

ÉTUDES SUR LES IGUANIDAE DE MADAGASCAR

V. — Evolution de l'ovocyte intraovarien chez *Chalarodon madagascariensis* Peters, 1854 : Observations histologiques et histochimiques (1)

PAR

Charles P. BLANC

(Laboratoire de Zoologie — Biologie animale)

RÉSUMÉ

L'évolution histologique de l'ovocyte intraovarien de *Chalarodon madagascariensis* (Reptiles, Iguanidés) est décrite. On a précisé les variations au cours de l'ovogenèse de quelques constituants histochimiques (lipides, glycogène, A.R.N.) qui se sont révélés intéressants pour la recherche des éléments de polarité.

ABSTRACT

The histological evolution of the intraovarian oocyte in *Chalarodon madagascariensis* (Reptiles, Iguanids) is described. During oogenesis, cytochemical localizations (lipids, glycogen, R.N.A.) can be related to the oocyte polarity.

INTRODUCTION

La littérature relative à l'ovogenèse des Reptiles est peu abondante. Elle comprend, tout d'abord, une série de travaux plutôt anciens qui s'adressaient, en général, à une large variété d'espèces de Vertébrés, et parfois d'Invertébrés. Nous citerons par ordre

chronologique : H. RATHKE (1839, 1848) ; A. LEREBoullet (1848, 1862) ; F. LEYDIG (1853) ; J. CLARK (1857) ; C. GEGENBAUR (1861) ; F.-J.-C. MAYER (1865) ; W. WALDEYER (1870, 1903) ; Th. EIMER (1872) ; H. LUDWIG (1874) ; M. BRAUN (1877) ; C.-F. SARASIN (1883) ; C.-K. HOFFMANN (1889) ; A.-T. ARNOLD (1892) ; OPPEL (1892) ; H. STRAHL (1892) ; P. MINGAZZINI (1893) ; F. TODARO (1893) ; G. OSAWA (1898) ; M. LOYEZ (1900, 1901, 1902-*a* et *b*, 1903) ; J.-A. MEYER (1901, 1903) ; J.-H.-F. KOLHBRUGGE (1901) ; G. WETZEL (1902) ; L. LAUNOY (1903) ; J.-P. MUNSON (1904, 1912) ; CERRUTI (1905) et G. TRINCI (1905).

Leurs études, monographiques ou comparatives, ont eu le mérite de dégager la structure générale et la terminologie concernant les œufs télolécithes des Reptiles. Elles ont, pour la plupart, été analysées et discutées dans la thèse de M. LOYEZ (1905) et, sauf cas particuliers, nous n'y reviendrons pas. Cet auteur, avec une remarquable précision, décrit, notamment, le développement morphologique des œufs ovariens chez 13 espèces de Reptiles (6 Sauriens, 3 Ophidiens, 3 Chéloniens, 1 Crocodylien). Son œuvre met en évidence de nombreuses différences entre les divers ordres de Reptiles, et au sein d'un même ordre (Sauriens, en particulier).

Les travaux plus récents ne concernent, très souvent, que des aspects particuliers de l'ovogenèse, notamment :

— **L'Étude du vitellus** : H. DUBUISSON (1905, 1906), chez *Testudo graeca* et *Lacerta viridis* ; H. HRABOWSKI (1926) ; R. BELLAIRS (1959) chez *Vipera berus* ;

— **L'Étude de divers organites cellulaires**, dont le nucléole par R.-G. MOSELLA (1926) chez *Lacerta muralis* ; les inclusions cytoplasmiques, par H. BULLIARD (1924) chez *Emys lutraria* ; D.-R. BATTACHARYA (1925) chez *Trionyx gangeticum*, *T. hurum*, *Testudo graeca*, *Uromastix hardwickii* et, en 1929, chez le Gecko des maisons ; S.-K. DUTTA

(1) Les études antérieures de cette série, ont pour titres :

I. — Le squelette de *Chalarodon madagascariensis* Peters, 1854. — Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris Nlle série, A (Zoologie), 33 (3) : 93 — 116 (1965).

II. — Observations sur l'écologie de *Chalarodon madagascariensis* Peters, 1854. — *Ecologia*, Berlin, 2 : 292 — 318 (1969).

III. — Social and reproductive behavior of *Chalarodon madagascariensis*. — *Journ. of Herpetology*, 3 (3-4) : 125-134 (1969).

IV. — Morphologie de l'ovaire de *Chalarodon madagascariensis* Peters, 1854. — *Bull. Soc. Zool. France*, 94 (4) : 631-640 (1969).

et J.-J. ASANA (1928) chez *Calotes versicolor* ; D.-R. BHATTACHARYA et K.-B. LAL (1929) chez des Chéloniens ; D.-R. BHATTACHARYA, R.-S. DAS et S.-K. DUTTA (1929) chez *Testudo graeca* et *Calotes versicolor* ; K.-B. LAL (1932, 1933) chez 4 espèces d'Ophidiens ; M.-J. DUNNE (1965) chez *Sceloporus undulatus* :

— **L'Étude des constituants spéciaux aux ovocytes** : le corps vitellin, par A.-S. SRIVASTAVA (1948-a et b) chez 5 espèces de Lézards ; la zone pellucide, par A. THING (1918) chez 5 espèces de Chéloniens ; les relations ovocyte-cellules folliculaires, par N.-E. KEMP (1958) chez *Chrysemys picta*.

Quelques descriptions plus ou moins sommaires se rencontrent, en outre, dans des travaux consacrés principalement à d'autres aspects de la reproduction des Reptiles, comme, par exemple : **Le cycle de reproduction** : R. REGAMEY (1935) chez *Lacerta agilis* ; P.-D. ALTLAND (1951) chez *Terrapene c. carolina* ; **La structure et le rôle des corps jaunes** : M.-M.-M. BOYD (1940) chez *Hoplodactylus maculatus* ; T.-W. BETZ (1963) chez *Natrix rhombifera* ; **La viviparité** : voir revues in M. PANIGEL (1956) et R. BAUCHOT (1965) ; **L'atrésie folliculaire** ; revue in N. BONS (1964).

Parmi les travaux les plus récents, certains concernent les **aspects histochimiques** de l'ovogenèse : les phosphatases alcalines, par L. ARVY et M. GABE (1952) ; les lipides, par Z. GRODZINSKI (1950) chez *Lacerta agilis*, S.-S. GURAYA (1958, 1959-a, b, c, 1961, 1963) chez 8 Reptiles indiens (Lézards, Serpents, Tortue), revue in V. NATH (1960) ; les glucides, par H. SAINT-GIRONS (1959) chez *Vipera aspis*, les acides nucléiques, par V.-N. SHALUMOVICH (1964) chez *Testudo horsfieldi* ; ces divers constituants ont été étudiés au cours de l'ovogenèse d'*Acanthodactylus erythrurus lineomaculatus* par N. BONS (1966).

Nous avons envisagé l'évolution de l'ovocyte de premier ordre depuis le stade de repos qui succède à la phase de multiplication jusqu'à la fin de la vitellogenèse. Ce travail est destiné à servir de base à une étude ultrastructurale de l'ovogenèse chez *Chalarodon madagascariensis*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons utilisé 102 femelles de *Chalarodon madagascariensis* provenant toutes des environs immédiats de la ville de Tuléar, fixées soit dès leur capture, soit après 2 à 15 jours de captivité (en vivariums éclairés et chauffés). Les lézards sont sacrifiés par décapitation, sans anesthésie.

TECHNIQUES

Pour les recherches histologiques et histo-chimiques, les 2 ovaires sont fixés en bloc, aussitôt après une dissection rapide, dans les fixateurs

suiuants : Bouin acétique, B.O.S.U., Stieve, Halmi, formol salé, formol sublimé, formol-alcool-acétique Ammerman, Carnoy, Zenker acétique, Helly, Regaud, Champy, Flemming, Ciaccio, da Fano, Gendre à 0°C et à -80°C, Pasteels-Léonard à 0°C. La fixation à 0°C par le fixateur de Pasteels-Léonard nous a donné de bons résultats quantitatifs mais des images de fuite dans les ovocytes. Nous n'avons pas observé ces images après la fixation selon la méthode de congélation-dissolution de Lison.

Les pièces ont été incluses à la paraffine ou par double inclusion celloïdine-paraffine, selon la méthode de Peterfi ; 54 ont été débitées en coupes sériées à 5 μ ou 7 μ . L'étude des lipides a été faite sur coupes à congélation à 10 ou 20 μ après une fixation de 12 à 18 heures au formol-calcium selon BAKER (1947) in L. LISON (1960).

Nous avons utilisé les colorations topographiques suivantes : azan ; hémalum-éosine ; triple coloration de Prenant au vert lumière ; trichrome en un temps selon Gabe et Martoja ; triple coloration de Flemming.

Les colorations histochimiques, qui ont donné les meilleurs résultats, sont les suivantes :

— Les nucléoprotéines ont été mises en évidence par le test de Brachet, à la R. NASE (solution à 0,01 p. 100 en eau distillée de ribonucléase) avec coloration au vert de méthyl-pyronine ou à la gallocyanine. L'ADN a été révélé par la réaction de Feulgen, après fixation au Carnoy, Champy ou Zenker acétique.

— Les protéines : par la réaction de Chèvremont et Frédéricq, variante de LILLIE in L. LISON (1960), (détection des radicaux réducteurs) et la réaction à la ninhydrine-Schiff selon Lison (protéines à radicaux NH⁻²).

— Les lipides : par le Soudan III, après fixation au bichromate de potassium, sur coupes à la paraffine ; sur coupes à congélation, par l'écarlate S, le noir Soudan B en solution saturée dans le butanol selon LISON, HADLER et SAMPAIO (1960) in LISON p. 749, les lipides à caractère acide par le bleu de Nil, les lipides à doubles liaisons conjuguées par la réaction O₂-Schiff, variante de LISON (1939), les phospholipides par l'hématéine acide selon BAKER (1946) in L. LISON (1960), sur coupes à congélation après post-fixation dans du bichromate-calcium et contrôle après extraction par la pyridine.

— Le glycogène a été détecté par la réaction de Hothkiss, Mac-Manus et Lillie (APS) en milieu aqueux ou alcoolique avec contrôle par la salive ou la maltase, selon LILLIE (1947) in LISON (p. 748 ; 420), après fixation au Gendre à 0°C ou -80°C, selon la méthode de congélation — dissolution de LISON (1949).

— Les mucopolysaccharides acides par la réaction à l'APS, et par les réactions métachromatique de Lison, et au bleu Alcian.

Les mesures relatives aux ovocytes sont effectuées au micromètre oculaire dans deux directions orthogonales. Dès que le même élément se retrouve sur plusieurs coupes sériées, on a calculé son épaisseur. Les dimensions fournies sont la moyenne arithmétique de ces 2 (ou 3) mesures, et ont été établies sur 5 à 10 éléments de même nature.

DESCRIPTION

Pour caractériser les différentes étapes de l'ovogénèse dans les œufs télolécithiques, les auteurs ont considéré principalement, soit les phénomènes nucléaires (M. LOYEZ, 1905), soit les phases de la vitellogenèse (discussion *in* C.-P. RAVEN, 1961), soit la structure du follicule (N. BONS, 1966).

L'orientation de notre exposé nous a conduit à retenir les 3 étapes classiques suivantes : les phénomènes préméiotiques, la prévitellogenèse et la vitellogenèse.

Pour chacune d'elles, nous nous attacherons à toujours paralléliser les évolutions nucléaire et cytoplasmique.

Bien que ce travail soit consacré à l'ovocyte, nous donnerons, afin de mieux le caractériser, quelques précisions sur ses enveloppes.

A. PREMIÈRE ÉTAPE : PHÉNOMÈNES PRÉ-MÉIOTIQUES

Elle concerne l'évolution de l'ovocyte de premier ordre depuis le stade de repos jusqu'au début du stade diplotène, marqué par un aspect en réseau de la chromatine (stade réticulé de M. LOYEZ, 1905). Durant toute cette étape, l'ovocyte reste situé dans le lit germinatif.

Les phénomènes nucléaires constituent des repères commodes au cours de cette première étape ; les images que nous avons observées sont très comparables à celles figurées par M. LOYEZ (1905) et nous nous bornerons à y apporter éventuellement quelques précisions. Par contre, nous examinerons plus spécialement l'évolution corrélative du cytoplasme, dans lequel se forme, puis se disperse le noyau de Balbiani.

I. STADE INTERPHASIQUE

La cellule a un diamètre moyen de 8,5 μ et celui de son noyau, plus ou moins central, est de 5,5 μ . La chromatine, très colorable, se présente en nodules, le plus souvent situés contre la membrane nucléaire. Le noyau renferme un — rarement 2 — nucléole de moins de 1,5 μ de diamètre.

Dans le cytoplasme, on observe un amas de granulations juxtanucléaires légèrement pyroninophiles et à un pôle de la cellule une zone claire, mal

délimitée. Il ne semble pas exister à ce stade, ni dans les 3 suivants, de glycogène, ni de mucopolysaccharides dans le cytoplasme. (Après la fixation au Gendre à -80°C , il est pratiquement impossible de repérer l'état du noyau : nous nous sommes donc basés sur les dimensions moyennes des cellules).

II. STADE LEPTOTÈNE

Le diamètre moyen de l'ovocyte passe de 8,5 à 12 μ et celui du noyau à 8 μ . Aucun nucléole n'est visible.

Dans le cytoplasme apparaît une calotte osmiophile granuleuse coiffant le noyau ; cette calotte présente une réaction faiblement positive à la pyronine et négative après action de la ribonucléase ; elle contient donc de l'ARN. On y distingue 3 ou 4 inclusions très denses et fortement osmiophiles qui pourraient représenter des corps golgiens. La zone hyaline persiste ; elle occupe souvent, par rapport au noyau, une position opposée à la calotte osmiophile.

III. STADE ZYGOTÈNE

Les volumes cytoplasmique et nucléaire sont approximativement les mêmes qu'au stade précédent. Un nucléole de 1,5 μ de diamètre apparaît ; il est optiquement homogène, et parfois situé en regard de la calotte cytoplasmique juxtanucléaire. Celle-ci, devenue fortement osmiophile et pyroninophile, tend vers une forme en fer à cheval, qui marque le début de la migration du corps vitellin de Balbiani (CB₁₆). A proximité immédiate, on observe parfois une petite vésicule, nettement délimitée, ronde, de 1,5 μ de diamètre, représentant le centrosome. Nous n'avons jamais observé les centrioles, ni à ce stade, ni à aucun des suivants.

