

Structure submicroscopique d'*Euglena viridis*

Autor(en): **Haller, Gérard de**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Archives des sciences [1948-1980]**

Band (Jahr): **12 (1959)**

Heft 3

PDF erstellt am: **22.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-739065>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

STRUCTURE SUBMICROSCOPIQUE D'EUGLENA VIRIDIS

PAR

GÉRARD DE HALLER

INTRODUCTION.

Ce travail est une description morphologique générale d'*E. viridis*, préliminaire à une recherche sur le noyau de ce Flagellé. Aucune étude complète de cette espèce n'ayant encore été faite au microscope électronique, il m'a paru utile de présenter une synthèse de mes observations. Je me suis donné comme règle de comparer dans la mesure du possible les images obtenues avec les structures connues, chez les Métazoaires et les Métaphytes d'une part, chez les Protistes d'autre part.

Pour m'assurer des résultats aussi homogènes que possible, j'ai cultivé les Euglènes selon une technique unique et, sauf pour l'examen des chloroplastes, les ai toujours prélevées dans le même état physiologique. De même la fixation a été effectuée selon une méthode standardisée. (Je ne tiens pas compte ici d'une petite différence dans le lavage qui suit la fixation; les résultats ne semblent pas en avoir été influencés.) Pour les inclusions, j'ai très peu employé le méthacrylate, d'usage courant, mais surtout un polyester, introduit par Ryter et Kellenberger, substance qui évite le gonflement et les éclatements que produit presque toujours le méthacrylate¹.

Toute technique cytologique amène des modifications dans les structures cellulaires. Dans la description que je donne des images électroniques obtenues, je ne perds pas de vue la possibilité de ces artefacts.

¹ Voir chapitre « Méthodes ».

Les cultures d'*E. viridis*, les fixations et les inclusions furent faites au Laboratoire de Zoologie de l'Université, grâce à l'amabilité de M. le professeur Guyénot, qui m'a permis d'acquiescer les substances nécessaires et d'effectuer les cultures dans son laboratoire, et qui m'a accordé très généreusement le temps et la liberté d'action sans lesquels ce travail n'aurait pas pu se faire. Qu'il veuille trouver ici l'expression de ma profonde gratitude.

Les opérations exigeant des installations techniques spécialisées, coupes ultra minces, microscopie électronique, travaux de photographie, furent effectuées au Centre de Microscopie électronique de l'Université de Genève (Institut de Physique). Les conseils et la critique judicieuse de son directeur, M. le professeur E. Kellenberger, m'ont été du plus grand secours, de même que l'aide amicale de ses collaborateurs. A eux aussi vont mes remerciements.

J'ai obtenu une souche pure d'*E. viridis* de la « Culture Collection of Algae and Protozoa » de la Botany School à Cambridge (Angleterre), par l'intermédiaire du Centre de Collections de types microbiens (Institut d'Hygiène et de Bactériologie de l'Université de Lausanne, M. le professeur Hauduroy).

MATÉRIEL ET MÉTHODES.

Détermination.

L'Euglène étudiée ici est de l'espèce *viridis*, aussi bien selon les indications de la « Culture Collection » que selon ma détermination, basée sur les tables de Gojdics [27]. Les Euglènes que j'ai cultivées présentent toutefois une petite différence avec le type décrit par cet auteur. Les corps mucifères sont fusiformes, perpendiculaires à la pellicule (fig. 1) et non sphériques. Mais ce détail ne mérite pas l'adjonction d'une variété nouvelle à la nomenclature déjà nombreuse du genre *Euglena*.

Culture.

Le milieu de culture liquide et stérile est composé comme suit :

Acétate de sodium	1 g
Difco beef extract	1 g
» yeast extract	2 g
» bacto tryptone	2 g
Chlorure de calcium	0,01 g
Eau distillée	1000 cm ³

Il est stérilisé à l'autoclave. Toutes les opérations se font aseptiquement.

Les cultures ont lieu dans des tubes à essais, à raison de 15 cm³ par tube, maintenus à la température du laboratoire (20° C en moyenne), en un lieu éclairé par la lumière du jour.

Prélèvement.

Dans toute culture les Euglènes se présentent simultanément sous deux formes différentes: la forme active, à corps allongé, nageant activement dans le liquide de culture, et la forme inactive, à corps globulaire, immobile au fond du tube. Une Euglène peut passer rapidement d'une forme à l'autre. Cependant, pour être sûr d'avoir un matériel uniforme, j'ai toujours prélevé uniquement la forme active. Il suffit d'éclairer vivement les cultures pour que toutes les Euglènes de forme active se mettent à monter vers le haut du tube, les formes inactives et les Euglènes en division restant au fond. On pompe alors la partie supérieure du liquide dans une pipette de 10 cm³ sans remuer le fond. Ce procédé n'exclut pas la présence de diverses phases mitotiques du noyau dans les Euglènes examinées.

Fixation.

Le milieu de culture ainsi prélevé est centrifugé doucement pendant deux minutes et le surnageant éliminé, sauf un fond de 0,5 cm³ auquel est ajouté 1 cm³ de liquide fixateur, composé comme suit: OsO₄ 1% dans une solution tampon au véronal-acétate de sodium de pH 6,0 et contenant du chlorure de calcium à une concentration M/100. La fixation dure environ douze heures, après quoi le liquide tampon pur remplace le fixateur pendant une heure. Puis les Euglènes sont incluses dans de l'agar, ce qui facilite les manipulations suivantes. Toutes ces opéra-

tions se font par centrifugation. L'agar contenant les Euglènes fixées est découpé en petits blocs de 1 mm³.

Le reste du milieu de culture laissé au fond du tube (tryptone), de même que le chlorure de calcium contenu dans le fixateur, sert à la bonne fixation des acides nucléiques nécessaires à l'étude du noyau (cf. travaux de A. Ryter et collab. [71]).

Inclusion.

Pour la déshydratation précédant l'inclusion, j'ai employé l'acétone au lieu d'alcool, non miscible avec les polyesters. Ryter et Kellenberger ont montré que ce procédé n'entraîne aucune modification des résultats, du moins sur les bactéries. La même observation a été faite par Mühlethaler sur les tissus végétaux (communication orale, 1958). Je n'ai pour ma part jamais observé de différence entre les objets déshydratés soit à l'alcool soit à l'acétone.

Après un passage dans des mélanges d'acétone et de monomère de plus en plus riches en monomère, puis dans cette substance pure, les blocs d'agar sont placés dans des capsules de gélatine remplies de monomère, que l'on fait polymériser à l'étuve, à 56° pour le polyester, à 48° pour le méthacrylate. Je n'ai pas employé les rayons UV.

Le monomère de polyester contient dès les premiers bains l'initiateur et l'accélérateur de polymérisation, alors que pour le méthacrylate, seul le dernier passage se fait dans du monomère pourvu d'initiateur.

Les substances employées lors du présent travail sont les suivantes:

Polyester: Vestopal W 231.

Initiateur: Peroxyde de benzoyle, 0,7%.

Accélérateur: Naphthénate de cobalt, 0,5%.

Méthacrylate: Buthyl-méthacrylate, 90%.

Méthyl-méthacrylate, 10%.

Initiateur: Peroxyde de benzoyle, 0,5%.

Microtomie.

Un microtome Danon et Kellenberger construit par Trüb-Täuber & Co et perfectionné à l'Institut de Physique, à avance

mécanique et à couteau de verre, réglé sur une avance de $0,02 \mu$, a servi à la confection des coupes. L'épaisseur effective des coupes varie entre 200 et 800 Å.

Microscopie électronique.

Les micrographies électroniques ont été faites à l'aide d'un microscope RCA, type EMU IID, avec des grossissements de 4000 à 20.000 fois, augmentés ultérieurement par agrandissement photographique.

DESCRIPTION SOMMAIRE (fig. 1).

Euglena viridis, que l'on trouve dans toutes les eaux douces tranquilles, est un monocellulaire fusiforme à extrémité antérieure arrondie, alors que la partie postérieure se termine en pointe. Cette forme est définie par une membrane non élastique mais souple. Elle permet les mouvements dits métaboliques par lesquels l'Euglène peut prendre une forme tout à fait sphérique.

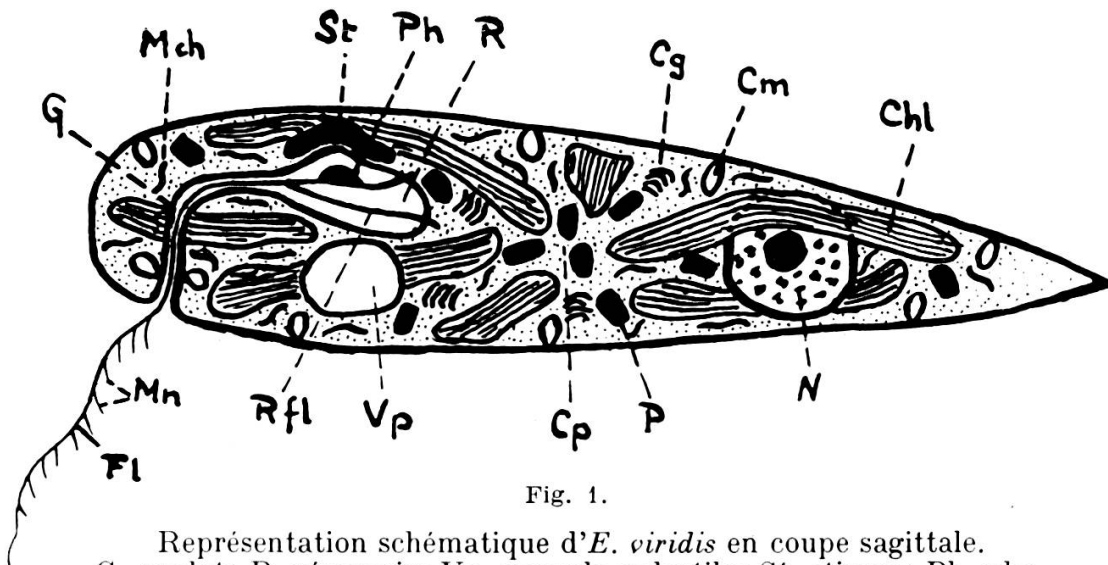


Fig. 1.

Représentation schématique d'*E. viridis* en coupe sagittale. G, goulot; R, réservoir; Vp, vacuole pulsatile; St, stigma; Ph, photorécepteur; Rfl, racines flagellaires; Fl, flagelle; Mn, mastigonèmes; N, noyau; Chl, chloroplastes; P, paramylon; Cp, centre de paramylogénèse; Mch, mitochondries; Cg, corps de Golgi; Cm, corps mucifères.

C'est cette forme que l'on trouve également chez les Euglènes à l'état dit « palmelloïde », sorte d'enkystement qui ne se produit que dans des cultures âgées. La longueur moyenne en extension

est de 60 μ , pour une largeur de 15 μ . A l'état contracté (sphérique), le diamètre est de 30 μ environ.

Tout en avant du corps cellulaire, mais perpendiculairement à son long axe, la membrane s'invagine en un étroit canal, le goulot (G). Coudé vers l'arrière, celui-ci aboutit au réservoir (R), vaste cavité s'étirant sur un sixième de la longueur de l'Euglène (10 μ). L'ouverture du goulot, que certains auteurs nomment improprement cytotome, détermine par définition la face ventrale du Flagellé. La vacuole pulsatile (Vp) unique se déverse dans le réservoir, par rapport auquel elle est située ventralement. Dans le cytoplasme bordant la paroi du réservoir, juste à l'origine du goulot et du côté dorsal, se trouve le stigma (St), ensemble de sphérules pigmentées rouge-orangé disposées en une cupule dont la concavité est tournée vers l'intérieur du réservoir. Enfin, au fond du réservoir, sur la paroi dorsale, deux blépharoplastes donnent naissance à deux racines flagellaires (Rfl) qui se réuniraient au niveau du stigma. A cette hauteur également, l'une de ces deux racines flagellaires soutient en face de la cupule pigmentée un organe globuleux que l'on désigne par le terme de photorécepteur (Ph). Le flagelle unique (Fl) qui sort du goulot, et dont la longueur peut dépasser le double de celle du corps de l'Euglène, est stichonématé, c'est-à-dire porteur de filaments latéraux très fins (mastigonèmes (Mn)) disposés en une seule rangée.

Le noyau (N), sphérique, atteint 10 μ de diamètre; il se situe à l'arrière de la cellule, sur l'axe longitudinal. Juste en avant du noyau se trouve le centre de paramylogenèse (Cp) (Paramylonherd des auteurs allemands), d'où les grains de paramylon (P) gagnent tous les points de la cellule. Tous les chloroplastes (Chl), en forme de ruban, convergent vers ce centre, ce qui leur confère une disposition étoilée.

