O. HERTWIG

—

LA CELLULE
ET
LES TISSUS

QH607
H47

LA CELLULE ET LES TISSUS

UANL
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

TOURS, IMP. DESLIS FRÈRES

LA CELLULE

ET LES TISSUS

ÉLÉMENTS D'ANATOMIE ET DE PHYSIOLOGIE GÉNÉRALES

PAR

OSCAR HERTWIG

Directeur du second Institut d'anatomie de l'Université de Berlin

TRADUIT DE L'ALLEMAND

PAR

CHARLES JULIN

Chargé de cours à la Faculté de médecine de Liège

PARIS

GEORGES CARRÉ, ÉDITEUR

3, RUE RACINE, 3

1894

000452

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

BIBLIOTECA

DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

PRÉFACE

« Tout être vivant doit être considéré comme un microcosme, comme un petit monde formé d'une multitude d'organismes qui se reproduisent eux-mêmes, qui sont extraordinairement petits et aussi nombreux que les étoiles du firmament. »

DARWIN. *Variation des animaux et des plantes.*

Quand on parcourt les nombreux traités d'histologie, on constate qu'une foule de questions d'un intérêt scientifique puissant y sont à peine touchées et que maintes études, qui offrent avec l'histologie les connexions les plus étroites, en sont plus ou moins exclues. Le lecteur y trouve de nombreux renseignements sur l'aspect que présentent au microscope les cellules et les tissus selon les diverses méthodes que l'on emploie pour les préparer ; mais il n'y trouve que bien peu de documents relatifs aux propriétés vitales de la cellule, aux forces remarquables qui siègent dans ce petit organisme, la cellule, et qui se manifestent aux yeux de l'observateur d'une façon si variable par les phénomènes de la contractilité du protoplasme, de l'irritabilité, de la nutrition et de la reproduction. Quand on veut se rendre compte de l'état de la science sur ces questions, on est obligé de recourir à la littérature spéciale.

La cause de cette situation est facile à découvrir ; elle réside surtout dans la subdivision que l'on a faite d'une science primi-

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

tivement unique, en deux sciences distinctes : l'anatomie humaine et la physiologie. Cette subdivision, on l'a étendue jusqu'à la cellule, ce qui me paraît hors de propos. En effet, si, en dépit d'une foule d'inconvénients qu'elle entraîne naturellement, cette subdivision offre, à maints points de vue, une certaine utilité, si elle est même une nécessité quand il s'agit de l'étude du corps humain, il n'en est nullement de même quand il s'agit de l'étude de la cellule. En réalité, elle n'a conduit qu'à diminuer la portée de la physiologie de la cellule, non pas comme science, mais comme sujet d'enseignement ; elle n'a conduit qu'à diminuer le fruit que l'on pouvait retirer d'une foule d'observations, et des meilleures, qu'ont fait connaître les chercheurs.

Dans le présent ouvrage, je me suis attaché à abandonner les sentiers battus et, afin de bien faire ressortir mon intention, j'ai adjoint au titre principal : *La cellule et les tissus*, ce sous-titre : *Éléments d'anatomie et de physiologie générales*.

Je puis dire de cette publication, comme de mon *Traité d'embryologie*, qu'elle est l'expression même de mon enseignement académique. L'exposé du premier livre de cet ouvrage, que je publie aujourd'hui et dans lequel je tente de résumer ce que l'on connaît sur la structure et la vie de la cellule, a fait l'objet de deux cours publics que j'ai professés depuis quatre ans à l'Université de Berlin, sous les titres : *La cellule et sa vie* : et, *Théorie de la génération et de l'hérédité*.

En le publiant j'ai cédé non seulement au désir de communiquer à un cercle plus étendu de lecteurs les idées que j'ai souvent exposées verbalement, mais encore au désir de résumer les résultats de recherches personnelles, en partie disséminées dans

différents journaux périodiques et en partie publiées avec la collaboration de mon frère dans six mémoires « sur la morphologie et la physiologie de la cellule ».

