

Informations - Informationen - Informazioni - Notes

STUDIORUM PROGRESSUS

Quelques acquisitions récentes sur les glandes endocrines des Arthropodes

Par M. GABE, Paris¹

Le nombre des travaux morphologiques et physiologiques récents, consacrés à l'endocrinologie des Arthropodes, témoigne éloquemment du progrès accompli, depuis une vingtaine d'années, dans la connaissance des corrélations humérales chez ces animaux. La solidité de certains travaux anatomiques et l'éclat de certaines recherches expérimentales ne doivent, cependant, pas faire oublier les limites de nos connaissances.

En effet, la réalité de sécrétions hormonales a été prouvée, au moyen de techniques physiologiques, uniquement chez quelques Insectes Ptérygotes et chez quelques Crustacés Décapodes. Tous les Insectes étudiés à ce point de vue possèdent au moins l'une des formations glandulaires dont la fonction endocrine a pu être démontrée dans quelques cas favorables et tous les Crustacés Malacostracés sont dotés des formations céphalo-thoraciques dont le rôle endocrine a été démontré expérimentalement chez quelques Décapodes. L'étude histologique apporte de sérieuses présomptions en faveur de la nature endocrine de la formation décrite chez les Chilopodes sous le nom d'*organe frontal*² ou de *glande cérébrale*³. Il n'existe, par contre, aucune donnée morphologique ou physiologique relative à une éventuelle glande endocrine chez les Crustacés Entomostracés, chez les Progonéates et chez les Chélicérates.

L'étude des travaux histologiques et physiologiques récents fait apparaître une particularité commune à toutes les formations endocrines connues chez les Arthropodes, à savoir leurs rapports, anatomiques ou fonctionnels, avec des cellules situées au sein des centres nerveux ou à leur contact immédiat, cellules dont les caractères morphologiques sont ceux de cellules neuro-sécrétrices au sens de SCHARRER⁴. La constance des rapports anatomiques entre les glandes endocrines des Arthropodes et des cellules neuro-sécrétrices, ainsi que la netteté des relations fonctionnelles, déjà démontrées dans quelques cas, soulignent l'intérêt primordial de cette question; une revue sommaire des faits acquis dans cet ordre d'idées doit donc paraître opportune.

a) Les corpora cardiaca des Insectes Ptérygotes

Les connexions anatomiques des corpora cardiaca avec des cellules situées dans la pars intercerebralis du protocerebrum sont bien connues depuis le mémoire fondamental de HANSTRÖM⁵; ce même travail apporte des précisions relatives au caractère neuro-sécréteur des cellules d'origine du nervus corporis cardiaci I. HANSTRÖM établit, en se fondant sur des données tirées de l'anatomie comparée, un rapprochement entre les cel-

lules neurosécrétrices de la pars intercerebralis et l'organe frontal pair des Crustacés.

Il y a lieu de remarquer que la présence de cellules neuro-sécrétrices dans la pars intercerebralis du protocerebrum et au voisinage des corpora pedunculata est loin de représenter une simple particularité anatomique, dépourvue de portée physiologique. En effet, l'intervention des ganglions cérébroïdes dans la métamorphose a été démontrée chez les Lépidoptères¹; les recherches classiques de WIGGLESWORTH² prouvent le rôle des ganglions cérébroïdes dans le développement post-embryonnaire de *Rhodnius prolixus*. Des facteurs issus des ganglions cérébroïdes interviennent dans la métamorphose de *Calliphora erythrocephala*³. D'autre part, des expériences d'ablation élective des cellules neuro-sécrétrices du protocerebrum conduisent THOMSEN⁴ à attribuer aux éléments en question un rôle important dans la physiologie de l'imago chez *Calliphora erythrocephala*. Des substances actives sur les mouvements des mélanophores prendraient également naissance dans les ganglions cérébroïdes des Insectes⁵; il est probable que ces substances sont élaborées par les cellules neuro-sécrétrices.

Or, les recherches récentes soulignent l'existence de rapports très étroits entre les cellules neuro-sécrétrices du protocerebrum et les corpora cardiaca, organes dont la nature endocrine est admise depuis une quinzaine d'années, mais dont le rôle n'a pas encore été précisé de façon indiscutable.

α) La réalité d'un transport de substance des cellules neuro-sécrétrices de la pars intercerebralis vers les corpora cardiaca a été reconnue par HANSTRÖM⁶ et confirmée par E. et B. SCHARRER⁷; l'application de la coloration à l'hématoxyline chromique-phloxine suivant GOMORI en permet une mise en évidence particulièrement nette chez les Ephéméroptères⁸, chez les Odonates⁹, chez des Blattes¹⁰, chez *Gryllus domesticus*, chez *Carausius morosus* et chez *Dytiscus marginalis*¹¹. Le cheminement du produit de sécrétion se fait, chez tous les insectes étudiés à ce point de vue, le long des axones et les aspects sont identiques à ceux qui ont été décrits chez les Vertébrés.