IV. STADE PACHYTÈNE

Ce stade, le mieux représenté sur nos préparations, est sans doute le plus long, alors que le stade zygotène, qui ne correspond à aucun accroissement sensible de l'ovocyte I est le plus fugace.

Le diamètre moyen de la cellule passe de 15 à 30 μ et celui du noyau de 8 à 11-12 μ . Dans le noyau, le nucléole, toujours unique, passe de 1,5 à 6 μ . Sa structure et sa position restent identiques ; on notera sa grande richesse en ARN.

Au cours de cet accroissement, le corps vitellin de Balbiani se disperse dans tout le cytoplasme qui devient homogène, finement granuleux, osmiophile et riche en ARN. La recherche des lipides, après fixation selon BAKER (1946) *in* L. LISON (1960), révèle la présence d'une zone périnucléaire soudanophile.

V. STADE RÉTICULÉ (DIPLÔTÈNE INITIAL)

Le diamètre de la cellule s'accroît de 25 à 55 μ et celui du noyau de 12 à 30 μ .

1^o Le noyau a l'aspect réticulé qui précède l'apparition des chromosomes plumeux.

Le nucléole, toujours unique, devient dès le début de ce stade hétérogène : il apparaît au sein de sa masse, sphéroïde, 1 ou 2 vésicules internes (vésicules « intranucléolaires ») qui augmentent en taille et parfois en nombre (3 ou 4 au maximum). Les tests histochimiques montrent que ces vésicules ne contiennent pas d'ARN. Le nucléole a pris un aspect en cupule, mais reste sphérique. Il apparaît alors dans l'épaisseur de sa paroi un grand nombre (jusqu'à une vingtaine) de petites vésicules (dites « épynucléolaires »), soit groupées dans une région particulière, soit disséminées (Pl. I, fig. 1).

2^o Dans le cytoplasme, toujours homogène et légèrement pyroninophile, apparaissent quelques groupes de granulations colorables par le vert de méthyle, mais non par le Feulgen (FG₉ et FN₅₉), qui ne peuvent être considérés comme de l'ADN (A.-M. CATÉSSON, 1966). Le cytoplasme ne renferme pas de glycogène ni de protéines à radicaux NH₂⁻. La répartition des granules lipidiques est sensiblement la même qu'au stade précédent ; ils sont concentrés dans une zone juxtanucléaire.

Le follicule commence à se former : d'abord 2-3-4 petites cellules, puis une couronne complète de cellules de 5-6 μ de diamètre. A la fin de ce stade, les premières cellules claires, à croissant osmiophile, apparaissent dans la granulosa.

B. DEUXIÈME ÉTAPE : PRÉVITELLOGENÈSE

La prévitellogenèse est marquée par l'apparition et la migration d'abondantes formations basophiles cytoplasmiques, et s'achève avant le développement des granules corticaux. Durant cette étape, l'ovocyte s'accroît notablement, passant d'un diamètre moyen de 60-100 μ à 750 μ et quitte le lit germinatif.

I. NOYAU

Son diamètre passe de 30 à 120 μ et il prend l'aspect de vésicule germinative. Son évolution concerne essentiellement la chromatine et les nucléoles.

a. — Des chromosomes plumeux apparaissent dans des ovocytes de 55 à 100 μ de diamètre moyen. Ils deviennent ensuite de moins en moins colorables, puis disparaissent.

b. — L'évolution chromatique s'accompagne de changements nucléolaires. Le nucléole unique, en cupule, prend une forme de plus en plus évasée (8 \times 2 μ). Il se réduit à une « coque » mince dont la colorabilité à la pyronine diminue peu à peu. Alors qu'il s'estompe, il apparaît tout d'abord, sur les chromosomes plumeux, 4 à 8 petits nucléoles de 1,5 μ de diamètre. La membrane nucléaire est alors nettement plissée.

Ensuite, quand l'ovocyte passe de 250 à 750 μ , la région centrale de la vésicule germinative renferme plusieurs dizaines de nucléoles dont les plus externes, plus gros et hétérogènes (vésicules « intranucléolaires »), sont disposés en couronne et amorcent une migration centrifuge. Il semble qu'il y ait une multiplication des centres organisateurs sur les chromosomes plumeux.

II. CYTOPLASME

Le cytoplasme apparaît homogène jusqu'à une taille d'environ 250 μ . Ensuite la fixation, par des agents non chromés ou osmiés, provoque la formation de grandes vésicules au centre du cytoplasme. Nous examinerons successivement chacune de ces deux phases.

1^o — Ovocyte de 55 à 250 μ :

a. — Formations basophiles :

Dans le cytoplasme, entourant partiellement le noyau, apparaissent des structures d'aspect fibrillaire qui présentent les caractères histochimiques suivants (Tableau n^o 1) :

Tableau n^o I

Basophilie	Gallocyanine	+++
	Bleu de toluidine	+++
	Pyronine	+++
RNA	Test de Brachet	+++
Protéines à groupements : réducteurs aminés	Variante de Lillie (in L. LISON, 1960)	—
	Ninhydrine-Schiff	—

Osmiophilie	Champy	+
Lipides	Ecarlate R	—
	Noir Soudan B	+ (Jalonne les filaments)
	Hématoxyline	+ (Jalonne les filaments)
Polysaccharides	APS	—

Ces formations sont basophiles (nous les dénommerons par la suite FB_1) et remarquables par leur richesse en ARN. Les faisceaux de filaments ne sont bien visibles qu'après les fixateurs suivants : Zenker, Carnoy, Bouin, Flemming, et peu ou non observables après le formol, le Gendre à 0°C., le Pasteels. Nous avons constaté que les structures filamenteuses disparaissent lorsque les animaux sont sacrifiés après une captivité d'une douzaine de jours. Le cytoplasme est alors homogène et fortement pyroninophile.

Ensuite, dans un ovocyte de 100 à 200 μ , les FB_1 se dispersent en s'éloignant du noyau. Les plages pyroninophiles augmentent de taille et tendent à entourer le noyau, avec une certaine dissymétrie. Puis elles se fragmentent, occupent tout le cytoplasme, et finissent par former une couronne périphérique où les filaments ont une disposition tangentielle (Pl. II).

b. — Constitution histochimique :

Le cytoplasme comprend trois zones :

— Une zone corticale dépourvue d'ARN et de glycogène, mais riche en lipides colorables au noir Soudan B, après fixation selon Baker, et qui contient également quelques granulations osmiophiles. Les lipides soudanophiles occupent surtout un croissant opposé au noyau. Des phospholipides apparaissent dans une zone sous-corticale.

— Les formations basophiles riches en ARN, mais ne renfermant pas de glycogène ni de lipides.

— Une zone juxtanucléaire, vacuolaire, contenant de fines granulations lipidiques soudanophiles, plus nombreuses à proximité du noyau, auxquelles s'ajoutera du glycogène.

Dans un tel ovocyte, l'épithélium folliculaire est composé d'une seule couronne de cellules : de grandes cellules à noyau clair, à chromatine peu colorable, et à cytoplasme présentant une réaction positive bien localisée, juxtanucléaire, à la pyronine et à la galloxyanine, alternent approximativement avec de petites cellules à noyau dense.

La zone pellucide est encore impaire, et devient APS +. Les deux thèques se sont différenciées. La

membrana propria présente une réaction positive à l'APS.

2. — Ovocyte de 250 à 750 μ :

a. — Au centre de l'ovocyte, et à proximité du noyau fortement excentré, se développent 2 ou 3 vésicules de forme irrégulière, entrecoupées de trabécules cytoplasmiques.

Ces vésicules ne s'observent que dans les fixateurs suivants : Gendre, Carnoy, formol salé, formol sublimé, formol-alcool-acétique, Pasteels-Léonard et non après Regaud, Ciaccio, Zenker, Champy, Flemming, qui sont des fixateurs chromés ou osmiés.

La recherche du glycogène, après fixation au Gendre à 0°C ou dans le milieu de Pasteels-Léonard à 0°C, et après test à la salive (ou à la maltase), a été fortement positive, mais non localisée. Par contre, la méthode de cryosubstitution de L. LISON (1960, p. 717) à — 80°C permet de déceler, à l'intérieur, et surtout au bord de ces vésicules, une grande accumulation de fins granules. Nous pouvons donc conclure que ces vésicules renferment, notamment du glycogène.

Les fixateurs osmiés (Ciaccio, et surtout Champy, suivi d'imprégnation osmique pendant 8 jours : procédé Nassonov-Kolatchev) mettent en évidence un « positif » de ces vésicules (Pl. III, fig. 1), colorable au Soudan III et au noir Soudan B après le Ciaccio, noir après le Champy. Ces observations semblent indiquer la présence de substances osmiophiles non détruites par les éclaircissants pendant l'inclusion. La recherche des lipides, sur coupes à congélation, montre que cette zone juxtanucléaire contient des phospholipides, des lipides à doubles-liaisons conjuguées et, probablement, d'autres inclusions lipidiques non identifiées.

Il y a donc, à proximité du noyau, au moment de la formation de la première génération de petits nucléoles, une synthèse de glycogène associé à des lipides. Ces grandes vésicules augmentent tout d'abord de volume, puis finiront par confluer, et resteront limitées à la région centrale de l'ovocyte.

b. — La couronne de FB_1 se désorganise puis se reconstitue de telle sorte que les filaments prennent alors une disposition parallèle, radiaire (Pl. II). A leur limite interne, une rangée de petites vésicules, entourées par les filaments, semble être le produit de leur activité.

c. — La calotte sous-corticale phospholipidique persiste jusque dans un ovocyte d'environ 700 μ de diamètre moyen, puis disparaît. Au-delà, les lipides se répartissent en 2 régions : une zone corticale contenant des phospholipides et une zone centrale

correspondant à peu près à l'emplacement des grandes vésicules décrites ci-dessus.

Vers la fin de ce stade, se différencie une zona radiata striée (0,5 à 1 μ d'épaisseur) sous la membrane vitelline.

La granulosa comprend 3 types de cellules : les petites cellules basophiles à noyau dense et cytoplasme réduit, de grandes cellules claires piriformes et des cellules intermédiaires. Elle varie de 20 à 30-40 μ d'épaisseur. Les thèques se sont développées : leur hauteur totale est passée de 4 à 20 μ .

III. Tableau récapitulatif de l'évolution morphologique au cours de la prévitellogenèse (tableau n° 2).

Diamètre (μ) de l'ovocyte	Noyau		Cytoplasme
	Chromosomes plumeux	Nucléoles	
55	Apparition	1	Formations basophiles (FB_1) : apparition
		0	
100		0	Formations basophiles (FB_1) : dispersion
		4-8 Nucléoles centraux	
250	Disparition	0	Grandes vésicules juxtanucléaires
		Nombreux nucléoles centraux	
750			

C. TROISIÈME ÉTAPE : VITELLOGENÈSE

Elle comprend les 2 stades suivants : développement des granules corticaux et dépôt du vitellus protéique, pour lesquels nous rapporterons successivement nos observations relatives à la vésicule germinative et au cytoplasme.

I. PREMIER STADE : DÉVELOPPEMENT DES GRANULES CORTICAUX

L'ovocyte passe de 700 à 1 800 μ et la vésicule germinative de 120 à 230 μ .

1. — Vésicule germinative

Ce stade est caractérisé par la présence d'un très grand nombre (probablement plus d'un millier) de nucléoles. Leur taille varie de 0,5 à 2,5 μ .

a. — Les nucléoles périphériques sont de plus en plus nombreux, et se rapprochent de la membrane nucléaire. Ils forment au début plusieurs couronnes concentriques (pl. I, fig.3), mais cette disposition s'estompe quand leur nombre augmente. Les plus externes sont souvent les plus gros, et des vésicules intranucléolaires apparaissent.

b. — Les nucléoles centraux doivent jalonner les chromosomes et réalisent une disposition caractéristique des Reptiles, ou au moins des Squamates (M. LOYEZ, 1905). Cet auteur avait observé que la chromatine n'occupe pas tout le volume nucléaire, mais qu'elle reste localisée à une zone centrale qui se restreint quand la vésicule germinative s'accroît. Nous pensons, comme M.-M.-M. BOYD (1940), qui a retrouvé cette disposition chez un Gekkonidé de Nouvelle-Zélande, *Hoplodactylus maculatus*, que — tout au moins pendant la plus grande partie de ce stade — les chromosomes continuent à occuper le même volume : une sphère de 40 μ de diamètre chez *Chalarodon madagascariensis* (35 μ chez *Hoplodactylus maculatus*). N. BONS (1966) a retrouvé la même disposition chez *Acanthodactylus erythrurus lineomaculatus*.

2. — Cytoplasme

a. — Morphologie :

La couronne des FB_1 occupe une position très périphérique, séparée de la zona radiata par un cytoplasme cortical basophile (Fig. 1).

Après fixation au Champy, se développe, dans une zone interne par rapport aux FB_1 , un anneau

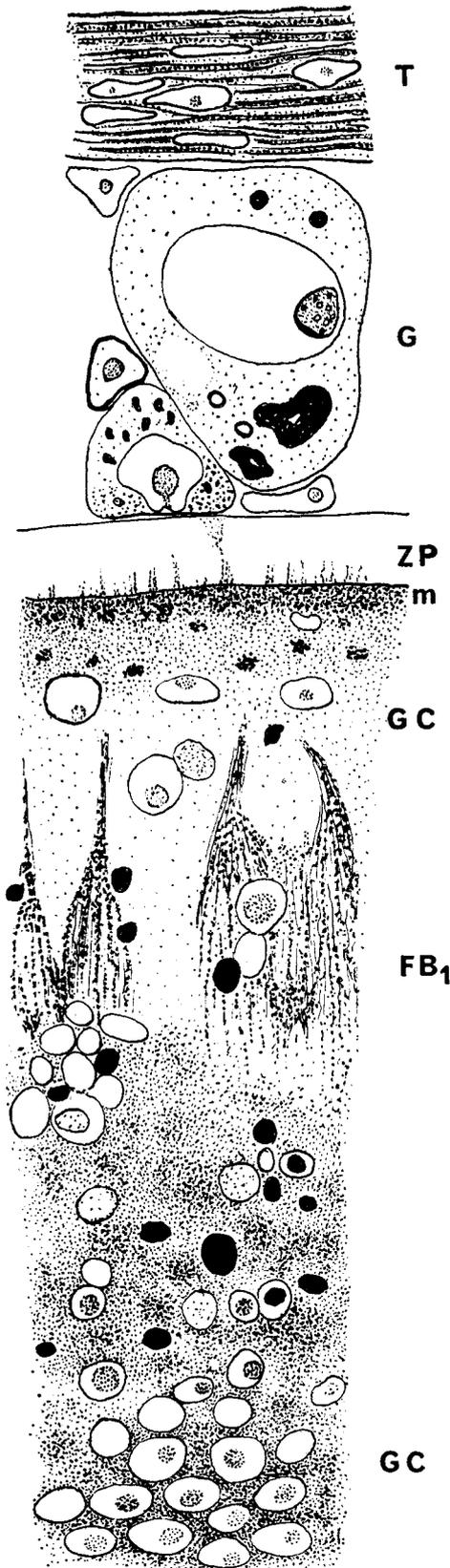


FIGURE 1

Détail de la région externe d'un ovocyte de 1300 μ de diamètre moyen. On trouve successivement : la couche périphérique avec ses inclusions (mitochondries [m] et corps de Golgi ou (?) L2-bodies, des granules corticaux (GC) et quelques

vésicules claires ; les FB_1 plus étroites et plus superficielles, en couronne, puis la zone interne toujours riche en granulations osmiophiles et où se développent les granules corticaux. Dans la zone pellucide (ZP) on observe de fines inclusions osmiophiles.

