

LA SPERMATOGENÈSE DE *POECILIA RETICULATA*

IV. — LA SPERMIOGENÈSE. ÉTUDE ULTRASTRUCTURALE

R. BILLARD

avec la collaboration technique de Anne-Marie ESCAFFRE et Nicole TRAMASAYGUES

Station centrale de Physiologie animale,
Centre national de Recherches zootechniques, 78 - Jouy-en-Josas
Institut national de la Recherche agronomique

RÉSUMÉ

La spermiogenèse de *Poecilia reticulata* est caractérisée par un allongement important du noyau, accompagné de mouvements complexes de la chromatine en même temps que se manifestent des structures transitoires (formation intercentriolaire et faisceau de microtubules). Le noyau est successivement occupé par trois types de chromatine.

Les mitochondries sont peu modifiées ; elles subissent seulement un aplatissement et une élongation et se disposent autour du flagelle duquel elles restent séparées par le canal cytoplasmique. Il subsiste du cytoplasme dans la pièce intermédiaire. Le spermatozoïde mûr conserve la symétrie bilatérale acquise par les jeunes spermatides, il ne comporte pas d'acrosome et ne conserve que le centriole distal modifié.

INTRODUCTION

Les informations ultrastructurales concernant la spermiogenèse des Poissons Téléostéens sont peu nombreuses ; elles concernent le Protoptère — *Protopterus annectens* — (BOISSON *et al.*, 1967), *Oligocottus maculosus* (STANLEY, 1966, 1969) et des Poissons du groupe des Cyprinodontiformes : *Lebistes reticulatus* = *Poecilia reticulata* PETERS (PORTE et FOLLENIUS, 1960 ; MATTEI et BOISSON, 1966 ; GRÖNBERG et TELKKA, 1968 ; MATTEI, 1969 *a* et *b*), *Cnesterodon decemmaculatus* (SOTELO et TRUJILLO-CEÑOZ, 1958), *Jenynsia lineata* (DADONE et NARBAITZ, 1967). Chez *Poecilia reticulata*, en l'absence de connaissance sur la chronologie de la spermiogenèse, les informations sont quelquefois contradictoires ; c'est ainsi que MATTEI et BOISSON (1966) observent 2 centrioles au cours de la spermiogenèse (comme chez *Poecilia velifera*, RASCH, 1968), alors que pour PORTE et FOLLENIUS (1960), il n'existe qu'un centriole dans le spermatozoïde.

Le présent travail se propose, compte tenu des travaux antérieurs, de décrire l'évolution morphologique des cellules germinales au cours de la spermiogenèse chez *Poecilia reticulata*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les observations portent sur des mâles provenant de 4 souches différentes et élevés à la température de $25 \pm 1^\circ\text{C}$ sous une photopériode 14 L — 10 N. Après anesthésie les animaux sont sacrifiés et les testicules immédiatement plongés dans une solution à 4 p. 100 de glutaraldéhyde (tampon phosphate pH 7,25) sont disséqués sous une loupe binoculaire en vue de l'isolement des tubules. Ces derniers subissent un second bain de 30 minutes à la température de 4°C et sont ensuite placés dans une solution d'acide osmique à 2 p. 100 dans le même tampon pendant 1 heure. Les coupes sont successivement colorées à l'acétate d'uranyle (5 mn) et au citrate de plomb, après inclusion dans l'épon. Les préparations sont recouvertes d'un film de carbone et observées à l'Elmiskop Siemens.

Les étapes de la spermiogenèse retenues ici, correspondent à celles décrites en microscopie photonique (BILLARD, 1969 a). Les mesures de surfaces, portant sur 5 spermatides à chaque étape de la spermiogenèse, ont été réalisées à l'aide d'un planimètre « CORA senior » sur 2 coupes sagittales orthogonales et 3 coupes transversales passant dans les parties antérieure médiane et postérieure de la tête spermatique.

OBSERVATIONS

La spermiogenèse est caractérisée par une transformation morphologique des spermatides et une modification de leur position à l'intérieur des cystes. L'évolution morphologique des spermatides se traduit par l'élongation du noyau et par l'acquisition d'une symétrie bilatérale qui subsiste dans le spermatozoïde. Cette symétrie permet de définir dans les spermatides et le spermatozoïde une face dorsale et une face ventrale qui est la face sur laquelle se développe le flagelle au début de la spermiogenèse. L'analyse de l'évolution des différentes parties des spermatides est résumée dans le tableau 1 et la figure 1 et fait l'objet des descriptions suivantes.

A. — Évolution morphologique du noyau au cours de la spermiogenèse

1. Morphologie générale.

Le noyau des jeunes spermatides qui est sphérique immédiatement après la division des spermatocytes secondaires (pl. I A) tend à s'aplatir du côté où s'est développé le flagelle (fig. 1 S_{1a}) puis à s'invaginer. Dans ce repli qualifié d'*invagination nucléaire* qui affecte la forme d'une fente située dans le plan de symétrie bilatérale de la spermatide apparaissent des microtubules (pl. III A). Ces derniers s'organisent en faisceau entre le complexe centriolaire et la membrane nucléaire avant de disparaître au cours de la phase S_3 . Le complexe centriolaire passe progressivement à l'intérieur de cette invagination nucléaire. A la fin de la spermiogenèse une partie du noyau se trouve du côté de la face ventrale de la spermatide (fig. 1, S_3).

2. La chromatine.

Au cours de la spermiogenèse, la chromatine se présente successivement sous 3 textures différentes, nettement individualisées qui occupent un volume variable dont l'importance relative apparaît à l'examen des surfaces occupées, mesurées sur micrographies et exprimées en pourcentage (tabl. 1) :

1° Immédiatement après la deuxième division méiotique, la chromatine est hétérogène et se présente sous forme de granulations isolées ou groupées en amas et associées à des grains de taille variable, les uns de 300 à 500 Å les plus nombreux, les autres seuls ou groupés par 2 ou 3 sont plus gros, de 600 à 700 Å (pl. I A).

2° Cette chromatine hétérogène est progressivement remplacée — selon une progression ventro-dorsale — par une chromatine plus dense aux électrons, finement granulaire et homogène (diamètre des grains : 100 à 150 Å) (pl. II A). Ce type est qualifié de *chromatine granulaire*.

3° Un troisième type de chromatine, dite *chromatine condensée*, caractérisée par des grains de grande taille (diamètre 400 à 600 Å) et fortement osmiophile apparaît à la périphérie du noyau, d'abord sur la face dorsale (pl. III A), puis gagne latéralement la face ventrale (p. III C, D, E). Cette chromatine condensée remplace progressivement la chromatine granulaire dans l'ensemble du noyau et occupe finalement la totalité de la tête spermatique au cours de la phase S₁. Pendant les phases S₂ et S₄ les grains de ce type de chromatine tendent à se fusionner, ce qui contribue à augmenter la densité de la chromatine.

3. La membrane nucléaire.

La membrane nucléaire est légèrement ondulée au début de la spermiogenèse (pl. I A, II A). Ensuite, la membrane plasmique et la membrane nucléaire externe qui entrent en contact du fait de l'élimination du cytoplasme, présentent toutes deux de fortes indentations (pl. III A-B, IV C). La membrane nucléaire interne est étroitement accolée au noyau, mais reste identifiable (pl. III D-E).

B. — Le complexe centriolaire

Le complexe centriolaire est constitué par deux centrioles disposés en T et dont les dimensions varient au cours de la spermiogenèse (tabl. 1). Les deux centrioles sont reliés entre eux par une formation intercentriolaire (pl. II A et suivantes), qui perd son individualité au cours de la phase S₄ en même temps que le centriole proximal et se transforme en une masse opaque aux électrons qualifiée de *manchon osmiophile* (pl. IV F) qui subsiste dans le spermatozoïde mûr.

Sur les 4 côtes fortement osmiophiles parallèles au centriole distal, visibles sur les spermatides rondes au début de la spermiogenèse, 2 se dédoublent avant de disparaître. Les 2 côtes opposées qui subsistent dans le plan de symétrie de la spermatide entrent, avant de disparaître, en relation avec une gaine osmiophile qui entoure les microtubules du centriole distal en même temps que du matériel dense comble 2 microtubules de chaque triplet (pl. IV E). Ces phénomènes, associés à la condensation de la formation intercentriolaire, sont responsables de l'aspect dense qui caractérise la partie antérieure du flagelle dans les spermatides S₄ (pl. IV F) et le spermatozoïde éjaculé.

Les microtubules qui prennent naissance au niveau du centriole proximal s'engagent d'une part dans l'invagination nucléaire et s'orientent d'autre part vers la partie postérieure de la tête de la spermatide où ils constituent une deuxième couronne de microtubules parallèles et extérieure à l'axonème (pl. IV D). A aucun moment, il n'a été possible de noter une continuité entre les triplets du centriole proximal et les microtubules.

C. — *Le flagelle*

Le flagelle de structure $9 + 2$ apparaît dès le début de la spermiogénèse et reste constamment séparé du cytoplasme par l'invagination de la membrane plasmique (canal cytoplasmique). Au fond de ce canal cytoplasmique le flagelle présente un élargissement qualifié de *renflement antérieur* où la membrane plasmique possède un épaissement avec une striation transversale (pl. II A, III B, IV C).

