimago.

Les cellules neuro-sécrétrices situées près des *corpora pedunculata* ne contiennent un produit acidophile et colorable par l'hématoxyline chromique qu'au cours du dernier stade nymphal et au moment de la mue subimaginale.

Quant aux cellules neuro-sécrétrices du ganglion sous-œsophagien, dont les axones forment les nerfs des *corpora allata*, le maximum d'abondance du produit de sécrétion correspond aux derniers stades nymphaux où le mésentéron est encore fonctionnel.

5° Dans les trois cas, le stade de la plus grande abondance du produit de sécrétion au sein des cellules neuro-sécrétrices précède de peu le moment où les organes endocrines innervés par ces cellules atteignent leur taille maxima ; les rapports entre l'activité des cellules neuro-sécrétrices des ganglions cérébroïdes et celle du *corpus cardiacum* sont particulièrement nets du fait que le fonctionnement de ce dernier organe se traduit par l'élaboration de grains de sécrétion acidophiles.

6° L'évolution des trois systèmes neuro-sécréteurs au cours du développement post-embryonnaire est donc comparable à celle des organes dont l'innervation est assurée par les cellules neuro-sécrétrices. Les données histophysiologiques autorisent l'hypothèse suivant laquelle le système neuro-sécréteur du ganglion sous-œsophagien, les *corpora allata* et la glande ventrale joueraient un rôle physiologique particulier au cours de la vie nymphale, alors que les cellules neuro-sécrétrices situées dans les ganglions cérébroïdes et le *corpus cardiacum* interviendraient surtout au moment des derniers stades du développement post-embryonnaire.

BIBLIOGRAPHIE

Arvy, L. & Gabe, M., 1950 : Données histophysiologiques sur les formations endocrines rétro-cérébrales chez les *Ecdyonuridae* (Ephéméroptères) ; Bull. Soc. zool. France, **75**, 267-285.

Id., Id., 1952*a* : Particularités morphologiques des *corpora allata* chez les *Leptophlebiidae* (Ephéméroptères) ; Experientia, **8**, 12-14.

Id., Id., 1952*b* : Particularités morphologiques des formations endocrines rétro-cérébrales chez *Ecdyonurus dispar* (Curt) et chez *Ecdyonurus torrentis* Kimmins ; Bull. Soc. zool. France, **77**, 229-230.

Bargmann, W., 1949 : Über die neurosekretorische Verknüpfung von Hypothalamus und Hypophyse ; Klin. Wschr., **27**, 617-622.

Bargmann, W., Hild, W., Ortmann, R. & Schiebler, Th. H., 1950 : Morphologische und experimentelle Untersuchungen über das hypothalamisch-hypophysäre System ; Acta neurovegetativa, **1**, 233-275.

Bargmann, W. & Scharrer, E., 1951 : The site of origin of the hormones of the posterior pitutary ; Amer. Scientist, **39**, 255-259.

Bliss, D. E., 1951 : Metabolic effects of sinus gland or eyestalk removal in the land crab, *Gecarcinus lateralis* ; Anat. Rec., **111**, 86-87.

Cazal, P., 1948 : Les glandes endocrines rétro-cérébrales des Insectes (Étude morphologique) ; Bull. biol. France et Belgique, Suppl. **32**, 227 pages.

Chaudonneret, J., 1946 : Sur la présence d'une glande neurendocrine dans la maxille de *Thermobia domestica* ; C. R. Acad. Sciences, Paris, **223**, 292-293.

Day, M. F., 1940 : Possible sources of internal secretions in the heads of some holometabolous insects ; Anat. Rec., **78**, 364.

Defretin, R., 1952 : Aspects de neuro-sécrétion chez *Nereis irrorata* Malmgren ; C. R. Acad. Sciences, Paris, **235**, 100-102.

Dupont-Raabe, M., 1951 : Étude morphologique et cytologique du cerveau de quelques Phasmides ; Bull. Soc. zool. France, **76**, 386-397.

Gabe, M., 1947 : Sur l'emploi du picrate de vert de méthyle pour la différenciation de la coloration d'Altmann ; Bull. Histol. appl., **24**, 5-8.

Id., 1952 : Particularités histochimiques de l'organe de Hanström (organe X) et de la glande du sinus chez quelques Crustacés décapodes ; C. R. Acad. Sciences, Paris, **235**, 90-92.

Gabe, M. et Prenant, M., 1949 : Contribution à l'étude cytologique et histochimique du tube digestif des Polyplacophores ; Arch. Biologie, **60**, 39-77.