Enfin il est encore un troisième motif qui m'a poussé à rédiger cet ouvrage. Ces *Éléments d'anatomie et de physiologie générales* forment le complément de mon *Traité d'embryologie ou histoire du développement de l'homme et des vertébrés*[1]. Dans ce *Traité*, j'ai cherché à établir les lois qui régissent la formation du corps des animaux, les lois suivant lesquelles les cellules, résultant de la segmentation répétée de l'œuf fécondé, se différencient en feuillets germinatifs d'abord et, finalement, en les divers organes du corps, par accroissement inégal, par plissements complexes et par invagination.

En même temps que s'accomplit cette répartition, cet agencement des cellules, c'est-à-dire la *différenciation morphologique*, il s'accomplit encore dans le cours du développement une autre série de phénomènes, que l'on peut appeler dans leur ensemble la *différenciation histologique*. Grâce à la différenciation histologique, les cellules, déjà morphologiquement différenciées, sont mises à même d'exécuter les diverses fonctions qui constituent dans leur ensemble la vie de l'organisme complètement développée.

Dans le *Traité d'embryologie* il n'était pas opportun de s'occuper de ce second point, d'ordre plutôt physiologique, du processus du développement. C'est pourquoi l'anatomie et la physiologie de la cellule et des tissus forment, comme je l'ai dit, le complément nécessaire de ce *Traité*. C'est ce dont le lecteur pourra s'assurer déjà en examinant le premier livre de cet

[1] Une traduction française de ce *Traité* a été publiée en 1891 à Paris (Reinwald et C^ie^).

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

ouvrage, qui ne s'occupe que de la cellule. En effet, non seulement notre septième chapitre est consacré à l'étude de l'anatomie et de la physiologie de la reproduction, qui n'est, en dernière analyse, qu'un « phénomène purement cellulaire », comme nous le verrons ; mais encore notre neuvième chapitre intitulé : « la cellule en tant qu'ébauche d'un organisme », traite des anciennes et des récentes théories de l'hérédité.

Le second livre du présent ouvrage, qui comprendra l'étude des tissus et qui aura sensiblement la même étendue que le premier, constituera davantage encore le complément du *Traité d'embryologie*. En effet, indépendamment de la description des tissus, je m'y occuperai surtout de leur développement, c'est-à-dire de l'histogenèse, et des causes physiologiques de leur formation. Ainsi se trouvera complétée l'étude de la différenciation histologique.

Dans cet exposé, que je me suis appliqué à rendre aussi intelligible que possible, je ne me suis avant tout laissé guider que par des considérations scientifiques. Mon but a été de chercher à établir l'état actuel de la science en ce qui concerne la cellule et les tissus.

Pour les principales théories, j'ai tenté de donner un aperçu succinct de leur développement historique ; dans les questions qui sont encore indécises, j'ai souvent exposé les diverses manières de voir. Si, ce qui est bien naturel, *mes propres idées* sur la cellule sont généralement mises à l'avant-plan, et si çà et là je m'écarte des vues et des opinions d'auteurs éminents et que je tiens en haute estime, cependant je crois devoir avouer que je n'entends nullement par là prétendre que je considère la manière de voir que j'ai défendue comme étant absolument la

vraie, et moins encore que je ne fais aucun cas des opinions contraires aux miennes. Je pense que la diversité des opinions sur la vie et le développement sont nécessaires à la science et, comme je l'ai fait ressortir à diverses reprises dans le cours de cet ouvrage, la contradiction des idées et des observations concourt précisément à faire progresser rapidement la science. C'est le fait de notre nature même que presque toutes nos observations et les conclusions que nous en tirons sont unilatérales et doivent, par cela même, être constamment corrigées. Ce que je viens de dire est surtout vrai quand il s'agit de la cellule, qui est elle-même un organisme extrêmement compliqué, « un petit monde, » que nous ne pouvons apprendre à connaître que péniblement, en nous servant de nos lentilles grossissantes et à l'aide d'expériences nombreuses et de méthodes chimico-physiques perfectionnées.

Oscar Hertwig.

Berlin, octobre 1892.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

TABLE DES MATIÈRES

LIVRE PREMIER

ANATOMIE ET PHYSIOLOGIE GÉNÉRALES DE LA CELLULE

Pages.