BT 21 : Nassonov-Kolatchev ; 54 mm. ; 17-11-65.

ABRÉVIATIONS

- FB_1 : premières formations basophiles ;
- G : granulosa ;
- GC : granules corticaux ;
- H : hile ;
- L : lipides ;
- m : mitochondries ;
- mp : membrane plasmique ;
- N : noyau ;
- n : nucléole ;
- nB : noyau de Balbiani ;
- PV : plaquettes vitellines ;
- T : thèque ;
- TE : thèque externe ;
- TI : thèque interne ;
- ZP : zone pellucide ;
- ZR : zona radiata.

de nombreuses granulations osmiophiles, situées chacune dans une vésicule claire, de taille nettement supérieure, qui disparaît ensuite.

Contre la membrane nucléaire se développe une zone très basophile (FB_2) contenant notamment de l'ARN. Elle ne prend jamais l'aspect de faisceaux de filaments observés dans les FB_1 .

Les grandes vésicules juxtanucléaires, à la fin de ce stade, disparaissent. Elles se fragmentent et sont repoussées à la périphérie contre les granules corticaux par le développement des FB_2 .

b. — *Histochimie* :

Le glycogène est alors localisé en une mince couronne de 12 μ d'épaisseur dans le cytoplasme cortical, contre la membrane de l'ovocyte.

La recherche des lipides montre que ceux-ci sont répartis en 3 zones : une région corticale contenant des phospholipides, et deux anneaux concentriques (Pl. IV, fig. 2). Pour un ovocyte de 1600 μ de diamètre moyen, le premier anneau se trouve environ à 60 μ de la membrane vitelline ; il a 140 μ d'épaisseur, et est séparé du deuxième anneau par une zone de 60 à 80 μ , dépourvue de lipides ; le deuxième anneau, d'environ 90 μ d'épaisseur, est moins riche en lipides que le premier. Le contenu des granules corticaux ne renferme pas de phospholipides ; mais, dans les petites vésicules les plus proches du noyau, on décèle une petite quantité de lipides à doubles liaisons conjuguées.

La zona radiata devient plus visible et mesure en moyenne 2 μ , et la membrane vitelline : 1,5 μ .

II. — SECOND STADE : DÉPÔT DU VITELLUS PROTÉIQUE

L'ovocyte I passe de 1800 μ à sa taille maximale qui est voisine de 7000 μ , soit une augmentation

de 60 fois son volume au cours de ce dernier stade. Le dépôt du vitellus protéique apparaît dans un ovocyte de 2 200 μ de diamètre moyen. Nous le décrirons dans un ovocyte d'environ 5 000 μ .

1. — Vésicule germinative

Sa croissance est arrêtée, et elle a même tendance à régresser. Elle occupe une position fortement excentrique et n'est séparée de la membrane de

l'ovocyte que par une mince couche de cytoplasme cortical. La membrane nucléaire est fortement plissée ; il arrive qu'elle apparaisse rompue, et une observation indiquerait un écoulement du suc nucléaire dans le cytoplasme ; toutefois un artefact de fixation ne nous paraît pas exclu. Ce phénomène a déjà été figuré par M. LOYEZ (1905) chez *Tropidonotus natrix*.

Les chromosomes se présentent sous une forme très condensée. Ils reprennent leur colorabilité au

FIGURE 2

Schéma d'un ovocyte en cours de dépôt du vitellus protéique : diamètre moyen = 2 600 μ .

1 ; 1' : cytoplasme de type cortical ;

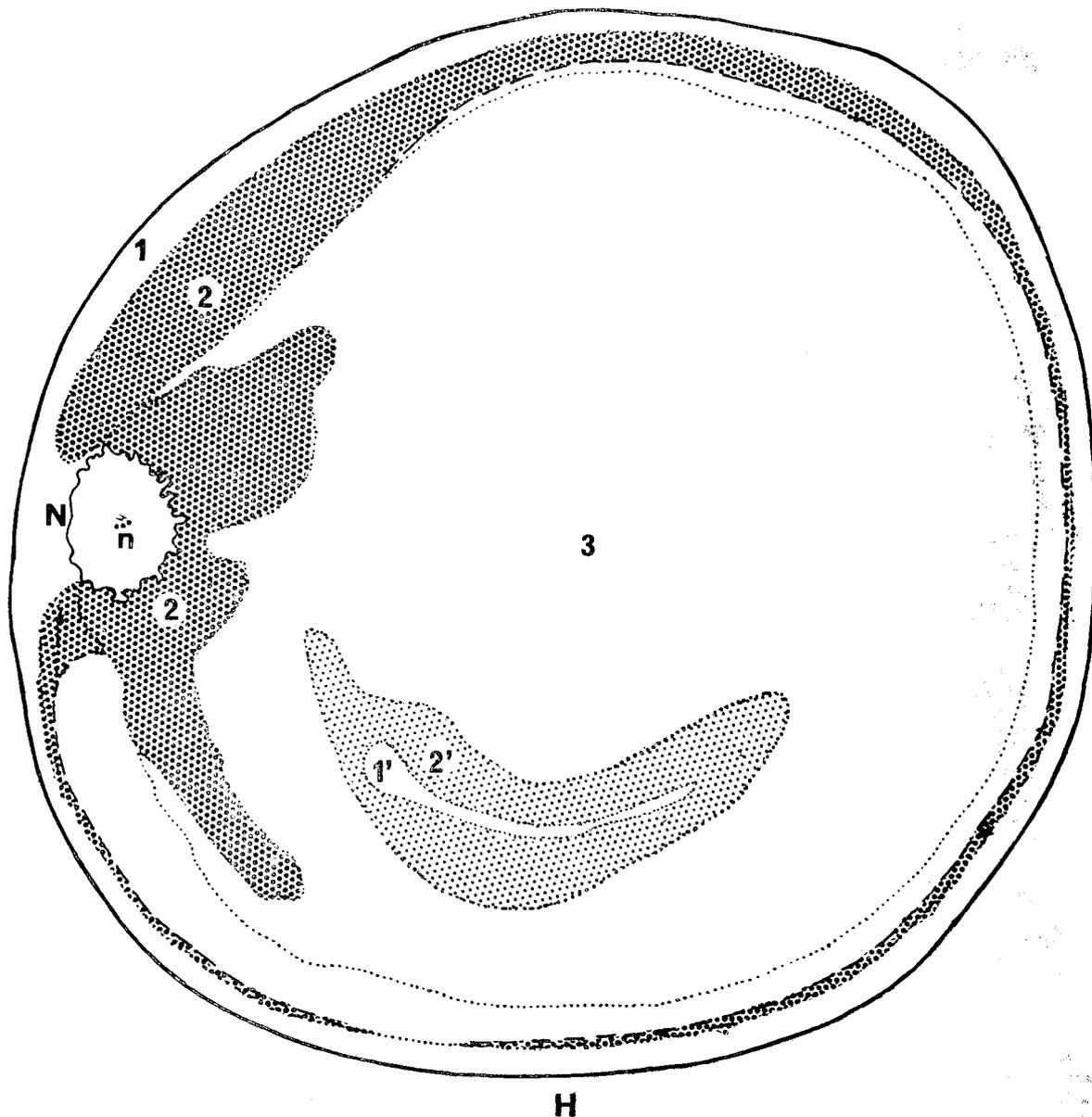
2 ; 2' : granules corticaux ;

3 : vitellus protéique.

La calotte de forte pyroninophilie, dans la zone 2, est figurée par un pointillé.

1' ; 2' : îlot de vitellogenèse tardive.

CB 12 : Carnoy ; vert de méthyle-pyronine ; 55 mm ; 17-11-66.



vert de méthyle et apparaissent comme de petits bâtonnets (stade des tétrades) dans un espace de $10 \times 12 \mu$ au centre de la vésicule germinative (Pl. I, fig. 4).

Il subsiste encore 5 ou 6 petits nucléoles à leur voisinage immédiat. Tous les autres ont disparu.

2. — Cytoplasme

Le cytoplasme comprend trois zones d'aspect très différent (Fig. 2) :

— *Zone 1* : Une zone corticale, dont l'épaisseur diminue au fur et à mesure que l'ovocyte grossit : 40μ pour un ovocyte de 4,5 mm de diamètre moyen, 8μ dans un ovocyte sur le point d'être pondue, mesurant 7-8 mm de diamètre, mais ne disparaît jamais complètement. Le cytoplasme est finement granuleux, il contient des vésicules claires, assez grosses et non alignées. Cette zone est légèrement basophile et le test de Brachet montre qu'elle renferme une petite quantité d'ARN ; au niveau du noyau, elle est différenciée en un croissant plus basophile et finement granuleux. Le cytoplasme cortical est légèrement osmiophile et contient des protéines à groupements réducteurs, des lipides soudanophiles non acides, mais pas de phospholipides, et de fines granulations de mucopolysaccharides acides.

Dans le cytoplasme cortical, apparaissent, dans des vésicules, au niveau des restes des FB_1 , très dissociés et en voie de disparition, des granules corticaux dont la taille croît en direction centripète (Fig. 3). Ceux-ci envahissent complètement la zone 2. On observe, assez fréquemment, le passage de cellules de la granulosa dans le cytoplasme cortical.

— *Zone 2* : Interne par rapport au cytoplasme cortical, elle est constituée par un grand nombre de granulations très serrées, qui entourent complètement le noyau. Elle forme, dans un ovocyte de 2,5 mm de diamètre moyen, une calotte subsymétrique par rapport à la vésicule germinative (Fig. 2). Dans un ovocyte plus âgé, cette zone forme un anneau continu, interne par rapport au cytoplasme cortical. On retrouve, à l'intérieur de la zone 2, des enclaves de cytoplasme cortical.

Les diverses réactions histochimiques montrent que ces granulations sont très basophiles, mais ne contiennent pas d'ARN (test de Brachet) ; elles sont très riches en protéines à groupes réducteurs et aminés, et renferment une faible quantité de lipides soudanophiles. D'autre part, elles sont riches en mucopolysaccharides acides.

On retrouve ces granulations (2/) dans une ou deux zones plus ou moins centrales entourant un cytoplasme d'aspect cortical. Elles représenteraient des îlots de vitellogenèse tardive résultant de l'activité des FB_2 . A la limite entre la zone 2 et la suivante,

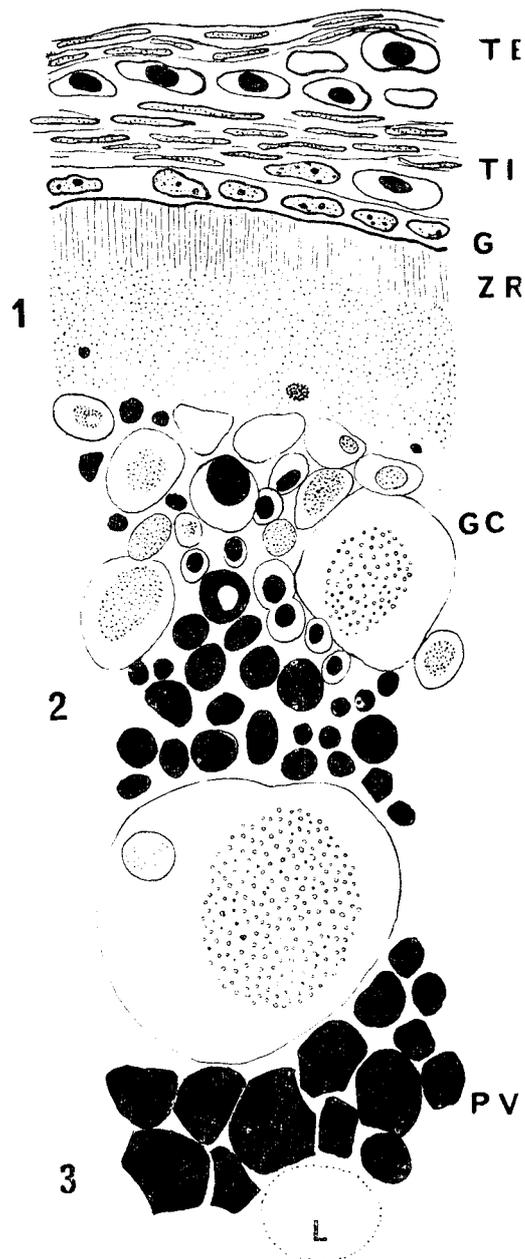


FIGURE 3

Détail de la région périphérique d'un ovocyte en cours de vitellogenèse protéique (dimensions : $5,3 \times 4 \text{ mm}$) (Légendes : voir fig. 2). La zone radiata est bien développée. La zone 2 est envahie par des granules de taille et de nature variables, et la zone 3 par des plaquettes protéiques vitellines (PV) et des gouttelettes lipidiques (L).

AK 27 : Zenker ; réaction métachromatique de Lison ; 50 mm ; 10-XII-65.

on trouve quelques vacuoles lipidiques. Ces vacuoles contiennent des lipides soudanophiles et non acides.