β) L'étude des variations de cette sécrétion en fonction du développement post-embryonnaire démontre que le maximum d'abondance du produit de sécrétion dans les péricaryones des cellules neuro-sécrétrices précède l'accumulation maxima dans les corpora cardiaca. Cette chronologie de la sécrétion, particulièrement nette

¹ Laboratoire d'Anatomie et d'Histologie comparées, Université de Paris.

² N. HOLMGREN, Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. 56, 1 (1916).

³ K. FAHLÄNDER, Zool. Bidr. Uppsala 17, 1 (1938).

⁴ E. SCHARRER, Z. Neurol. 145, 462 (1933).

⁵ B. HANSTRÖM, Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. [3], 18, 1 (1940).

¹ ST. KOPEC, Biol. Bull. 42, 323 (1922). — J. J. BOUNHOL, Bull. Biol. France Belgique, suppl. 24, 200 (1938). — A. KÜHN et coll., Bibliographie dans REHM. — C. M. WILLIAMS, Biol. Bull. 90, 234 (1946).

² V. B. WIGGLESWORTH, J. exp. Biol. 17, 201 (1940).

³ B. POSSOMPES, C. r. Acad. Sci. 231, 594 (1950); Arch. Zool. exp. gén. 89, 203 (1953).

⁴ E. THOMSEN, J. exp. Biol. 29, 137 (1952).

⁵ M. DUPONT-RAABE, C. r. Acad. Sci. 228, 130 (1948). — E. HADORN et R. FRIZZI, Rev. suisse Zool. 56, 306 (1949).

⁶ B. HANSTRÖM, Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. [3], 18, 1 (1940).

⁷ E. SCHARRER et B. SCHARRER, Biol. Bull. 87, 242 (1944).

⁸ L. ARVY et M. GABE, La Cellule 55, 203 (1953).

⁹ L. ARVY et M. GABE, Ann. Sci. nat. Zool. 1952 (sous presse).

¹⁰ B. SCHARRER, Anat. Rec. 111, 554 (1951). — F. STUTINSKY, Bull. Soc. zool. France 77, 61 (1952).

¹¹ F. STUTINSKY, Bull. Soc. zool. France 77, 61 (1952).

chez les Ephéméroptères¹ et chez les Odonates² parmi les Amétaboles, chez *Bombyx mori* parmi les Holométaboles³ démontre clairement que le produit colorable par l'hématoxyline chromique de GOMORI chemine bien des cellules neuro-sécrétrices vers les corpora cardiaca; elle suffirait pour faire rejeter l'hypothèse d'une «neuro-sécrétion» au sens de COLLIN, avec migration du produit des corpora cardiaca vers le protocerebron. Les résultats de la section des nervi corporis cardiaci⁴ en apportent la preuve expérimentale: à la suite de cette intervention, le corpus cardiacum dont les nerfs ont été sectionnés est complètement dépourvu de substance colorable en bleu par l'hématoxyline chromique. Il y a lieu de souligner, à ce sujet, que le produit de sécrétion des cellules neuro-sécrétrices s'accumule toujours entre les cellules propres des corpora cardiaca et ne pénètre jamais à leur intérieur sous une forme figurée.

γ) Il existe, d'autre part, un rapport entre la sécrétion des cellules neuro-sécrétrices et les dimensions des corpora cardiaca. C'est ainsi que chez les Insectes Paléoptères (Ephéméroptères et Odonates) l'activité sécrétoire des cellules de la pars intercerebralis et des groupes neuro-sécréteurs latéraux atteint son maximum à la fin du dernier stade larvaire; les corpora cardiaca subissent, peu de temps après, une augmentation considérable de volume. Cet accroissement des corpora cardiaca coïncide avec le maximum d'abondance de matériel neuro-sécrétoire dans ces organes, mais l'accumulation du produit de sécrétion ne suffit pas pour expliquer l'augmentation de volume en question. L'étude volumétrique des corpora cardiaca chez un Lépidoptère, *Ephestia kühniella*, montre des faits du même ordre. En effet, d'après les données numériques de REHM⁵, le volume des corpora cardiaca passe de 306 μ^3 au début du dernier stade larvaire à 884 μ^3 à la fin de la période critique. Or, le même auteur signale, sans insister sur une relation éventuelle entre les deux phénomènes, que le matériel neurosécrétoire est particulièrement abondant dans les cellules de la pars intercerebralis chez les chenilles au début du dernier âge larvaire et qu'il en est «éliminé» au début de la période critique. L'étude de la neuro-sécrétion au cours du développement post-embryonnaire chez *Bombyx mori*³ montre d'une part que le produit des cellules neuro-sécrétrices quitte les péricaryones sous une forme figurée en cheminant le long des axones, fait qui avait été nié par REHM chez *Ephestia*, d'autre part que chaque «poussée de sécrétion» des cellules neuro-sécrétrices est suivie d'une augmentation du volume des corpora cardiaca.