CHAPITRE I 3
Histoire de la théorie cellulaire 4
Histoire de la théorie du protoplasme 7
Bibliographie I 10

CHAPITRE II. **Propriétés physico-chimiques et morphologiques de la cellule** 12
I. Propriétés physico-chimiques et morphologiques du corps protoplasmique 13
a) Notion du protoplasme et sa raison d'être 13
b) Caractères généraux du protoplasme 15
c) Composition chimique du protoplasme 17
d) Structure intime du protoplasme 19
e) Uniformité du protoplasme comme substance ; diversité des corps cellulaires 26
f) Divers exemples de structure du corps cellulaire 27
1° Cellules dont le corps consiste presque exclusivement en protoplasme 28
2° Corps cellulaires dont le protoplasme renferme de nombreuses et diverses enclaves 31
II. Propriétés physico-chimiques et morphologiques du noyau 36
a) Forme, grandeur et nombre des noyaux 37
b) Substances du noyau 39
c) Structure du noyau. — Exemples de la diversité de sa constitution. 43
III. Existe-t-il des organismes élémentaires dépourvus de noyau ? 52
IV. Corpuscules centraux ou polaires 53
V. Structure moléculaire des corps organisés 55
Bibliographie II 59

CHAPITRE III. **Propriétés vitales de la cellule**
I. Phénomènes de motilité 61
I. Mouvement du protoplasme 62
a) Mouvements du corps protoplasmique nu 62
b) Mouvement du corps protoplasmique à l'intérieur des membranes cellulaires 67
c) Essais d'explication du mouvement du protoplasme 69

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Pages.

II. Mouvements des cils et fouets vibratiles..... 73
a) Cellules flagellées..... 74
b) Cellules ciliées..... 78
III. Les vacuoles contractiles de certains organismes monocellulaires..... 80
IV. Changements de forme du corps de la cellule, déterminés par un mouvement passif..... 83
Bibliographie III..... 84

CHAPITRE IV. **Propriétés vitales de la cellule.**

II. Phénomènes d'irritation..... 86
I. Excitants thermiques..... 89
II. Excitants lumineux..... 94
III. Excitants électriques..... 100
Phénomènes de galvanotropisme..... 102
IV. Excitants mécaniques..... 104
V. Excitants chimiques..... 105
a) Premier groupe d'expériences.
Actions chimiques qui s'exercent uniformément sur tout le corps de la cellule..... 106
b) Second groupe d'expériences.
Actions chimiques qui ne s'exercent sur le corps de la cellule qu'en une direction déterminée..... 109
1° Gaz..... 109
2° Liquides..... 111
Bibliographie IV..... 117

CHAPITRE V. **Propriétés vitales de la cellule.**

III. Nutrition et activité formatrice..... 119
Généralités..... 119
I. Incorporation et élimination des substances par la cellule..... 121
1° Incorporation et élimination des substances gazeuses..... 121
2° Incorporation et élimination des substances liquides..... 127
3° Incorporation ou absorption des corps solides..... 134
II. Transformation chimique et activité formatrice de la cellule..... 138
1° Chimie des échanges nutritifs..... 139
2° Morphologie des échanges nutritifs. Activité formatrice de la cellule. 147
a) Produits internes du protoplasme..... 147
b) Produits externes du protoplasme..... 158
Bibliographie V..... 166

CHAPITRE VI. **Propriétés vitales de la cellule.**

IV. Reproduction de la cellule par division..... 168
I. Histoire de la formation des cellules..... 168
II. Processus de la division du noyau et différents modes de division de cet élément..... 170
1° Segmentation nucléaire. Mitose. Karyokinèse..... 171
a) Division cellulaire chez Salamandra maculata, basée sur la division des spermatomères..... 174
Première phase. Préparation du noyau à la division..... 174
Deuxième phase de la division..... 176
Troisième phase de la division..... 177
Quatrième phase de la division..... 178
b) Division ou segmentation de l'œuf d'Ascaris megalocephala et de Toxopneustes lividus..... 180

Pages.

c) Division des cellules végétales..... 185
d) Remarques historiques et questions controversées relatives à la segmentation nucléaire..... 188
2° Division nucléaire par étranglement (division directe du noyau, fragmentation, amitose, division amitosique)..... 195
3° Multiplication nucléaire endogène ou formation de noyaux multiples. 199
III. Différents modes de multiplication cellulaire..... 201
1° Lois générales..... 201
2° Aperçu des différents modes de division cellulaire..... 211
I*a*. Segmentation égale..... 211
I*b*. Segmentation inégale..... 213
Ic. Bourgeonnement..... 215
II. Segmentation partielle..... 217
III. Formation simultanée de plusieurs cellules..... 219
IV. Division de réduction..... 221
IV. Influence exercée sur la division cellulaire par certains facteurs extérieurs. Figures de division nucléaire anormales. Dégénérescences du noyau..... 225
Bibliographie VI..... 232