La région du noyau et du centre de paramylogenèse est particulièrement riche en dictyosomes (ou corps de Golgi) (Cg), nombreux aussi autour de la vacuole contractile. Des mitochondries (Mch) de forme allongée et irrégulière se trouvent dans tout le cytoplasme. Les vacuoles sont peu nombreuses; elles se situent en profondeur, loin de la surface cellulaire, et affectent des formes et des dimensions variables. Au contact de la cuti-

cule, par contre, se trouvent les corps mucifères (Cm), sortes de vacuoles allongées, de 1 μ sur 2 environ, disposés de manière très espacée en quatre ou cinq spirales tout autour du corps cellulaire. Un amas de ces corpuscules est rassemblé autour du goulot, un autre parfois dans la pointe postérieure. Le rouge neutre les met vivement en évidence. Divers auteurs ont en outre signalé sous la membrane cellulaire un réseau de corpuscules ou de lignes argyrophiles, l'argyrome.

MEMBRANE.

La membrane cellulaire est une cuticule de 300 Å d'épaisseur dont les surfaces externe et interne sont un peu plus denses que la matière médiane¹. Elle forme un certain nombre de replis réguliers, ou sillons, profonds de 0,2 μ et larges de 0,1 μ , qui parcourent en spirale dextre toute la longueur de la cellule, effectuant de l'orifice du goulot à la pointe postérieure deux tours et demi environ. A mi-longueur de la cellule, ces sillons, au nombre de 30 à 40, sont espacés de 1 μ . Près des extrémités certains sillons fusionnent, ce que Groupé [35] avait déjà montré en 1947 (préparations ombrées et répliques, au microscope électronique). A l'entrée du goulot on n'en compte ainsi plus que 20 (fig. 4, planche I). La section d'un sillon montre une forme en crochet (fig. 1, planche I) qui doit jouer un rôle important dans la rigidité relative de la cuticule. Wolken et Palade (1953) [79], au contraire, interprètent les sillons comme des bandes (circulaires ou spiralées) de cuticule souple alternant avec des bandes rigides, à l'image de la cuticule des segments d'un insecte.

Les espaces sous-cuticulaires compris entre les sillons sont remplis de protoplasme dans lequel on distingue deux sortes d'éléments. D'une part une, parfois deux fibres creuses isolées, de 250 Å de diamètre, placées juste sous la cuticule parallèlement aux sillons (fig. 1, planche I, en coupe transversale; fig. 2,

¹ La coupe ultra-mince ne permet pas de préciser la structure physico-chimique de la membrane, qu'on sait être composée, du moins chez les Algues, d'une fraction fibrillaire souvent cellulosique amalgamée par une substance homogène, mélange de divers glucides (Cronshaw, Myers et Preston, 1958 [15]).

planche I, en coupe longitudinale; voir également [36]). Souvent on trouve deux ou trois fibres semblables également sous les sillons. Chu [12], dans une publication de 1946, parle de fibrilles contractiles sous la cuticule. Celles qui sont visibles ici me paraissent plutôt servir de renforcement à la membrane. Roth [70], dans un travail sur les systèmes fibrillaires des Protozoaires, les compare aux fibrilles des spermatozoïdes et à celles des cellules nerveuses, sans se prononcer sur leur fonction réelle.

D'autre part, la membrane entière est soulignée dans le cytoplasme, à environ $0,2 \mu$ de la surface, d'un réseau serré de vésicules de diamètre variable, sans disposition précise, déjà signalé en 1958 [36]. Il se présente sur des coupes de toute orientation comme une file de cercles ou d'ellipses allant jusqu'à $0,2 \mu$ de grand diamètre, se touchant ou plus ou moins espacés (fig. 1 et 2, planche I). Ces vésicules sont très souvent renflées au niveau des sillons de la cuticule. Chadeffaud et Arlet (1944) [10] ont décrit des corpuscules, les argyrosomes, localisés sous les stries et composant l'argyrome (Silberliniensystem des auteurs allemands: Klein (1930) [49]). En forme de fuseaux, bâtonnets ou perles, ils sont de grosseur variable (les auteurs n'en indiquent pas l'ordre de grandeur). Parfois très espacés, ils peuvent aussi former des cordons continus plus ou moins longs qui suivent les stries. En fait, au contraste de phase, on voit des globules de $0,5 \mu$ de diamètre, alignés à intervalles irréguliers le long des sillons. On pourrait admettre qu'il s'agit de vésicules discoïdes, dont la section représenterait les grandes ellipses du réseau sous-cuticulaire, situées sous les sillons. La constitution de ces cavités en réseau et leur diamètre accru sous les sillons expliqueraient l'aspect d'alignement irrégulier que présentent ces éléments. Cependant les dimensions ne correspondent pas tout à fait (fig. 5, planche II).

Il sera question des corps mucifères, souvent associés par les auteurs à l'argyrome, dans le paragraphe traitant des inclusions cytoplasmiques. Ces éléments ne font en aucun cas partie du tégument cellulaire.

L'aspect de la membrane change à l'intérieur du système goulot-réservoir. Les sillons ne pénètrent que jusqu'à une profondeur de 4μ environ. Ils sont alors remplacés par une fine

striation longitudinale, serrée et régulière (fig. 4). On compte douze stries par μ . Il s'agit d'un simple plissement qui, au niveau du stigma, soit à 8 ou 10 μ de l'orifice du goulot, disparaît à son tour. Dès ce niveau la cuticule est lisse et fine (60 Å). Mais sa rigidité est alors assurée par une couche unique de fibres longitudinales creuses qui, telle une palissade, la tapissent du côté cytoplasmique. Ces fibres ont le même diamètre (250 Å) et le même aspect que les fibres isolées qui renforcent la pellicule extérieure. La membrane est ainsi consolidée jusqu'au fond du réservoir. L'axostyle (baguette squelettique) de *Pyrrsonympha* (Zooflagellé) est, ainsi que l'a montré Grassé (1956) [30], composé de fibres creuses semblables, mais disposées en couches nombreuses. Cela confirme l'idée qu'il s'agit de fibres « squelettiques » (fig. 18 et 19, planche VIII).

NOYAU.

Etudié au microscope optique, le noyau des Euglènes se caractérise par son volumineux nucléole central et par des amas Feulgen-positifs permanents répartis dans le nucléoplasme. Une membrane le délimite.

Le nucléole, rarement homogène, mais creusé de vacuoles, ne contient jamais de centrosome, contrairement aux affirmations de Baker (Grassé, Hollande). Il persiste pendant la mitose et se divise par bipartition. Il s'agit d'un nucléole vrai, Feulgen-négatif, pyroninophile. La pyroninophilie disparaît après un traitement à la ribonucléase (test de Brachet pour l'acide ribonucléique).

Les amas Feulgen-positifs font l'objet d'interprétations très diverses. Gojdics [27] les considère comme de la chromatine, Grassé comme des grains plus ou moins abondants et irréguliers d'hétérochromatine. Notons que Grell [34] nie l'existence de l'hétérochromatine chez les Protistes, sauf de très rares exceptions. Hollande [43] donna en 1942 un résumé des opinions émises au sujet de ces inclusions: Dangeard (1902) les interprétait comme un spirème chromatinique homogène enroulé autour du nucléole; la section des spires donnerait l'illusion de granules. Dehorne (1920) admet ce point de vue, mais voit en

outre dans certains noyaux des granulations vraies, plus ou moins lâchement associées. Selon Ratcliffe (1927), il s'agirait de granules disposés en doubles files, c'est-à-dire de chromosomes appariés et porteurs de chromomères. Hollande lui-même décrit des sphérules relativement peu colorables par la laque ferrique, mais qui contiennent chacune un grain très sidérophile. Ces grains sont reliés entre eux par un fin tractus également très sidérophile. Au Feulgen, les sphérules se coloreraient en rouge violacé, les grains et les tractus en violet. Il s'agirait donc bien de chapelets de grains, enroulés comme une pelote autour du nucléole. Hollande croit que ces granulations sont en nombre constant pour une espèce donnée. Il tend à les considérer comme des chromosomes intercinétiques longs et granuleux. Les sphérules, de forme régulière pendant l'intercinèse, prennent au stade précinétique l'aspect de « croûtelles » irrégulières et plus ou moins grosses. Pour Grell, ce sont de vrais chromosomes prophasiques, le stade interphasique n'existant pas. En effet, la prophase succède immédiatement à la télophase; les chromosomes ne disparaissent donc pas pendant l'interphase.

De fait, à l'examen cytologique, ces corpuscules se comportent tout à fait comme des chromosomes mitotiques ou méiotiques. Après fixation sans osmium, ils demeurent bien colorables au Feulgen, au vert de méthyle comme à l'hématoxyline ferrique. Le tétr oxyde d'osmium, en revanche, supprime leur faculté de prendre les colorants. Hollande parlait d'un « laquage », d'une homogénéisation du noyau, le nucléole restant seul nettement sidérophile. La chromatine semble, disait-il, masquée ou dissoute. Il est intéressant de constater que si ces corps chromatiniques ne sont plus visibles au microscope optique après fixation osmique, ils se révèlent au microscope électronique, par contraste avec le nucléoplasme.

Les micrographies électroniques de coupes minces (fig. 8, planche III), montrent la membrane nucléaire double, percée de pores. Le noyau contient deux éléments différents. L'un, dense, est réparti en un certain nombre de masses amorphes et irrégulières, de 0,5 sur 1 μ en moyenne. L'autre remplit les espaces laissés libres par le premier. L'un des deux représente les masses chromatiniques, l'autre le nucléoplasme.

Au centre du noyau, le volumineux nucléole est constitué d'un plasma clair et très finement granuleux (vacuoles des auteurs ?) et d'une portion réticulée plus dense qui n'est pas sans analogie avec le « nucléolonéma » mis en évidence dans les nucléoles de Métazoaires par Estable et Sotelo (1952) [22], et retrouvé depuis dans diverses cellules (Bernhard, Haguenu, Oberling, 1952 [5], dans des cellules hépatiques étudiées au microscope électronique). Un travail ultérieur décrira en détail la structure de ce noyau.

MITOCHONDRIES.

C'est en 1952 que Palade [60, 61] a montré la structure submicroscopique des mitochondries. Depuis, de nombreux auteurs (Sjöstrand, Rhodin notamment) ont confirmé cette découverte et l'ont précisée. Une double membrane délimite une cavité plus ou moins allongée, traversée par des cloisons doubles également, qui la subdivisent en loges successives. Ces cloisons, les « cristae mitochondriales », sont des replis du feuillet interne de la membrane mitochondriale. Leur lumière est en continuité avec celle de la membrane. C'est ce que l'on trouve dans les cellules animales. En ce qui concerne les végétaux, Hodge, Martin et Morton (1956) [42] signalent dans les cellules radiculaires du blé des mitochondries à cristae contournées. A. Lance (1957) [50] décrit de même des lamelles sinueuses dans les mitochondries de *Chrysanthemum*. Les mitochondries de *Zea mais* n'ont pas de cristae, mais contiennent des vésicules globuleuses (Heitz, 1957 [39]), structure qui se retrouve, complétée de granules denses, dans les anthéridies de *Sphagnum* (Manton, 1957 [55]).

Chez les Protistes, les cristae sont souvent remplacées par des tubes contournés, très serrés et emmêlés, appelés « tubuli mitochondriales » (Wohlfarth-Bottermann, 1956 [76]), chez la Paramécie; Cohen, 1957 [13], chez l'Amibe; Hovasse et Joyon, 1957 [45], chez une Chrysomonadine; Chardard et Rouiller, 1957 [11], chez les Algues Desmidiées). L'Euglène fait exception. Elle possède des mitochondries du type de celles des Métazoaires. On ne voit en effet jamais ou presque jamais de section

circulaire à l'intérieur de ces organites, indiquant l'existence de tubes ou de vésicules. Wolken et Palade (1953) [79] les ont décrites chez *E. gracilis*. Les cristae sont courtes, atteignant à peine le milieu de la cavité mitochondriale. Les micrographies de Roth (1958) [70] les montrent longues chez la même espèce.

Chez *E. viridis*, les cristae sont très allongées et, quoique rectilignes, orientées de façons diverses: transversales, obliques, ou franchement longitudinales (fig. 1, 2, pl. I; 10, pl. IV). Les mitochondries elles-mêmes sont allongées (chondriochontes), de forme très irrégulière, parfois ramifiées. (De nombreuses espèces d'Euglènes ont d'ailleurs un chondriome réticulé.) Leur diamètre oscille entre 0,5 et 1,0 μ . La longueur est impossible à mesurer sur des coupes minces. Réparties irrégulièrement dans tout le cytoplasme, les mitochondries marquent cependant une préférence pour le voisinage des chloroplastes. On en trouve également beaucoup sous la membrane cellulaire.