Le niveau d'insertion de la paire de fibres centrales — dont le plan est perpendiculaire au plan de symétrie de la spermatide — varie au cours de la spermiogénèse. L'origine de ces deux fibrilles se situe à un niveau postérieur au centriole distal au début de la spermiogénèse (fig. 1, S_{1b}) et au niveau du manchon osmiophile au cours des phases suivantes (pl. III B).

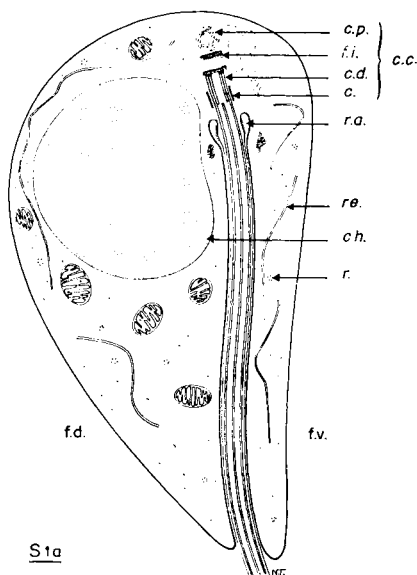
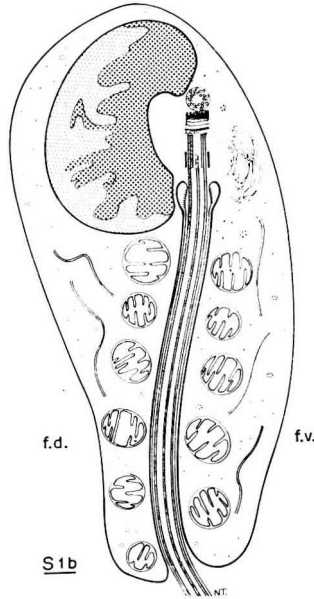
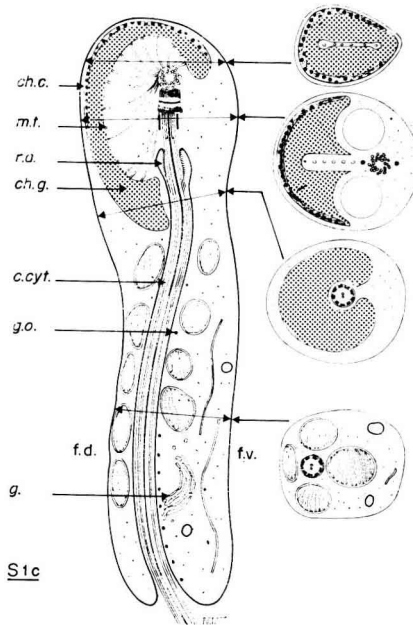


FIG. 1. — Schéma d'ensemble de la spermiogénèse de *Poecilia reticulata*

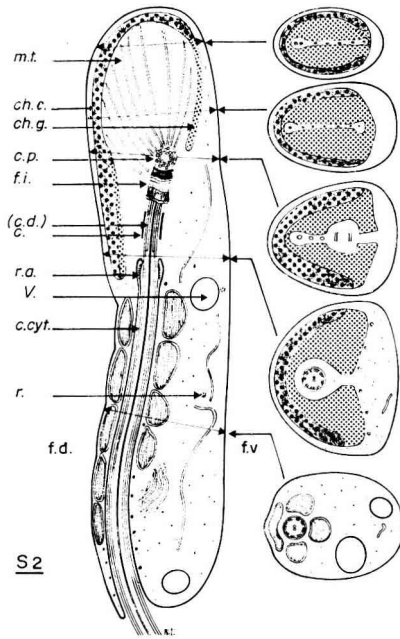
S_{1a} : Spermatide au début de la spermiogénèse. Le noyau subit un aplatissement du côté où se trouve le flagelle (côté défini comme étant la face ventrale *f. v.* de la spermatide). Les mitochondries sont réparties au hasard dans le cytoplasme. Le complexe centriolaire *c. c.* se localise dans la partie antérieure de la spermatide.



S_{1b} : Le noyau, dans lequel apparaît la chromatine granulaire, effectue une migration vers la partie antérieure de la spermatide et, de ce fait, l'invagination nucléaire se rapproche du complexe centriolaire. Les mitochondries se disposent autour du flagelle.

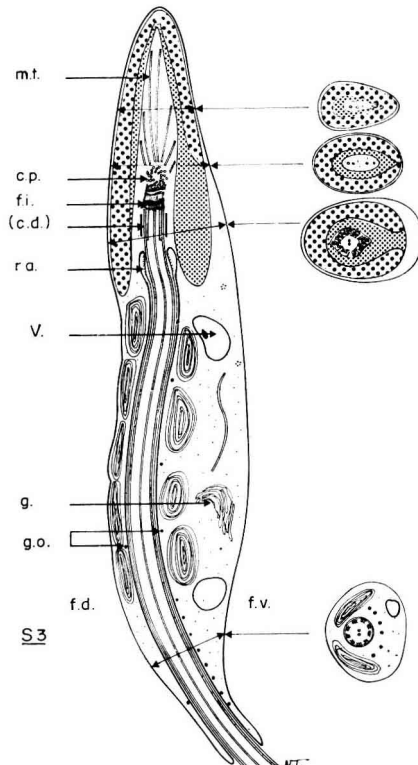


S_{1c} : La suite du mouvement de bascule du noyau amène le complexe centriolaire à l'intérieur de l'invagination nucléaire qui prend une grande importance et dans laquelle apparaissent des microtubules. La chromatine condensée se situe dans la partie antéro-dorsale du noyau. Les mitochondries s'organisent en colonnes (le plus souvent 4) autour du flagelle. Les granules osmiophiles apparaissent principalement sur la face ventrale, le long du canal cytoplasmique.



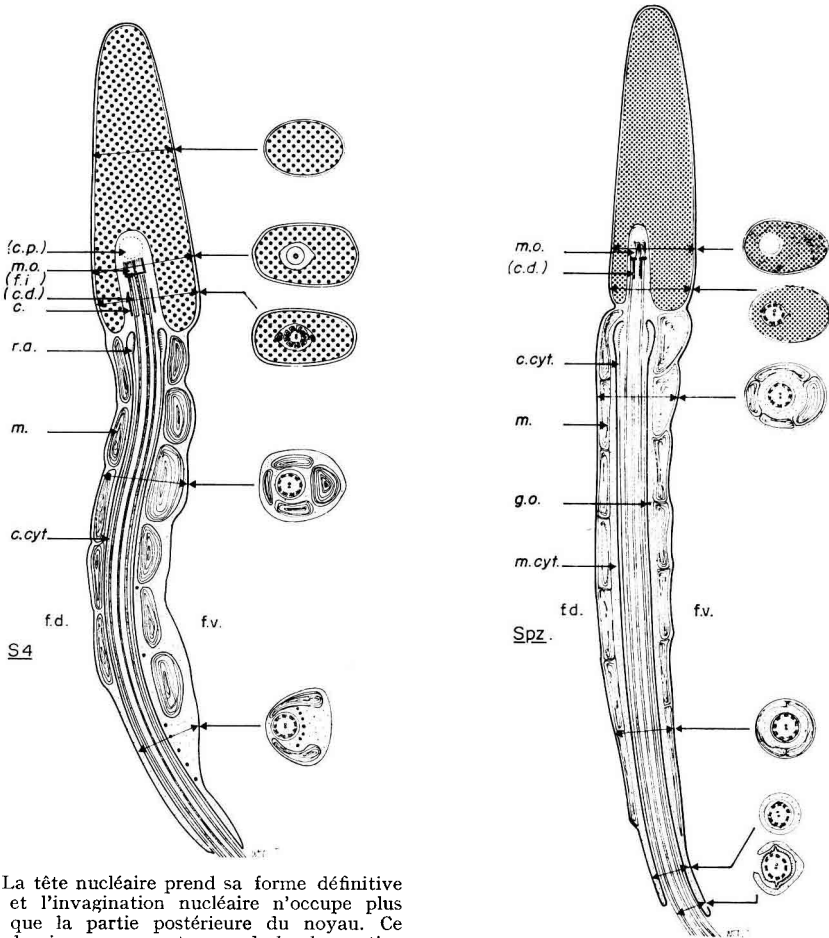
S2

S₂ : Au cours de cette phase, le complexe centriolaire se retrouve dans la partie postérieure de la tête spermatique presque complètement enveloppé par le débordement latéral de la chromatine. Les mitochondries situées sur la face dorsale de la spermatide présentent un aplatissement.



S3

S₃ : La tête nucléaire acquiert une forme en fer de lance, le complexe centriolaire et la partie antérieure du flagelle sont totalement entourés par le noyau. A la fin de cette phase les microtubules disparaissent dans l'invagination nucléaire. Les vésicules deviennent très nombreuses dans le cytoplasme et dans la partie postérieure de la pièce intermédiaire seules les 2 colonnes latérales de mitochondries subsistent.



S₄ : La tête nucléaire prend sa forme définitive et l'invagination nucléaire n'occupe plus que la partie postérieure du noyau. Ce dernier ne comporte que de la chromatine condensée. Le complexe centriolaire s'est fortement modifié (disparition du centriole proximal et condensation de la formation intercentriolaire en manchon osmiophile). C'est au cours de cette phase que se réalise l'élimination du cytoplasme (isolement de résidus cytoplasmiques S_{4a} qui se résorbent S_{4b}).