δ) L'augmentation de volume du corpus cardiacum aux derniers stades du développement des Insectes Paléoptères coïncide avec l'apparition, dans les cellules propres de cet organe, d'une sécrétion différente de celle des éléments neuro-sécréteurs, situés dans les ganglions cérébroïdes. En effet, le produit de sécrétion de ces cellules est dissous par les fixateurs à base d'alcool, alors que celui des corpora cardiaca est parfaitement conservé dans les mêmes conditions techniques; d'autre part, l'hématoxyline chromique-phloxine colore l'un de ces produits en bleu, l'autre en rouge.

Il y a donc lieu d'admettre, avec SCHARRER⁶ que les cellules neuro-sécrétrices du protocerebron et les corpora cardiaca représentent deux composantes d'un même système

d'organes. Par contre, la démonstration d'une sécrétion propre des corpora cardiaca interdit de considérer ces organes comme un simple «centre de stockage», ainsi que le veut SCHARRER. Dès lors, les relations entre les cellules neuro-sécrétrices du protocerebron et les corpora cardiaca admettent deux hypothèses. On pourrait penser que le produit des cellules neuro-sécrétrices joue, à côté d'autres rôles, celui d'une stimuline à l'égard des corpora cardiaca. Il se pourrait, d'autre part, que le produit de sécrétion décelable dans les cellules des corpora cardiaca résulte d'une transformation plus ou moins profonde du produit des cellules neurosécrétrices, parvenu jusqu'aux corpora cardiaca en cheminant le long des axones. L'absence constante de produit neuro-sécrétoire, colorable en bleu par l'hématoxyline chromique de GOMORI, au sein même des cellules des corpora cardiaca, est un indice en faveur de la première hypothèse.

b) Les corpora allata des Insectes Ptérygotes

Le rôle des corpora allata dans le développement postembryonnaire et au cours de la vie imaginaire a été démontré, chez un certain nombre d'Insectes, au moyen d'expériences indiscutables et HANSTRÖM pouvait affirmer, dès 1940, que ces organes étaient les mieux connus parmi les glandes endocrines des insectes¹. Leurs relations avec des cellules neuro-sécrétrices sont beaucoup moins nettes que celles des corpora cardiaca et SCHARRER estime² que la stimulation des corpora allata larvaires par des cellules neuro-sécrétrices n'a pas encore été mise en évidence. En réalité, il existe des indices en faveur de cette stimulation.

Le cas des Insectes Paléoptères est particulièrement suggestif à cet égard. On sait, en effet, que les corpora allata des Ephéméroptères sont innervés par le ganglion sous-œsophagien³ alors que ceux des Odonates reçoivent leurs nerfs des corpora cardiaca, c'est-à-dire du protocerebron⁴. Or, les cellules d'origine des nervi corporis allati des Ephéméroptères sont des cellules neuro-sécrétrices⁵, dont l'activité sécrétoire cesse à la fin de la vie nymphale⁶; les corpora allata de ces Insectes subissent, au cours des derniers stades du développement post-embryonnaire, une véritable atrophie⁷. Les corpora allata des Odonates sont, au contraire, reliés aux cellules neuro-sécrétrices de la pars intercerebralis, dont l'activité s'accroît considérablement à l'approche de la mue imaginaire; cet accroissement d'activité coïncide avec une augmentation importante du volume des corpora allata⁸.

Les données relatives à l'évolution des formations endocrines chez *Ephestia kühniella*⁹ sont en accord avec cette manière de voir; en effet, l'accroissement des corpora allata chez la chrysalide âgée, au moment de la maturation des gonocytes, est précédée de peu d'une poussée de sécrétion des cellules de la pars intercere-

¹ B. HANSTRÖM, Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. [3], 16 1 (1940).

² B. SCHARRER, Pflügers Arch. 255, 154 (1952).

³ B. HANSTRÖM, Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. [3], 18, 1 (1940). — O. PFLÜGELDER, Biol. Zbl. 66, 211 (1947). — L. ARVY et M. GABE, Bull. Soc. zool. France 75, 267 (1950); La Cellule 55, 203 (1953).