Gomori, G., 1941 : Observations with differential stains on human islets of Langerhans ; Amer. J. Pathol., **17**, 395-406.

Id., 1946 : The study of enzymes in tissue sections ; Amer. J. clin. Path., **16**, 347-352.

Hanström, B., 1938 : Zwei Probleme betreffs der hormonalen Lokalisation im Insektenkopf ; K. Fysiogr. Sallsk. Handl. Lund, N. F., **49**, 3-17.

Id., 1940 : Inkretorische Organe, Sinnesorgane und Nervensystem des Kopfes einiger niederer Insektenordnungen ; K. seveska Vetenskapsakad. Handl., (3), **18**, 1-265.

Id., 1941 : Einige Parallelen im Bau und in der Herkunft der inkretorischen Organe der Arthropoden und der Vertebraten ; K. Fysiogr. Sallsk. Handl. Lund, N. F., **52**, 1-19.

Hosselet, C., 1931 : Contribution à l'étude du chondriome chez les Insectes. Thèse Sciences, Paris.

Passano, L. M., 1951*a* : The X-organ-sinus gland neurosecretory system in crabs ; Anat. Rec., **111**, 86.

Id. 1951*b* : The X-organ a neurosecretory gland controlling molting in crabs ; Anat. Rec., **111**, 143.

Pflugfelder, O., 1947 : Über die Ventraldrüsen und einige andere inkretorische Organe des Insektenkopfes ; Biol. Zbl., **66**, 211-235.

Possompès, B., 1952 : Thèse Doct. Sciences, Paris (sous presse).

Scharrer, B., 1941 : Neurosecretion. II. Neurosecretory cells in the central nervous system of cockroaches ; J. comp. Neurol., **74**, 93-108.

Id., 1951 : The storage of neurosecretory material in the *corpus cardiacum* ; Anat. Rec., **111**, 554-555.

Scharrer, E., 1951 : Neurosecretion. X. A relationship between the paraphysis and the paraventricular nucleus in the garter-snake (*Thamnophis sp.*) ; Biol. Bull., **101**, 106-113.

Scharrer, E. & Scharrer, B., 1944 : Neurosecretion. VI. A comparison between the *intercerebralis-cardiacum-allatum* system of the insects and the hypothalamo-hypophyseal system of the vertebrates ; Biol. Bull., **87**, 242-251.

Id., Id., 1945 : Neurosecretion ; Physiol. Rev., **25**, 171-181.

Stutinsky, F., 1952 : Étude du complexe rétro-cérébral de quelques Insectes avec l'hématoxyline chromique ; Bull. Soc. zool. France, **77**, 61-67.

Thomsen, E., 1952 : Functional significance of the neurosecretory brain cells and the *corpus cardiacum* in the female blowfly, *Calliphora erythrocephala* Meig. J. exp. Biology, **29**, 137-172.

Thomsen, M., 1951 : Weismans ring and related organs in larvae of Diptera ; Danske Selsk. Biol. Skr., **6**, 1-32.

Vogt, M., 1943 : Zur Produktion und Bedeutung metamorphosefördernder Hormone während der Larvenentwicklung von *Drosophila* ; Biol. Zbl., **63**, 395-446.

Welsh, J. H., 1951 : New evidence concerning the source and action of the eyestalk hormone ; Anat. Rec., **111**, 26.

Weyer, Fr., 1935 : Über drüsenartige Nervenzellen im Gehirn der Honigbiene, *Apis mellifica* L. ; Zool. Anz., **112**, 137-141.

Wigglesworth, V. B., 1939 : Source of the moulting hormone in *Rhodnius* ; Nature, Lond., **144**, 753.

Id., 1940 : The determination of characters at metamorphosis in *Rhodnius prolixus (Hemiptera)* ; J. exp. Biol., **17**, 201-222.

Williams, C. M., 1946 : Physiology of insect diapause : the role of the brain in the production and termination of pupal dormancy in the giant silkworm, *Platysamia cecropia* ; Biol. Bull., **90**, 234-243.

Id., 1947 : Physiology of the insect diapause. Interaction between the pupal brain and prothoracic glands in the metamorphosis of the giant silkworm, *Platysamia cecropia* ; Biol. Bull., **93**, 89-98.

Id., 1948*a* : The endocrinology of diapause ; Bull. Biol. France Belgique, suppl., **33**, 52-56.