— *Zone 3* : Elle occupe tout le reste du cytoplasme de l'ovocyte, à l'exception des zones de

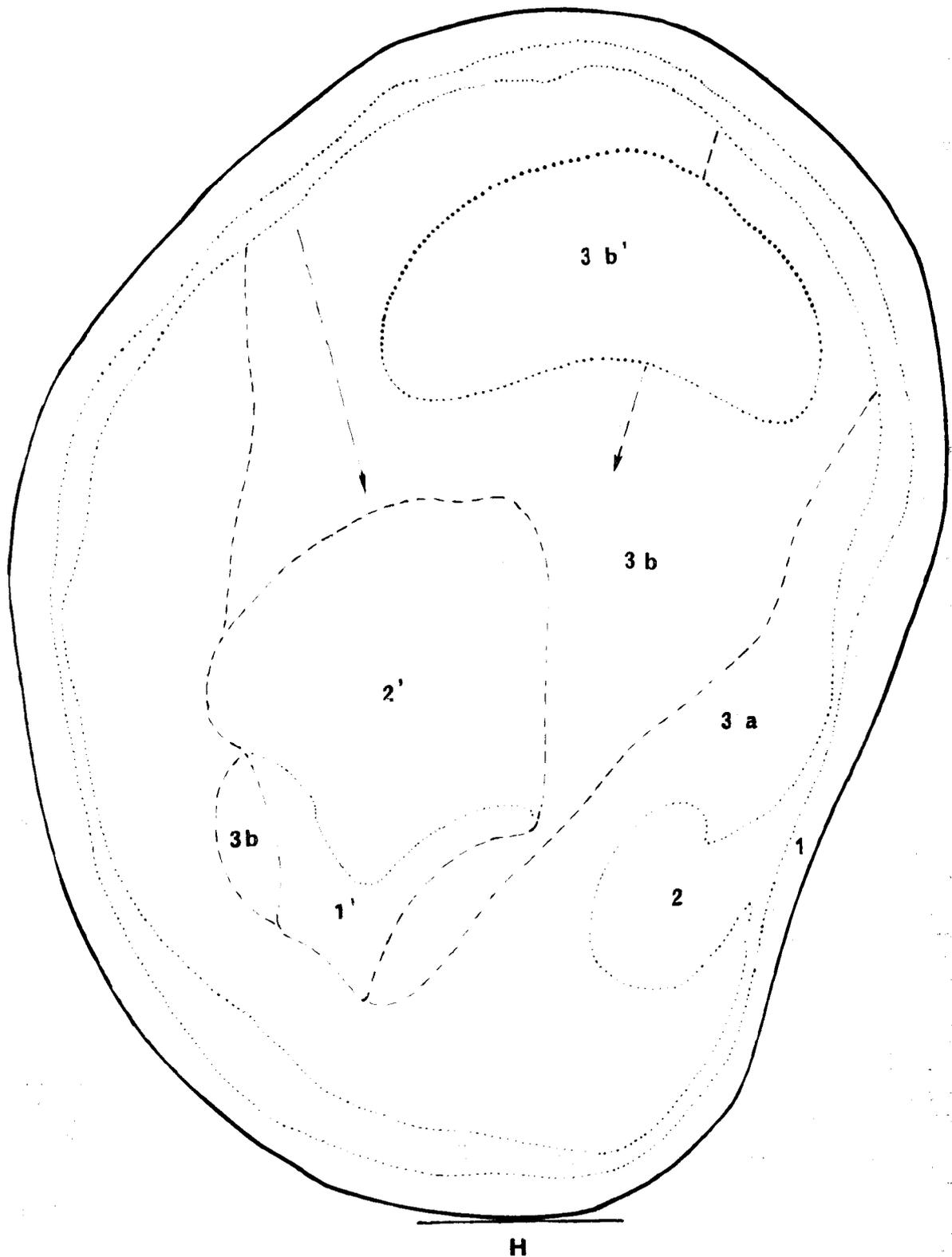


FIGURE 4

Schéma d'un ovocyte de $4 \times 5 \times 5,3$ mm.

- 1 ; 1' : Cytoplasme de type cortical;
 2 ; 2' : Cytoplasme à granules corticaux ;
 3a ; : Cytoplasme à granules et à vitellus protéique ;
 3b ; : Cytoplasme à petites plaquettes ;
 3b' ; : Cytoplasme à grandes plaquettes ;
 1' ; 2' ; Ilot de vitellogénèse tardive.

La position du noyau est marquée par une invagination de la zone 2.

Les 2 flèches indiquent les gradients de taille croissante des plaquettes vitellines.

AK 19 : Zenker ; bleu de toluidine ; 50mm ; 10-XII-65.

vitellogenèse tardive (Fig. 4). Elle contient du vitellus lipidique en globules de taille croissante vers le centre de l'ovocyte et des plaquettes protéiques dont la taille croît dans le même sens et qui finissent par confluer. Le diamètre des gouttelettes lipidiques est très variable : il peut atteindre 40 μ , avec une moyenne de 16 μ environ. Les plaquettes ont une forme hexagonale, ou dérivée, et mesurent de 6 à 18 μ .

Les globules lipidiques renferment notamment des phospholipides, surtout au centre de l'ovocyte, mais pas de lipides acides ; ils sont bordés d'une frange contenant des lipides à doubles liaisons conjuguées (O_2 -Schiff). Les plaquettes, très basophiles, ne contenant pas d'ARN, sont essentiellement protéiques ; elles renferment notamment des protéines à groupes réducteurs aminés.

La zona radiata persiste et apparaît très distendue (4 μ). L'épithélium folliculaire est réduit à une seule couche de cellules de 2 à 10 μ d'épaisseur. La hauteur des thèques varie de 16 à 20 μ .

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET DISCUSSION

Nous considérerons successivement l'évolution structurale, l'évolution histochimique et les éléments de polarité dans les ovocytes de premier ordre.

I. — ÉVOLUTION STRUCTURALE

1. — Evolution morphologique

Le tableau n° 3 établi à partir de plusieurs centaines de mesures, rassemble les principales caractéristiques de l'évolution morphologique de l'ovocyte de premier ordre chez *Chalarodon madagascariensis*.

2. — Variations du rapport nucléo-cytoplasmique (RNP)

A l'intérieur de chacun des différents stades, l'amplitude des variations du RNP est très importante. Elle peut être due, en partie, à l'action des fixateurs, entraînant une certaine imprécision dans nos mesures, effectuées sur coupes sériées. Néanmoins, il est possible de dégager les grandes lignes de son évolution.

Au stade de repos, le RNP est voisin de 0,5. Il passe ensuite par un maximum voisin de 1 ou même légèrement supérieur (1,2) aux stades leptotène et zygotène. Il décroît, dès lors, jusqu'à 0,1 – 0,2 à la fin de la première étape, puis assez régulièrement jusqu'à 2 à 3 $\cdot 10^{-3}$ au stade du développement des granules corticaux. Sa régression

continue ensuite à s'accroître pendant le dépôt du vitellus protéique : il est inférieur à 1 $\cdot 10^{-4}$ pour un ovocyte de 5 millimètres de diamètre moyen.

Donc, chez ce reptile, malgré la transformation du noyau en une volumineuse vésicule germinative, le RNP est, dans l'ensemble, constamment décroissant, avec de fortes fluctuations.

3. — Evolution nucléolaire

Nos observations montrent que deux phases se succèdent dans son évolution :

Jusqu'au début du stade des chromosomes plumeux, le nucléole reste unique. Son diamètre augmente de 1 à 6 μ à la fin du stade pachytène. Cet accroissement est plus rapide que celui du noyau. Le rapport entre les volumes du nucléole et du noyau passe d'environ 0,8 à 10 p. 100. Ensuite apparaît une nouvelle génération de petits nucléoles, très nombreux (jusqu'à plus d'un millier), d'abord centraux, puis gagnant la périphérie de la vésicule germinative en formant des couronnes plus ou moins nettes.

Il existe donc chez *Chalarodon madagascariensis*, comme chez les autres Reptiles étudiés, deux cycles nucléolaires successifs, bien distincts. Mais les petits nucléoles ne proviennent pas d'une fragmentation du nucléole initial, contrairement à ce qu'a observé N. BONS (1966) chez un Lacertidé marocain, *Acanthodactylus erythrurus lineomaculatus*.

Nous avons vu qu'à certains stades de leur évolution, les nucléoles apparaissent hétérogènes (amphinucléoles) :

Au début du stade diplotène, le nucléole unique a une forme sphéroïdale, et renferme 2, 3 ou 4 vésicules claires, « intranucléolaires ». Il prend alors une forme en cupule qui tend à s'évaser. Dans l'épaisseur de la paroi de cette cupule (ou sur sa face externe) se forment ensuite une seconde série de vésicules « épynucléolaires », plus petites et plus nombreuses (une vingtaine). Au cours de la prévitellogenèse, les plus gros des nucléoles du second cycle (qui sont le plus souvent périphériques) présentent quelques vésicules intranucléolaires.

L'hétérogénéité du nucléole a été signalée — ou figurée — chez les Reptiles par beaucoup d'auteurs (ainsi que dans les ovocytes de nombreuses autres espèces animales).

L'évolution des vésicules nucléolaires est comparable à celle décrite par L.-H. BREITSCHNEIDER et C.-P. RAVEN (1946) chez *Limnea stagnalis*.

N. LANE (1967) a décrit l'évolution du nucléole de l'Amphibien *Triturus viridescens*. Elle distingue une phase de fragmentation du nucléole sphéroïdal, la

Tableau n° 4

	ovocyte :	Phénomènes préméiotiques	Prévitellogénèse	Vitellogénèse
Œufs téloléicithes en général	C.P. RAVEN (1961)	accroissement : très faible	lent	rapide
	Terminologie française	accroissement : petit	(grand)	grand
Reptiles	N. BONS (1966)	follicule : primordial	primaire	secondaire tertiaire quaternaire
	Système utilisé	ovocyte : 1 ^{re} étape	2 ^e étape	3 ^e étape
		5 stades	3 stades 1 2 3	granules
			FB ₁ apparition	vésicules juxta- nucléaires
			FB ₁ dispersion	corticaux
				protéique

formation d'un anneau, puis le retour à une forme sphéroïdale. Chez les Reptiles des images de fragmentation (ou bourgeonnement) du nucléole ont été figurées par M. LOYEZ (1905) chez des Reptiles variés *Tropidonotus natrix*, *Lacerta stirpium*, *Testudo graeca*. M.-M.-M. BOYD (1940), d'après ses observations sur *Hoplodactylus maculatus*, a contesté leur existence : elle pense qu'il s'agit d'artéfacts d'observation (nucléoles superposés). Nous n'avons jamais rencontré chez *Chalarodon madagascariensis* de tels aspects.

Chez les Reptiles, M. LOYEZ (1905) a figuré des nucléoles où l'on reconnaît l'existence des vésicules intra- et épynucléolaires (cas de *Testudo radiata*), correspondant à l'évolution nucléolaire observée chez *Chalarodon madagascariensis*, mais elle a également représenté des nucléoles qui se fragmentent et se résolvent en chapelets (cas de *Testudo graeca*), rappelant les observations de N. LANE (1967) chez *Triturus viridescens*.

Il est intéressant de remarquer qu'une phase de grande activité nucléolaire (augmentation du volume total des nucléoles, qui deviennent ensuite vésiculeux) est suivie de l'apparition dans le cytoplasme des formations basophiles FB₁ et FB₂, au début de la prévitellogenèse et de la vitellogenèse. Corrélativement, la membrane nucléaire est fortement indentée. S. WISCHNITZER (1958, in A. FICQ, 1959), a observé chez le Triton une ondulation de la membrane nucléaire, concomitante de la fragmentation des nucléoles.

4. — Latebra

La description des ovocytes de Reptiles fait mention (M. LOYEZ, 1905 ; M.-M.-M. BOYD, 1940 ; N. BONS, 1966) de l'existence d'une latebra. Sans vouloir établir d'analogies avec celle des Oiseaux, dont on considère qu'elle jalonne le déplacement du noyau (V.-D. et E.-V. MARZA, 1935), on observe, chez *Chalarodon madagascariensis*, au moins une région centrale à contours irréguliers mais très nets, qui est effectivement en relation avec la zone péri-nucléaire par une sorte de canal.

Nous avons vu ci-dessus que nous considérons ces enclaves comme des îlots de vitellogenèse tardive résultant de la seconde émission de substances basophiles (FB₂).

Nous n'avons pas retrouvé sur notre matériel la zonation concentrique dans le vitellus protéique figurée par M.-M.-M. BOYD (1940, p. 346), chez *Hoplodactylus maculatus*.

5. — Concordance entre les divers systèmes de classification utilisés pour l'étude de l'ovogenèse (tableau n° 4)

II. — ÉVOLUTION HISTOCHIMIQUE

Seuls les éléments susceptibles de nous fournir des indications sur l'acquisition de la structure générale et de la polarité de l'ovocyte ont été recherchés, c'est-à-dire, parmi les glucides, le glycogène et les mucopolysaccharides acides ; parmi les protides, ceux à groupements réducteurs ou aminés ; parmi les lipides, les phospholipides, les lipides à doubles liaisons conjuguées et les lipides acidiques, et enfin les acides nucléiques (la réaction de Feulgen ne nous a permis de révéler que la présence de l'ADN chromosomien).

RÉSULTATS

1. — Lipides

Si l'on excepte les très fines ponctuations phospholipidiques, révélées par le test de Baker, qui peuvent être rapportées partiellement aux mitochondries, on constate qu'on peut mettre en évidence des lipides soudanophiles au cours de trois étapes bien distinctes.

D'une part, dans des ovocytes jeunes de 50 à 100 μ où ils forment quelques granulations juxta-nucléaires de 6 à 12 μ . Ensuite, au moment où les granules corticaux envahissent tout le cytoplasme (ovocyte de 1 800 μ), on observe deux couronnes lipidiques dans lesquelles existe un gradient décroissant de l'extérieur vers l'intérieur ; la couronne la plus externe est la plus riche en lipides (Fig. 5). Enfin, lors du dépôt du vitellus, celui-ci se charge de grosses gouttelles lipidiques qui contiennent, notamment, des phospholipides, des lipides acidiques et des lipides à doubles liaisons conjuguées.

2. — Glucides

a. Glycogène :

Il apparaît dans le cytoplasme cortical d'un ovocyte de 55 μ (début de la prévitellogenèse). Puis on peut le mettre en évidence en grande quantité dans la zone juxtanucléaire d'un ovocyte de 200 à 250 μ de diamètre moyen (dernière partie de la prévitellogenèse). Ensuite, seul subsiste du glycogène dans le cytoplasme cortical.

b. Autres polysaccharides :

— Mucopolysaccharides acides :

On ne peut, au cours de la prévitellogenèse, mettre en évidence des mucopolysaccharides acides que dans les granules corticaux.