Wohlfarth-Bottermann (1957) [78] décrit chez la Paramécie l'évacuation du contenu des mitochondries par la rupture de leur membrane. On retrouve les « tubuli » dans le cytoplasme, et les mitochondries en régénèrent de nouveaux. Weissenfels (1957) [75] montre le même phénomène dans les cellules cancéreuses. Qu'en est-il chez *E. viridis*? On voit certes assez fréquemment sur les micrographies électroniques des mitochondries dont la membrane semble ouverte. Cependant une membrane sectionnée très obliquement peut être invisible au microscope électronique. D'autre part, le cytoplasme est rempli de vésicules de toutes les dimensions et de toutes les formes; il est impossible d'y reconnaître des « cristae » qui y auraient été rejetées. Rien ne permet donc d'admettre un tel mécanisme de sécrétion des mitochondries, du moins chez des Euglènes cultivées dans les conditions ordinaires. Les Paramécies de Wohlfarth-Bottermann étaient en hyperactivité, ce qui est également le cas des cellules cancéreuses.

APPAREIL DE GOLGI.

Depuis les travaux de Dalton et Felix (1954) [16], Bernhard et collaborateurs, Grassé et collaborateurs, et de bien d'autres,

la structure de l'appareil de Golgi est bien établie. C'est un ensemble de doubles membranes discoïdes superposées, ou plutôt de poches aplaties disposées en piles d'assiettes et dont les bords, renflés, libèrent dans le cytoplasme des vésicules ovales à membrane dense. Cet ensemble est typique; on le retrouve toujours. Mais il est parfois accompagné de grosses vacuoles. On distingue donc deux types de dictyosomes, selon qu'ils sont pourvus ou non de ces grosses vacuoles. Certains auteurs ont vu des membranes des corps de Golgi faire suite à celles de l'ergastoplasme, et leur ont donné le nom de « agranular reticulum » (Dalton et Felix, 1956 [17]). Cependant les confusions ne sont pas rares. Celle que firent Wolken et Palade (1953) chez *E. gracilis* (voir Grassé, 1956 [29]) s'explique par le fait que la structure du complexe golgien n'était pas connue en 1953. Enfin la forme générale des piles peut varier. Il en est de très larges et contournées (épithélium intestinal), d'irrégulières ou, au contraire, de très régulières (spermatides), de plus ou moins hautes.

Les dictyosomes doivent leur nom à leur dualité tinctoriale. Grassé admet que les doubles membranes représentent la portion chromophile, et le cytoplasme voisin, particulièrement réfringent, la portion chromophobe. Il a observé (Grassé, 1926; Duboseq et Grassé, 1933) l'activité sécrétrice des corps de Golgi au microscope optique directement.

Chez *E. viridis* (fig. 9, pl. III), les dictyosomes sont dépourvus de grandes vacuoles. L'empilement des poches est régulier; leur section est légèrement arquée. Ils sont répartis en grand nombre dans tout le cytoplasme. On en trouve à proximité du noyau, dans la région du centre de paramylogenèse, dans celle du réservoir. Le diamètre d'un dictyosome (c'est-à-dire la longueur des membranes sur les coupes) est de 0,6 à 1,5 μ , sa hauteur de 0,5 à 1 μ , comprenant de 18 à 50 lames, soit 9 à 25 poches. Chaque lame, épaisse de 50 Å environ, est séparée de la suivante par un espace de 50 à 200 Å, qui peut se renfler en vésicule même à l'intérieur de la pile. Les vésicules périphériques mesurent 1000 à 2000 Å de diamètre. Leur membrane atteint 100 Å d'épaisseur.

CHLOROPLASTES.

Les chloroplastes ont une infrastructure lamellaire. Steinmann [73] l'a montré dès 1952 sur *Spirogyra*. Chez les Végétaux supérieurs, ils présentent en outre des « granums » (que Heitz avait découverts au microscope optique en 1936) constitués par de mêmes lamelles superposées, épaissies et dédoublées par endroits, qui forment des zones très denses contrastant avec les « intergranums » de structure lâche et fine (Cohen et Bowler, 1953 [14], pour *Nicotiana*; Finean et collab., 1953 [26], pour *Aspidistra*; Leyon, 1953 [52], pour *Beta*).

Une étude approfondie faite en 1955 par Hodge, McLean et Mercer [41] permet de préciser la composition même des lamelles plastidiales. Voici comment ces auteurs décrivent la structure du chloroplaste: un ensemble de lamelles parallèles denses, épaisses de 125 Å, baignant dans un stroma finement granuleux, est entouré d'une mince pellicule double. Dans les feuilles de plantules de *Zea mais*, alors que les plastides du parenchyme sont dépourvus de granums, ceux du mésophylle en possèdent: ce sont des cylindres de 0,3 à 0,4 μ de diamètre, formés par la superposition de 2 à 60 lamelles denses, espacées de 125 Å, et qui sont en continuité avec les lamelles des intergranums. Toutes ces lamelles présentent la même structure. Une couche centrale très dense, de 35 Å d'épaisseur, protéinique (zone P) est placée entre deux zones moins denses de 45 Å d'épaisseur et qui seraient lipidiques (zone L). L'ensemble est bordé des deux côtés par une couche très fine, la zone C. Dans les grana, les zones C de deux lamelles voisines, accolées, constituent la zone I (interlamellaire). La chlorophylle est répartie sur toute la surface des lamelles, ce qui correspond aux conclusions de Thomas, Post et Vertregt (1954) [74]. Elle est fixée par ses groupements phytol à la couche lipidique (système de Van der Waals).

Depuis la parution de ces divers travaux, la structure lamellaire des chloroplastes a encore été montrée par A. Lance (1957) [50] chez *Chrysanthemum*, où les granums beaucoup moins nets sont figurés par un simple rapprochement des lamelles. Heitz (1957) [38] qui a étudié les plastides du méris-

tème de la racine du maïs y trouve des vésicules dont l'arrangement linéaire lui font admettre qu'elles pourraient donner naissance par coalescence aux lamelles¹. Leyon (1954) [53], puis Mühlethaler (1955) [58] ont décrit le développement des chloroplastes de *Aspidistra* à partir des proplastides.

Au sujet des plastides des Protophytes, nous possédons les travaux de Wolken et Palade (1953) [79] sur deux Flagellés (*E. gracilis* et *Poteriochromonas*), de Chardard et Rouiller (1957) [11] sur des Algues Desmidiées, de Hovasse et Joyon (1957) [45] sur une Chrysomonadine. Steinmann, déjà cité, plus tard Leyon, puis Leyon et von Wettstein, Albertsson et Leyon, ont décrit les plastides de diverses Algues, de même que Mercer et collaborateurs et Steffen et Walter. Ceux d'un Bryophyte, *Sphagnum*, ont été étudiés par Manton (1957) [55]. D'après ces travaux, si la structure lamellaire se retrouve chez tous les Végétaux inférieurs, les granums en revanche font souvent défaut. On sait que les plastides de beaucoup d'Algues et de Flagellés portent un pyrénioïde, centre de synthèse de l'amidon. Notons que Wolken et Palade désignent sous le nom de pyrénioïde une zone centrale des chloroplastes de *E. gracilis*, zone constituée précisément par un accollement des lames, épaissies à cet endroit. Leyon, d'ailleurs, assimile le pyrénioïde de *Closterium* (Algue Desmidiée) à un énorme granum. Chardard et Rouiller trouvent cependant chez une autre Desmidiée, *Micrasterias*, en plus d'un pyrénioïde de structure lamellaire également, des granums véritables très semblables à ceux des plantes supérieures. Ils en concluent que ces deux éléments ne sont pas assimilables. Enfin, Hovasse et Joyon ont une conception tout à fait différente du pyrénioïde. D'après le dessin qui illustre leur note, il est formé de lamelles très fines et peu nombreuses à disposition rayonnante, et d'un important stroma. Il est situé au centre du plastide composé, lui, de nombreuses lamelles et de peu de stroma. La limite du pyrénioïde est jalonnée par des sphérules « osmiophiles » dont les auteurs n'indiquent pas la dimension.

¹ Hodge (1956) suppose que toutes les structures lamellaires lipoprotidiques (mitochondries, ergastoplasme, plastides) sont formées par la fusion de vésicules.

Dans mes cultures, les chloroplastes d'*E. viridis* n'ont ni pyrénioïde¹, ni granum (fig. 10, 11, pl. IV). Ils rappellent ceux du parenchyme de la feuille du maïs montrés par Hodge et collab. Ils sont parcourus par des lames parallèles, épaisses et régulières (400 Å) qui fusionnent aux extrémités et dans les bords. La membrane qui les entoure apparaît double lorsqu'elle est coupée perpendiculairement. Si les lames sont épaisses, c'est qu'elles sont composées chacune de quatre lamelles fines (40 Å) espacées de 60 Å environ, et chargées d'une substance granuleuse et dense qui les masque. Cela n'apparaît que dans certaines conditions. En effet, dans des Euglènes provenant de cultures âgées, les lames des chloroplastes se présentent comme des groupes de quatre lamelles très fines et nues, qui ont perdu leur bel arrangement parallèle et sur lesquelles se trouvent répartis irrégulièrement des globules denses de 100 Å à 400 Å de diamètre. Ces globules représentent probablement la substance granuleuse concentrée en certains points (fig. 12, pl. V). Cela rappelle la constitution que Wolken et Palade [79] trouvaient dans les formes inactives d'*E. gracilis* (si ce n'est que les globules denses selon les micrographies de ces auteurs sont placés entre les lamelles et non sur elles). Des granules denses de même apparence quoique plus volumineux (0,1 à 0,16 μ) se voient sur les micrographies de Finean et collab. (1953) [26] et de Leyon (1954) [53]. Aucun de ces auteurs n'émet d'opinion quant à leur nature.

La multiplication des plastides d'*E. viridis* n'apparaît pas clairement sur des coupes provenant de cultures dont la croissance n'est pas poussée. Tout au plus ai-je pu recueillir quelques images à l'appui de l'hypothèse du bourgeonnement. D'abord simples replis de la pellicule, des excroissances semblent se développer en vésicules à l'intérieur desquelles se forment des lamelles (fig. 11, pl. IV). Une autre hypothèse serait que certains corpuscules à structure concentrique soient des proplastides. Cette question est traitée plus loin.

¹ Il est possible que dans d'autres conditions, un pyrénioïde existe. Baker (1933) [2] a en effet obtenu à volonté des Euglènes de l'espèce *gracilis* avec ou sans pyrénioïde selon l'état des cultures. Dans l'état « saprophytique », les chloroplastes n'ont pas de pyrénioïde, alors que dans des cultures plus pauvres où les Euglènes sont à l'état « holophytique », ils en ont un.

PARAMYLON.

L'activité des plastides chez les plantes supérieures se traduit par la formation de grains d'amidon entre les lames plastidiales, donc à l'intérieur de l'organite. Cela vaut aussi pour la plupart des Protophytes.

Chez les Eugléniens, au contraire, la substance de réserve n'est pas de l'amidon, mais du paramylon, et elle est produite à l'extérieur des plastides. Rien ne concrétise directement le travail de synthèse du plastidome: les grains de paramylon se forment dans des vacuoles, au sein du cytoplasme qui semble être responsable de leur synthèse. Chadeffaud (1937) [7] suppose que l'élaboration du paramylon résulte dans le cytoplasme d'un flux de substance provenant du plastidome. D'ailleurs les Eugléniens aplastidiés aussi bien que ceux qui possèdent des chloroplastes ou des plastides non chlorophylliens, produisent pour ainsi dire tous du paramylon; sa synthèse n'est donc pas liée aux plastides.

On a voulu voir dans le « Paramylonherd » même un pyrénocène. Chadeffaud admet cependant qu'il ne s'agit que d'une zone spécialisée du cytoplasme. (Elle est très sidérophile après fixation mitochondriale et coloration à l'hématoxyline ferrique.)

La figure 11 (pl. IV) donne raison à Chadeffaud. Aucun organite particulier ne se trouve dans le centre de paramylogénèse. Les grains de paramylon ont chez *E. viridis* une forme discoïde ou ellipsoïde de 3 μ de diamètre ou de longueur. Comme l'amidon, le paramylon est transparent aux électrons et ne révèle aucune structure interne. On en trouve dans toutes les parties de la cellule, mais en concentration particulièrement forte dans la zone de paramylogénèse (Paramylonherd), juste en avant du noyau.