CHAPITRE VII. **Propriétés vitales de la cellule.**

V. Phénomènes et essence de la fécondation..... 236
I. Morphologie de la fécondation..... 240
1° Fécondation de l'œuf des animaux..... 240
a) Œufs des Echinodermes..... 240
b) Ascaris megalocephala..... 244
2° Fécondation des Phanérogames..... 246
3° Fécondation des Infusoires..... 248
4° Diversité de formes des cellules sexuelles; équivalence des substances qui participent à l'acte de la reproduction; définition de la « cellule sexuelle mâle » et de la « cellule sexuelle femelle »..... 254
5° Formes primordiales et fondamentales de la reproduction sexuelle et premières manifestations des différences sexuelles..... 261
II. Physiologie de la fécondation..... 272
1° Fécondation des cellules..... 273
a) Parthénogenèse..... 277
b) Apogamie..... 281
2° Affinité sexuelle..... 282
a) L'affinité sexuelle en général..... 282
b) L'affinité sexuelle en particulier; ses divers degrés..... 286
α) Autofécondation..... 288
β) Hybridation..... 291
γ) Influence des circonstances extérieures sur l'affinité sexuelle.. 294
δ) Coup d'œil rétrospectif et essai d'explication..... 297
Bibliographie VII..... 300

CHAPITRE VIII. **Actions réciproques entre protoplasme, noyau et produits cellulaires**..... 302

I. Expériences qui démontrent que le noyau intervient dans les phénomènes de la nutrition et de l'activité formatrice..... 304
II. Expériences qui démontrent l'existence d'une action réciproque entre le noyau et le protoplasme..... 309
Bibliographie VIII..... 312

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Pages.

CHAPITRE IX. La cellule en tant qu'ébauche d'un organisme. Théories de l'hérédité 313
I. Historique des anciennes théories du développement 315
II. Théories récentes de la génération et du développement 318
III. Le noyau en tant que porteur des tendances héréditaires 323
1° La substance héréditaire mâle et la substance héréditaire femelle sont équivalentes 324
2° La substance héréditaire, en se multipliant, se répartit uniformément sur toutes les cellules dérivant de l'œuf fécondé 325
3° La substance héréditaire est empêchée d'augmenter d'une génération à l'autre 329
4° Le protoplasme est isotrope 333
IV. Développement des tendances 337
Bibliographie IX 340
Table alphabétique 343

LIVRE PREMIER

ANATOMIE ET PHYSIOLOGIE GÉNÉRALES DE LA CELLULE

UANL
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Pages.

CHAPITRE IX. La cellule en tant qu'ébauche d'un organisme. Théories de l'hérédité 313
I. Historique des anciennes théories du développement 315
II. Théories récentes de la génération et du développement 318
III. Le noyau en tant que porteur des tendances héréditaires 323
1° La substance héréditaire mâle et la substance héréditaire femelle sont équivalentes 324
2° La substance héréditaire, en se multipliant, se répartit uniformément sur toutes les cellules dérivant de l'œuf fécondé 325
3° La substance héréditaire est empêchée d'augmenter d'une génération à l'autre 329
4° Le protoplasme est isotrope 333
IV. Développement des tendances 337
Bibliographie IX 340
Table alphabétique 343

LIVRE PREMIER

ANATOMIE ET PHYSIOLOGIE GÉNÉRALES DE LA CELLULE

UANL
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

CHAPITRE I

Les animaux et les plantes, si différents dans leur aspect extérieur, présentent cependant la plus complète analogie dans leur structure anatomique: les uns comme les autres sont formés d'*unités élémentaires* semblables, dont on ne peut généralement constater l'existence qu'à l'aide du microscope. On les désigne sous le nom de cellules, en souvenir d'une ancienne théorie, aujourd'hui abandonnée, la *théorie cellulaire*.