⁴ B. HANSTRÖM, Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. [3], 18, 1 (1940). — L. ARVY et M. GABE, Ann. Sci. nat. Zool. 1952 (sous presse).

⁵ L. ARVY et M. GABE, Bull. Soc. zool. France 77, 229 (1952).

⁶ L. ARVY et M. GABE, La Cellule 55, 203 (1953).

⁷ L. ARVY et M. GABE, Bull. Soc. zool. France 75, 267 (1950); La Cellule 55, 203 (1953).

⁸ L. ARVY et M. GABE, Ann. Sci. nat. Zool. 1952 (sous presse).

⁹ M. REHM, Arch. Entwicklungsmech. 145, 205 (1951).

¹ L. ARVY et M. GABE, La Cellule 55, 203 (1953).

² L. ARVY et M. GABE, Ann. Sci. nat. Zool. 1952 (sous presse).

³ L. ARVY, J. J. BOUNHIOL et M. GABE, C. r. Acad. Sci. 1953 (sous presse).

⁴ B. SCHARRER, Biol. Bull. 102, 61 (1952).

⁵ M. REHM, Arch. Entwicklungsmech. 145, 205 (1951).

⁶ B. SCHARRER, Pflügers Arch. 255, 154 (1952).

bralis. L'application de méthodes suffisamment électives à l'étude de la neuro-sécrétion chez *Bombyx mori* montre, d'autre part¹, que le produit de sécrétion des cellules neuro-sécrétrices parvient jusqu'aux corpora allata et s'accumule entre les cellules de ces organes lors des poussées de sécrétion qui correspondent à la période préparatoire à la nymphose et à certaines périodes de la vie nymphale; cette « arrivée » du produit de la pars intercerebralis est suivie d'une nette augmentation de volume des corpora allata.

Cette manière de voir ne peut, toutefois, être adoptée sans réserve et il ne saurait être question de la généraliser à tous les Insectes Ptérygotes. En effet, la section unilatérale des nervi corporis cardiaci, pratiquée chez la blatte *Leucophaea maderae*² est suivie d'une augmentation de volume du corpus allatum énérvé; il n'existe aucun indice d'hypofonctionnement du corpus allatum à la suite de cette intervention.

c) La glande ventrale (prothoracique) des Insectes Ptérygotes

On désigne sous le nom de « glande ventrale » un organe céphalique, pair et symétrique, découvert par PFLÜGFELDER³ chez les Phasmes et retrouvé par le même auteur⁴ chez l'ensemble des Ptérygotes amétaboles, à l'exception des Mantes et des Hémiptères. Un organe de même signification, mais situé dans le prothorax, existe chez les Blattes, les Grillons, les Hémiptères, les Lépidoptères et les Hyménoptères; on admet généralement que les parties latérales de l'anneau de WEISMANN des Diptères Cyclorhaphes seraient l'homologue de cette glande.

L'étude histologique montre, dans tous les cas étudiés à ce point de vue, que la formation en question subit, au cours de la nymphose des Holométaboles ou au moment de la mue imaginale des Amétaboles, une atrophie qui va jusqu'à la disparition. Des données expérimentales très précises, obtenues chez des Lépidoptères⁵, chez un Hémiptère, *Rhodnius prolixus*⁶, et chez un Diptère Cyclorhaphé, *Calliphora erythrocephala*⁷, démontrent l'intervention de cet organe dans la métamorphose des Insectes holométaboles.

L'expérimentation prouve que le fonctionnement de cette glande est contrôlé par les cellules neuro-sécrétrices de la pars intercerebralis; cette intervention du protocerebron, qui est indispensable à l'entrée en fonction de la glande prothoracique des Lépidoptères et de celle de *Rhodnius*, s'exercerait, chez ces animaux, par voie humorale, et le terme d'« hormone prothoracotrope » a été proposé pour désigner le principe responsable de cette action⁸. Chez *Calliphora*, l'intégrité des connexions anatomiques entre le protocerebron et l'anneau de WEISMANN semble indispensable à l'acquisition, par les parties latérales de ce dernier organe, de leur action sur la pupaison⁹.

A côté de cette relation fonctionnelle entre la glande prothoracique et les cellules neuro-sécrétrices du proto-

cerebron, des recherches histophysiologiques sur les Insectes Paléoptères¹ fournissent des indices en faveur d'une relation anatomique et fonctionnelle entre la glande ventrale et des cellules neuro-sécrétrices situées dans le ganglion sous-œsophagien. En effet, l'innervation de la glande ventrale est assurée, chez les Ephéméroptères, par les nervi corporis allati, venus du ganglion sous-œsophagien; chez les Odonates, les nerfs de la glande ventrale viennent directement du ganglion sous-œsophagien. Or, les neurones d'origine de ces nerfs sont indiscutablement des cellules neuro-sécrétrices chez tous les Ephéméroptères étudiés à ce point de vue et l'atrophie de la glande ventrale est précédée de peu du tarissement de la sécrétion dans ces cellules². Chez les Odonates, l'évolution des cellules neuro-sécrétrices du ganglion sous-œsophagien et l'atrophie de la glande ventrale présentent les mêmes rapports chronologiques que chez les Ephéméroptères, mais les connexions anatomiques sont moins nettes³.