On en observe ensuite dans la zone sous-corticale (zone 2) d'un ovocyte en vitellogenèse, avec un gradient positif de la périphérie vers le centre. Ils

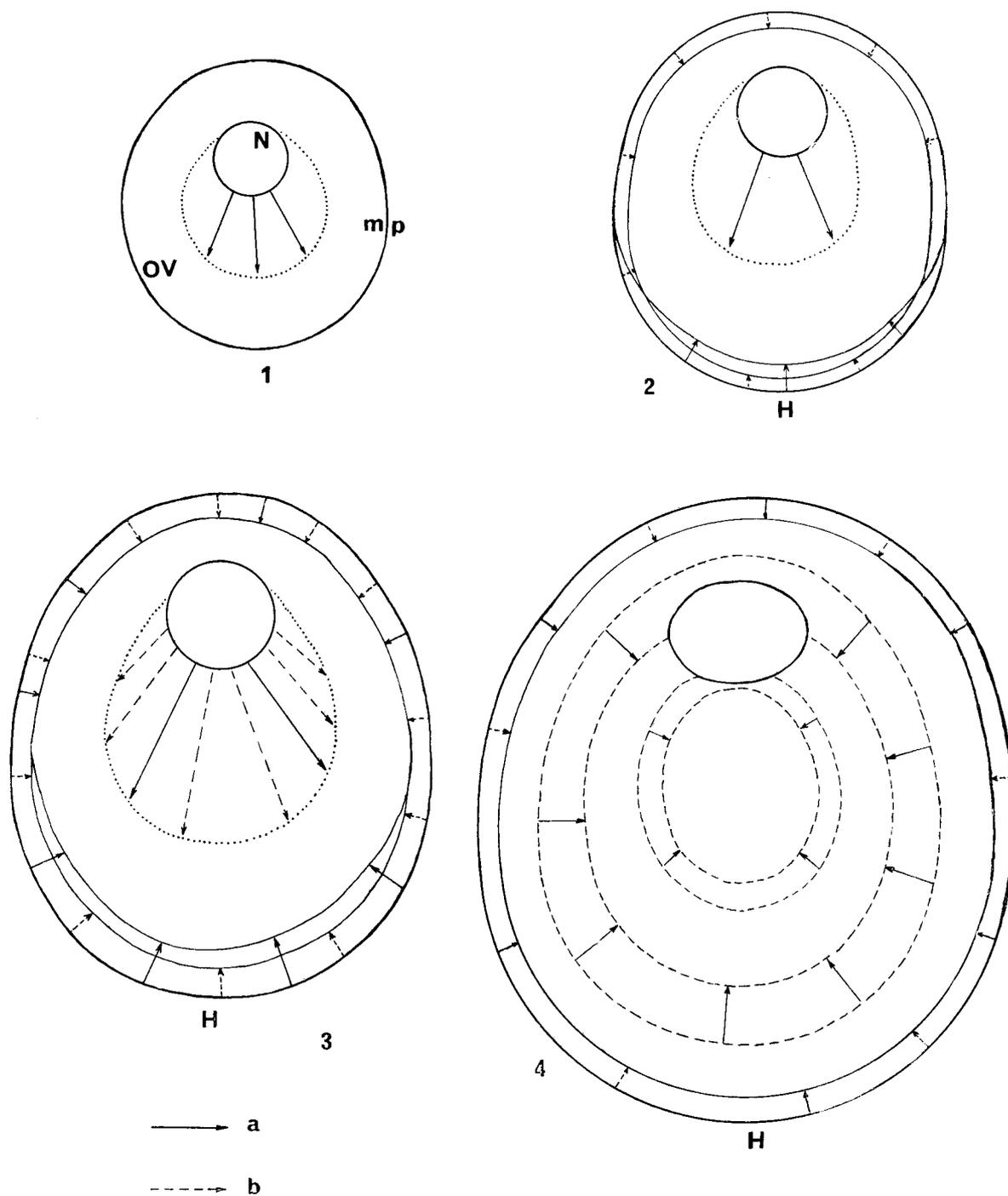


FIGURE 5

Schéma de l'évolution des gradients de lipides (a) et de glycogène (b) au cours des 3 stades de la prévitellogenèse et au début de la vitellogenèse.

Les dimensions relatives ne sont pas respectées ; les gradients sont orientés dans le sens décroissant.

sont surtout très abondants au voisinage de la vésicule germinative, sous forme de grosses granulations qui tendent, en s'éloignant de la périphérie, à s'agglomérer pour former des plaquettes où l'individualité des grains, un temps conservée, s'estompera. On retrouve une petite quantité de mucopolysaccha-

rides acides dans une partie des îlots de vitellogenèse tardive (zone 2').

— Dans la région centrale de l'ovocyte, les constituants des plaquettes vitellines sont des mucopolysaccharides neutres, des glycoprotéines ou des glycolipides.

La zone pellucide et la membrana propria présentent ces mêmes réactions.

3. — Protides

Le cytoplasme cortical contient vers la fin de la prévitellogenèse des protides à radicaux réducteurs ; il en est encore plus riche au début de la vitellogenèse. Les plaquettes vitellines présentent une réaction nettement positive.

Les protides à radicaux aminés n'apparaissent qu'au cours de la vitellogenèse, selon un gradient positif en direction centripète. On n'en observe pas dans le cytoplasme cortical.

4. — Acide ribonucléique

Dès les tout premiers stades, l'ovocyte est riche en ARN qui est localisé dans le noyau vitellin de Balbiani. La dispersion de l'ARN dans le cytoplasme suit celle des FB_1 et on observe une deuxième émission, marquée par les FB_2 . Au cours de la vitellogenèse (troisième étape), l'ARN est localisé dans le cytoplasme cortical, surtout au niveau du noyau, comme dans les ovocytes de nombreuses autres espèces (voir A.-E. NEEDHAM, 1964).

DISCUSSION

Les données sur l'histochimie des Reptiles sont encore rares, et les résultats parfois assez divergents. Ceci ne saurait être étonnant dans une classe pour laquelle nous n'avons que peu de renseignements, et qui, de plus, concernent des espèces appartenant à des groupes systématiques éloignés (de rang familial), et à des phylums anciens dont les relations sont encore mal élucidées. Aussi, est-il difficile de vouloir établir des comparaisons trop poussées. Les résultats histochimiques, concernant l'ovocyte primaire, qui nous paraissent les plus constants sont les suivants :

1. Richesse en ARN du noyau vitellin ;

2. Présence de lipides juxtanucléaires dès les jeunes stades préméiotiques dans la crête germinative tant chez les Lacertiliens (N. BONS, 1966 ; S.-S. GURAYA, 1959-a, 1968), que chez les Ophidiens (S.-S. GURAYA, 1959-b ; H. SAINT-GIRONS, 1959) et les Chéloniens (H. BULLIARD, 1924), qui peuvent au moins partiellement être rapportés à des mitochondries.

3. En ce qui concerne le glycogène, son apparition est tardive, au cours de la prévitellogenèse, chez le Chalarodon, comme chez l'Acanthodactyle (N. BONS, 1966), alors que chez *Vipera aspis*, l'ovocyte contient du glycogène à un stade beaucoup plus précoce (H. SAINT-GIRONS, 1959). Ensuite, pendant la vitellogenèse, le cytoplasme cortical est très riche en glucides APS⁺ (N. BONS, 1966 ; H. SAINT-GIRONS, 1959), parmi lesquels du glycogène et des mucopolysaccharides.

4. Existence de vitellus lipidique globulaire et de vitellus protéique plaquettaire.

5. Réaction APS positive de la zone pellucide quand l'ovocyte a atteint une certaine taille.

Nous avons cherché à faire la part entre les deux types de synthèses centrifuge et centripète. La figure 5 schématise l'orientation des gradients pour les lipides (a) et le glycogène (b), pendant les trois stades de la prévitellogenèse et le premier de la vitellogenèse. Nous observons ainsi qu'en fin de prévitellogenèse, les synthèses centripètes périphériques deviennent fortement prédominantes. Durant le dernier stade de la vitellogenèse, aux apports périphériques très importants, s'ajoutent les synthèses réalisées dans les îlots de vitellogenèse tardive, formant la « latebra ».

Nous avons remarqué que les formations basophiles (FB_1), d'aspect fibrillaire après certains fixateurs, constituent un indicateur du passage de la prépondérance des synthèses centrifuges aux synthèses centripètes, au cours du dernier stade de la prévitellogenèse. En effet (Pl. II) dans un ovocyte de 400 μ les fibrilles sont parallèles à la surface de l'ovocyte (synthèses centrifuges prédominantes). Vers 550 μ , les filaments se dissocient donnant un aspect tigre à la région corticale (accroissement des synthèses centripètes). Ils se disposent ensuite en couronne, où les filaments, d'abord irrégulièrement disposés, deviennent parallèles, avec une orientation radiaire. Cette couronne subsiste, en diminuant d'épaisseur, pendant la vitellogenèse.

III. — ÉLÉMENTS DE POLARITÉ

Les embryologistes ont cherché à relier la disposition des embryons à des coordonnées structurales préexistant dans l'œuf fécondé et, plus avant, dans le jeune ovocyte à divers stades de son évolution. La littérature (voir revue in Ch. DEVILLERS, 1960) montre que les travaux consacrés à la recherche de ces coordonnées, chez les Reptiles, sont très rares, comparativement aux autres classes de Vertébrés.

Le problème a donc particulièrement retenu notre attention au cours de cette étude structurale. Nos observations morphologiques sont basées sur des coupes histologiques sériées. Elles concernent la disposition topographique des organites dans l'ovocyte, et la répartition histochimique des constituants que nous avons mis en évidence, en partie dans ce but.

RECHERCHE DES ÉLÉMENTS DE POLARITÉ DANS L'OVOCYTE

Trois stades peuvent être définis dans l'acquisition de structures orientées par l'ovocyte de premier

ordre : stades jeunes, formation du hile, stades ultérieurs.

1. — Stades jeunes

L'ovocyte est situé dans le lit germinatif. Sa forme d'abord plus ou moins polyédrique tend à devenir elliptique (avec un rapport des axes parfois supérieur à 2). Le noyau n'est jamais central, ce qui permet de définir un axe de polarité primitif : pôle — antipôle ($A_1 \rightarrow AP_1$) dont l'orientation est absolument quelconque par rapport aux côtés dorsal et ventral de l'ovaire. Cette symétrie monaxone est renforcée,

au stade leptotène, par la position du noyau de Balbiani, ensuite par celle du centrosome, puis, au stade des chromosomes plumeux, par celle des formations basophiles. Il semble que l'on puisse voir, dès le stade de repos, dans l'amas de granulations pyroninophiles juxtanucléaires, la première indication de cette polarité.

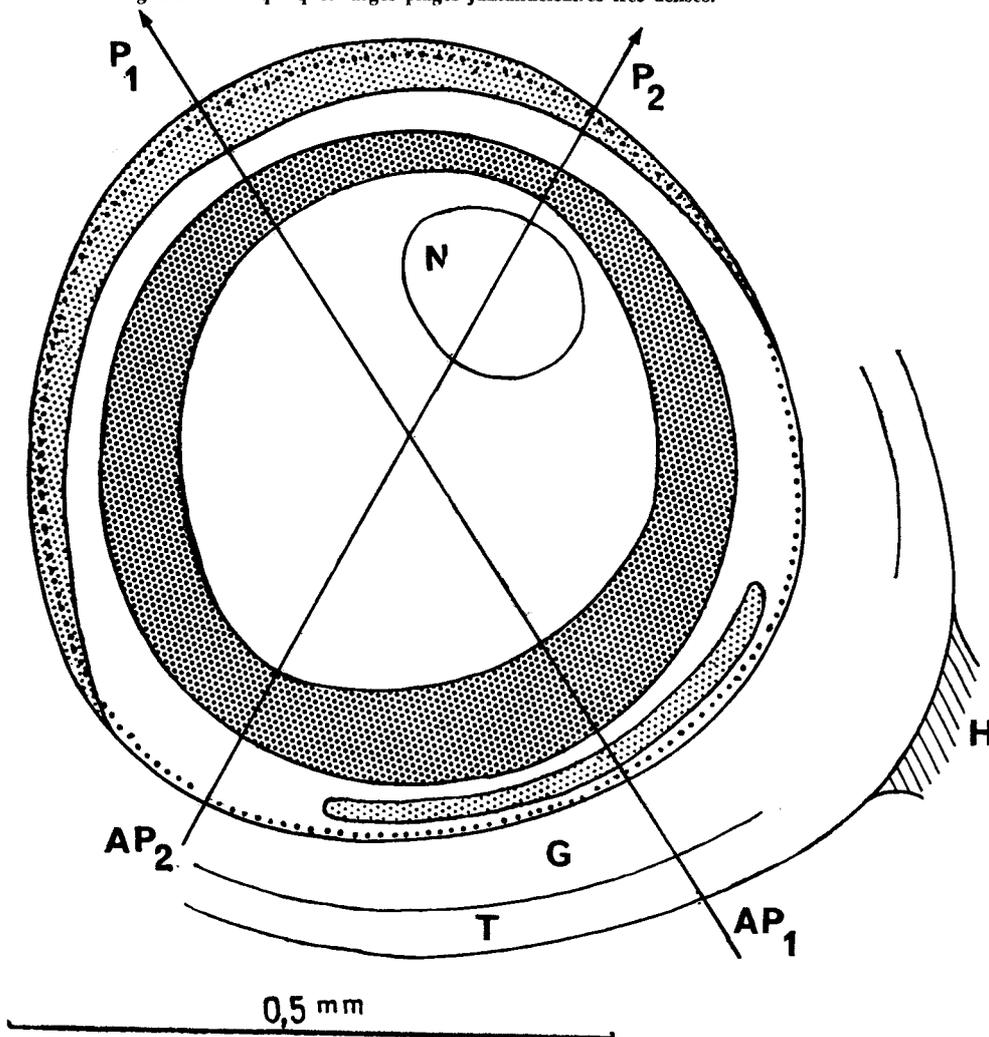
2. — Formation du hile

L'ovocyte fait ensuite hernie hors du lit germinatif et le hile se constitue. L'axe de symétrie $A_1 \rightarrow AP_1$

FIGURE 6

Schéma d'un ovocyte de $1070 \times 650 \times 650 \mu$, au stade des vésicules juxtanucléaires, selon le plan de symétrie bilatérale déterminé par les deux axes de symétrie $A_1 \rightarrow AP_1$ et $A_2 \rightarrow AP_2$.

- 1 : Une couronne probablement mitochondriale qui présente nettement un plan de symétrie : elle est beaucoup moins dense et plus étroite du côté du hile. On y observe aussi une rangée de grosses inclusions osmiophiles, (figurées par un pointillé), et les vestiges de la calotte phospholipidique sous-corticale.
- 2 : Un anneau peu osmiophile correspondant, par son emplacement et la disposition radiaire des granulations, aux formations basophiles FB_1 .
- 3 : Un anneau très sombre, plus large du côté du hile, de granulations osmiophiles, parfois réunies en amas.
- 4 : Une région centrale très claire, où les granulations apparaissent le long de fins trabécules à disposition irrégulière et en quelques larges plages juxtanucléaires très denses.



tend à prendre alors une orientation déterminée : la vésicule germinative est le plus souvent à l'opposé du hile.