Spz : Spermatozoïde mur (Spz)

Le spermatozoïde ne diffère des spermatides S₄ que par une légère diminution du diamètre de la tête spermatique et l'organisation définitive de la pièce intermédiaire, en particulier du manchon cytoplasmique entre la gaine mitochondriale et le canal cytoplasmique.

Tableau récapitulatif de l'évolution des différentes parties des spermatozoïdes

Étapes de la spermiogénèse		S _{1a}	S _{1b}	S _{1c}
N° de planche		I	II	II
Noyau	Évolution morphologique	Sphérique I _A	1/2 sphère II _A	Étirement antéro-postérieur II _B
	P. 100 chromatine 1	100 %	35 % (face dorsale)	0
	P. 100 chromatine 2 granulaire	0	65 % (face ventrale)	70 % II _C
	P. 100 chromatine 3 condensée	0	0	30 % partie antérieure
Complexe centriolaire	Longueur et $\left. \begin{array}{l} \text{Ø des centrioles en } \mu \\ \text{proximal} \\ \text{distal} \end{array} \right\}$	0,50 0,25 0,65 0,25	0,25 0,25 0,55 0,25	0,25 0,25 0,50 0,25
	Localisation des centrioles	Près de la membrane plasmique	Partie antérieure du noyau II _A	1/3 antérieure du noyau II _B
	Formation intercentriolaire	+	+	+
	Nombre de côtes autour du centriole distal	4	2 + (2 × 2)	2
	Triplets du centriole distal	← Disposition classique en quinconce dans une gaine légèrement osmiophile →		
	Fibres centrales du flagelle	← Insertion à l'extrémité postérieure du centriole distal II _A →		
	Faisceau de microtubule	—	—	+
Mitochondries	Localisation	Autour du noyau I _A	Autour du flagelle II _A	← Disposition sur 4 colonnes
	Forme	Légèrement ovoïde	Sphérique	Aplatissement de la rangée de la face dorsale
	Taille (μ)	0,6 × 0,5	0,55	0,6 × 0,3
	Granules denses	+	Rares	—
	Appareil de Golgi	Près des centrioles	Près des centrioles	Élimination dans
Granules osmiophiles	0	Peu nombreux II _A 600Å	Le long des flagelles II _B 800 Å	

AU I

cours de la spermiogénèse chez le Guppy *Poecilia reticulata*

S ₂	S ₃	S ₄	Spermatozoïde
III	IV et V	IV et VI	Cf. BILLARD, 1969 c
Suite de l'allongement II _{A-B}	Fin de l'allongement	Diminution du diamètre	
0	0	0	0
63 % zone centrale	48 % zone centrale	0	0
37 % face dorsale III _A	52 % périphérique VI _A et c	100 %	100 %
0,25 0,25 0,50 0,25	0,25 0,25 0,50 0,25	Atrophie IV _A 0,50 0,25	Vestiges IV _I 0,50 0,25
Partie médiane du noyau III _{A-B}	← Partie postérieure de la tête spermatique IV _C et F →		
+	+	← Réduite à un manchon osmiophile IV _F →	
2	2	2 IV _E	0
← Matériel osmiophile dans 2 tubules de chaque triplet →			
← Insertion au niveau de la formation intercentriolaire →			
III _B	IV _C	IV _F	
+	+	-	-
← sur la partie antérieure et sur 2 dans la partie postérieure de la pièce intermédiaire V _B →			
← Aplatissement progressif de toutes les mitochondries (sens postéro-antérieur) →			
longueur de la pièce intermédiaire = 7.8 μ			
0,6 × 0,3	1 × 0,2	1 × 0,2	0,8 × 0,2
-	-	-	
cytoplasme résiduel →	← Disparition →		
nombreux (en demi cercle sur la face ventrale du flagelle)	Autour du flagelle 1 000 Å	Peu fréquents 1 000 Å	Peu fréquents 1 000 Å

D. — *Les mitochondries* (cf. tabl. I)

Les mitochondries réparties au hasard dans les spermatides S_{1a} (pl. I A) se disposent ensuite, dès la phase S_{1b} , autour du canal cytoplasmique qui entoure le flagelle, sur plusieurs colonnes, entre 3 et 6, mais, le plus souvent 4. Au cours des phases suivantes, les mitochondries subissent un aplatissement qui intéresse d'abord la colonne située sur la face dorsale de la spermatide (pl. III B, pl. IV F), puis les deux colonnes latérales et, enfin, la colonne de la face ventrale. A l'extrémité distale de la pièce intermédiaire, il ne subsiste que les 2 colonnes latérales (pl. V B).

Les crêtes restent individualisées tout au long de la spermiogenèse et ne subissent pas de modification, mais leur disposition varie et elles prennent une orientation longitudinale ou concentrique (pl. III B) au moment de l'aplatissement des mitochondries. Les granules denses identifiées dans les mitochondries au début de la spermiogenèse (pl. I A, II A) disparaissent au cours de la phase S_{1c} et n'existent plus dans les mitochondries aplaties. Entre la gaine mitochondriale et la membrane plasmique du canal cytoplasmique, il subsiste sur les spermatides S_4 et les spermatozoïdes, des restes de cytoplasme formant une gaine qualifiée de manchon cytoplasmique (fig. 1, Spz).

E. — *Autres structures cytoplasmiques*

Au début de la spermiogenèse une masse de matériel dense apparaît dans le cytoplasme, à proximité du noyau (pl. I A), puis migre vers le flagelle (pl. I B) et se dispose autour du canal cytoplasmique (pl. I C). Cette structure n'a pu être retrouvée au cours des phases suivantes.

L'appareil de Golgi qui se localise à proximité du complexe centriolaire au début de la spermiogenèse, effectue une migration vers la partie postérieure de la spermatide au cours des phases S_{1c} , S_2 et S_3 , avant de disparaître. Le cytoplasme des spermatides est riche en réticulum et en ribosomes libres ou groupés en rosettes. Les granules osmiophiles de PORTE et FOLLENIUS (1960), se disposent principalement sur la face ventrale de la spermatide, contre le canal cytoplasmique (pl. II B et V B). Les spermatides sont en relation entre elles par des ponts cytoplasmiques qui subsistent pendant toute la spermiogenèse. L'ensemble de ces organites cytoplasmiques, à l'exception de quelques granules osmiophiles, sont éliminés à la fin de la spermiogenèse. Le processus d'élimination semble en relation avec l'apparition de grosses vésicules au sein du cytoplasme qui se manifestent dès la phase S_{1b} (pl. II A et C) et deviennent particulièrement nombreuses au cours des phases suivantes (pl. IV C et V A-B). L'ensemble du cytoplasme est rejeté sur la face ventrale des spermatides (pl. V) avant d'être éliminé vers le centre du cyste (pl. VI).

DISCUSSION

A. — *La spermiogenèse du Guppy*

L'évolution morphologique des spermatides et, en particulier celle du noyau, correspond aux descriptions que VAUPEL (1929) a faites en microscopie photonique. Les jeunes spermatides sont sphériques et subissent une série de transformations complexes avant d'acquérir la forme allongée du spermatozoïde décrite par PORTE et FOLLENIUS (1960) et BILLARD (1969 c).

Certaines des étapes de la spermiogenèse décrites dans cette étude correspondent à des descriptions déjà faites (phases S_{1c} , S_2) (MATTEI et BOISSON, 1966 ; GRÖNBERG et TELKKA, 1968).

La spermiogenèse du Guppy est caractérisée par :

Un mouvement de bascule du noyau qui passe partiellement de la face dorsale sur la face ventrale de la spermatide et au cours duquel le complexe centriolaire se trouve entouré par le noyau.

Une transformation progressive de la chromatine qui se présente successivement sous 3 textures différentes.

L'existence transitoire d'un faisceau de microtubules. — Ce faisceau de microtubules, identifié par MATTEI et BOISSON (1966) et GRÖNBERG et TELKKA (1968) occupe au cours des phases S_{1c} , S_2 et S_3 une invagination nucléaire (pl. III) située dans le plan de symétrie de la spermatide — et disparaît à la fin de la phase S_3 .

Une transformation notable du complexe centriolaire. — Il existe 2 centrioles sur les jeunes spermatides, mais le centriole proximal n'est plus visible pendant la dernière phase de la spermiogenèse et il ne reste que le centriole distal dans le spermatozoïde, ainsi que PORTE et FOLLENIUS (1960) l'ont signalé. Il apparaît donc que les observations de MATTEI et BOISSON (1966) portaient seulement sur des spermatides S_1 et S_2 et S_3 . La formation intercentriolaire décrite par MATTEI et BOISSON (1966) dans les spermatides a également été signalée dans les spermatocytes I (GRÖNBERG et TELKKA, 1968) sous le terme de corps lamellaire intercentriolaire et même dans des spermatogonies qui possèdent un flagelle (BILLARD et FLÉCHON, 1969 a).

La persistance du canal cytoplasmique dans les spermatozoïdes. — Dans les spermatides et dans les spermatozoïdes le flagelle est entouré jusque dans sa partie antérieure par une invagination de la membrane plasmique, identifiée par PORTE et FOLLENIUS (1960) qui correspond au canal cytoplasmique des spermatides de Mammifères. Cette structure a été qualifiée d'infundibulum de la membrane cellulaire par MATTEI et BOISSON (1966).