La théorie cellulaire est, à juste titre, considérée comme le fondement le plus important de toute la biologie moderne. L'anatomie végétale, l'anatomie animale, la physiologie et l'anatomie pathologique, en tant qu'elles veulent approfondir l'essence des phénomènes normaux et morbides de la vie, sont intimement liées à la connaissance de la cellule. En effet, les cellules, éléments constitutifs des organismes végétaux et animaux, sont les agents des fonctions vitales: ce sont les *unités de la vie*, ainsi que l'a dit Virchow (I, 33).

A ce point de vue, tout l'ensemble de la vie d'un organisme complexe n'est que la résultante compliquée des différentes manifestations vitales de ses nombreuses cellules. L'étude de la digestion, de la contractilité musculaire, de l'irritabilité nerveuse se ramène, en dernière analyse, à la recherche des fonctions des cellules glandulaires, musculaires, ganglionnaires et sensorielles. Et de même que la physiologie a trouvé sa base fondamentale dans la théorie cellulaire, de même l'étude des maladies s'est transformée en une *pathologie cellulaire*.

A maints points de vue, l'étude de la cellule constitue donc le centre de la biologie moderne. Elle forme l'objet principal de l'anatomie générale, comme on appelait naguère, ou de l'histologie, comme on appelle habituellement aujourd'hui l'étude de la texture des organismes.

L'idée que l'on attache dans la science au mot « cellule » s'est essentiellement modifiée dans le cours des dernières cinquante années. L'histoire

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

de ces modifications, *l'histoire de la théorie cellulaire*, est d'un haut intérêt. En donner une courte esquisse est le meilleur moyen d'introduire le débutant dans le cercle d'idées que fait naître aujourd'hui le mot « cellule ». L'histoire de la théorie cellulaire aura encore un autre avantage. Elle fera comprendre que l'idée que nous nous faisons actuellement de la cellule n'est que le résultat d'une série de modifications successives apportées à la notion ancienne et que, par conséquent, on ne doit pas la considérer comme définitive. Nous sommes plutôt en droit d'espérer que des méthodes d'investigation plus perfectionnées et une amélioration de nos instruments d'optique permettront d'approfondir encore essentiellement nos connaissances actuelles et de les enrichir peut-être de toute une série de notions nouvelles.

Histoire de la théorie cellulaire

C'est l'étude de l'anatomie végétale qui donna la première impulsion à la connaissance de la composition cellulaire des organismes. A la fin du XVII[e] siècle, l'Italien MARCELLUS MALPIGHI (I, 15) et l'Anglais GREW (I, 9) acquirent la première notion de la texture intime des végétaux. A l'aide des faibles lentilles dont ils disposaient, ils découvrirent dans les plantes, d'une part, de petits espaces ou cellules, en forme de chambrettes, pourvues de parois rigides et remplies d'un liquide, et d'autre part de longs tubes parcourant le tissu fondamental de la plupart des organes ; ces tubes, de formes diverses, nous les appelons aujourd'hui les vaisseaux spiraux. Ces faits n'acquirent une importance plus grande qu'à la fin du XVIII[e] siècle, lorsque l'on commença à se faire une idée plus philosophique de la nature.

CASPAR-FRIEDRICH WOLFF (I, 34, 13), OKEN (I, 21) et autres soulevèrent la question du mode de formation des plantes et cherchèrent à dériver les vaisseaux de la cellule comme forme fondamentale. Mais ce fut TREVIRANUS (I, 32) surtout qui eut le mérite, dans son mémoire paru en 1808 *sur la structure intime des végétaux*, de fournir la preuve que dans les organes jeunes des plantes les vaisseaux se forment aux dépens de cellules. Il découvrit que de jeunes cellules se disposent en séries et se fusionnent ensuite, par résorption de leurs cloisons transversales, en un tube allongé. Cette découverte acquit plus tard dans la science une position assurée, grâce aux recherches plus minutieuses de MOHL (1830).

Mais l'étude des plantes inférieures ne joua pas un rôle moins important dans la connaissance de la cellule. On apprit à connaître de petites algues qui, pendant toute leur vie, ne constituent qu'une seule cellule ou

de simples rangées de cellules capables de se détacher aisément les unes des autres. Enfin, en réfléchissant sur la nutrition des plantes, on arriva à conclure que c'est la cellule qui, dans l'économie végétale, absorbe les substances nutritives, les digère et les transforme (TURPIN, RASPAIL).