Il y a donc lieu d'admettre la réalité de corrélations fonctionnelles entre les cellules neuro-sécrétrices du protocerebron et l'organe responsable de la sécrétion de l'« hormone de mue » chez les Lépidoptères, chez un Hémiptère et chez un Diptère cyclorhaphé; des arguments d'ordre histophysiologique incitent à envisager, en plus, des relations anatomiques et fonctionnelles entre la glande ventrale des Insectes Paléoptères et des cellules neuro-sécrétrices situées dans le ganglion sous-œsophagien.

d) L'organe X et la glande du sinus des Crustacés Malacostracés

Dans les premières années qui suivirent la découverte de la glande du sinus et de l'organe X des Crustacés Décapodes, Stomatopodes et Mysidacés par HANSTRÖM⁴, la plupart des auteurs attribuèrent à la glande du sinus l'élaboration des principes actifs sur les mouvements des chromatophores, ainsi que la sécrétion des corps qui interviennent dans le déterminisme des mues, dans la maturation des produits génitaux et dans le déroulement de divers processus métaboliques. Le rôle de l'organe X paraissait plus énigmatique et HANSTRÖM faisait remarquer en 1947⁵ que l'hypothèse de la nature endocrine de cette formation n'était étayée que par des arguments d'ordre histologique. Des recherches récentes ont largement précisé nos connaissances et montré l'existence de rapports très étroits entre l'organe X et la glande du sinus.

α) L'organe X a été considéré, dès sa découverte, comme une formation neuro-sécrétrice; son étude chez un grand nombre de Crustacés a montré à HANSTRÖM⁶ toutes les étapes de sa différenciation à partir d'un organe sensoriel (organe frontal pair) dont les cellules nerveuses bipolaires évoluent en cellules glandulaires. Le produit de sécrétion de l'organe X se comporte comme celui des cellules neuro-sécrétrices des Insectes; il prend l'hématoxyline chromique dans les conditions techni-

¹ L. ARVY, J. J. BOUNHIOL et M. GABE, C. r. Acad. Sci. 1953 (sous presse).

² B. SCHARRE, Biol. Bull. 102, 61 (1952).

³ O. PFLÜGFELDER, Z. wiss. Zool. 151, 149 (1938).

⁴ O. PFLÜGFELDER, Biol. Zbl. 66, 211 (1947).

⁵ J. J. BOUNHIOL, Bull. biol. France Belgique, suppl. 24, 200 (1938). - T. FUKUDA, Proc. Imp. Akad. Tokyo 16, 414 (1940). - C. M. WILLIAMS, Biol. Bull. 93, 89 (1947).

⁶ V. B. WIGGLESWORTH, Nature 168, 558 (1951).

⁷ B. POSSOMPÈS, C. r. Acad. Sci. 230, 409 (1950).

⁸ B. SCHARRE, Pflügers Arch. 255, 154 (1952).

⁹ B. POSSOMPÈS, C. r. Acad. Sci. 231, 594 (1950).

¹ L. ARVY et M. GABE, Bull. Soc. zool. France 75, 267 (1950); 77, 229 (1952); La Cellule 55, 203 (1953); Ann. Sci. nat. Zool. 1952 (sous presse).

² L. ARVY et M. GABE, Bull. Soc. zool. France 77, 229 (1952); La Cellule 55, 203 (1953).

³ L. ARVY et M. GABE, Ann. Sci. nat. Zool. 1952 (sous presse).

⁴ B. HANSTRÖM, Psychiatr. Neurol. Bladen, Amsterdam 4, 3 (1934); Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. [3], 16, 1 (1937).

⁵ B. HANSTRÖM, Kungl. Fysiogr. Sällsk. Hdl., N. F. 58, n° 9 (1947).

⁶ B. HANSTRÖM, Kungl. Fysiogr. Sällsk. Hdl., N. F. 52, n° 4 (1941).

ques de la méthode de GOMORI¹ et cette coloration, ainsi que l'observation au microscope à contraste de phase² permettent de suivre le cheminement des granules de sécrétion le long du volumineux nerf de l'organe X, jusqu'à la glande du sinus, où ces granules s'accumulent.