3. — Stades ultérieurs

a. Dans un ovocyte de 100 à 200 μ de diamètre moyen, la vésicule germinative se rapproche de la surface et tend à se placer à angle droit par rapport à sa position précédente. Elle détermine un nouvel axe de symétrie $A_2 \rightarrow AP_2$ dont la disposition sera conservée jusqu'en fin de vitellogenèse.

b. L'axe primitif de polarité $A_1 \rightarrow AP_1$, passant au voisinage du hile, est conservé pour la disposition des organites et inclusions cytoplasmiques. En effet :

— La reconstitution spatiale d'un ovocyte de $1\ 070 \times 650 \times 650 \mu$, fixé au Champy suivi de post-osmiation, montre que la répartition des inclusions osmiophiles est nettement symétrique par rapport à l'axe $A_1 \rightarrow AP_1$ (Fig. 6).

— La répartition topographique des lipides dans des ovocytes de 100 à 500 μ de diamètre moyen montre que ceux-ci sont disposés en calotte périphérique du côté du hile (Fig. 5).

— Dans les gros ovocytes, les composés pyroninophiles (CB_{12}) (Fig. 2), les protéines à groupement réducteurs (AK_{51}) et les mucopolysaccharides acides (CD_{16}) sont répartis en une calotte périphérique opposée au hile, donc nettement dissymétrique par rapport au noyau.

— La répartition du vitellus est symétrique par rapport à l'axe $A_1 \rightarrow AP_1$ malgré les distorsions introduites par le développement des îlots de vitellogenèse tardive (Fig. 4).

L'ovocyte possède donc alors deux axes de symétrie (Fig. 6) : — $A_1 \rightarrow AP_1$: axe primitif, passant au voisinage du hile, et correspondant à la polarité des inclusions et organites cytoplasmiques ;

— $A_2 \rightarrow AP_2$: axe de polarité nucléaire disposé approximativement à angle droit du précédent.

Ces deux axes déterminent un plan de symétrie bilatérale.

DISCUSSION (Fig. 7)

1° Jusqu'à une taille de 100 à 200 μ nous n'avons pu déceler dans l'ovocyte qu'une symétrie monaxone. Tant que le hile n'est pas constitué, l'absence d'orientation de cet axe primitif $A_1 \rightarrow AP_1$ montre que cette symétrie est propre à l'ovocyte (indépendante de sa situation dans le lit germinatif).

Ensuite, cet axe s'oriente : le noyau, donc le pôle P_1 , étant à l'opposé du hile. Cette disposition est

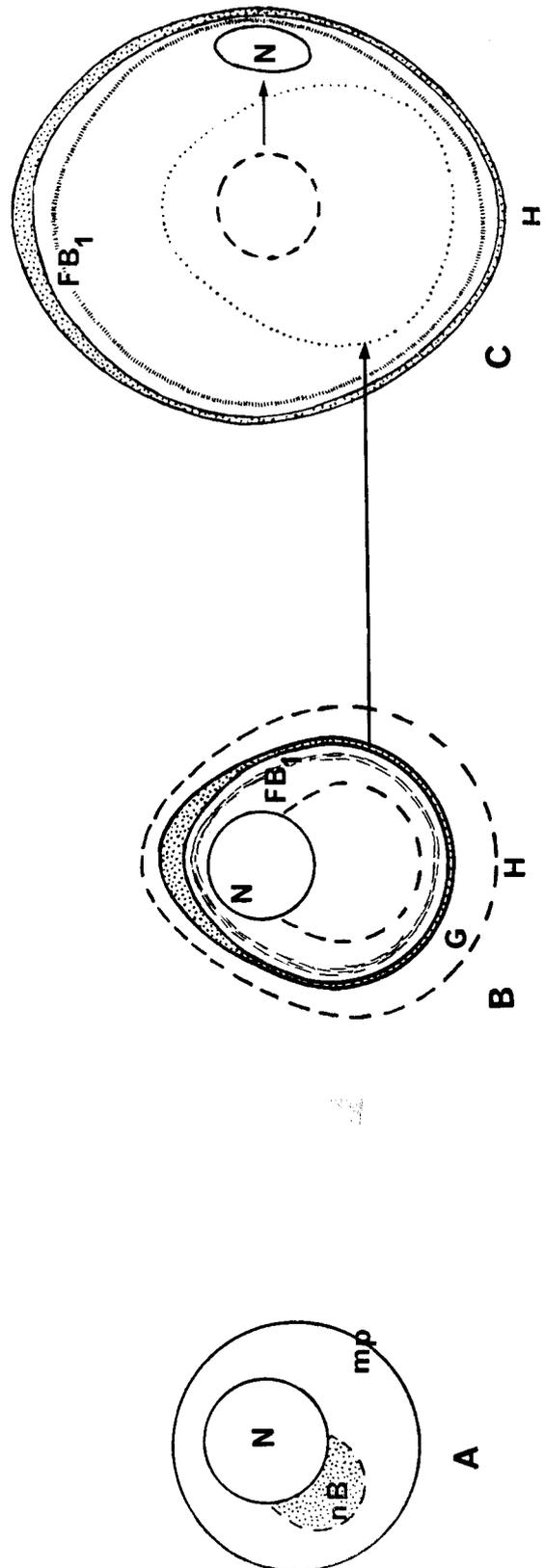


FIGURE 7

Schéma des migrations nucléaires dans l'ovocyte au cours de son accroissement

A : stade du noyau de Balbiani ; B : orientation de l'axe primitif de symétrie lorsque le hile est formé ; C : seconde migration du noyau (qui se place à angle droit de sa position précédente). Les organites périphériques sont figurés en pointillé.

comparable à celle observée par J. FAUTREZ et L. VAKAET (1954) dans l'ovocyte de *Lebistes reticulatus*. Nos observations suggéreraient que ce déplacement nucléaire à l'opposé du hile puisse être la conséquence d'une prévitellogenèse centrifuge s'établissant de façon prépondérante selon la résultante des deux facteurs suivants :

— la position primitive (variable) du noyau de Balbiani renfermant les organites élaborateurs ;

— le rôle nutritif de la granulosa plus épaisse (jusqu'à 2 fois) du côté du hile.

Ces deux facteurs rendent compte à la fois de la position fréquente de la vésicule germinative dans l'hémisphère opposé au hile, comme l'ont souligné J. FAUTREZ et L. VAKAET (1954), mais aussi de sa variabilité comme l'ont relevé J. CLAVERT et F. FILOGAMO (1957) chez le même Poisson : *Lebistes reticulatus*.

2° Pour des ovocytes plus évolués, la migration nucléaire à angle droit de sa position précédente rappelle les observations de J. FAUTREZ et L. VAKAET (1954) chez *Lebistes*. L'existence d'une calotte basophile nettement excentrée par rapport au noyau est décrite par ces auteurs, ainsi que par N. FAUTREZ — FIRLEFYN (1951), chez *Artemia salina*. Nous observons dans la même position, opposée au hile, une calotte de mucopolysaccharides acides et ure calotte mitochondriale. L'existence d'une dissymétrie dans la répartition des mitochondries, a été rapportée chez les Poissons (*Lebistes*) et les Mammifères (revue in C.-P. RAVEN, 1961). On peut supposer que ces calottes proviennent d'une « dilution » moins grande des organites cytoplasmiques élaborateurs dans cette région où la prévitellogenèse centrifuge a été moins intense qu'au voisinage du hile.

Inversement, quand la prévitellogenèse centripète périphérique devient prépondérante (les formations basophiles FB_1 tangentielles prennent alors une disposition radiaire), les synthèses seront alors plus importantes du côté opposé au hile : le noyau tendra donc, comme nous l'observons, à se rapprocher de celui-ci, en conservant une position périphérique.

Manuscrit, reçu le 31 octobre 1969.

BIBLIOGRAPHIE

1. — ALTLAND (P.-D.). — Observations on the structure of the reproductive organs of the box turtle. — *J. Morph.*, T. 89, pp. 599-621 (1951).
2. — ARNOLD (A.-T.). — Beiträge zur Kenntniss des Reptilien-Ovariums. — *Erlangen Inaug. Dissert.*, Waldshut (1892).
3. — ARVY (L.) et GABE (M.). — Données histochimiques sur la répartition de la phosphatase alcaline chez quelques Saurosidés. — *Koninkl. Ned. Akad. Wetenschap. Proc.*, T. 55 (4), série C, pp. 359-369 (1952).
4. — BAUCHOT (R.). — La placentation chez les Reptiles. *Ann. Biol.*, 4^e sér., T. 4 (9-10), pp. 547-575 (1965).
5. — BELLAIRS (R.). — The yolk of the adder (*Vipera berus*). — *Brit. J. Herpet.*, T. 2, pp. 155-158 (1959).
6. — BETZ (T.-W.). — The ovarian histology of the Diamond-backed water snake, *Natrix rhombifera*, during reproductive cycle. — *J. Morph.*, T. 113 (2), pp. 245-260 (1963).
7. — BHATTACHARYA (D.-R.). — Les inclusions cytoplasmiques dans l'ovogenèse de certains Reptiles. — Thèse Sciences-Zoologie, Paris (Vigné) : 103 p., 2 fig., 12 pl. (1925).
8. — BHATTACHARYA (D.-R.). — Notes on cell organs in the oogenesis of the house gecko. — *Allahabad Univ. Studies*, T. 6, (1929).
9. — BHATTACHARYA (D.-R.) ; DAS (R.-S.) et DUTTA (S.-K.). — On the infiltration of Golgi bodies from the follicular epithelium to the egg. — *Z. Zellforsch. Mikr. Anat.*, T. 8, pp. 566 (1929).
10. — BHATTACHARYA (D.-R.) et LAL (K.-B.). — The cytoplasmic inclusions in the oogenesis of certain Indian tortoises. — *Allahabad Univ. Studies*, T. 6, pp. 1-20 (1929).
11. — BONS (N.). — Dégénérescence des follicules ovariens chez un lézard du Maroc : *Acanthodactylus erythrurus lineomaculatus*. — *Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc*, T. 44 (3-4), pp. 75-82 (1964).
12. — BONS (N.). — Etude du cycle sexuel d'*Acanthodactylus erythrurus lineomaculatus* Dum. et Bihr. (Sauria Lacertidae). — Thèse Sci. nat. Montpellier (1966).
13. — BRAUN (M.). — Das urogenital System der einheimischen Reptilien. — *Arab. a. d. zool. zoot. Inst. in Würzburg*, T. 4 (1877).
14. — BREITSCHNEIDER (L.-H.) et RAVEN (C.-P.) — Structural and topochemical changes in the egg cells of *Limnea stagnalis* L. during oogenesis. *Arch. neerland. Zool.*, T. 10 (1), pp. 1-31 (1946).
15. — BULLIARD (H.). — Les mitochondries dans l'ovogenèse d'*Emys lutria*. — *C.R. Ass. Anat.* (Mars) (1924).
16. — BOYD (M.-M.-M.). — The structure of the ovary and formation of the corpus luteum in *Hoplodactylus maculatus*. — *Quart. J. Micr. Sci.*, T. 82 (2), pp. 337-376 (1940).
17. — CATESSON (A.-M.). — Aspects cytologiques de l'étude des acides nucléiques. — *Ann. Biol.*, 4^e série, T. 5 (5-6), pp. 209-239 (1966).
18. — CERRUTI. — Sulle « risoluzioni nucleolari » nella vesicola germinativa degli oociti di alcuni vertebrati. — *Anat. Anz.*, T. 26 (1905).
19. — CLARK (J.). — Embryology of the Turtle : 2. — Agassiz, contribution to the natural history of the United States of North-America, Boston (1857).
20. — CLAVERT (J.) et FILOGAMO (G.). — Sur la position du noyau de l'ovocyte et du plan de symétrie de l'embryon de *Lebistes reticulatus*. — *C.R. Soc. Biol. Paris*, T. 151 (10), pp. 1740 (1957).
21. — DEVILLERS (Ch.). — Polarité et symétrie bilatérale dans le développement de l'ovocyte. — Symposium on Germ cells and development, pp. 81-118. Inst. intern. d'Embryologie et Fondazione A. Baselli (1960).
22. — DUBUISSON (H.). — Formation du vitellus dans l'œuf des Tortues et des Batraciens. — *C.R. Soc. Biol. Paris*, T. 57 (2), pp. 427 (1905).
23. — DUBUISSON (H.). — Contribution à l'étude du vitellus. — Thèse Sci. nat. Paris, Schleicher édit., pp. 153-402 (1906).
24. — DUMONT (J.-N.) et ANDERSON (E.). — Vitellogenesis in the horse-shoe crab *Limulus polyphemus*. — *J. Microscopie*, T. 6 (6), pp. 791-806 (1967).
25. — DUNNE (M.-J.). — Light and electron microscope studies on oocytes of the Lizard *Sceloporus undulatus*. — *J. Cell Biol.*, T. 27 (2), pp. 134-A (1965).