CORPS MUCIFÈRES.

Chadeffaud (1937) [7] décrit longuement ce qu'il appelle les corps trichitiques. Ce sont des corpuscules globuleux ou allongés situés sous la cuticule. Leur disposition suit les spires des sillons cuticulaires; ils sont plus ou moins espacés selon les espèces.

On en trouve chez des Eugléniens plastidiés aussi bien que chez des incolores, mais certains n'en ont pas.

Si Dangeard (1929) [19] les considérait comme une modification du vacuome ordinaire, Chadefaud affirme leur homologie avec les trichocystes des Ciliés. Hollande (1942 [43], 1952 [44]) donne à ces formations le nom de corps mucifères. Pour lui, il ne s'agit que de gouttelettes de mucus qui perlent sous la cuticule au niveau des pores; c'est un simple produit de sécrétion de toute la cellule au même titre que les grains de paramylon, et non des organites distincts. Ceux qui ont une forme allongée en navette ou en bâtonnet posséderaient une très fine membrane limitante. Ces corpuscules seraient capables d'émettre à l'extérieur de la cellule des jets de matière mucilagineuse. En 1944, Chadefaud et Arlet [10] leur nient un rôle mucifère, car certaines espèces qui n'ont pas de corps trichitiques fabriquent une gaine mucilagineuse, alors que d'autres n'en produisent pas, bien qu'abondamment pourvus de ces organites. Notons que le mucus pourrait filtrer à travers les pores sans s'accumuler en gouttelettes ou, tout en existant sous cette forme, ne pas former de gaine. Hollande fait d'ailleurs remarquer à l'appui de sa conception, que les corps mucifères n'ont aucune relation avec les blépharoplastes, alors que les trichocystes sont des dérivés centrosomiens typiques. Nous verrons que l'aspect des corps mucifères au microscope électronique confirme pleinement le point de vue de cet auteur.

J'ai déjà signalé (p. 310) que les corps mucifères, vivement colorés *in vivo* par le rouge neutre, ont chez l'Euglène étudiée ici la disposition typique pour *E. viridis* indiquée par Gojdićs, que leur forme n'est cependant pas sphérique, mais allongée dans le sens perpendiculaire à la surface cellulaire. D'autre part, ils peuvent être plus ou moins bien visibles. Il y a sous le rapport de leur grosseur et de l'intensité de leur coloration des variations assez importantes d'un individu à l'autre. Cela dépend peut-être de leur état physiologique. En pleine turgescence, les corps mucifères mesurent 2,2 sur 0,75 μ . Les lignes idéales spiralées sur lesquelles ils sont espacés de 4,5 μ approximativement sont elles-mêmes distantes d'environ 7,5 μ l'une de l'autre. Autour du goulot et dans la pointe postérieure de l'Euglène, les corps

mucifères sont souvent très nombreux. Lorsqu'on surprend les Euglènes en état d'extension (forme active) par des vapeurs d'OsO₄, on peut voir ces corpuscules, expulsés, faire saillie hors de la cellule. Le contenu ne se répand alors jamais dans l'eau ou à la surface de la membrane. Peut-être est-il fixé par l'OsO₄. Après fixation par l'acide osmique en solution, je n'ai jamais observé ce phénomène.

Au microscope électronique, les corps mucifères se présentent (fig. 1, 2, 3, pl. I) sous forme de vacuoles de 2,5 sur 1 μ en moyenne, souvent fortement déformés par des organites voisins. Une membrane dense, simple, d'une épaisseur de 100 Å, les délimite. Le contenu apparaît comme un fin réseau de coagulation qui n'a rien de comparable avec les trichocystes structurés montrés par Jakus et Hall (1946) [48] et par Dragesco (1952) [21] chez des Ciliés holotriches. Leurs dimensions légèrement supérieures à celles qui se mesurent sur le vivant proviennent sans doute d'un gonflement dû aux traitements de fixation et d'inclusion. C'est ce qui explique leur déformation au contact de plastides, par exemple, et leur accollement les uns contre les autres aux deux extrémités cellulaires. Sur le vivant ils sont en effet isolés et de forme très régulière.

VACUOLE CONTRACTILE.

Les descriptions de la vacuole contractile des Euglènes faites par Hollande (1942) [43], (1952) [44] et par Gojdics (1953) [27] ne font que reprendre celle de Chadefaud (1937) [7] en la confirmant. Ce dernier auteur associe en un tout le fond du réservoir, la vacuole contractile et le cytoplasme adjacent, ou cytoplasme excréteur (Grassé emploie le terme de « cortex osmophile »). Chadefaud admet que la cuticule cellulaire s'interrompt sur la face ventrale du réservoir, mettant le cytoplasme en contact direct avec cette cavité. Dans cette portion du cytoplasme se creusent de petites vacuoles qui confluent en cavités plus grandes, allongées, perpendiculaires à la surface du réservoir. A leur tour ces cavités se réunissent pour former la vacuole contractile, encore séparée de la lumière du réservoir par une couche de cytoplasme, mais qui n'est qu'une formation

passagère. La turgescence de la vacuole a pour effet que le cytoplasme s'étire puis se rompt. La vacuole fait alors partie du réservoir. Une nouvelle vésicule se formera de la même manière tandis que le réservoir, dilaté un moment par l'annexion de ce volume supplémentaire, reprendra rapidement ses proportions antérieures. Chadefaud considère comme deux systèmes homologues le cytoplasme excréteur avec sa vacuole contractile et le cytoplasme ordinaire avec le vacuome.

Certains Ciliés ont une vacuole contractile complexe, à réservoir et à canalicules afférents, qui seraient eux-mêmes contractiles et entourés d'un plasma osmiophile (Paramécie). Grassé distingue d'ailleurs chez les Protozoaires quatre catégories de vacuoles contractiles. D'abord celle du type amibien, dépourvue de cortex et qui de ce fait disparaît sans laisser de traces. La deuxième catégorie correspond à la vacuole décrite par Chadefaud chez l'Euglène. Les vacuoles du type Paramécie constituent la troisième catégorie, la dernière comprenant des vacuoles encore plus complexes. On est d'accord pour attribuer aux vacuoles contractiles un double rôle excréteur et osmorégulateur. Chadefaud ne parle pas d'une membrane de la vacuole contractile.

Ce que j'ai obtenu sur des coupes d'*E. viridis* confirme la description de Chadefaud en ce qui concerne la formation de la vacuole contractile (fig. 14, pl. VI). Mais les vésicules sont de forme irrégulière et toujours entourées d'une membrane très nette, simple, d'une épaisseur de 80 à 100 Å (fig. 13, pl. VI). A vrai dire, celle-ci pourrait être de la même nature que le plasmalemme, et se former *de novo* à leur surface. Et pourtant certaines micrographies électroniques semblent montrer la vacuole en systole, où de telles membranes subsisteraient, vides et aplaties. Il est possible qu'elles disparaissent ultérieurement.

La bande de cytoplasme qui sépare la vacuole du réservoir avant son évacuation ne s'observe que sous forme d'une double pellicule constituée par les membranes de ces deux cavités, et qui semble bien contenir par endroits une certaine quantité de cytoplasme (fig. 14, pl. VI; 17, pl. VIII). Cette cloison est d'abord bombée en direction de la vacuole dont la

turgescence la repousse ensuite vers l'intérieur du réservoir. L'interruption de la cuticule sur la face ventrale du réservoir, au voisinage de la vacuole contractile, doit être réduite à un pore excréteur très localisé. C'est également ce qu'admet Haye (1930) [37]. Une interprétation des micrographies électroniques est difficile, étant donné que la surface du réservoir est très accidentée et qu'une membrane coupée obliquement peut passer inaperçue. En outre, on a peu de chance de fixer la vacuole contractile pendant son évacuation, tant celle-ci est rapide. Cela seul permettrait pourtant de trancher cette question. Ce qui, par contre, est certain, c'est que les fibrilles squelettiques qui tapissent la cuticule tout autour du réservoir n'existent pas dans la portion qui côtoie la vacuole contractile.

Le contenu de la vacuole contractile ou des vésicules en croissance est souvent plus dense aux électrons, mais surtout plus homogène que celui du réservoir qui ne doit cependant pas comporter que de l'eau.

En résumé on voit des vacuoles de forme irrégulière apparaître dans la région « excrétrice » du cytoplasme, puis fusionner progressivement jusqu'à ne former qu'une immense vésicule. Celle-ci se gonfle en une sphère de 4μ de diamètre avant de se vider dans le réservoir. Si ce n'est leur position et leur aspect variable et typique, rien ne distingue les vésicules excrétrices du vacuome ordinaire; mais je ne puis préciser si leur membrane est persistante, ni de quelle nature est la communication existant entre la vacuole contractile et le réservoir pendant le bref instant de la systole. Certes, la conception d'une rupture de la tension superficielle du cytoplasme par la turgescence de la vacuole est tentante, mais il me semble que cela ne peut être le cas qu'au niveau d'un pore excréteur. Une telle structure serait beaucoup plus proche de ce qu'on trouve chez les autres Protozoaires pourvus de ce mode d'excrétion, qu'une simple absence de cuticule mettant le cytoplasme à nu.

STIGMA (tache oculiforme).

Le stigma des Euglènes ne dépend pas d'un chloroplaste. Chadeaud (1937) [7] et Hollande (1942) [43] en font un leuco-

plaste pourvu d'un stroma incolore et de sphérules pigmentées. Mais selon les micrographies électroniques de Wolken et Palade (1953) [79] et celles du présent travail (fig. 17, 18, 19, pl. VIII), les sphérules sont placées directement dans le cytoplasme. Aucun stroma ne les entoure. Leur origine plastidienne semble par conséquent discutable. Hutner et Provasoli (1951) [47] considèrent le stigma comme l'aboutissement d'une évolution (localisation) du système diffus qui chez les Algues bleues et les Bactéries phototrophes, est responsable du phototropisme. Cette évolution aurait été parallèle à celle du système diffus responsable de la photosynthèse et qui aurait abouti aux plastides. Car il s'agit de deux systèmes différents: Le phototropisme dépend de la présence du carotène β , sensible à la lumière bleue, alors que cette lumière est inactive dans la photosynthèse. Réciproquement, la lumière active dans la photosynthèse est sans effet sur le phototropisme.

Ajoutons que le pigment du stigma de l'Euglène contient, outre des caroténoïdes, une substance voisine de l'astacène (pigment rouge des Crustacés cuits, lui-même dérivé du carotène β), l'astaxanthine, qui jusqu'ici n'a été trouvée que chez des animaux. L'Euglène serait le seul organisme connu possédant à la fois des pigments animaux et végétaux (Hutner et Provasoli, 1951 [47]; Wolken et Palade, 1953 [79]).

Le stigma est situé dans le cytoplasme péristibulaire, du côté dorsal (fig. 17, pl. VIII). Il est composé de sphérules pigmentées de 0,2 à 0,3 μ de diamètre, disposées sans ordre précis, parfois sur plusieurs rangs, en un amas à forme de cupule évasée sur ses bords et de 3,5 μ de diamètre. Il n'est séparé de la cavité du réservoir que par la cuticule cellulaire, renforcée de ses fibrilles squelettiques (fig. 18, pl. VIII). Les sphérules sont serrées les unes contre les autres, tout en restant distinctes. On en trouve parfois en dehors du stigma, isolées dans le cytoplasme de la partie antérieure de la cellule¹. Ces sphérules

¹ Selon Chadefaud, ce serait un phénomène pathologique, les Euglènes fraîchement recueillies ne présentant jamais de sphérules isolées. Chez de telles Euglènes le stigma serait d'ailleurs formé d'une seule masse pigmentée, et le fractionnement en sphérules résulterait des conditions anormales que constitue une culture.

sont très denses aux électrons. Leur structure est uniformément granuleuse, alors qu'au microscope optique, Chadeffaud y voyait, chez presque toutes les Euglènes stigmatées, un cortex pigmenté entourant un centre réfringent incolore, qu'il assimilait au « cristallin » décrit par France (1893, 1909) dans le stigma des Algues vertes. Notons cependant qu'il n'a pas observé cette structure chez *E. pseudoviridis*.

PHOTORÉCEPTEUR.

Le photorécepteur a été décrit par Chadeffaud et Provasoli (1938) [8] comme un organe hétérogène comportant une partie chromophile et une partie chromophobe.