Id., 1948*b* : Extrinsic control of morphogenesis as illustrated in the metamorphosis of insects ; Growth Symposium, **12**, 61-74.

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE I

FIG. **1**. Coupe transversale du protocérébron chez une nymphe moyennement évoluée d'*Ecdyonurus fluminum*. Bouin, Azan, 100 ×. Remarquer les ocelles latéraux, les voies ocellaires et les deux amas de cellules neuro-sécrétrices (en noir) de la *pars intercerebralis*, de part et d'autre de la voie ocellaire médiane.

FIG. **2**. Coupe de la *pars intercerebralis* chez un subimago ♀ de *Paraleptophlebia submarginata*. Bouin, Azan, 450 ×. Remarquer les cellules neuro-sécrétrices et les *nervi corporis cardiaci* 1.

FIG. **3**. Coupe de la *pars intercerebralis* chez une nymphe jeune d'*Ecdyonurus fluminum* (longueur 4 mm.). Bouin, hématoxyline chromique-phloxine, 250 ×. Cellules neuro-sécrétrices rares, petites et peu apparentes.

FIG. **4**. Coupe de la même région chez une nymphe plus évoluée de la même espèce (longueur 6 mm.). Même technique et même grossissement. Cellules neuro-sécrétrices nettement individualisées, mais peu nombreuses et petites.

FIG. **5**. Coupe d'une nymphe évoluée de la même espèce (longueur 12 mm.). Même technique et même grossissement. Cellules neuro-sécrétrices nombreuses et volumineuses.

FIG. **6**. Coupe d'un subimago de la même espèce, fixé 4 minutes après la mue subimaginale. Même technique et même grossissement. Remarquer la vacuolisation de certaines cellules neuro-sécrétrices et l'importance du transport de matériel sécrétoire le long des *nervi corporis cardiaci* 1.

FIG. 7. Coupe de la *pars intercerebralis* chez une nymphe âgée de *Rhithrogena semicolorata*. Bouin, hématoxyline chromique-phloxine, 450 ×. Remarquer l'abondance du produit de sécrétion des cellules neuro-sécrétrices (en noir).

FIG. 8. Coupe de la *pars intercerebralis* du subimago de la même espèce. Même technique et même grossissement ; remarquer la netteté du transport de matériel sécrétoire dans le *nervus corporis cardiaci* 1 (à gauche de la ligne médiane).

FIG. 9. Détail d'une coupe de la *pars intercerebralis* chez une nymphe âgée d'*Ecdyonurus dispar*. Formol chromé, hématoxyline ferrique, 1000 ×. Remarquer la sidérophilie intense des grains de sécrétion dans les 3 cellules neuro-sécrétrices.

PLANCHE II

FIG. 10. Détail d'une coupe de la *pars intercerebralis* chez une nymphe d'*Ecdyonurus fluminum*, fixée peu de temps après la dernière mue nymphale. Bouin, hématoxyline chromique-phloxine, 1000 ×. Cellules neuro-sécrétrices très riches en produit de sécrétion.

FIG. 11. Même région chez une nymphe de la même espèce, fixée peu de temps avant la mue subimaginale. Même technique et même grossissement. Début de la vacuolisation des cytoplasmes des cellules neuro-sécrétrices, intensification du transport de substance le long du *nervus corporis cardiaci* 1.

FIG. 12. Même région chez un subimago fixé 4 minutes après la mue subimaginale (vue d'ensemble de la *pars intercerebralis* représentée figure **6**). Même technique et même grossissement. Vacuolisation des cellules neuro-sécrétrices, transport intense de matériel sécrétoire le long du *nervus corporis cardiaci* 1.

FIG. 13. *Corpus cardiacum* du même animal. Même technique et même grossissement. Remarquer le produit sécrétoire coloré en noir (en bleu sur la préparation), dont l'ensemble dessine un réseau irrégulier.