La transformation peu prononcée des mitochondries ; la structure longitudinale ou concentrique acquise par les crêtes est la seule évolution morphologique notable avec l'aplatissement et l'élongation des mitochondries. Ces dernières ne fusionnent pas et leur simple accollement conduit à la formation d'un manchon mitochondrial qui ne peut être considéré comme une véritable pièce intermédiaire, puisque complè-

tement séparé du flagelle par un canal cytoplasmique qui subsiste sur le spermatozoïde mûr. La gaine mitochondriale du spermatozoïde de Guppy a été classée dans le groupe II par ANDRÉ (1962).

La substance de cytoplasme au niveau de la pièce intermédiaire dans le spermatozoïde mûr. Il subsiste toujours un manchon cytoplasmique entre la gaine mitochondriale et le canal cytoplasmique. C'est dans ce manchon cytoplasmique que se localise le glycogène au cours de la spermiogenèse (BILLARD, non publié) et dans le spermatozoïde mûr (ANDERSON et PERSONNE, 1970).

Le devenir des résidus cytoplasmiques éliminés des spermatides n'a pu être précisé. Le cytoplasme résiduel pourrait être à l'origine du liquide qui se trouve à l'intérieur des spermatozeugmes, mais l'existence de corps résiduels dans les cellules de Sertoli (BILLARD, 1969 b) peut faire supposer que des résidus cytoplasmiques pourraient être phagocytés par les cellules de Sertoli. L'examen de la planche VI montre cependant qu'il n'existe pas de rapports étroits entre les cellules de Sertoli et les résidus cytoplasmiques situés à l'intérieur du cyste.

B. — Comparaison avec la spermiogenèse d'autres animaux

Les données actuelles sur la spermiogenèse chez d'autres Poissons et chez les Vertébrés supérieurs permettent de faire quelques comparaisons avec les descriptions établies chez *Poecilia reticulata*.

La chromatine dite condensée, caractérisée par des granulations fortement osmiophiles de 400 à 600 Å est comparable à celle décrite chez le Crapaud (BURGOS et FAWCETT, 1956), chez le Poulet (NAGANO, 1962) et les Mammifères (FAWCETT, 1958), mais sa localisation périphérique d'abord unilatérale est originale. Cette particularité se retrouve chez d'autres Poissons : *Cnesterodon decemmaculatus* (SOTELO et TRUJILLO-CENOZ, 1958) ; *Jenynsia lineata* (DADONE et NARBAITZ, 1967) ; *Oligocottus maculosus* (STANLEY, 1969) et *Phoxinilus laevis* (BULLOUGH, 1939, en microscopie photonique). Malgré une forte condensation au cours des phases S₃ et S₄, la chromatine du spermatozoïde mûr n'est pas aussi compacte et homogène que chez certains Mammifères (FAWCETT, 1958). Les granulations de la chromatine se retrouvent également dans la tête du spermatozoïde de Truite (KOEHLER, 1969).

Au début de la spermiogenèse des structures nucléaires peuvent être rapprochées de celles observées dans des cellules somatiques. Les grains de 200 à 300 Å de diamètre groupés dans des zones interchromatiniennes rappellent, par leur disposition, les granules interchromatiniens de SWIFT (1959) et de GRANBOULAN et BERNHARD (1961). Les grains de plus grande taille (650 Å) situés au centre d'un halo clair, seuls ou groupés par 2 ou 3 (pl. I A) pourraient correspondre aux grains ou granules périchromatiniens (SWIFT, 1962) dont la taille paraît variable : 350 Å (WATSON, 1962), 300 à 350 Å (BERNHARD et GRANBOULAN, 1963) et 400 à 500 Å (MONNERON *et al.*, 1968). Les masses très osmiophiles de grande taille (2 000 Å) (pl. I A) ont été interprétées comme nucléoles par GRÖNBERG et TELKKA (1968), alors que des structures analogues ont été qualifiées de corps sphériques par BURGOS et FAWCETT (1956) chez le Crapaud. Le faisceau de microtubules qui pourrait être analogue au corps axial de la spermatide de certains Invertébrés pour MATTEI et BOISSON (1966) a été considéré comme un squelette relié au centriole proximal par GRÖNBERG et TELKKA (1968). En effet, le caractère transitoire de cette structure et sa présence

conjointe avec l'allongement de la spermatide, permet de penser que les microtubules auraient un rôle dans l'élongation de la cellule sans toutefois constituer un dispositif mécanique aussi élaboré que chez les Mammifères (COUROT et FLÉCHON, 1966), les Oiseaux (NAGANO, 1962 ; McINTOSCH et PORTER, 1967), et les Reptiles (CHARNIER *et al.*, 1967 et CLARK, 1967). Il s'agirait donc d'une sorte de manchette. La présence temporaire de ces microtubules les différencie de la fibre centrale et du canal endonucléaire identifiés chez la Lamproie (FOLLENUS, 1965 ; STANLEY, 1967) et du canal avec filament intranucléaire décrit en microscopie photonique par TUZET et FONTAINE (1937) chez l'Anguille. D'autre part, il semble, à l'examen des dessins de VAUPEL (1929) que la structure qualifiée de roodlet par cet auteur corresponde au complexe centriolaire, ce qui est en accord avec PORTE et FOLLENUS (1960). L'existence de microtubules intracellulaires en relation avec le centriole proximal a été signalée dans les spermatides d'un autre Poisson : *Lycodontis afer* (BOISSON *et al.*, 1967 ; MATTEI, 1969 a).

La formation intercentriolaire se rencontre chez d'autres Cyprinodontes (SOTELO et TRUJILLO-CENOS, 1958 ; DADONE et NARBAITZ, 1967) et dans d'autres groupes de Téléostéens sous des aspects variés : *Dactylopterus volitans* (BOISSON *et al.*, 1968) ; *Upeneus prayensis* (BOISSON *et al.*, 1969) ; *Salmo trutta* (BILLARD, 1969 c). Le renflement antérieur du flagelle n'est pas une structure particulière aux cellules germinales puisque des images semblables ont été présentées sur des cils du plexus choroïde de Rat (MARTINEZ-MARTINEZ et DAEMS, 1968). L'existence de la masse de matériel dense identifié au début de la spermiogenèse (pl. I) et qui peut faire penser au corps chromatoïde (SUD, 1961 ; COUROT et LOIR, 1968), ne peut être à l'origine de la formation intercentriolaire ou du renflement antérieur du flagelle qui existent déjà lorsque ce matériel apparaît.

Le plan de la paire de fibres axiales du flagelle qui est perpendiculaire au plan de symétrie du spermatozoïde, présente sur un groupe de flagelles voisins la même orientation, ce qui est analogue aux observations faites par FAWCETT (1968) chez le Cobaye au cours de la spermiogenèse. Cependant, une telle orientation n'est pas encore réalisée au cours de la phase S₃ (pl. V C), mais apparaît à la fin de la spermiogenèse dans les spermatozeugmes complètement formés (FAWCETT, 1966). Il semble que cette orientation soit due principalement à des impératifs mécaniques et d'organisation spatiale ; les flagelles sont étroitement appliqués les uns contre les autres, ce qui a pour effet d'orienter toutes dans le même sens, les expansions cytoplasmiques latérales des flagelles et de ce fait les paires de fibres axiales situées dans le même plan.

L'organisation du centriole et de la partie antérieure du flagelle est comparable à celle rapportée par GIBBONS et GRIMSTONE (1960) chez les protistes, seulement au début de la spermiogenèse, pendant la phase S_{1a} où l'extrémité antérieure, du flagelle est dépourvue, sur une courte distance, de fibres centrales. Au cours des phases suivantes, le niveau d'insertion de la paire de fibres centrales vient se placer au niveau du manchon osmiophile et traverse ainsi le centriole distal sur toute sa longueur. Cette disposition, déjà décrite chez le Guppy par MATTEI et BOISSON (1966), se retrouve chez le Python (BOISSON et MATTEI, 1966), mais n'existe pas chez le Pleurodèle (PICHERAL, 1967) où la structure typique des protistes est conservée dans le spermatozoïde.

La persistance du canal cytoplasmique dans les spermatozoïdes semble générale

chez les Téléostéens (MATTEI, 1969 *a*; NICANDER, 1968; BILLARD et FLÉCHON, 1969 *b*), alors que les spermatozoïdes des autres Vertébrés, y compris les Sélaciens et les Lamproies, en sont dépourvus (NICANDER, 1968).

Les ponts cytoplasmiques subsistent tout au long de la spermiogenèse; ils disparaissent en même temps que le cytoplasme et on peut supposer, comme OURA et MATSUZAKI (1968) l'ont fait chez le Ver à soie, qu'il n'y a séparation des cellules que lorsque les spermatozoïdes sont complètement formés.

CONCLUSION

Au cours de la spermiogenèse de *Poecilia reticulata* l'évolution des structures nucléaires et centriolaires est complexe et s'accompagne de mouvements qui aboutissent à une modification de la position de la chromatine, à un déplacement vers la partie postérieure du complexe centriolaire en même temps que se manifestent des structures transitoires. A cette complexité s'oppose une organisation sommaire des mitochondries qui ne réalisent pas une véritable pièce intermédiaire.

Reçu pour publication en avril 1970.