Il est en effet composé d'une masse cytoplasmique claire et d'une sorte de grosse lentille à peu près plan-convexe, homogène et relativement dense, de 1,5 μ de diamètre (fig. 17 et 18, pl. VIII). L'ensemble constitue une annexe à l'une des racines flagellaires; il se trouve en effet à l'intérieur de la membrane du flagelle, dilatée à cet endroit. La partie claire a une forme très variable. C'est un renflement du cytoplasme périflagellaire contre lequel s'applique la face « plane » de la lentille. La face convexe est tournée vers la concavité du stigma, qui parfois entoure presque complètement le photorécepteur. Chadeffaud et Provasoli signalent un pont cytoplasmique qui relie, chez *E. gracilis* var. *urophora*, le photorécepteur au fond de la cupule. Le photorécepteur serait ainsi, selon ces auteurs, un organe intracytoplasmique et non un diverticule du flagelle. Je n'ai jamais observé une telle structure chez *E. viridis*. Au contraire, le photorécepteur reste attaché au flagelle lorsque celui-ci se détache de la cellule ¹. D'autre part, c'est la partie chromophobe, en contact direct avec le flagelle, que ces auteurs croient sensible à la lumière. Il me paraît plus juste d'attribuer la fonction

¹ Le spermatozoïde d'une Algue, *Fucus*, décrit par Manton et Clarke (1956) [56], possède deux flagelles dont l'un, dirigé vers l'arrière, reste accolé à la membrane cellulaire au niveau du stigma. A cet endroit, le cytoplasme flagellaire est nettement renflé. Cette formation est à rapprocher du photorécepteur et appuie l'idée que celui-ci fait partie du flagelle.

photoréceptrice à la partie dense, dont la forme est définie et constante, et la position si caractéristique.

De toute façon, les expériences de Mast (1927) [57] semblent avoir établi que le stigma est un écran qui ne laisse parvenir au photorécepteur que les rayons lumineux provenant d'une seule direction. En corrélation avec le mouvement de rotation dont sont animées les Euglènes quand elles nagent, cela permettrait leur orientation par rapport à la lumière.

La masse claire contient des lames contournées (fig. 18, 19, pl. VIII) d'aspect très constant et caractéristique et dont la fonction pourrait être en rapport avec le phototropisme.

FLAGELLE.

La microscopie électronique a révélé la structure fine des cils et des flagelles dont sont munis certains organismes. Cette structure est très uniforme dans toute l'échelle des êtres vivants. Qu'il s'agisse du fouet d'un Flagellé, des cils vibratiles d'un Cilié, du flagelle d'un gamète de Bryophyte ou d'un spermatozoïde de Vertébré, ou encore des cils vibratiles des épithéliums des Métazoaires, enfin de toute formation dérivant de tels appendices, ils sont construits sur un même modèle. Cette similitude ne surprend d'ailleurs pas si l'on se rappelle que tout cil et tout flagelle est issu d'un organite d'origine centrosomienne, que ce sont donc des organes parfaitement homologues. Les travaux récents qui en font foi sont trop nombreux pour être tous cités. Ceux de Brown (1945) [6], Pitelka (1949) [63], Howink (1951) [46], qui eurent le mérite d'être les premiers, sont déjà dépassés. Mentionnons entre beaucoup d'autres, les micrographies particulièrement démonstratives de Grassé (1956 [29], notamment), de Manton et Clarke (1956) [56], Manton (1957) [55], Roth (1957, 1958) [69, 70].

Les cils et flagelles se composent de trois parties différentes : un ensemble de fibrilles longitudinales, du protoplasme dans lequel baignent les fibrilles, et une membrane qui limite le tout. Sur une coupe transversale, la section de l'ensemble fibrillaire forme toujours un cercle de neuf éléments doubles entourant deux éléments centraux. Les fibrilles sont creuses; du moins

apparaissent-elles en coupe comme de petits cercles. (Cette image pourrait correspondre à un dépôt d'osmium à la surface d'une fibre pleine). Les mastigonèmes, ces filaments latéraux du flagelle de certains Flagellés, sont extrêmement fins. Leur nature n'a pas encore été établie, ni leur mode d'insertion.

Chez *E. viridis*, nous retrouvons avec beaucoup de netteté la structure fondamentale décrite ci-dessus. La figure 19 (pl. VIII) montre une coupe transversale des racines flagellaires au niveau du stigma. Les deux fibrilles de la paire axiale sont légèrement écartées. Celles des paires périphériques, au contraire, se touchent. On voit que la double fibrille superficielle impaire (la neuvième, si l'on veut) est placée sur le plan de symétrie du flagelle (ce plan est perpendiculaire à la ligne qui relie l'axe des deux fibrilles du milieu). Manton et Clarke numérotent les paires en désignant par 0 celle qui se trouve sur le plan de symétrie, par 1 les deux voisines, 2 les suivantes, etc. jusqu'à 4 de chaque côté.

Grassé (1956) signale dans les flagelles de *Pyrrsonympha* (Zooflagellé) un certain nombre de travées protoplasmiques très denses (« osmiophiles ») doublant du côté externe certaines des paires de fibrilles périphériques. Il peut y en avoir 2, 3, 4 ou 5, qui toutes sont situées d'un même côté du flagelle. Leur section est en forme de T grossier, la barre transversale tournée vers l'extérieur. Dans ces masses protoplasmiques se trouveraient peut-être (Grassé ne l'affirme pas) des fibrilles longitudinales supplémentaires. Manton et Clarke de leur côté, ont montré dans le flagelle de spermatozoïde de *Fucus* (Algue) un cordon dense en face d'une des paires de fibrilles n° 2. Ce serait un lien entre les fibrilles et la membrane flagellaire.

On ne trouve aucune structure semblable chez *E. viridis* où la membrane flagellaire est très lâche dès la hauteur du stigma. Plus au fond du réservoir, elle s'accroche au contraire étroitement aux fibrilles, ce qui lui donne une section en étoile (fig. 15, pl. VII).

On remarquera qu'à ce niveau inférieur, la paire de fibrilles centrales fait défaut. C'est ce qui s'observe d'ordinaire dans le corpuscule basal ou cinétosome. Celui-ci a la forme d'un cylindre creux dont l'épaisse paroi est constituée en partie par

les fibrilles périphériques. La paire centrale s'arrête à la hauteur d'une cloison transversale qui sépare le corps basal du flagelle proprement dit. Presque toujours le cinétosome est noyé dans le cytoplasme, la cloison transversale se trouvant au niveau de la membrane cellulaire. Celle-ci s'incurve à cet endroit pour former la gaine ou membrane flagellaire (Manton et Clarke, 1956 [56] Fauré-Frémiet, Rouiller et Gauchery, 1957 [25]; Hovasse et Joyon, 1957 [45]). Chez une Chrysomonadale, Fauré-Frémiet et Rouiller (1957) [24] observent une « lame rhizoplastique » qui s'étend du cinétosome vers le noyau cellulaire. Cette lame s'accompagne de ce qui est probablement un centrosome (masse dense à contours flous) et d'un corps de Golgi que Grassé qualifierait de parabasal.

Je n'ai pas observé ces structures sur mes coupes d'*E. viridis*. Les paires de fibrilles restent indépendantes à l'intérieur du cytoplasme où elles semblent se disperser comme des racines (fig. 16, pl. VII).

CYTOPLASME ET VACUOLES.

Le protoplasme, substance fondamentale non structurée, contient encore des formations plus fines, plus ténues que les inclusions que nous avons examinées jusqu'ici. On leur donne le nom d'ergastoplasme, ou réticulum endoplasmique. De nombreux auteurs ont étudié le cytoplasme par portions, isolées par centrifugation. Ils n'y ont jamais trouvé d'ergastoplasme, mais bien des globules qu'ils ont appelés « microsomes ». Par la suite il s'est avéré que les microsomes sont des fragments isolés du réticulum endoplasmique (Palade et Porter, 1952 [62]; Bernhard, Gautier et Rouiller, 1954 [4]). En effet, ce qui caractérise le réticulum, c'est qu'il est composé de lacunes (« cisternae ») entourées de membranes. Ces lacunes peuvent être globuleuses ou au contraire très aplaties, rappelant l'aspect d'une poche de dictyosome. Souvent elles communiquent entre elles, d'où leur aspect réticulé.

Chez les animaux, c'est dans les cellules exocrines du pancréas qu'on en trouve les images les plus typiques. Les membranes, parallèles, y sont « saupoudrées » de granules ou « grains

de Palade », mais uniquement du côté du protoplasme. Ces grains semblent responsables de la basophilie du cytoplasme. Il existe des réticulums sans granules, et dans une même cellule on peut trouver les deux types côte à côte. L'aspect de l'ergastoplasme varie d'ailleurs avec l'état physiologique de la cellule.

Des études récentes ont prouvé l'existence d'un tel système également chez les Végétaux supérieurs (Heitz, 1957 [39]. Hodge, Martin et Morton (1956) [42] décrivent des lames accompagnées ou non de granules (racines de blé) et A. Lance (1957) [50] des membranes doubles plus épaisses que celles des corps de Golgi et isolées, à côté de grains de 70 Å de diamètre. Des grains de Palade se trouvent disséminés dans le protoplasme. Citons encore Mühlethaler (1955) [58] qui montre des vésicules de diverses grandeurs, « ultramicrosomes », et « sphérosomes ». Ces derniers, quoique tous morphologiquement identiques, représentent plusieurs types fonctionnels.

Selon Rouiller (1957) [66], le réticulum endoplasmique existe aussi chez les Protozoaires, mais la forme aplatie des vésicules est rare. Les grains de Palade sont plus gros et moins denses que chez les Métazoaires. En effet, Wolken et Palade (1953) [79], Grassé (1956) [29], Manton (1957) [55], Chardard et Rouiller (1957) [11] montrent tous de telles structures chez divers Protistes. En outre certaines Algues Desmidiées (Chardard et Rouiller) présentent des « granula », inclusions claires dispersées en grandes quantités dans le cytoplasme, et *Sphagnum* (Manton) des tubules contournés, emmêlés, parfois bifurqués et localisés dans une région bien délimitée du cytoplasme.

Le protoplasme d'*E. viridis* contient de nombreuses vésicules de toutes dimensions (jusqu'à 1000 Å), ainsi que de toutes formes, parfois très allongées (100 × 5000 Å), de même que des tubules irréguliers (fig. 9, pl. III; 12, pl. V). Certaines de ces vésicules ont une surface extérieure granuleuse. Ce sont ces diverses structures qui constituent l'ergastoplasme; elles sont parfaitement comparables à ce qu'ont décrit les auteurs cités.

Les vacuoles se présentent comme des plages claires homogènes entourées d'une fine membrane simple de 80 à 100 Å d'épaisseur. Elles sont souvent rassemblées en petits groupes. Leur dimension ne dépasse guère 0,8 μ (fig. 1, pl. I; 12, pl. V).

INCLUSIONS NON IDENTIFIÉES.

Un certain nombre d'inclusions cytoplasmiques n'ont pu jusqu'ici être identifiées avec certitude. Les plus fréquentes sont des corpuscules (fig. 6, 7, pl. II) composés de lames concentriques. Heitz (1957) [38] en trouve de semblables chez *Zea mais* et les rapproche des structures présentées par Rhodin dans une étude des tubes contournés du rein de souris. Ces corpuscules qui sont du même ordre de grandeur ($0,5 \mu$) n'ont cependant pas tous un aspect identique, et font penser aux « sphérosomes » de Mühlethaler. Comme cet auteur considère les sphérosomes comme l'origine de divers organites (mitochondries, chloroplastes), on pourrait supposer qu'il s'agit pour l'Euglène de proplastides. Enfin on observe fréquemment des masses très opaques, en général ovoïdes et à contours flous (fig. 14, pl. VI). Elles se trouvent le plus souvent dans des vacuoles.