26. — DUTTA (S.-K.) et ASANA (J.-J.). — On the behaviour of the Golgi apparatus in the oogenesis of *Calotes versicolor* (Boulenger). — *Allahabad Univ. Studies*, T. 4, pp. 19-30 ; pl. 1-7 (1928).
27. — EIMER (T.). — Untersuchungen über die Eier der Reptilien. — *Arch. Mikr. Anat.*, T. 8, pp. 216-243 (1872).
28. — FAUTREZ-FIRLEFYN (N.). — Etude cytochimique des acides nucléiques au cours de la gamétogenèse et des premiers stades du développement embryonnaire chez *Artemia salina* L. — *Arch. Biol.*, T. 62 (4), pp. 390-438 (1951).
29. — FAUTREZ (J.) et VAKAET (L.). — Sur la persistance au cours du développement embryonnaire d'un plan de symétrie bilatérale décelable dans l'ovocyte de premier ordre chez *Lebistes reticulatus*. — *C.R. Ass. Anat.*, 61^e réunion, Gênes 12-14 avril, pp. 1-7 (1954).
30. — FICQ (A.). — La physiologie du nucléole. In : Problèmes d'ultrastructure et de fonction nucléaires (Thomas, J.-A., Directeur). Exposés actuels de biologie cellulaire (Coll. Biocytologie), Masson édit., Paris, T. 5, chap. II, pp. 35-81 (1959).
31. — GEGENBAUR (C.). — Ueber den Bau und die Entwicklung der Wirbeltiere mit partieller Dotterheilung. — *Arch. Anat. Physiol., Leipzig*, pp. 481 (1861).
32. — GRODZINSKI (Z.). — The fat in the yolk of the sand lizard (*Lacerta agilis* L.). — *Bull. Acad. Sci. Cracovie, B*, pp. 367-381 (1950).
33. — GURAYA (S.-S.). — Histochemical studies of lipids in oocytes. II. — Lipids in the oogenesis of *Hemidactylus flaviviridis* Ruppel. — *Res. Bull. Panjab Univ.*, T. 155, pp. 245-253 (1958).
34. — GURAYA (S.-S.). — Histochemical studies of lipids in oocytes. V. — Lipids in the oogenesis of *Calotes versicolor* and *Uromastix hardwickii*. — *Res. Bull. Panjab Univ.*, T. 10, pp. 233-245 (1959-a).
35. — GURAYA (S.-S.). — Histochemical studies of lipids in oocytes. VI. — Lipids in the oogenesis of snakes, *Lycodon a. aulicus* and *Boiga trigonata*. — *Res. Bull. Panjab Univ.*, T. 10, pp. 291-303 (1959-b).
36. — GURAYA (S.-S.). — Histochemical studies of lipids in oocytes. VII. — Lipids in the oogenesis of fresh water turtle, *Lissemys p. punctata*. — *Res. Bull. Panjab Univ.*, T. 10, pp. 305-313 (1959-c).
37. — GURAYA (S.-S.). — Histochemical studies of lipids in oocytes. IX. — Lipids in the oocytes of the cobra and the krait. — *La cellule*, T. 61, pp. 209-318 (1961).
38. — GURAYA (S.-S.). — Histochemical studies on the yolk nucleus in the oogenesis of Indian reptiles. — *Anat. Rec.*, T. 146 (1), pp. 17-21 (1963).
39. — GURAYA (S.-S.). — Further morphological and histochemical studies on the yolk-nucleus and associate cell components in the developing oocyte of the indian wall lizard. *J. Morph.*, T. 124 (3), pp. 283-294 (1963).
40. — HOFFMAN (C.-K.). — Zur Entwicklungsgeschichte der urogenitalen Organen beider Reptilien. — *Z. Wiss. Zool.*, T. 48, pp. 260-300 (1889).
41. — HRABOWSKI (H.). — Das dotterorgan der Eidechsen. — *Z. Wiss. Zool.*, T. 128, pp. 305-382 (1926).
42. — KEMP (N.-E.). — Protoplasmic bridges between oocytes and follicle cells in vertebrates. — *Anat. Rec.*, T. 130, pp. 324 (1958).
43. — KOHLBRUGGE (J.-H.-F.). — Die Entwicklung des Eies von Primordialstadium bis zur Befruchtung. — *Arch. Mikr. Anat.*, T. 63 (1901).
44. — LAL (K.-B.). — Transference of Golgi bodies from the follicular epithelium to the egg in certain indian snakes. — *Allahabad Univ. Studies* : T. 8 (2) (1932).
45. — LAL (K.-B.). — Cytoplasmic inclusions in the eggs of certain indian snakes. — *Quart. J. Micr. Sci.*, T. 76, pp. 243-256 (1933).
46. — LANE (N.-J.). — Spheroidal and ring nucleoli in amphibian oocytes. — *J. Cell. Biol.*, T. 35 (2 : 1^o), pp. 421-434 (1967).
47. — LAUNOY (L.). — Contribution à l'étude des phénomènes nucléaires de la sécrétion. — *Ann. Sci. Nat.*, T. 18 (1903).
48. — LEREBoullet (A.). — Recherches sur l'anatomie des organes génitaux des animaux vertébrés. — Mém. couronné par l'Acad. Sci. Paris, (1848).
49. — LEREBoullet (A.). — Recherches d'embryologie comparée. II. — Sur le développement du lézard. — *Ann. Sc. Nat. Zool.*, T. 17 (1862).
50. — LEYDIG (F.). — Anatomische und histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. — Berlin (1853).
51. — LISON (L.). — Histochimie et cytochimie animale. Principes et méthodes. 2 vol. : 842 p. — Gauthiers-Villars, édit., Paris (1960).
52. — LOYEZ (M.). — Sur la constitution du follicule ovarien des Reptiles. — *C.R. Acad. Sci. Paris*, T. 130, pp. 48-50 (1900).
53. — LOYEZ (M.). — Sur les transformations de la vésicule germinative chez les Sauriens. — *C.R. Acad. Sci. Paris*, T. 133 (1901).
54. — LOYEZ (M.). — Les premiers stades du développement de la vésicule germinative chez les Reptiles (Sauriens et Chéloniens). — *Bull. Soc. Philom. Paris*, 9^e série, T. 4 (1902-a).
55. — LOYEZ (M.). — Note sur les transformations de la vésicule germinative des Reptiles. — *C.R. Ass. Anat.*, 4^e session, Montpellier (1902-b).
56. — LOYEZ (M.). — Sur la formation du premier fuseau de maturation chez l'Orvet (*Anguis fragilis* L.). — *C.R. Ass. Anat.* 5^e session, Liège (1905).
57. — LOYEZ (M.). — Recherches sur le développement ovarien des œufs méroblastiques à vitellus nutritif abondant. — Thèse Fac. Sci., Paris, Masson, édit., Paris, pp. 1-329 ; 9 pl. (1905).
58. — LUDWIG (H.). — Ueber die Eibildung im Tierreiche. — *Arch. a.d. zool. Inst. in Würzburg*, T. 1 (1874).
59. — MARZA (V.-D.) et MARZA (E.-V.). — The formation of the hen's egg. — *Quart. J. Micr. Sci.*, T. 78, pp. 133-189 ; 191-249 (1935).
60. — MAYER (F.-J.-C.). — Ueber das Ei der Reptilien. — Dresden, T. 4 : 95 p. (1865).
61. — MEYER (J.-A.). — Ueber Zerfallsvorgänge an Ovarialeiern von *Lacerta agilis*. — *Anat. Hefte*, T. 18 (3), pp. 73-96 (1901).
62. — MEYER (J.-A.). — Experimentelle erzeugte Rückbildungerscheinungen an Eifollikeln von *Lacerta agilis*. — *Anat. Hefte*, T. 22, pp. 579-599 (1903).
63. — MINGAZZINI (P.-O.). — Corpi lutei veri e falsi dei Rettili. — *Ric. Lab. Anat. Univ. Roma*, T. 3 (1893).
64. — MOSELLA (R.-G.). — Ueber einige Veränderungen der Nucleolarsubstanz während des Wachstums des Ovocytes und des Eifollikels bei *Lacerta muralis*. — *Anat. Anz.*, T. 62, pp. 76-92 (1926).
65. — MUNSON (J.-P.). — Researches on the oogenesis of the tortoise, *Clemmys marmota*. — *Amer. J. Anat.*, T. 3, pp. 311-437 (1904).
66. — MUNSON (J.-P.). — A comparative study of the structure and origin of the yolk nucleus. — *Arch. Zellforsch.*, T. 8, pp. 663-716 (1912).

67. — NATH (V.). — Histochemistry of lipids in oogenesis. — *Internat. Rev. Cytol.*, T. 9, pp. 305-320 (1960).
68. — NEEDHAM (A.-E.). — The growth process in animals. (The oocyte, pp. 122-132). — Isaac Pitman, édit., London : 522 p. (1964).
69. — OPPEL. — Die Befruchtung des Reptilieneies. — *Arch. Mikr. Anat.*, T. 39 (1892).
70. — OSAWA (G.). — Nachtrag zur Lehre von den Eingeweiden der *Hatteria punctata*. Die weiblichen Geschlechtsorgane. — *Arch. Mikr. Anat.*, T. 51 (1893).
71. — PANIGEL (M.). — Contribution à l'étude de l'ovoviviparité chez les Reptiles : gestation et parturition chez le Lézard vivipare *Zootaca vivipara*. — *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 11^e sér., T. 18 (41), pp. 569-668 (1956).
72. — RATHKE (H.). — Entwicklungsgeschichte der Natter. — Königsberg, (1839).
73. — RATHKE (H.). — Ueber die Entwicklung der Schildkröten. — Braunschweig (1848).
74. — RAVEN (C.-P.). — Oogenesis : the storage of developmental information : 274 p. — Pergamon Press, Oxford (1961).
75. — REGAMEY (J.). — Les caractères sexuels du Lézard (*Lacerta agilis* L.). — *Revue Suisse, Zool.*, T. 42, pp. 87-168 (1935).
76. — SAINT-GIRONS (H.). — Données histochimiques sur les glucides de l'appareil génital chez les Vipères au cours du cycle reproducteur. — *Ann. Histochem.*, T. 4 (4), pp. 235-243 (1959).
77. — SARASIN (C.-F.). — Reifung und Furchung des Reptilieneies. — *Arb. Z. Inst. Würzburg*, T. 6, pp. 195-216 (1883).
78. — SHALUMOVICH (V.-N.). — En russe : (Quelques particularités histochimiques de l'ovogenèse chez la tortue). — *Dokl. Akad. Nauk. S.S.S.R.*, T. 158 (2), pp. 492-495 (1964).
79. — SRIVASTAVA (A.-S.). — Cytological observations on the oögenesis of certain indian lizards. I. — Infiltration of cytoplasmic inclusions from the follicle cells into the oocytes. — *Trans. Amer. Micr. Soc.*, T. 66, pp. 318-327 (1948-a).
80. — SRIVASTAVA (A.-S.). — Structure and function of the yolk nucleus in lacertilian eggs. — *Trans. Amer. Micr. Soc.* T. 67 : 341-349 (1948-b).
81. — STRAHL (H.). — Die Rückbildung reifer Eierstockeier am Ovarium von *Lacerta agilis*. — *Verhand. der Anat. Gesellsch. auf der 6 ten Versamml.*, T. 3, pp. 190-195 (1892).
82. — THING (A.). — The formation and structure of the zona pellucida in the ovarian eggs of turtles. — *Amer. J. Anat.*, T. 23, pp. 237-258 (1918).
83. — TODARO (F.). — Sopra lo sviluppo della *Seps chalcides*. — *Ric. Lab. Anat. Univ. Roma*, T. 3 (1893).
84. — TRINCI (G.). — Osservazioni sui follicoli ovarici dei Rettili e di altri Vertebrati, con speciale riguardo alla struttura e funzione della granulosa. — *Arch. Anat. Embriol.*, T. 4, pp. 1-44 (1905).
85. — WALDEYER (W.). — Eierstock und Ei. — Leipzig (1870).
86. — WALDEYER (W.). — Die Geschlechtszellen. In : Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere, — O. Hertwig, édit., Iéna (1903).
87. — WETZEL (G.). — Das Vorkommen von Kernen der Granulosa-Zellen in den Eierstockeiern von *Pelias berus*. — *Sitz. der Berl. phys. Ges.* (1902).



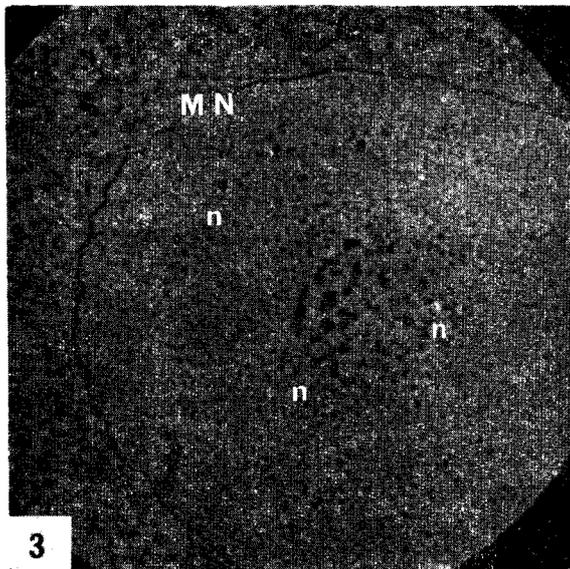
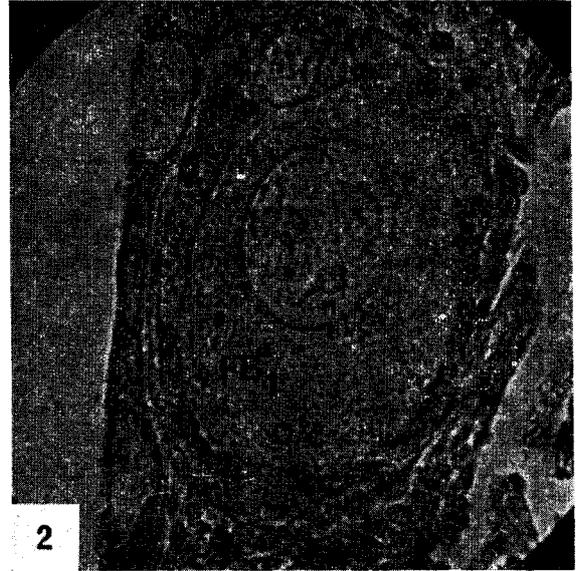
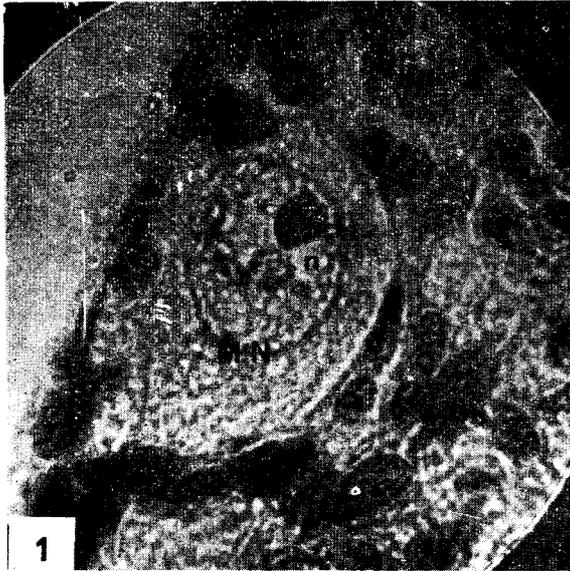


PLANCHE I

Différents aspects nucléolaires :

Figure 1 : Stade réticulé : un gros nucléole en forme de cupule, avec des vésicules intranucléolaires au maximum de leur développement.

Figure 2 : Apparition des chromosomes plumbeux : vésicules épynucléolaires à la périphérie du gros nucléole. A ce stade, le cytoplasme renferme d'abondantes formations basophiles (FB_1).