REMERCIEMENTS

L'auteur remercie M. COUROT pour ses conseils et R. SCANDOLO pour la réalisation des micrographies.

SUMMARY

SPERMATOGENESIS IN THE GUPPY (*POECILIA RETICULATA*)

IV. — SPERMIOGENESIS. AN ULTRASTRUCTURAL STUDY

In the Guppy, considerable nuclear elongation occurs during spermiogenesis. A sequence of three chromatin structures (viz. heterogeneous chromatin, finely granular chromatin, and coalescing chromatin) occurs together with nuclear alteration and the transient appearance of intercentriolar bridges and microtubular bundles.

The mitochondria hardly undergo any transformation, except for flattening and lengthening. They aggregate around the flagellum, but remain precluded from coalescence by a cytoplasmic sheath round the flagellum.

Mature spermatozoa display the bilateral symmetry which they developed as younger spermatis; they are devoid of acrosome and only maintain an altered distal centriole.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANDERSON W. A., PERSONNE P., 1970. The localization of glycogen in the spermatozoa of various invertebrate and vertebrate species. *J. Cell Biol.*, **44**, 29-51.
 ANDRÉ J., 1962. Contribution à la connaissance du chondriome. *J. Ultrast. Res.*, suppl. **3**, 1-185.
 BERNHARD W., GRANBOULAN N., 1963. The fine structure of the cancer cell nucleus *Exp. Cell. Res.*, Suppl. **9**, 19-53.

- BILLARD R., 1969 a. La spermatogenèse de *Poecilia reticulata*. I. Estimation du nombre de générations goniales et rendement de la spermatogenèse. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **9**, 251-271.
- BILLARD R., 1969 b. La spermatogenèse de *Poecilia reticulata*. II. Ultrastructure des cellules de Sertoli. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **9**, 307-313.
- BILLARD R., 1969 c. Ultrastructure comparée de spermatozoïdes de quelques Poissons Téléostéens. Congrès de Spermatologie. (à paraître en 1970).
- BILLARD R., FLÉCHON J. E., 1969 a. Spermatogonies et spermatocytes flagellés chez *Poecilia reticulata* (Téléostéens, cyprinodontiforme). *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **9**, 281-286.
- BILLARD R., FLÉCHON J. E., 1969 b. Particularité de la pièce intermédiaire des spermatozoïdes de quelques poissons Téléostéens. (Abstr.). *J. Microscopie*, **8**, 36 a.
- BOISSON C., MATTEI X., 1966. La spermiogenèse du *Python sebae* GMELIN observée au microscope électronique. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 12^e S, VIII, 363-390.
- BOISSON C., MATTEI X., MATTEI C., 1967. Le flagelle de type 9 + 10 et la remarquable extension du centriole proximal dans les spermatides de *Lycodonis afer*. *C. R. Acad. Sci.*, **264**, 2909-2912.
- BOISSON C., MATTEI C., MATTEI X., 1967. Troisième note sur la spermiogenèse de *Protopterus annectens* (Dipneuste) du Sénégal. *Bull. Inst. Fond. Afrique Noire*, **24**, 1097-1121.
- BOISSON C., MATTEI X., MATTEI C., 1968. Le spermatozoïde de *Dactylopterus volitans*, LINNÉ (Poisson cephalacanthidae) étudié au microscope électronique. *C. R. Soc. Biol.*, **162**, 820-823.
- BOISSON C., MATTEI X., MATTEI C., 1969. Mise en place et évolution du complexe centriolaire au cours de la spermiogenèse d'*Upeneus prayensis* c. v. (Poisson Mullidae). *J. Microscopie*, **8**, 103-112.
- BULLOUGH W. S., 1939. A study of the reproductive cycle of the minnow in relation to the environment. *Proc. Zool. Soc. London A*, **109**, 79-102.
- BURGOS M. M., FAWCETT W., 1956. An electron microscope study of spermatid differentiation in the toad *Bufo Arenarum* HENSEL. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **2**, 223-240.
- COUROT M., LOIR M., 1968. Ultrastructure du corps chromatinique pendant la phase d'allongement de la spermatide chez le Bélier. *VI^e Cong. intern. Repr. anim. Insém. Artif.*, Paris, vol. **1**, 125-127.
- COUROT M., FLECHON J., 1966. Ultrastructure de la manchette de la spermatide chez le Bélier et le Taureau. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **6**, 479-482.
- CLARK A. W., 1967. Some aspects of spermiogenesis in a Lizard. *Am. J. Anat.*, **121**, 369-400.
- CHARNIER M., BOISSON C., MATTEI X., 1967. Ultrastructure de la manchette chromatique dans la spermatide d'*Agama agama* (Agamidae, lacertilien). *C. R. Soc. Biol.*, **161**, 888-890.
- DADONE L., NARBATZ R., 1967. Submicroscopic structure of spermatozoa of a Cyprinodontiform Teleost, *Jenynsia lineata*. *Z. Zellforsch.*, **80**, 214-219.
- FAWCETT D. W., 1958. The structure of the mammalian spermatozoan. *Intern. Rev. Cytol.*, **8**, 195-234.
- FAWCETT D. W., 1968. The topographical relationship between the plane of the central pair of flagellar fibrils and the transverse axis of the head in guinea-pig spermatozoa. *J. Cell. Sci.*, **3**, 187-198.
- FAWCETT D. W., 1966. *The Cell. An at as of fine structure*, Saunders édit., 448 p.
- FOLLENUS E., 1965. Particularité de structure des spermatozoïdes de *Lampetra planeri*. *J. Ultrastr. Res.*, **13**, 459-468.
- GIBBONS I. R., GRIMSTONE A. V., 1960. On flagellar structure in certain flagellates. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **7**, 697-716.
- GRANBOULAN N., BERNHARD W., 1961. Cytochimie ultrastructurale : Exploration des structures nucléaires par digestion enzymatique. *C. R. Soc. Biol.*, **155**, 1767-1779.
- GRÖNBERG R., TELKKA A., 1968. Juxtannuclear changes during the early spermatogenesis in *Lebistes reticulatus* (Guppy). *Z. Zellforsch.*, **84**, 342-349.
- KOEHLER J. K., 1969. Nuclear structure in Rainbow Trout spermatozoa as revealed by freeze-etching. *27th annual Proceed. EMS*.
- MAC INTOSH J. R., PORTER K. R., 1967. Microtubules in the spermatids of the domestic fowl. *J. Cell. Biol.*, **35**, 153-173.
- MARTINEZ-MARTINEZ P., DAEMS W. Th., 1968. Les phases précoces de la formation des cils et le problème de l'origine du corpuscule basal. *Z. Zellforsch.*, **87**, 46-68.
- MATTEI X., 1969 a. Contribution à l'étude de la spermiogenèse et des spermatozoïdes de poissons par les méthodes de la microscopie électronique Thèse Fac. Sci. Montpellier, 148 p.
- MATTEI X., 1969 b. Spermiogenèse comparée des Poissons. (Sous presse.)
- MATTEI X., BOISSON Ch., 1966. Le complexe centriolaire du spermatozoïde de *Lebistes reticulatus*. *C. R. Acad. Sci. Sér. D.*, **262**, 2620-2622.
- MATTEI X., MATTEI C., BOISSON C., 1967. L'extrémité flagellaire du spermatozoïde de *Lebistes reticulatus* (Poecilidae). *C. R. Soc. Biol.*, **161**, 884-887.
- MONNERON A., LAFARGE C., FRAYSSINET C., 1968. Induction par l'aflatoxine et la lasiocarpine d'amas de grains périchromatiniens dans le foie de Rat. *C. R. Acad. Sci., Sér. D*, **267**, 2053-2056.
- NAGANO T., 1962. Observations on the fine structure of the developing spermatid in the domestic chicken. *J. Cell. Biol.*, **14**, 193-206.
- NICANDER L., 1968. Gametogenesis and the ultrastructure of germ cells in vertebrates. *VI^e Cong. intern. Repr. anim. Insém. artif.* Paris, vol. **1**, 89-107.