OUVRAGES CITÉS

1. ALBERTSSON, P. A. et H. LEYON, 1954, *Exp. Cell Res.*, 7, 1.
2. BAKER, C. L., 1933, *Arch. Protistenk.*, 80, 434-468.
3. BAIRATI, A. et F. E. LEHMANN, 1956, *Protoplasma*, 45, 4, 525-539.
4. BERNHARD, W., A. GAUTIER et Ch. ROUILLER, 1954, *Arch. anat. microsc.*, 43, 236-275.
5. —, F. HAGUENAU et Ch. OBERLING, 1952, *Experientia*, 8, 58.
6. BROWN, H. P., 1945, *Ohio J. Sc.*, 45, 247-301.
7. CHADEFAUD, M., 1937, *Le Botaniste*, 28, 1/2, 86-185.
8. — et L. PROVASOLI, 1938, *Arch. Zool. exp. et gén.*, 80, 55-60.
9. — 1938, *Rev. Algol.*, 2, 189-220.
10. — et J. ARLET, 1944, *C. R. Ac. Sc.*, 219, 220-222.
11. CHARDARD, R. et C. ROUILLER, 1957, *Rev. Cytol. Biol. Vég.*, 18, 2, 153-178.
12. CHU, S. P., 1946, *Sinensia*, 17, 1/6, 75-134.
13. COHEN, A. I., 1957, *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 3, 6, 858.
14. COHEN, M. et E. BOWLER, 1953, *Protoplasma*, 42, 414.
15. CRONSHAW, J., A. MYERS et R. D. PRESTON, 1958, *Biophys. biochim. acta*, 27, 89-103.
16. DALTON, A. J. et M. D. FELIX, 1954, *Am. J. Anat.*, 94, 171.
17. — et M. D. FELIX, 1956, *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 2, 4 suppl., 79-83.
18. DANGEARD, P. A., 1901, *Le Botaniste*, 8, 97-360.
19. — 1929, *Le Botaniste*, 21, 281-333.
20. DEFLANDRE, G., 1950, *Arch. Zool. exp. et gén.*, 87, 61-67.
21. DRAGESCO, J., 1952, *Bull. Microsc. appl.*, 2^e s., 2, 92-98.

22. ESTABLE, C. et J. R. SOTELO, 1952, *Stain Technol.*, 27, 6.
23. FAURE-FREMIET, E., 1953, *Ann. Rev. Microbiol.*
24. — et C. ROUILLER, 1957, *C. R. Ac. Sc.*, 244, 21, 2655.
25. —, C. ROUILLER et M. GAUCHERY, 1957, *Exp. Cell. Res.*, 12, 135-144.
26. FINEAN, J. B., F. S. SJÖSTRAND et E. STEINMANN, 1953, *Exp. Cell Res.*, 5, 2, 557-559.
27. GOJDICS, M., 1953, *The Genus Euglena*. The Univ. of Wisconsin Press.
28. GRASSE, P., 1953, *Traité de Zoologie*, t. 1.
29. —, 1956, *C. R. Ac. Sc.*, 242, 858-861.
30. —, 1956, *Arch. Biol.*, 67, 3/4, 595-611.
31. — et N. CARASSO, 1957, *Nature*, 179, 31-33.
32. —, N. CARASSO et FAVARD, 1955, *C. R. Ac. Sc.*, 241, 1243-1245.
33. — et A. HOLLANDE, 1941, *Arch. Zool. exp. et gén.*, 82, 301-318.
34. GRELL, K. G., 1956, *Protistologie*. Springer-Verlag.
35. GROUPÉ, V., 1947, *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, 64, 401-403.
36. DE HALLER, G., *Verh. d. 4. intern. Kongr. f. EM*, 1958 (sous presse).
37. HAYE, A., 1930, *Arch. Protistenk.*, 70, 1-86.
38. HEITZ, E., 1957, *Ztschr. Naturf.*, 12, 5, 283-286.
39. —, 1957, *Ztschr. Naturf.*, 12, 8/9, 579-580.
40. HODGE, A. J., 1956, *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 2, 4 suppl., 221-227.
41. —, J. D. McLEAN et F. V. MERCER, 1955, *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 1, 6, 605-614.
42. —, E. M. MARTIN et R. K. MORTON, 1956, *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 3, 1, 61-70.
43. HOLLANDE, A., 1942, *Arch. Zool. exp. et gén.*, 83, 73-169.
44. —, 1952, dans GRASSÉ, *Traité de Zoologie*.
45. HOVASSE, R. et L. JOYON, 1957, *C. R. Ac. Sc.*, 245, 1, 110.
46. HOWINK, A. L., 1951, *Konink. Nederl. Akad. Wetensch. Amsterdam Proc.*, 54, 132.
47. HUTNER, S. H. et L. PROVASOLI, 1951, dans LWOFF, *Biochem. Physiol. Protozoa*. Acad. Press, N.Y.
48. JAKUS, M. A. et C. E. HALL, 1946, *Biol. Bull.*, 91, 1, 141-144.
49. KLEIN, B. M., 1930, *Arch. Protistenk.*, 72, 404-419.
50. LANCE, A., 1957, *C. R. Ac. Sc.*, 245, 352-355.
51. LEYON, H., 1953, *Exp. Cell Res.*, 4, 2, 371-382.
52. —, 1954, *Exp. Cell Res.*, 6, 2, 497-505.
53. —, 1954, *Exp. Cell Res.*, 7, 1, 265-273.
54. MANNI, E., 1956, *Boll. Soc. Ital. Biol. Sper.*, 32, 113-114.
55. MANTON, 1957, *J. Exp. Bot.*, 8, 24.
56. — et CLARKE, 1956, *J. exp. Bot.*, 7, 21.
57. MAST, S. O., 1927, *Arch. Protistenk.*, 60, 1, 197-220.
58. MUHLETHALER, K., 1955, *Protoplasma*, 45, 2, 264-279.
59. NOIROT-TIMOTHÉE, C., 1957, *C. R. Ac. Sc.*, 244, 23, 2847.
60. PALADE, G. E., 1952, *Anat. Rec.*, 113, 539.
61. —, 1952, *Anat. Rec.*, 114, 427.
62. — et K. R. PORTER, 1952, *Anat. Rec.*, 112, 370.

63. PITELKA, D. R., 1949, *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 53, 377-430.
64. RANDALL, J. T., 1956, *Nature*, 178a, 9-14.
65. RATCLIFFE, H., 1927, *Biol. Bull.*, 53, 109-122.
66. ROUILLER, Ch., 1957, *Scient. Instr. (RCA News)*, 2, 2, 1.
67. ——— et E. FAURE-FREMIET, 1957, *J. Ultrastr. Res.*, 1, 1, 1-13.
68. ———, E. FAURE-FREMIET et M. GAUCHERY, 1956, *Exp. Cell. Res.*, 11, 527-541.
69. ROTH, L. E., 1957, *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 3, 6, 985-999.
70. ———, 1958, *J. Ultrastr. Res.*, 1, 3, 223-234.
71. RYTER, A. et E. KELLENBERGER, 1958, *Z. Naturf.*, 136, 9, 597-605.
72. ——— et E. KELLENBERGER, 1958, *J. Ultrastr. Res.*, 2, 200-214.
73. STEINMANN, E., 1952, *Exp. Cell Res.*, 3, 2, 367.
74. THOMAS, J. B., L. C. POST et N. VERTREGT, 1954, *Biophys. Biochim. Acta*, 13, 20-30.
75. WEISSENFELS, N., 1957, *Ztschr. Naturf.*, 12b, 3, 168-171.
76. WOHLFARTH-BOTTERMANN, K. E., 1956, *Z. Naturf.*, 11b, 578-581.
77. ———, 1957, *Zool. Anz. Suppl.*, 20, 242-249.
78. ———, 1957, *Z. Naturf.*, 12b, 3, 164-167.
79. WOLKEN, J. J. et G. E. PALADE, 1953, *Ann. N.Y. Acad. Sc.*, 56, 5, 873-889.

*Université de Genève.
Institut de Zoologie et Anatomie comparée.
Centre de microscopie électronique.*

EXPLICATION DES PLANCHES

Les travaux photographiques, agrandissements et mise en page des planches ont été exécutés par E. Boy de la Tour, à qui va ma sincère reconnaissance.

Abréviations:

Chl	chloroplastes	Nl	nucléole
CM	corps mucifères	P	grains de paramylon
CX	corps de nature inconnue	Ph	photorécepteur
Er	structures ergastoplasmiques	R	réservoir
Fi	fibres, fibrilles	Rfl	racines flagellaires
Fifl	fibres flagellaires	Rsc	réseau sous-cuticulaire
Fis	fibres squelettiques	S	sillons de la cuticule
Fl	flagelle	St	stigma
G	appareil de Golgi	V	vésicules
L	lames	Vac	vacuoles
Mfl	membrane du flagelle	VP	vacuole pulsatile.
MG	membrane du goulot		

Sauf pour la fig. 5 (pl. II), le trait noir représente partout 1 μ .

PLANCHE I.

Fig. 1. Membrane cellulaire coupée transversalement. 32.000 \times .

Fig. 2. Coupe normale à la surface cellulaire, oblique par rapport aux sillons. Plusieurs grosses vésicules se trouvent sous le sillon, au centre de la figure (V). Rsc: autres parties du réseau sous-cuticulaire. La flèche indique une fibre squelettique coupée obliquement. 53.000 \times .

Fig. 3. Coupe transversale du goulot, à environ 2 μ de son orifice. Le goulot est entouré d'une couronne de corps mucifères. 15.000 \times .

Fig. 4. Coupe transversale du goulot, à environ 5 μ de son orifice. Les sillons cuticulaires sont remplacés par un fin plissement. (Le flagelle, expulsé lors de la fixation, manque ici.) 22.000 \times .

PLANCHE II.

Fig. 5. Photographie au contraste de phase. Pellicule d'une Euglène légèrement contractée, avec sa striation spiralée. Quelques argyrosomes (?) sont visibles sous certains sillons (flèches). 1.800 \times .

Fig. 6. Inclusion cytoplasmique à structure concentrique. 44.000 \times .

Fig. 7. Inclusions cytoplasmiques à structure concentrique. 35.000 \times .

PLANCHE III.

Fig. 8. Coupe transversale d'une Euglène, montrant une portion du noyau. On voit la membrane nucléaire double, le nucléoplasme formé de masses denses et de substance plus claire, et le nucléole inhomogène. 10.000 \times .

Fig. 9. Dictyosome, ou corps de Golgi. Les lames doubles libèrent dans leurs bords des vésicules plus ou moins volumineuses. 38.000 \times .

PLANCHE IV.

Fig. 10. Mitochondrie et plastides. En haut à gauche (flèche), on observe la continuité de la lumière de la membrane mitochondriale à l'intérieur d'une « crista ». 57.000 \times .

Fig. 11. Centre de paramylogénèse. B: figures de bourgeonnement des plastides.

PLANCHE V.

Fig. 12. Chloroplastes à substance granuleuse concentrée en grains. Les quatre lamelles composant chaque lame sont bien distinctes. 54.000 \times .

PLANCHE VI.

Fig. 13. Cytoplasme « excréteur ». A proximité du réservoir R, des vésicules irrégulières se constituent dans le cytoplasme. 26.000 \times .

Fig. 14. Réservoir et vacuole pulsatile séparés par leurs membranes respectives accolées. La cloison est encore bombée dans la direction de la vacuole. MD: masse dense de nature inconnue. 29.000 \times .

PLANCHE VII.

Fig. 15. Racines flagellaires coupées transversalement. L'une, Rfl 1, est vue à l'intérieur du cytoplasme; l'autre, Rfl 2, dans la cavité du réservoir. F: fond du réservoir. 48.000 \times .