β) L'extirpation élective de l'organe X permet de reproduire, chez les Décapodes Brachyours, les modifications du cycle d'intermue qui surviennent après ablation des pédoncules oculaires³; les modifications métaboliques consécutives à l'ablation des deux pédoncules oculaires peuvent être prévenues par implantation de l'organe X³. D'autre part, l'ablation de l'organe X ou la section du nerf qui le relie à la glande du sinus⁴ entraînent une véritable atrophie de ce dernier organe. Certains auteurs en ont conclu que la glande du sinus n'était qu'un «centre de stockage» des «hormones pédonculaires», élaborées par l'organe X⁵; cette opinion est d'autant plus compréhensible que tous les produits de sécrétion présents dans la glande du sinus se colorent en bleu par l'hématoxyline chromique de GOMORI.

produit hotchkiss-positif. Il y a d'ailleurs lieu de remarquer que même l'examen attentif des préparations



Fig. 2. Glande du sinus d'*Eupagurus bernhardus* L. Formol, réaction de HOTCHKISS-MAC MANUS après action de l'amylase salivaire, coloration de fond par l'hématoxyline-picro-indigocarmin. 1000 diamètres. Remarquer les grains de sécrétion propres de la glande du sinus, colorés en gris (en jaune sur la préparation) et le produit originaire de l'organe X, coloré en noir (en rouge sur la préparation).

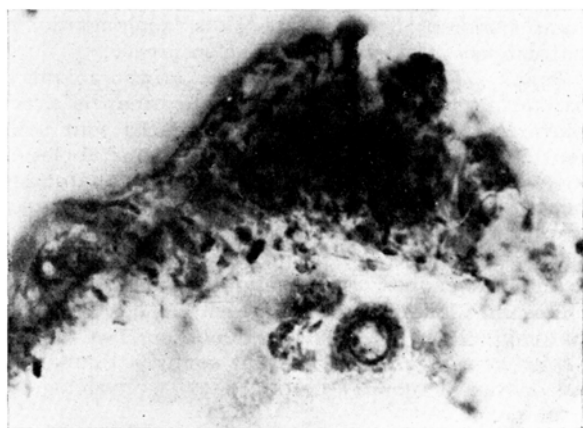


Fig. 1. Corpus cardiacum du subimago d'*Ecdyonurus fluminum* Pictet. Bouin, hématoxyline chromique-phloxine. 1000 diamètres. Remarquer le produit noir (en bleu sur la préparation) venu des cellules neuro-sécrétrices, ainsi que le produit de sécrétion propre du corpus cardiacum, coloré en gris (en rouge sur la préparation) [d'après ARVY et GABE, La Cellule 55, 203 (1953)].

γ) L'étude histochimique démontre que le produit de sécrétion de l'organe X contient une substance hotchkiss-possible (glucide oxydable en 1-2-glycol par l'acide periodique ou amino-alcool) chez tous les Crustacés Malacostracés étudiés à ce point de vue⁶. Cette technique permet de suivre le cheminement du produit de sécrétion le long du nerf de l'organe X et jusque dans la glande du sinus, où il s'accumule sous forme de traînées et de grains. Mais elle met en évidence une différence chimique entre ce produit et les grains de sécrétion éosinophiles de la glande du sinus; ces derniers ne contiennent pas de

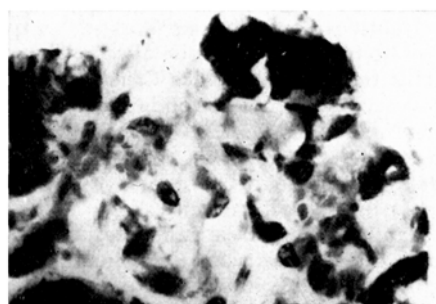


Fig. 3. Lobule de la glande cérébrale de *Scolopendra cingulata* Latr. Bouin, triple coloration de PRENANT. 1000 diamètres. Remarquer le produit de sécrétion propre, coloré en noir (en rouge sur la préparation) et le matériel neuro-sécrétoire, placé entre les cellules et coloré en gris (en vert sur la préparation).

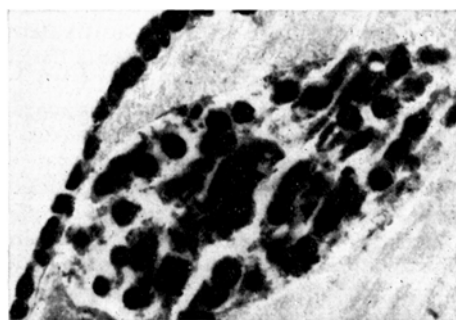


Fig. 4. Glande cérébrale de *Lithobius forficatus* L. Bouin, Azan. 1000 diamètres. Remarquer le produit de sécrétion propre de l'organe, coloré en noir et intra-cellulaire (en rouge sur la préparation) ainsi que le matériel neuro-sécrétoire, coloré en gris (en bleu sur la préparation).