- OURA C., MATSUZAKI M., 1968. Electron microscopy study on the development of the spermatogenic and spermiogenetic cells in the testis of the silkworm, *Bombyx mori* LINNÉ. *J. Electron. Microsc.*, **17**, 256-257.
- PICHERAL B., 1967. Structure et organisation du spermatozoïde de *Pleurodeles waltlii* MICHAH. (Amphibien urodele). *Arch. Biol. (Liège)*, **78**, 193-221.
- PORTE A., FOLLENIUS E., 1960. La spermiogenèse chez *Lebistes reticulatus*. Étude au microscope électronique. *Bull. Soc. Zool.*, **85**, 82-88.
- RAGSH E. M., 1968. Changes in fine structure during spermatogenesis in the Viviparous Teleost fish *Poecilia* (abstr). *J. Histochem. Cytochem.*, **16**, 515 a.
- STANLEY H. P., 1966. A fine structural study of spermiogenesis in the Teleost *Oligocottus maculosus* (Abstr.). *Anat. Rec.*, **154**, 426.
- STANLEY H. P., 1969. An electron microscope study of spermiogenesis in the Teleost fish *Oligocottus maculosus*. *J. Ultrast. Res.*, **27**, 230-243.
- STANLEY M. P., 1967. The fine structure of spermatozoa in the lamprey *Lampetra fluviatilis*. *J. Ultrast. Res.*, **18**, 84-99.
- SOTELO R. J., TRUJILLO-CENOZ O., 1958. Electron microscope study of the kinetic apparatus in animal sperm cells. *Z. Zellforsch.*, **48**, 565-601.
- SUD B. N., 1961. The chromatoid body in spermatogenesis. *Quart. J. Microscop. Sci.*, **102**, 273-292.
- SWIFT M., 1959. Studies on nuclear fine structure. *Brookhaven Symp. Biol.*, 12 BNL, 134-151.
- SWIFT M., 1962. Nucleo protein localization in electron micrographs : metal binding and radioautography. In : *Interpretation of Ultrastructure*, Symp. Intern. Soc. Cell. Biol.
- TUZET O., FONTAINE M., 1937. Sur la spermatogenèse de l'anguille argentée, *Anguilla vulgaris* Cuv. *Ann. Zool. exp. gen.* **78**, 199-215.
- VAUPEL J., 1929. The spermatogenesis of *Lebistes reticulatus*. *J. Morph.*, **47**, 555-587.
- WATSON M. L., 1962. Observations on a granule associated with chromatin in the nuclei of cells of rat and mouse. *J. Cell. Biol.*, **13**, 162-167.
-

ABRÉVIATIONS UTILISÉES DANS LES FIGURES ET DANS LES PLANCHES

c.	Côte (côte osmiophile parallèle au c. d.)
c. cyt.	Canal cytoplasmique
c. c.	Complexe centriolaire
c. d.	Centriole distal
c. p.	Centriole proximal
ch.	Chromatine (1)
ch. c.	Chromatine condensée (3)
ch. g.	Chromatine granulaire (2)
f.	Flagelle
f. d.	Face dorsale de la spermatide ou du spermatozoïde
f. v.	Face ventrale de la spermatide ou du spermatozoïde
f. i.	Formation intercentriolaire
g.	Appareil de Golgi
g. d.	Granules denses (dans la matrice des mitochondries)
g. o.	Granules osmiophiles
g. i.	Grains interchromatiniens
g. p.	Grains périchromatiniens
Ly.	Lysosomes
m	Mitochondries
m. b.	Membrane basale
m. cyt.	Manchon cytoplasmique
m. o.	Manchon osmiophile
m. t.	Microtubule
N	Noyau
n	nucléole
p. c.	Pont cytoplasmique = pont intercellulaire
p. cyt.	Prolongement cytoplasmique sertolien vers l'intérieur du cyste
p. i.	Pièce intermédiaire de la spermatide ou du spermatozoïde
p. t.	Paroi du tubule
r.	Ribosome
r. a.	Renflement antérieur du flagelle
r. cyt.	Résidus cytoplasmiques
r. e.	Réticulum endoplasmique
S _{1a, b, c} .	Spermatides rondes
S ₂	Spermatides allongées
S ₃	Spermatides en fer de lance
S _{a, b} .	Spermatides insérées en couronne sur cellule de Sertoli
s	Cellule de Sertoli
Spz	Spermatozoïde
V	Vésicule
()	Les abréviations entre parenthèses correspondent à des structures dont l'identification résulte d'une interprétation, d'une assimilation ou d'une attribution par analogie.

PLANCHE I

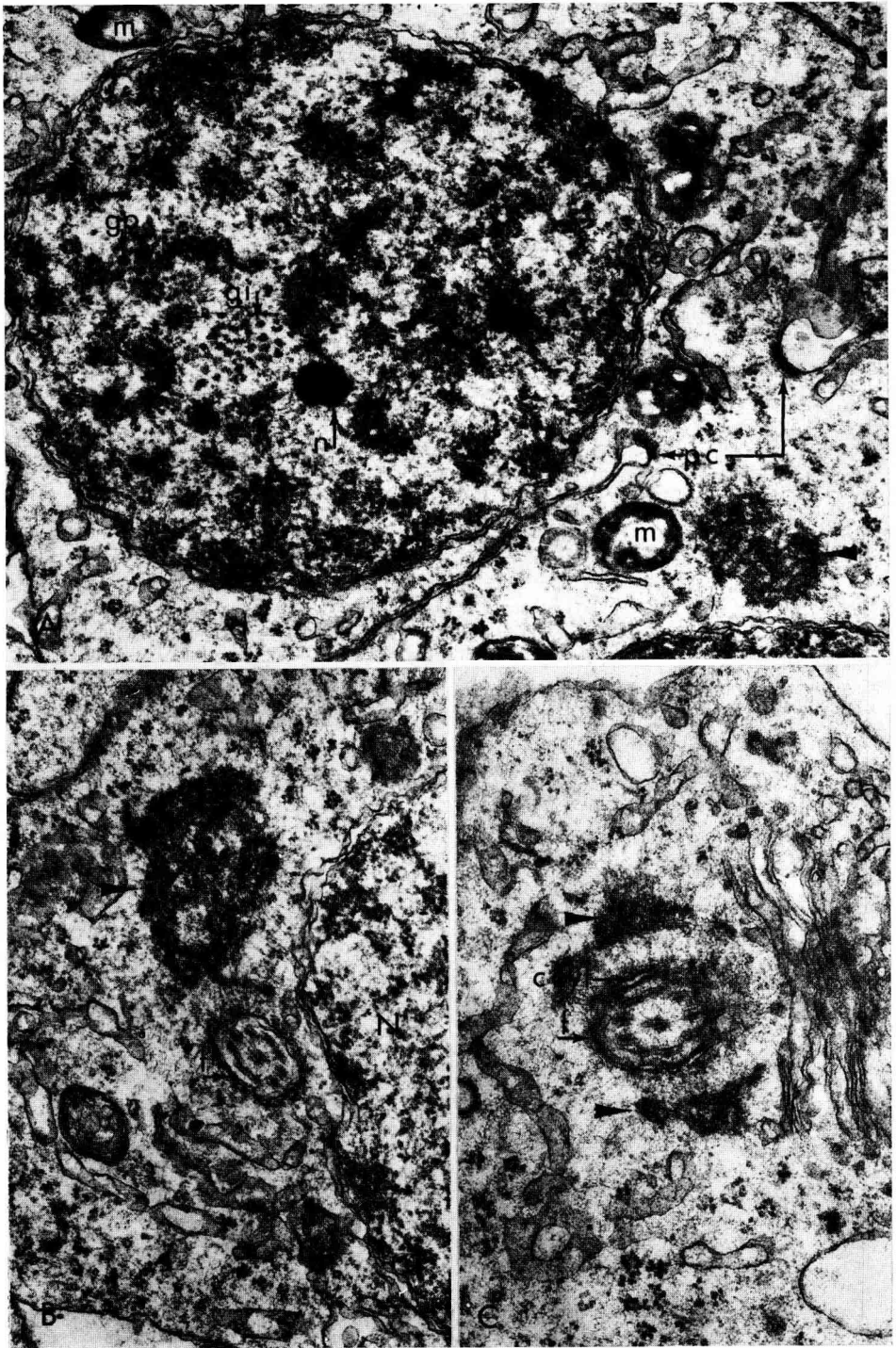
Spermatides S_{1a}

A. — Spermatide ronde au début de la spermiogénèse. La chromatine est composée de fines granulations, libres ou groupées en amas, et de grains de plus grande taille interprétés comme des grains interchromatiniens, *g. i.*, et perichromatiniens, *g. p.*, dans le texte. Dans le noyau, la structure dense de grande taille *n* correspond à ce que GRÖNBERG et TELKKA (1967) ont appelé nucléole. Les mitochondries, non modifiées, sont réparties au hasard dans le cytoplasme.

La flèche indique la masse de matériel dense qui apparaît dans le cytoplasme au début de la spermiogénèse ; à proximité : un pont cytoplasmique, *p. c.* ($\times 30\ 000$).

B, — La masse de matériel dense (flèche) s'est rapprochée du flagelle *f*, en face duquel le noyau *N* tend à s'aplatir ($\times 30\ 000$).

C. — Le matériel dense (flèche) se dispose en amas autour du flagelle *f* qui est séparé du cytoplasme de la spermatide par le canal cytoplasmique *c. cyt.* ($\times 40\ 000$).



R. BILLARD

PLANCHE II

Spermatides S_{1b} et S_{1c}

A. — Coupe sagittale de spermatide S_{1b}. La chromatine granulaire *ch. g.* envahit progressivement l'ensemble du noyau. Les mitochondries, dont certaines possèdent encore des granules denses *g. d.*, sont de taille irrégulière et se localisent autour du flagelle.

Le renflement antérieur *r. a.* du flagelle fait saillie dans l'élargissement terminal du canal cytoplasmique. L'origine des fibres centrales du flagelle se situe au niveau de la partie postérieure du centriole distal.

Une ébauche de vésicule *V* apparaît dans le cytoplasme, à proximité du centriole distal, sur la face ventrale *f. v.* de la spermatide. Le cytoplasme est riche en ribosomes libres ou groupés en rosettes et les granules osmiophiles de PORTE et FOLLENIUS (1960) apparaissent.

X 18 000.

B. — Coupe subsagittale d'une spermatide S_{1c}. A l'exception d'une zone où la chromatine est moins dense *ch.*, le noyau est occupé par de la chromatine granulaire *ch. g.* et entoure le complexe centriolaire (flèche *a*) et la partie antérieure du flagelle (flèche *b*). L'ébauche de vésicule *V* reste visible sur la face ventrale *f. v.* L'appareil de Golgi *g.* a migré au niveau de la pièce intermédiaire. Les granules osmiophiles *g. o.* se localisent principalement le long du canal cytoplasmique *c. cyl.* sur la face ventrale *f. v.* de la spermatide.