Comme on le voit, dès le début de notre siècle, divers auteurs avaient reconnu dans la cellule la partie élémentaire morphologique et physiologique de la plante. Cette notion est surtout clairement exprimée dans ce passage du *Traité de Botanique* de MEYEN (I, 16), paru en 1830 : « Les cellules végétales ou bien sont isolées, et chacune d'elles constitue alors un individu, comme c'est le cas pour des algues et des champignons ; ou bien elles sont réunies en amas plus ou moins volumineux pour constituer un végétal plus hautement organisé. Mais, dans ce cas aussi, chaque cellule forme en soi un tout séparé ; elle se nourrit elle-même, se forme elle-même et transforme la substance nutritive brute qu'elle a absorbée en des substances et des organes très divers. » MEYEN considérait les différentes cellules d'un végétal supérieur comme « de petites plantules dans de plus grandes ».

Cependant ces vues n'obtinrent une portée plus générale qu'en 1838, lorsque M. SCHLEIDEN (I, 28), que l'on a si souvent désigné comme le fondateur de la théorie cellulaire, publia dans les Archives de Müller son écrit célèbre *Beiträge zur Phytogenesis*. M. SCHLEIDEN chercha à y résoudre la question de l'origine de la cellule. Il pensait en avoir trouvé la clef dans une découverte du botaniste anglais R. BROWN (I, 5), qui, en 1833, dans ses *Recherches sur les Orchidées*, avait découvert le noyau de la cellule. SCHLEIDEN poussa plus loin la découverte de BROWN : il se convainquit de l'existence du noyau dans une foule de végétaux, et, comme il en constatait la présence constante surtout dans les cellules jeunes, il lui vint la pensée que le noyau devait être en relation intime avec la formation énigmatique de la cellule et avoir, par conséquent, une importance considérable dans la vie des cellules.

La façon dont SCHLEIDEN exprima cette pensée, basée sur des observations erronées, dans une théorie de la phytogenèse, nous devons aujourd'hui la considérer comme fausse (I, 27). Toutefois il convient d'insister sur ce fait que l'opinion de SCHLEIDEN concernant l'importance du noyau est exacte sous certains rapports, et que la pensée qu'il a exprimée a été féconde, car elle s'est étendue bien au-delà du domaine restreint de la Botanique. C'est grâce à elle que la théorie cellulaire a pu être appliquée aux tissus animaux. Dans ces tissus, les noyaux apparaissent très nettement parmi les diverses parties constitutives des cellules, et leur présence démontre manifestement l'identité des éléments histologiques des animaux et des végétaux.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Le petit écrit publié par Schleiden, en 1838, a donc marqué le moment critique, important au point de vue historique, à partir duquel la théorie cellulaire a pu être introduite dans le domaine de l'histologie animale.

Avant Schleiden déjà l'on avait tenté de se représenter le corps de l'animal comme une pluralité de parties élémentaires très petites : c'est ce que nous apprennent les hypothèses d'Oken (I, 21), d'Heusinger, de Raspail et de beaucoup d'autres. Mais ces hypothèses ne pouvaient être fécondes, parce que ce qu'elles renfermaient de bon était détruit par des observations erronées et des interprétations absurdes. Ce n'est que trente ans plus tard, lorsque les instruments d'optique furent plus perfectionnés, que l'on put recueillir des documents utiles pour établir une théorie cellulaire du monde animal. Déjà Purkinje (I, 22) et Valentin, Joh. Muller (I, 20) et Henle (I, 11) comparaient certains tissus animaux aux tissus végétaux. Ils reconnurent la structure cellulaire de la corde dorsale, du cartilage, des épithéliums et du tissu glandulaire. Mais c'est Schwann (I, 31) qui, pour la première fois, établit une théorie cellulaire réellement générale, applicable à tous les tissus des animaux. Inspirée par la phytogenèse de Schleiden, la théorie de Schwann fut exposée d'une façon géniale.