¹ D. E. BLISS, Anat. Rec. 111, 554 (1951). - D. E. BLISS et J. H. WELSH, Biol. Bull. 103, 157 (1952). - L. V. PASSANO, Anat. Rec. 111, 502 (1951).

² L. V. PASSANO, Anat. Rec. 111, 559 (1951).

³ D. E. BLISS, Anat. Rec. 111, 554 (1951). - R. FROST, R. SOLOUM et L. H. KLEINHOLZ, Anat. Rec. 111, 572 (1951). - V. J. HAVEL et L. H. KLEINHOLZ, Anat. Rec. 111, 571 (1951). - B. TRAVIS, Anat. Rec. 111, 503 (1951).

⁴ D. E. BLISS et J. H. WELSH, Biol. Bull. 103, 157 (1952). - L. V. PASSANO, Anat. Rec. 111, 559 (1951).

⁵ D. E. BLISS, Anat. Rec. 111, 554 (1951). - D. E. BLISS et J. H. WELSH, Biol. Bull. 103, 157 (1952). - L. V. PASSANO, Anat. Rec. 111, 559 (1951). - J. H. WELSH, Anat. Rec. 111, 442 (1951).

⁶ M. GABE, C. r. Acad. Sci. 235, 90 (1952); 235, 900 (1952); 235, (973 1952).

colorées par les méthodes trichromiques usuelles permet de distinguer ces deux produits de sécrétion dans la glande du sinus. Cette dualité du matériel sécrétoire accumulé dans la glande du sinus est encore soulignée par le fait que les deux produits se comportent différem

ment au cours des modifications que subit la glande du sinus dans la période préparatoire à la mue¹.

La démonstration d'une sécrétion propre de la glande du sinus permet de retrouver, chez les Crustacés Malacostracés, une situation analogue à celle qui a été évoquée à propos des corpora cardiaca des Insectes Ptérygotes. Comme dans ce dernier cas, il y a lieu d'abandonner la conception suivant laquelle la glande du sinus ne serait qu'un réservoir où s'accumulerait le produit de sécrétion de l'organe X. L'étude morphologique et l'expérimentation démontrent clairement l'existence de rapports étroits entre les deux organes; on peut les expliquer, dans l'état actuel de nos connaissances, soit en admettant que le produit de l'organe X se comporte comme une stimuline à l'égard de la glande du sinus, soit en considérant le produit de sécrétion de la glande du sinus comme le résultat d'une transformation profonde du matériel neuro-sécrétoire, venu de l'organe X.

e) La glande cérébrale des chilopodes

HOLMGREN signale, à l'occasion d'une étude comparée des centres nerveux chez les Arthropodes², l'existence, chez *Lithobius forficatus*, d'un organe sensoriel innervé par le protocerebron et situé dans les parties latérales de la tête. FAHLÄNDER³ montre la constance de cette formation chez des représentants des 4 ordres de Chilopodes et estime que la morphologie de ses cellules est plutôt celle de cellules glandulaires que de cellules nerveuses; il propose, en conséquence, le terme de «glande cérébrale» pour désigner l'organe en question et discute son homologie éventuelle avec les corpora allata des Insectes ou l'organe X des Crustacés. HANSTRÖM⁴ envisage avec réserve, en se fondant sur la description de FAHLÄNDER, l'homologie éventuelle de cette glande cérébrale et de l'organe X.

L'étude histologique de cet organe conduit, en réalité, à des conclusions assez différentes⁵.

α) La glande cérébrale est innervée par un nerf dont les neurones d'origine, situés au voisinage immédiat des globuli, possèdent tous les attributs morphologiques de cellules neuro-sécrétrices; le produit de sécrétion, colorable par tous les colorants acides et par l'hématoxyline chromique de GOMORI, chemine le long des axones et parvient dans la glande, où il peut être mis en évidence.

β) Dépourvue de tout canal excréteur, la glande cérébrale est constituée de cellules qui parcourent un véritable cycle sécrétoire, caractérisé par l'accumulation de grains acidophiles, conservés par les fixateurs à base d'alcool et dépourvus d'affinité pour l'hématoxyline chromique de GOMORI.