X 18 500.

C. — Coupe longitudinale du noyau de la spermatide passant dans un plan perpendiculaire au plan de coupe de la fig. B précédente. Les 2 grosses vésicules *V* qui se disposent de part et d'autre du centriole distal perpendiculairement au plan de symétrie de la spermatide. La membrane nucléaire présente de légères ondulations.

X 20 000.



PLANCHE III

Spermatides S₂

A, B. — Coupe subsagittale d'une spermatide S₂ passant par les plans A et B de la Pl. III D. Le complexe centriolaire (*c. p. + f. i. + c. d. + c.*) occupe une position plus postérieure que dans les spermatides S_{1c}. La couche périphérique de chromatine condensée *ch. c* occupe la face dorsale *f. d.* et une partie seulement de la face ventrale *f. v.* de la tête spermatique. Les mitochondries qui occupent une position latéro-dorsale sont plus aplaties que celles situées du côté opposé. Une partie de la chromatine initialement située du côté de la face dorsale tend à se localiser du côté opposé. Une vésicule de grande taille *V* se développe dans le cytoplasme. L'origine des fibres centrales du flagelle se situe dans la partie antérieure du centriole distal au niveau de la formation intercentriolaire.

X 30 000.

C, D, E. — Coupes transversales passant à différents niveaux de spermatides S₂ :

C. : Partie supérieure de la tête, le faisceau de microtubules est très apparent dans l'invagination nucléaire.

X 30 000.

D, E. : Niveau du centriole proximal (D) et de la partie postérieure de la tête spermatique (E). La progression latérale de la chromatine (flèches) s'est poursuivie mais la jonction des 2 lèvres n'est pas établie, de sorte que centrioles et flagelles ne sont pas encore totalement enveloppés par le noyau. A-B : plans de coupe des figures correspondantes.

Des microtubules *m. t.* sont localisés dans le cytoplasme, le long de la membrane nucléaire, sur la face ventrale de la spermatide.

Le réticulum endoplasmique, qui est abondant dans le cytoplasme, apparaît gonflé.

Dans tous les cas, le feuillet externe de la membrane nucléaire, qui est accolé à la membrane plasmique, présente de fortes ondulations.

X 25 000.

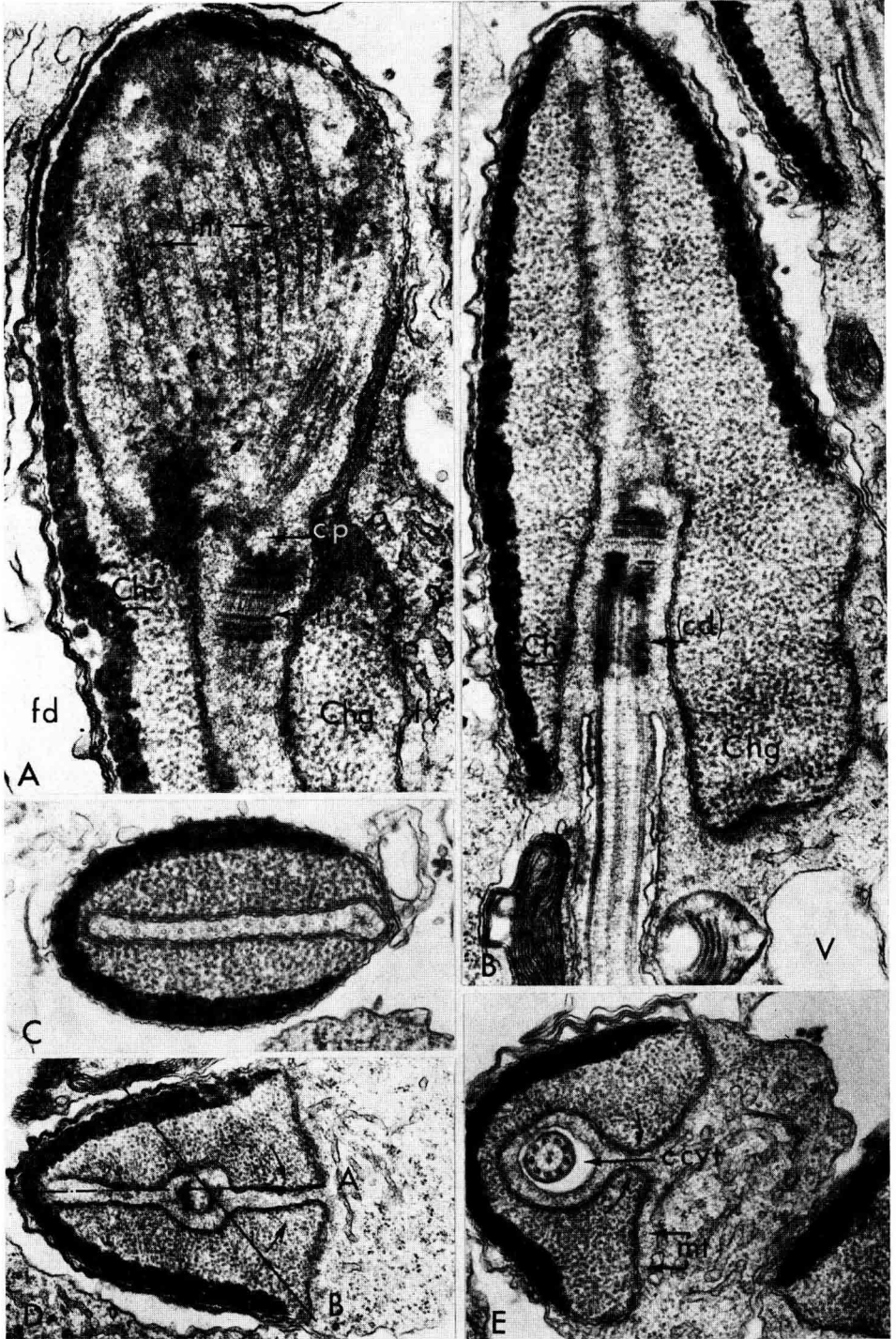


PLANCHE IV

Spermatides S₃ et S₄

A, B. — Coupes transversales de tête spermatique à la fin de la période S₃, passant au niveau de la partie supérieure A (où la chromatine condensée forme un anneau complet) et de la partie médiane B.

Le mouvement d'encerclement latéral du complexe centriolaire par la chromatine est achevé. De la chromatine granulaire *ch. g.* subsiste au point de fusion des 2 lèvres latérales (cf. également Pl. IV D). Dans la partie antérieure de la tête spermatique l'invagination nucléaire tend à devenir ovale et le faisceau de microtubules qui subsiste tout au long de la phase S₃ disparaît à la fin de cette phase.

X 30 000.

C. — Coupe longitudinale (subsagittale dans la partie antérieure) passant dans le plan des 2 fibres centrales du flagelle dans une spermatide à la fin de la phase S₃. La chromatine granulaire *ch. g.* est visible dans la zone centrale, alors que la chromatine condensée *ch. c.* qui devient très osmiophile du fait de la fusion des granules occupe les parties latérales de la tête spermatique.

A ce stade, la vacuolisation du cytoplasme est importante et se traduit par la présence d'un grand nombre de vésicules *V* de taille variable à l'intérieur desquelles il peut exister du matériel non structuré.

X 28 000.

D. — Coupe transversale d'une spermatide au début de la phase S₃ passant dans la partie antérieure du flagelle. A ce stade, dans la partie postérieure de la spermatide, les microtubules se disposent parallèlement autour de l'axonème.

E. — Coupe transversale passant selon le tracé E de la Pl. IV F au niveau du centriole distal modifié *c. d.* Dans ce dernier, sur chaque triplet, un seul microtubule reste intact, dans les deux autres, la lumière est comblée par du matériel dense. La chromatine est surtout localisée du côté de la face ventrale *f. v.* de la spermatide.

X 31 000.

F. — Coupe sagittale passant approximativement par le plan de symétrie d'une spermatide S₄. La chromatine condensée occupe tout le noyau à l'exception d'une petite poche de chromatine granulaire *ch. g.* dans la partie postérieure. Il subsiste quelques traces du centriole proximal (*c. p.*). Le complexe centriolaire s'est transformé en un manchon osmiophile *m. o.* Les mitochondries de la face dorsale *f. d.* sont plus aplaties que celles de la face ventrale *f. v.* Les vésicules *V* développées dans le cytoplasme prennent une grande importance.

Le centriole distal modifié est accompagné sur toute sa longueur par 2 côtes *c* opposées et situées dans le plan de symétrie de la spermatide. Les 2 côtes apparaissent en coupe transversale dans la figure précédente dont le plan de coupe passe par le tracé E.

X 31 000.