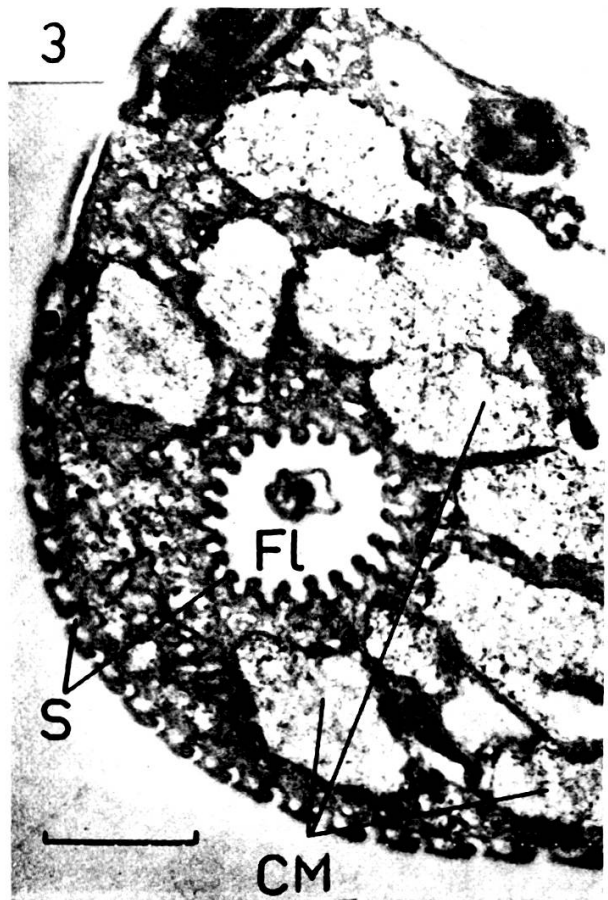
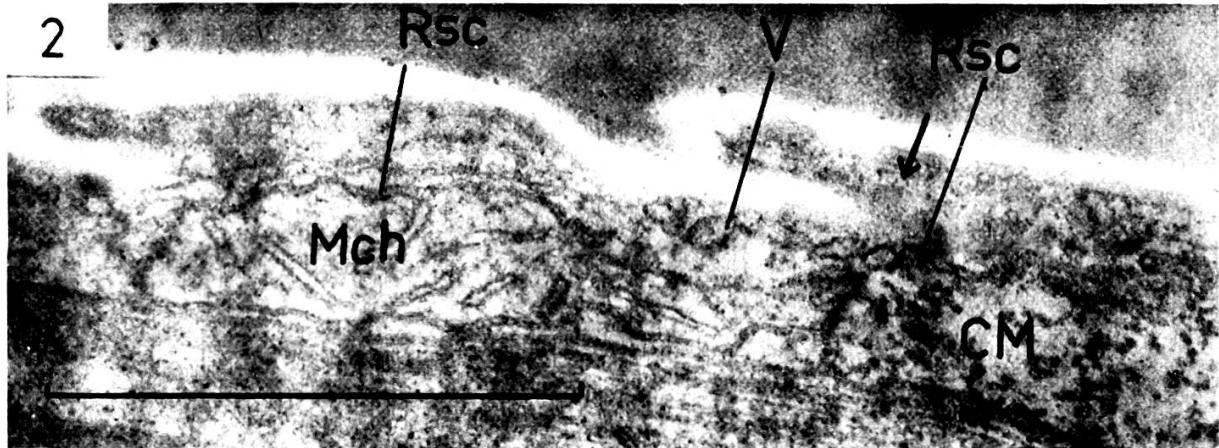
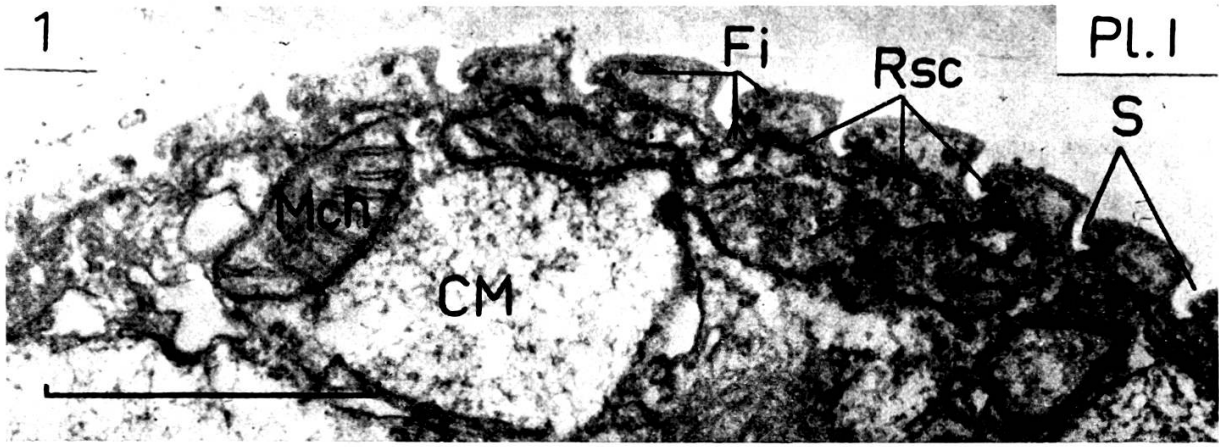
Fig. 16. Racine flagellaire en section oblique, juste à son point de sortie du cytoplasme. 40.000 \times .

PLANCHE VIII.

Fig. 17. Coupe sagittale de la partie antérieure d'une Euglène, montrant la disposition du goulot, du réservoir et de la vacuole pulsatile, ainsi que du stigma, avec son photorécepteur fixé à l'une des racines flagellaires. 9.000 \times .

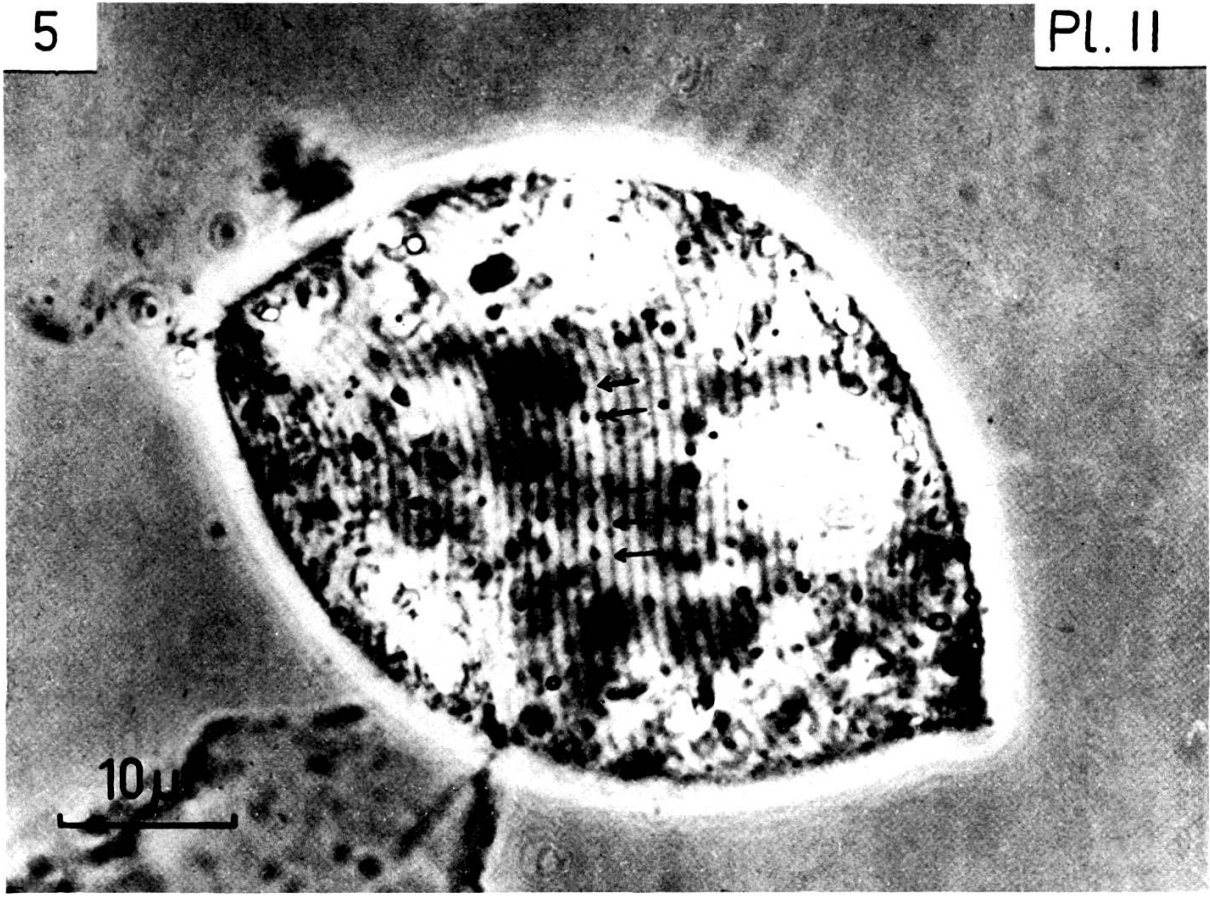
Fig. 18. Coupe transversale au niveau du stigma. La membrane du goulot est soutenue par une palissade de fibrilles squelettiques à section circulaire. Le photorécepteur est relié à l'une des racines flagellaires par une masse protoplasmique entourée de la membrane flagellaire, et dans laquelle on distingue un système de lames incurvées. 30.000 \times .

Fig. 19. Coupe transversale à travers le goulot et les racines flagellaires, au niveau de la partie inférieure du stigma. 48.000 \times .