Les recherches récentes font donc apparaître une grande similitude des corpora cardiaca des Insectes Ptérygotes, de la glande du sinus des Crustacés Malacostracés et de la glande cérébrale des Chilopodes. Les trois organes sont situés au voisinage des ganglions cérébroïdes; ils reçoivent une innervation protocérébrale et l'étude histologique des neurones d'origine démontre, dans les trois, leur caractère neuro-sécréteur. Le produit de sécrétion parvient aux trois organes en cheminant le long des axones et s'y accumule. Mais, dans les trois cas, des méthodes suffisamment électives démontrent la présence d'un produit de sécrétion propre, différent du matériel

neuro-sécrétoire, ce qui interdit de considérer ces organes comme de simples réservoirs.

Il y a lieu de rappeler que ces trois systèmes neuro-sécréteurs présentent de grandes analogies avec le système hypothalamo-hypophysaire, analogies qui ont été soulignées, à propos des corpora cardiaca des Insectes Ptérygotes, par HANSTRÖM¹, par E. et B. SCHARRER². En effet, les noyaux hypothalamiques des Vertébrés comportent des cellules neuro-sécrétrices très semblables à celles des Arthropodes et le cheminement de leur produit de sécrétion jusqu'à la neuro-hypophyse a été démontré par l'étude morphologique³, par les résultats de l'hypophysectomie et de la section de la tige pituitaire⁴; la mise en évidence des hormones «post-hypophysaires» dans les noyaux hypothalamiques⁵ incite à admettre, ici aussi, que la neuro-hypophyse représente simplement un «réservoir» d'hormones hypothalamiques; mais, comme chez les arthropodes, une fonction sécrétrice propre de la neuro-hypophyse existe chez certains Vertébrés⁶.

L'existence de relations entre les corpora allata des Insectes Ptérygotes et des cellules neuro-sécrétrices est moins évidente; il existe, toutefois, quelques données anatomiques et physiologiques en sa faveur.

Quant à la glande ventrale ou prothoracique des Insectes Ptérygotes, ses rapports fonctionnels avec la neuro-sécrétion des ganglions cérébroïdes sont solidement établis chez quelques Insectes holométaboles et il existe des indices en faveur de ses rapports anatomiques avec les cellules neuro-sécrétrices du ganglion sous-œsophagien.

Dans l'ensemble, il y a donc lieu d'admettre que tous les organes endocrines céphaliques ou prothoraciques connus chez les Arthropodes présentent des connexions anatomiques ou des relations fonctionnelles avec des cellules neuro-sécrétrices; ce fait souligne l'importance de la notion de neuro-sécrétion dans la physiologie des Arthropodes.

Summary

The morphological and physiological data which indicate relations between neurosecretory cells and endocrine glands in the Arthropoda are briefly summarized. The corpora cardiaca of insects, the sinus glands of crustaceans and the cerebral glands of chilopods are anatomically connected with protocerebral neurosecretory cells; the secretory product of these cells can be demonstrated in the organs, as well as a second secretory material produced *in situ*. The functions of the corpora cardiaca and those of the sinus glands are controlled by the protocerebral neurosecretory cells (pars intercerebralis in the *insecta Pterygota*, paired frontal organs in the *thysanoura*, X-organs in the *crustacea malacostraca*). The innervation of the corpora allata of insects is also furnished by neurosecretory cells, but the functional connections are less clear. The secretory rhythm of the prothoracic glands of holometabolous insects is controlled by the protocerebral neurosecretory cells, and the ventral glands of the *Insecta Paleoptera* are anatomically connected to neurosecretory cells lying in the suboesophageal ganglion.

¹ B. HANSTRÖM, Kungl. Fysiogr. Sällsk. Hdl., N. F. 52, n° 4 (1941).

² E. SCHARRER et B. SCHARRER, Biol. Bull. 87, 242 (1944).

³ W. BARGMANN, W. HILD, R. ORTMANN et Th. SCHIEBLER, Acta neurovegetativa 1, 233 (1950). – K. G. WINGSTRAND, Thèse, Lund (1951).

⁴ W. HILD, BARGMANN *et al.*,³ et Virchows Archiv 319, 526 (1951). – F. STUTINSKY, C. r. Soc. Biol. 145, 367 (1951). – E. A. SCHARRER et G. J. WITTENSTEIN, Anat. Rec. 112, 387 (1952).

⁵ W. HILD et M. ZETTLER, Exper. 7, 189 (1951).

⁶ E. SCHARRER, Z. Zellforsch. mikr. Anat. 37, 196 (1952).

¹ M. GABE, C. r. Acad. Sci. 235, 900 (1952); 235, 973 (1952).

² N. HOLMGREN, Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. 56, 1 (1916).

³ K. FAHLÄNDER, Zool. Bidr. Uppsala 17, 1 (1938).

⁴ B. HANSTRÖM, Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. [3], 18, 1 (1940).

⁵ M. GABE, C. r. Acad. Sci. 235, 1430 (1952).