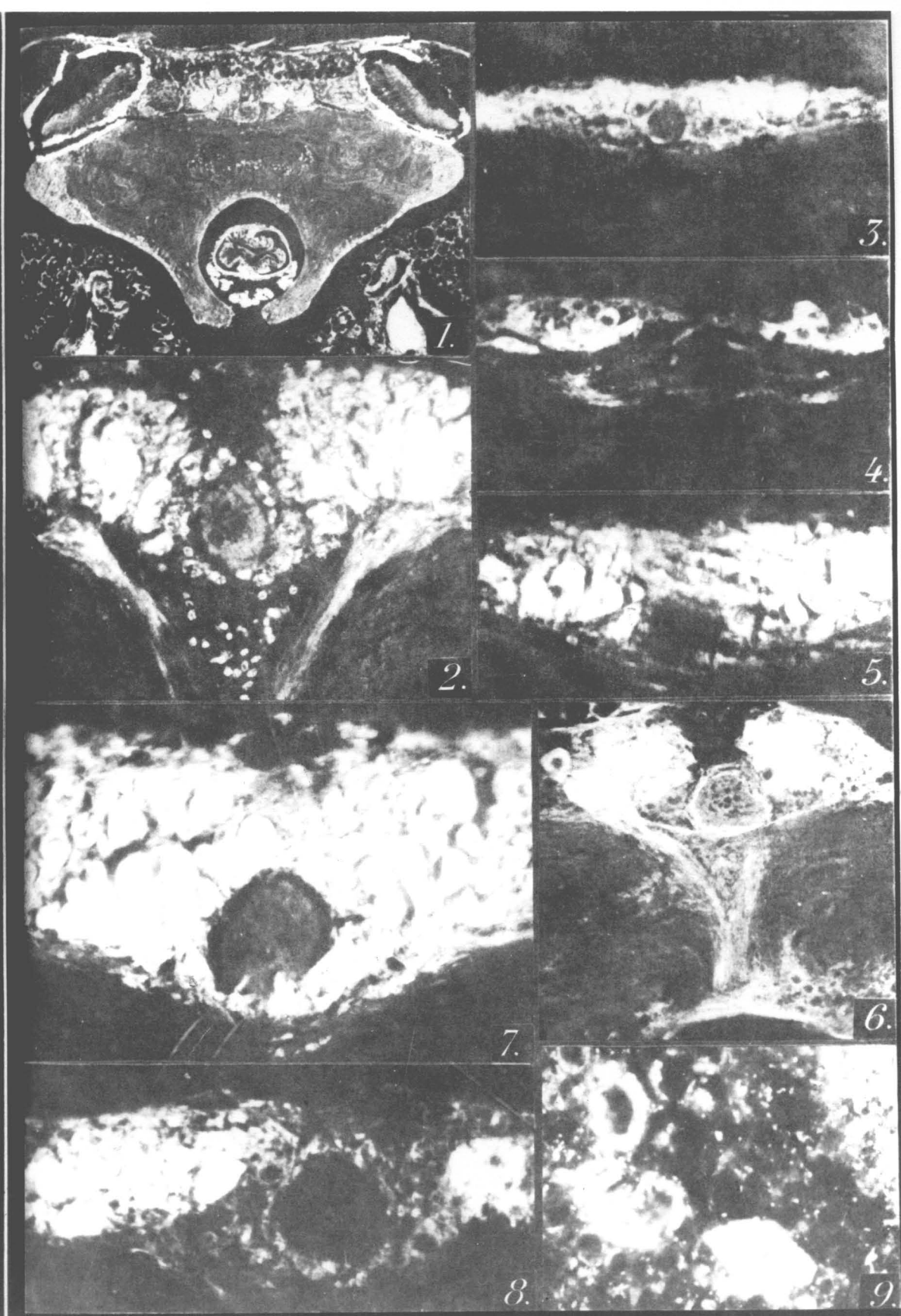
FIG. 14. Coupe des centres optiques primaires d'une nymphe âgée d'*Heptagenia lateralis*, passant en arrière des *corpora pedunculata*. Remarquer l'ocelle latéral, la couche cellulaire de la *medulla interna* et le groupe dorsal de trois cellules neuro-sécrétrices. Bouin, Azan, 100 ×.

FIG. 16. Détail de la préparation précédente, 100 ×. Remarquer la densité des grains de sécrétion dans les cellules neuro-sécrétrices.