5

PL. II



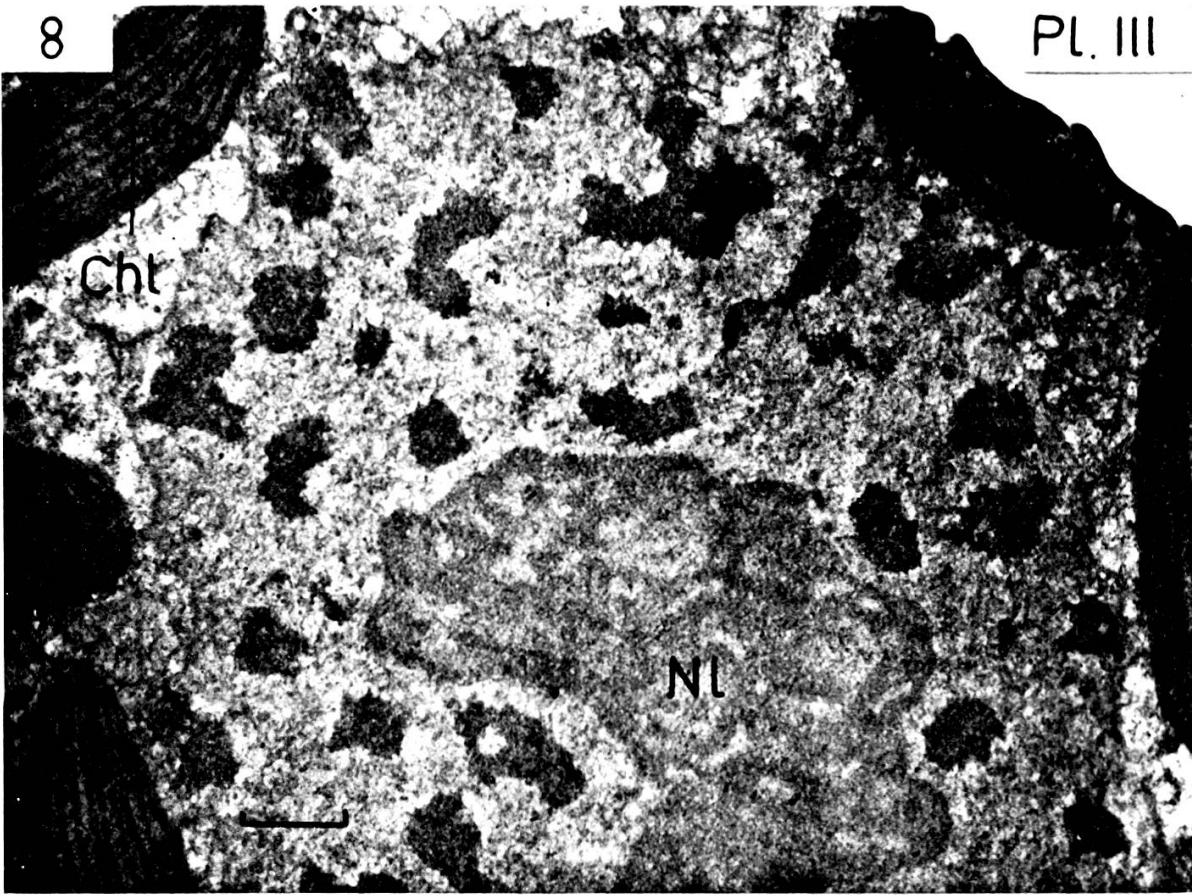
6



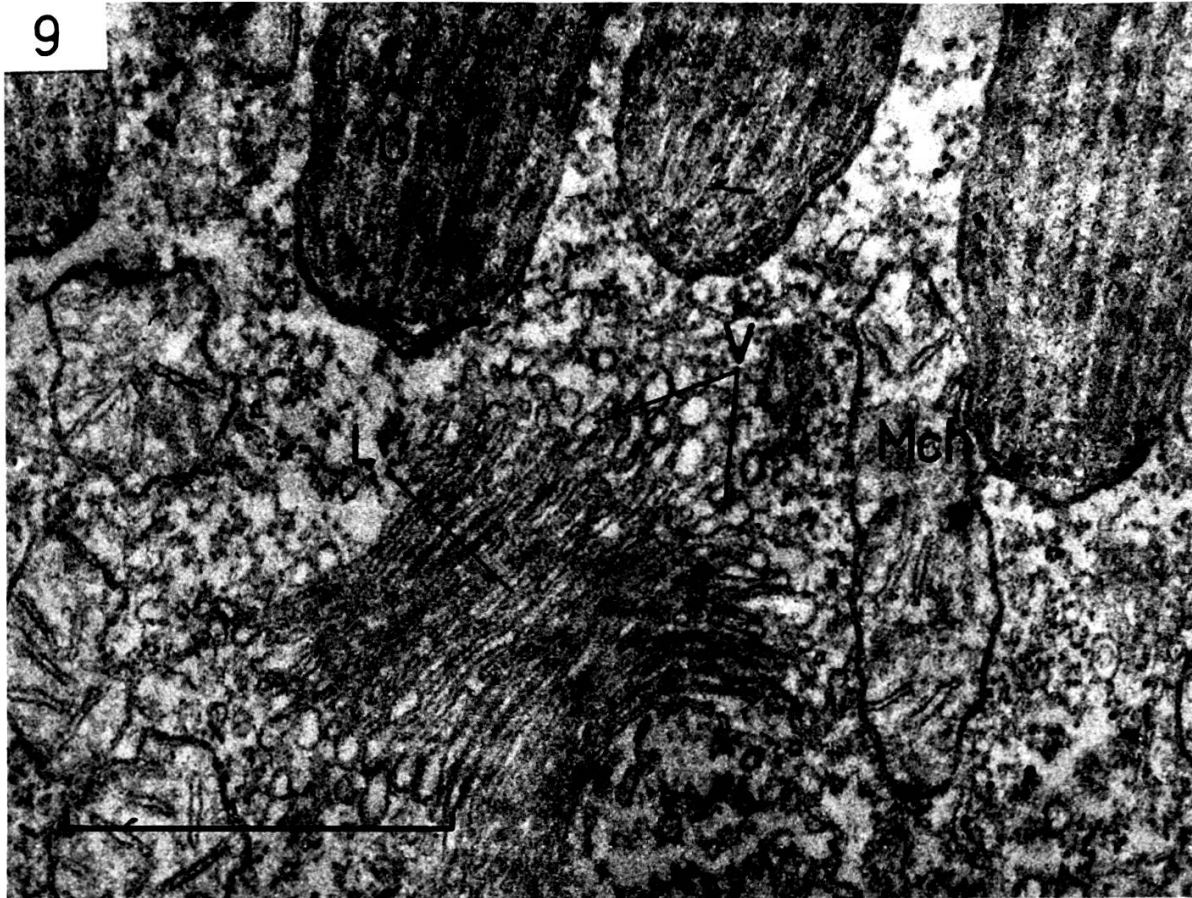
7

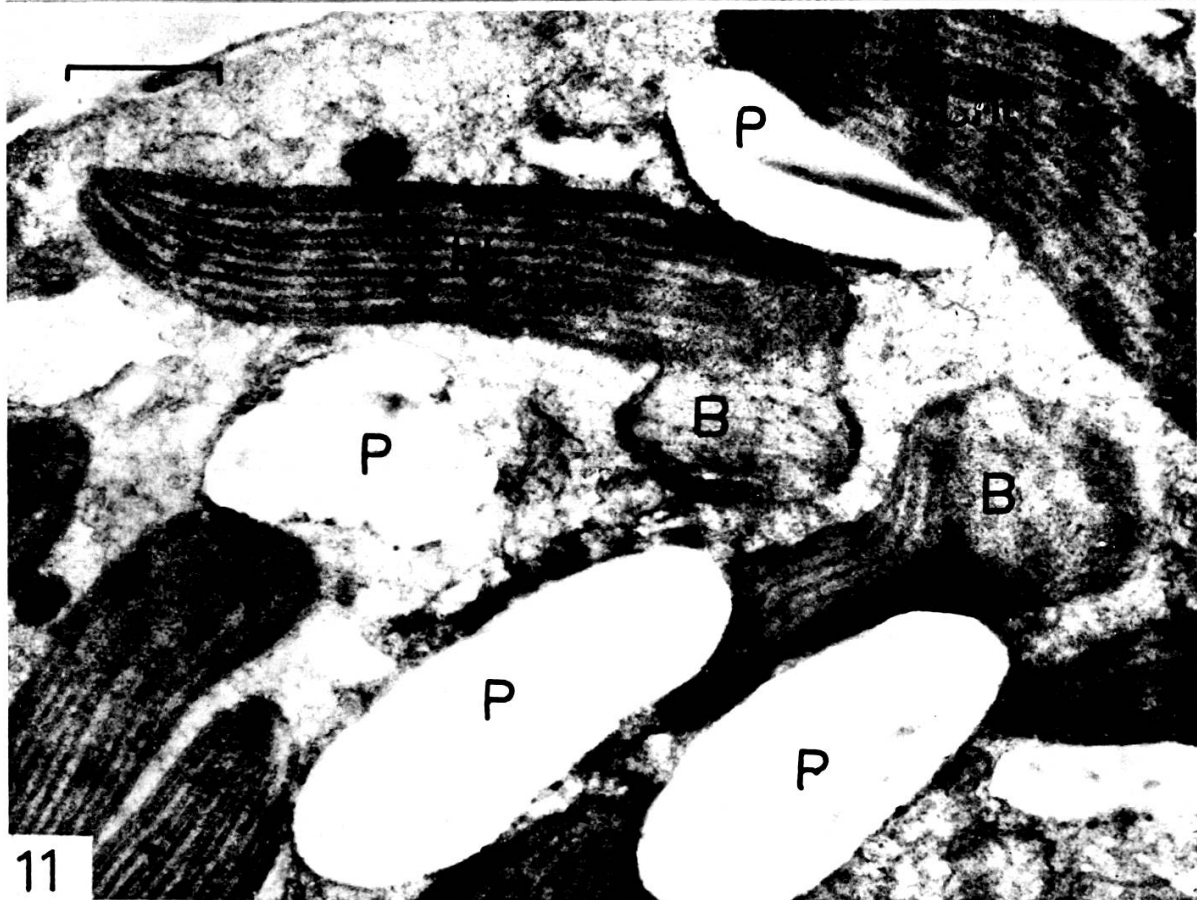
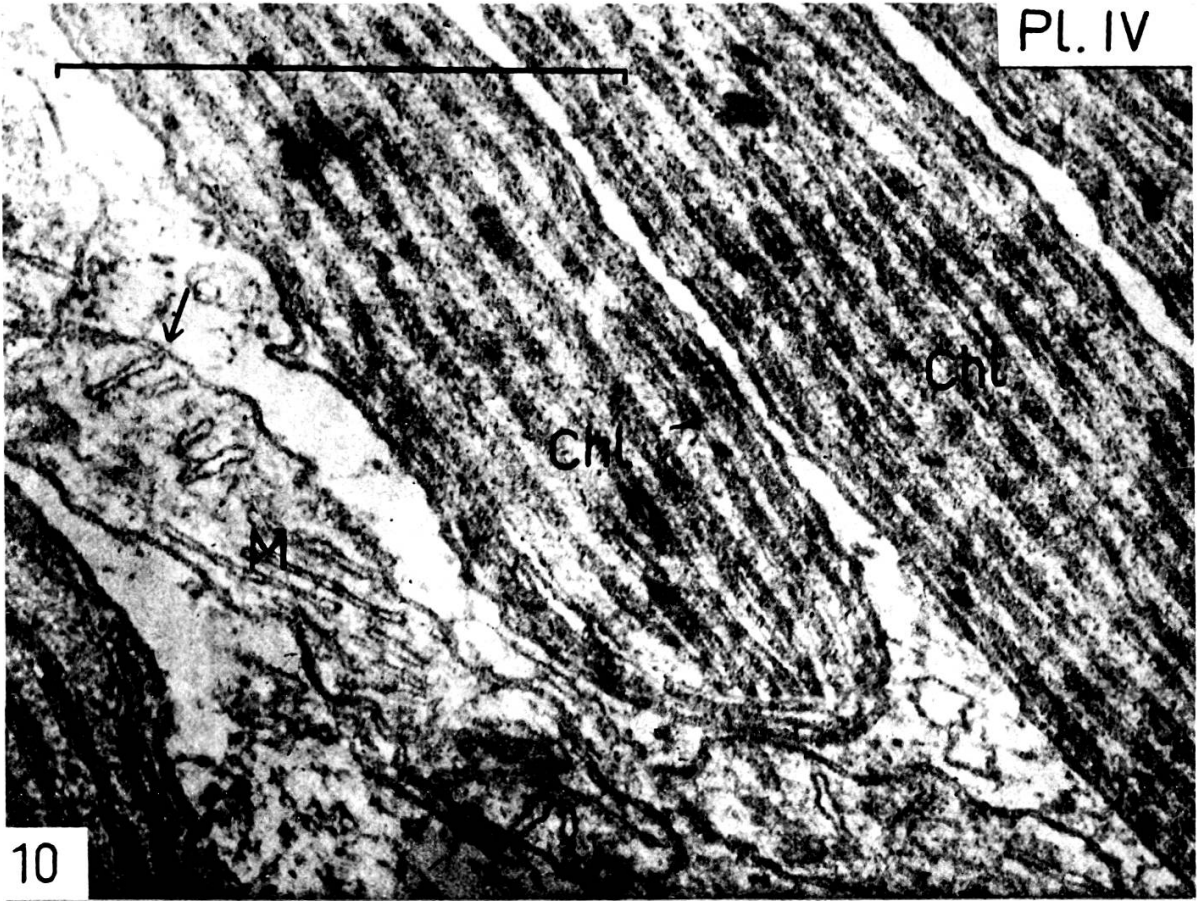
8

PL. III



9





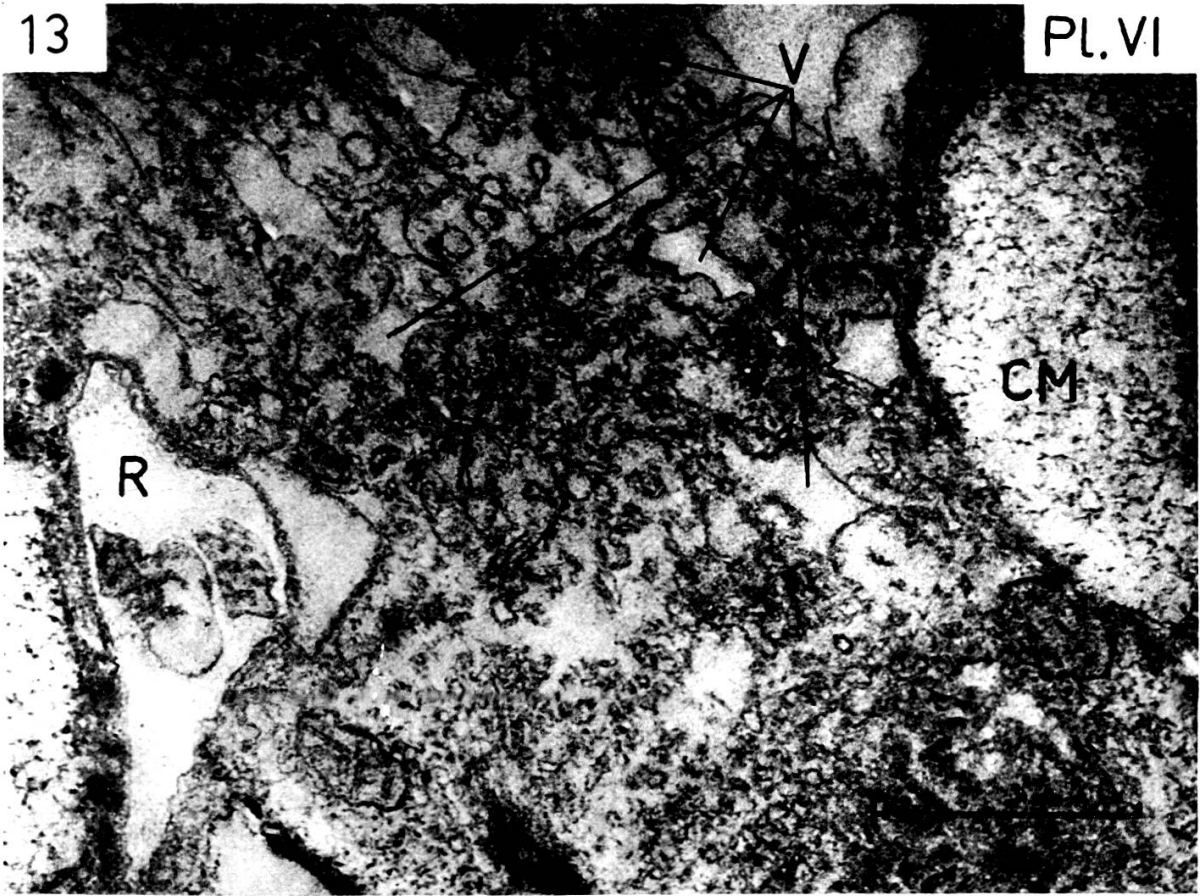
12

PL. V



13

PL. VI



14