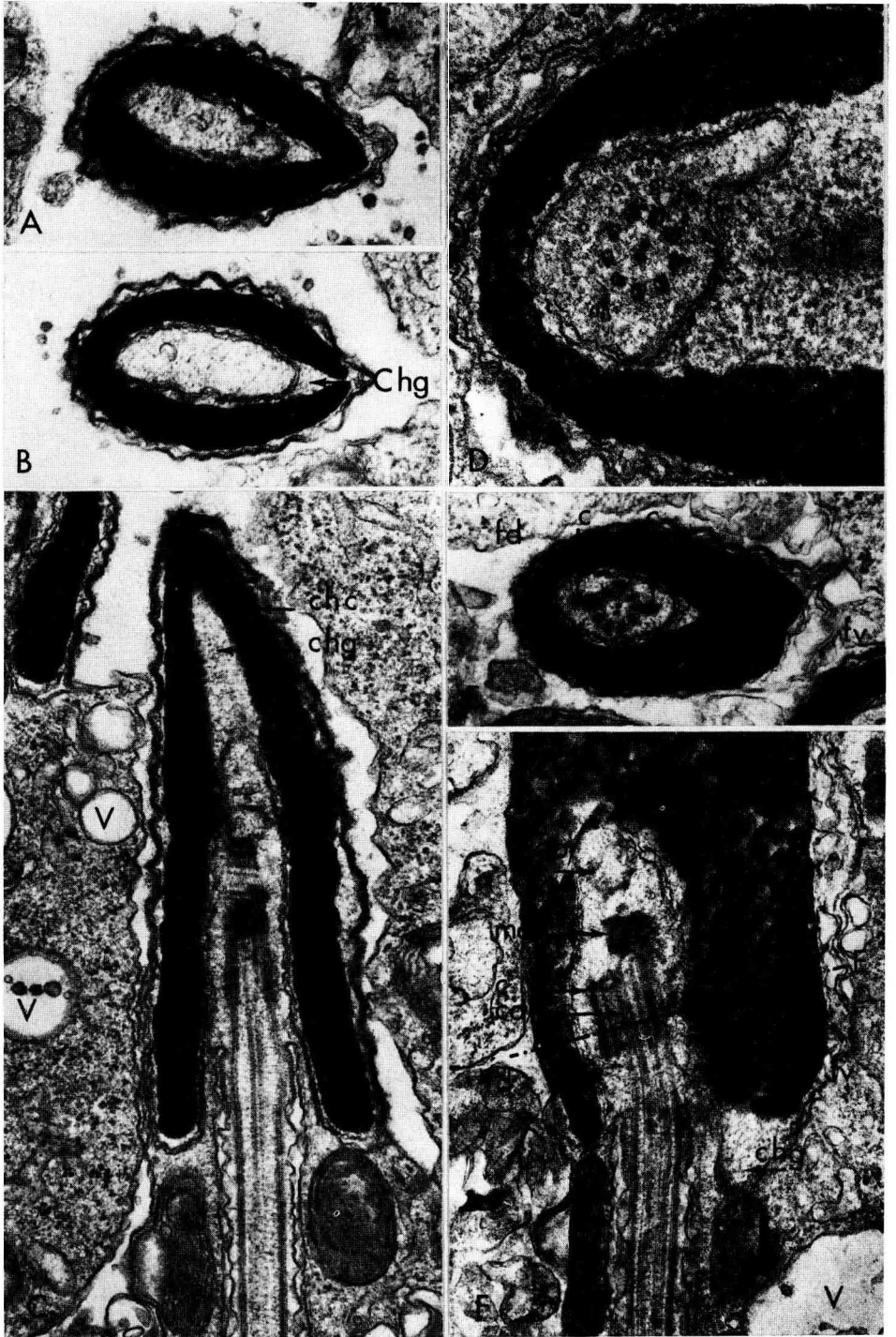


PLANCHE V

Spermatides S₃

(les processus d'élimination du cytoplasme)

A. - Coupe transversale d'une spermatide S₃ passant dans la partie postérieure de la tête spermatique. A ce niveau l'encerclement du flagelle par le noyau n'est pas encore achevé. De grosses vésicules V apparaissent dans le cytoplasme qui est rejeté sur la face ventrale de la spermatide.

X 42 000.

B. - Partie postérieure de la pièce intermédiaire d'une spermatide S₃. Il ne subsiste que 2 colonnes de mitochondries situées du côté de la face dorsale. Alors que, sur la face ventrale, les granules osmiophiles *g. o.* s'organisent en demi-cercle. La coalescence des vésicules V semble être le processus par lequel le cytoplasme résiduel va se détacher de la spermatide.

X 42 000.

C. - Coupe transversale de l'extrémité distale de la pièce intermédiaire de spermatide S₃. A ce niveau, il ne subsiste qu'un anneau de cytoplasme qui subsistera dans le spermatozoïde mûr (manchon cytoplasmique). Les expansions latérales des flagelles dont les extrémités présentent un épaississement de la membrane plasmique (flèches) passent dans le plan de la paire de fibres centrales. Les flagelles voisins ne présentent pas, à ce stade, la même orientation.

X 42 000.

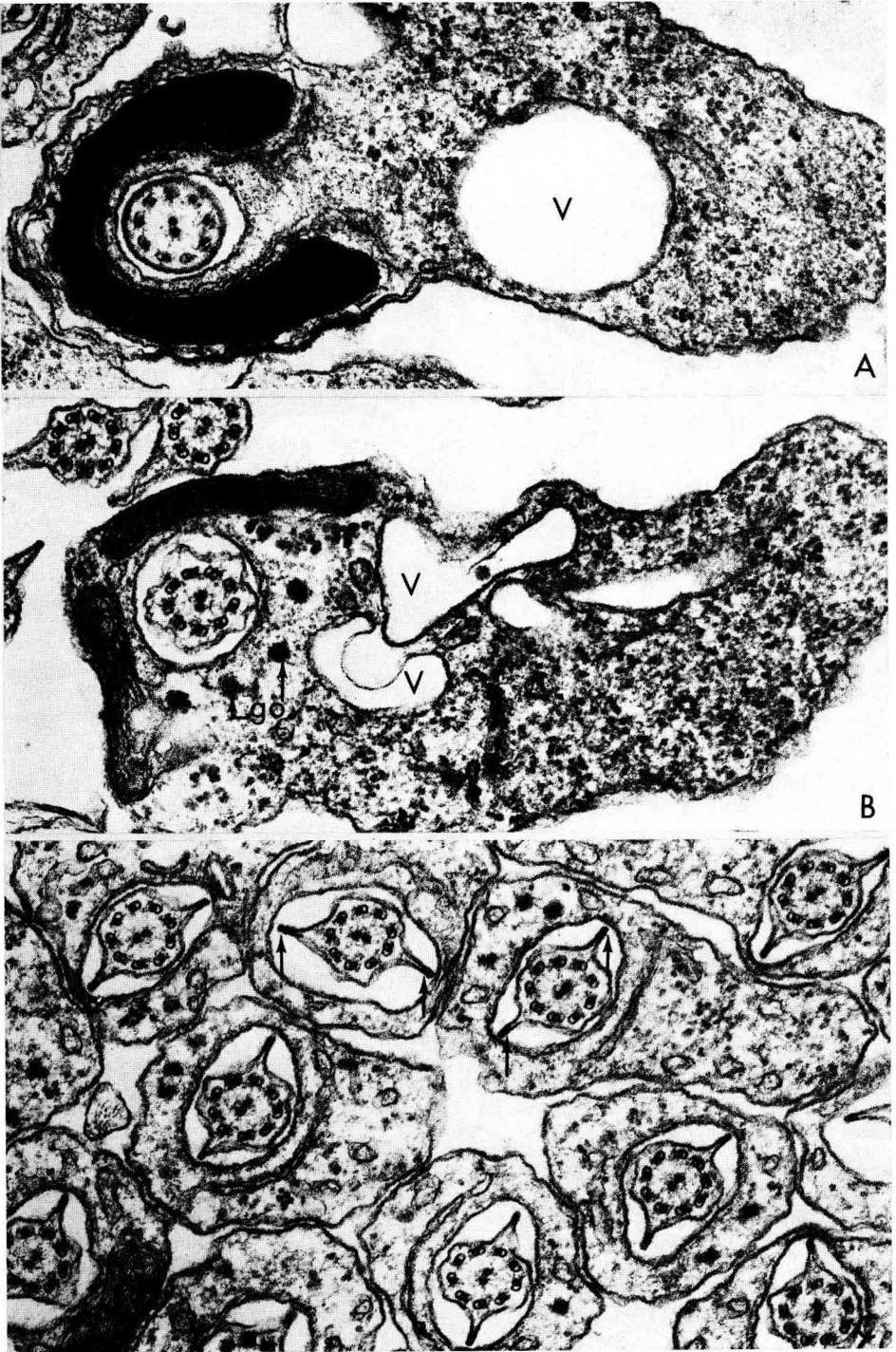


PLANCHE VI

Vue partielle d'un cyste de spermatides S_{4a}

Les résidus cytoplasmiques *RC* sont complètement détachés des spermatides. La plupart de ces résidus sont rejetés vers l'intérieur du cyste ; cependant certains restent localisés au niveau des pièces intermédiaires *p. i.* et des têtes spermatiques (flèches) mais n'entrent pas en relation privilégiée avec les prolongements cytoplasmiques *p. cyt.* des cellules de SERTOLI *S.* Dans ces dernières, il existe quelques lysosomes *Ly.* Les granules osmiophiles *g. o.* de PORTE et FOLLENIUS (1960) sont encore très nombreux à ce stade et se localisent principalement dans la partie postérieure de la pièce intermédiaire.