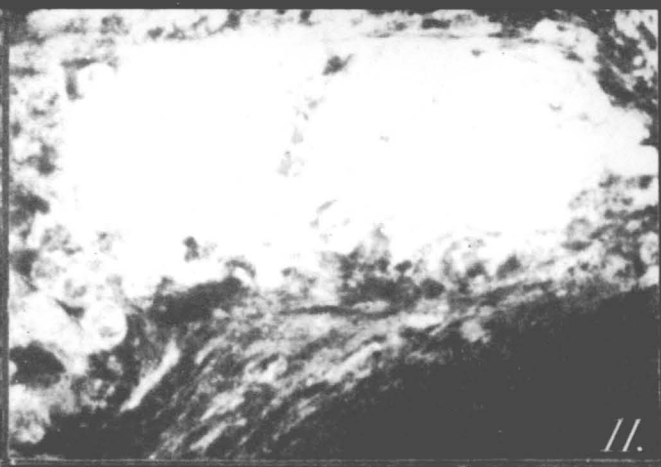
FIG. 16. Coupe transversale du tiers caudal du ganglion sous-œsophagien chez une nymphe âgée d'*Ecdyonurus fluminum*. Bouin, Hématoxyline chromique-phloxine, 100 ×. Remarquer les 2 cellules neuro-sécrétrices (en noir) dans l'amas cellulaire ventral.

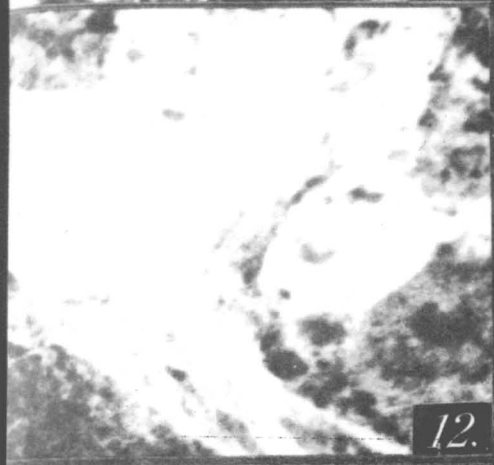
FIG. 17. Détail de la préparation précédente. 1000 ×. Remarquer la densité des grains de sécrétion dans le cytoplasme des deux cellules neuro-sécrétrices.

FIG. 18. Détail de la couche cellulaire du ganglion sous-œsophagien chez une nymphe évoluée d'*Ecdyonurus torrentis*. Formol chromé, fuchsine d'Altmann-picrate de vert de méthyle, 1000 ×. Remarquer les inclusions fuchsinophiles (en noir) dans le cytoplasme et dans la portion initiale de l'axone.


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.

10.

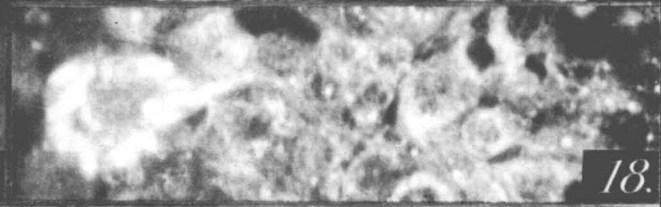

11.

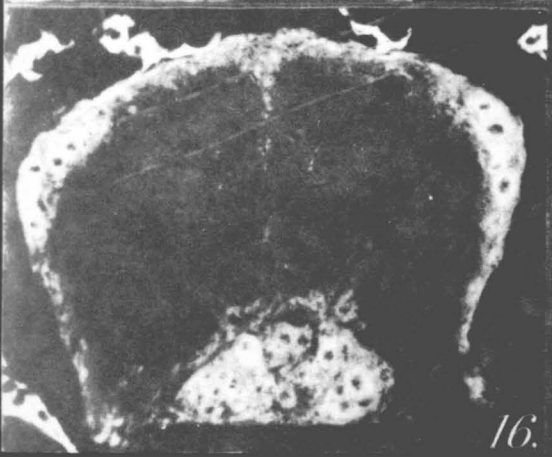

12.

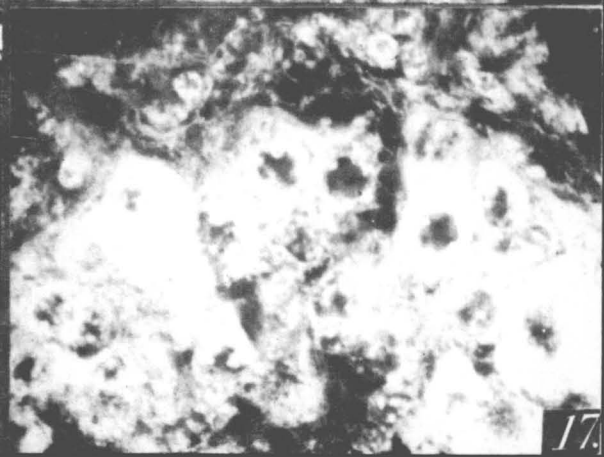
14.

13.

15.


18.


16.


17.

L. ARVY & M. GABE ad nat. phot.