Figure 3 : Petits nucléoles centraux apparaissant sur les chromosomes plumbeux (qui restent localisés au centre de la vésicule germinative lorsque celle-ci augmente de volume) et nucléoles périphériques, en couronne, certains avec des vésicules intranucléolaires. Stade correspondant à la fin de la prévitellogénèse.

Figure 4 : Figure de tétrades (diamètre : $9,6 \times 11,2 \mu$), avec quelques nucléoles centraux, dans un ovocyte en cours de vitellogénèse protéique.

ABRÉVIATIONS

FB_1 : premières formations basophiles ;
 G : granulosa ;
 GC : granules corticaux ;
 L : lipides ;
 LG : lit germinatif ;
 MN : membrane nucléaire ;

N : noyau ;
 n : nucléole ;
 OV : ovocyte ;
 T : thèque ;
 VJN : vésicule juxtanucléaire ;
 ZP : zone pellucide.

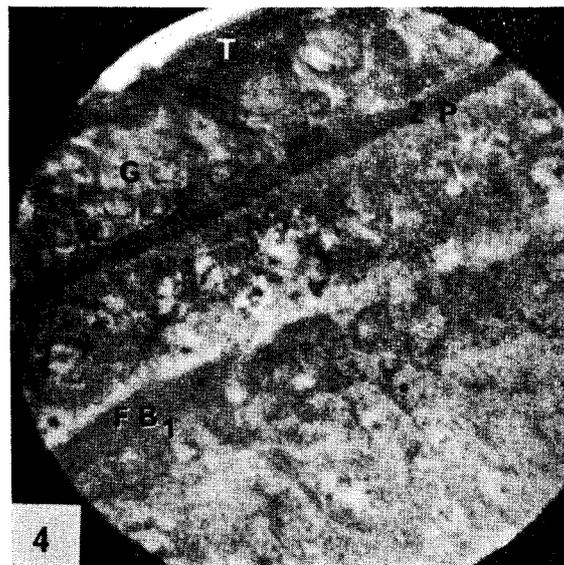
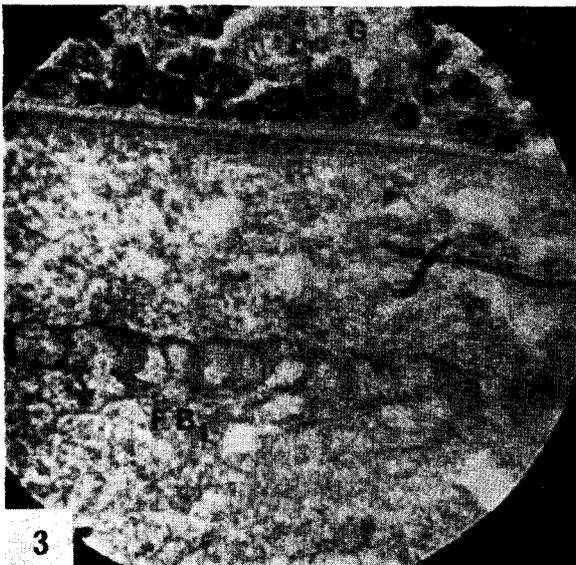
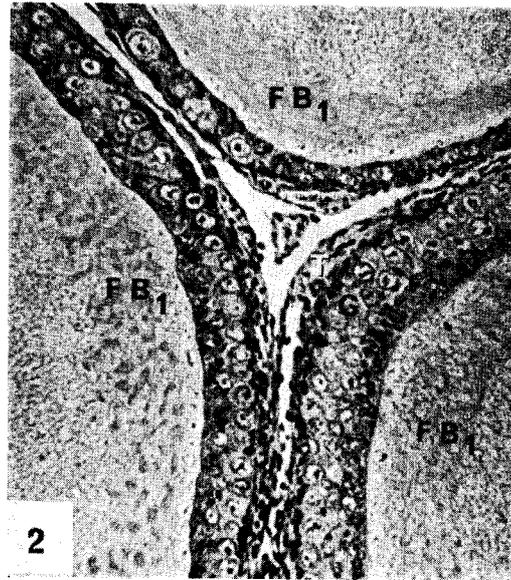
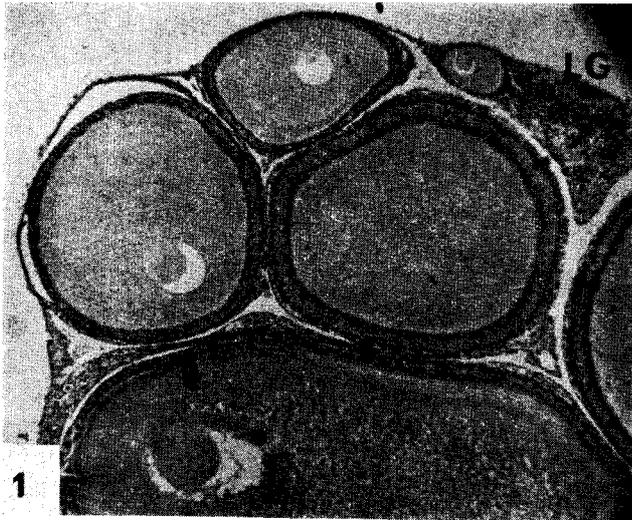


PLANCHE II

Modifications d'aspect des formations basophiles FB₁:

Aspect d'ensemble (*fig. 1*) d'un ovaire montrant la disposition variable des formations basophiles : ces formations prennent l'aspect de fins filaments à disposition tangentielle, puis ils se désorganisent et se redispotent alors radialement. Ces trois étapes sont visibles dans la figure 2. Cette évolution pourrait être corrélative du passage d'une vitellogenèse centrifuge à une vitellogenèse d'origine périphérique. Ensuite (*fig. 3 et 4*), ces formations apparaissent sous forme d'une couronne étroite « s'effilochant » sur son bord interne où l'on distingue des vacuoles claires.

Fixation : Zenker (AK).

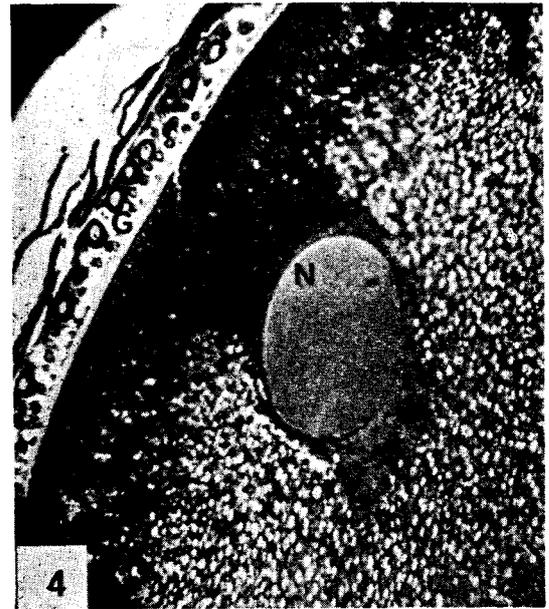
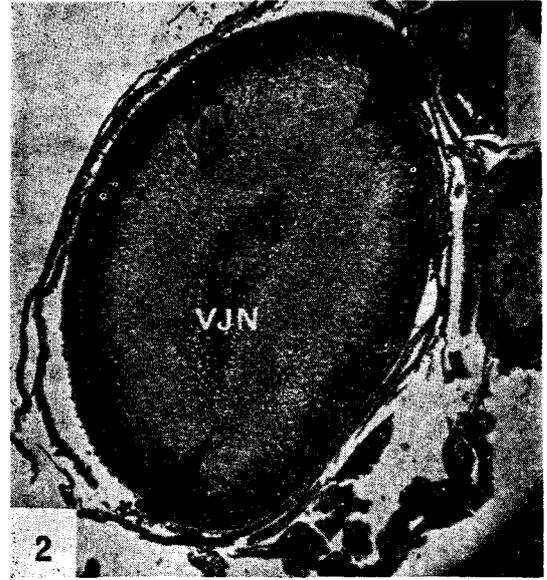
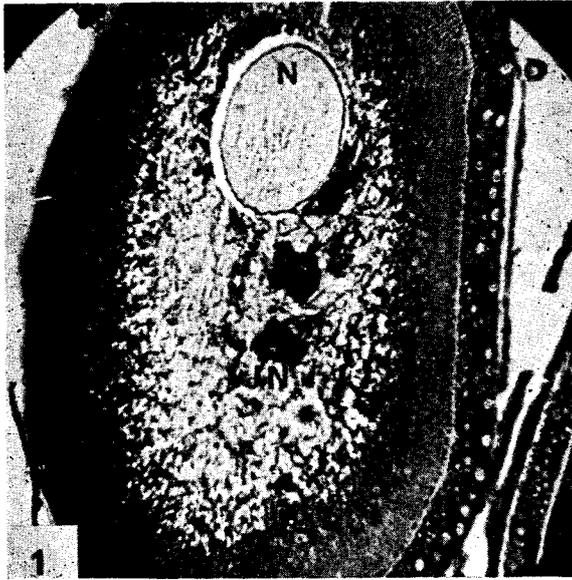


PLANCHE III

Inclusions osmiophiles :

Figure 1 : Ovocyte au stade des grandes vésicules juxtanucléaires osmiophiles, (diamètre moyen : 480 μ). On observe une couche de mitochondries et de dictyosomes dans le cytoplasme cortical, puis en profondeur, séparée par une zone claire correspondant aux formations basophiles FB_1 , une couronne dense de fines granulations osmiophiles.

Figure 2 : Ovocyte en début de vitellogenèse. Les vésicules juxtanucléaires se résorbent (diamètre moyen : 1280 μ).

Figure 3 : Détail des formations basophiles FB_1 .

Figure 4 : Détail montrant le cytoplasme périnucléaire très osmiophile.

Fixations : Nassonov-Kolatchev.

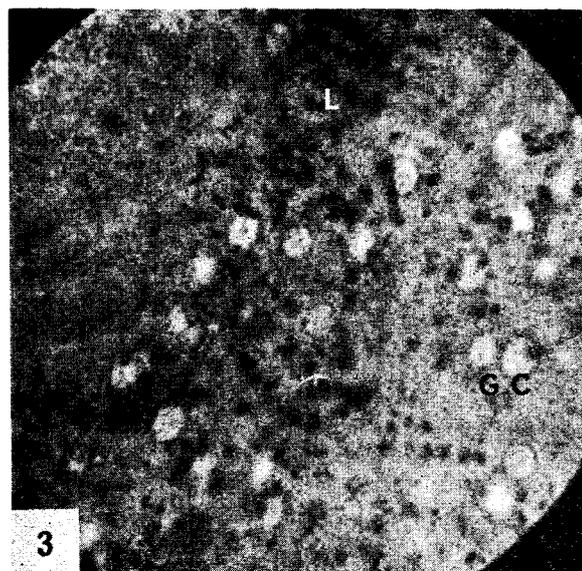
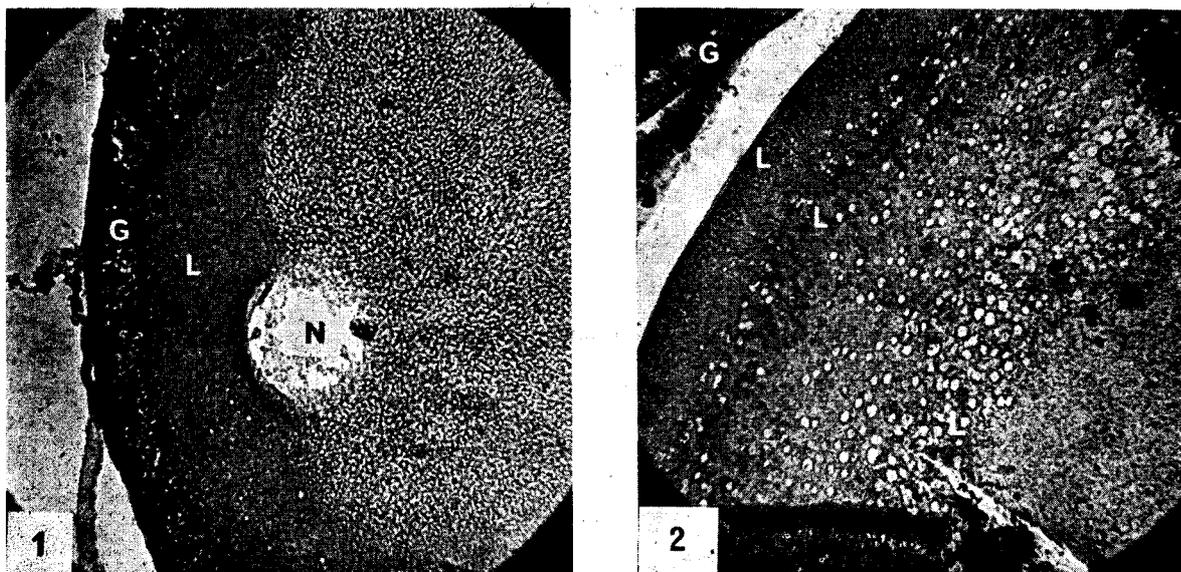


PLANCHE IV

Lipides :

Figure 1 : Dans un jeune ovocyte (diamètre moyen : 720 μ) : une couche périphérique phospholipidique (GO 4).

Figure 2 : Ovocyte au stade du développement des granules corticaux (GC) (diamètre : 1600 μ) Lipides (L) périphériques et en deux couches concentriques (GO₁).

Figure 3 : Détail de 2 : lipides de la couche concentrique externe, apparaissant en punctuations entre les granules corticaux (GC).

— Préfixation au formol — calcium.

— Coloration : 1

: hématine acide selon Baker

2-3 : bleu de Nil.

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION	179
MATÉRIEL ET MÉTHODES	180
DESCRIPTION	181
A. — Première étape : phénomènes préméiotiques.	
I. Stade interphasique	181
II. Stade leptotène	181
III. Stade zygotène	181
IV. Stade pachytène	181
V. Stade réticulé (diplotène initial)	182
B. — Deuxième étape : prévitellogénèse.	
I. Noyau	182
II. Cytoplasme	182
III. Tableau récapitulatif de l'évolution morphologique	184
C. — Troisième étape : vitellogénèse.	
I. Premier stade : Développement des granules corticaux	184
II. Second stade : Dépôt du vitellus protéique	185
CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET DISCUSSION	190
I. Evolution structurale	190
II. Evolution histochimique	192
III. Eléments de polarité	194
BIBLIOGRAPHIE	197
PLANCHES	200
SOMMAIRE	204