En 1838, dans une conversation, Schwann apprit de Schleiden la récente théorie qu'il venait d'émettre sur la formation des cellules et le rôle important que les noyaux devaient jouer chez les végétaux. Il comprit aussitôt, ainsi qu'il le rapporte lui-même, tout l'intérêt qu'il y aurait à comparer les cellules végétales aux cellules des animaux. Avec une ardeur admirable, Schwann entreprit une série considérable de recherches, qu'il publia, dès 1839, sous le titre : *Recherches microscopiques sur la concordance de structure et de développement des animaux et des plantes.* Cette publication est une œuvre fondamentale de tout premier ordre, qui, en dépit des difficultés bien plus sérieuses, éleva l'anatomie microscopique des animaux au même niveau que l'anatomie végétale.

Deux circonstances contribuèrent essentiellement au succès rapide et éclatant de Schwann. D'abord, Schwann utilisa surtout la présence du noyau pour reconnaître les cellules animales, et conclut que le noyau est l'élément de la cellule le plus caractéristique et le moins variable. Ceci nous prouve déjà l'aide puissante que Schwann puisa dans les idées de Schleiden. La seconde circonstance, non moins importante, est la méthode rigoureuse que Schwann suivit dans l'exécution et la description de ses observations. De même que les botanistes avaient, par l'étude des organes jeunes, embryonnaires, des végétaux, dérivé les vaisseaux, par exemple, de la forme fondamentale de la cellule, de même Schwann étudia surtout le développement des tissus et constata que le germe, dès les premiers stades,

consiste en un amas de cellules toutes semblables. Il poursuivit alors les métamorphoses que subissent ces cellules pour se transformer en les tissus de l'animal adulte. Il montra que, parmi les cellules du germe, les unes conservent la forme sphérique primordiale, tandis que d'autres deviennent cylindriques, ou deviennent de longues fibres, ou prennent une forme étoilée en émettant en divers points de leur surface des prolongements nombreux. Il montra comment, dans les os, le cartilage et les dents, d'autres cellules acquièrent des parois épaisses. Enfin, il expliqua comment une série de tissus très hautement différenciés proviennent d'un fusionnement de cellules, analogie frappante avec ce qui passe pour le développement des vaisseaux dans les végétaux.

De cette façon, Schwann établit un *schéma* général, qui, certes, contenait encore bien des erreurs, ce que l'on conçoit aisément, mais qui, néanmoins, était heureux. D'après ce schéma, toute partie du corps d'un animal ou bien se compose de cellules correspondant aux cellules végétales, ou bien se forme par métamorphose de cellules. Cette notion fondamentale fut féconde en résultats. On ne tarda cependant pas à reconnaître que, *dans ses détails, l'idée que* Schleiden *et* Schwann *s'étaient formée de l'essence même des parties élémentaires des végétaux et des animaux contenait beaucoup d'erreurs.* C'est ainsi que, l'un comme l'autre, *ils définissaient la cellule comme une petite vésicule, délimitée par une membrane solide comme une petite chambre, une cellula dans le sens propre du mot.* Pour eux, la partie la plus importante, la partie essentielle de cette vésicule, était la *membrane*, dont les propriétés physico-chimiques devaient régler la nutrition. Schwann considérait la cellule comme un *cristal organique, qui se forme par une sorte de cristallisation dans une eau mère organique* (*cytoblastème*).

Les idées que fait naître chez nous aujourd'hui le mot « cellule » sont bien différentes, grâce aux grands progrès réalisés en ces dernières cinquante années. La théorie cellulaire de Schleiden-Schwann a subi une réforme complète ; elle a cédé la place à la *théorie du protoplasme*, à laquelle se trouve particulièrement lié le nom de Max Schultze.

Histoire de la théorie du protoplasme

L'histoire de la théorie du protoplasme est aussi d'un intérêt puissant. Déjà Schleiden avait observé dans la cellule végétale, indépendamment du suc cellulaire, une substance molle, transparente, pourvue de fines granulations : il l'appelait *mucus végétal*. Mohl (I, 18) lui donna, en 1846, le nom de *protoplasme*, nom devenu plus tard si important, et que Purkinje

(I, 24) avait déjà employé précédemment pour désigner la substance formatrice des tout jeunes embryons animaux. Il esquissa aussi une représentation des phénomènes vitaux du protoplasme végétal. Il constata que le protoplasme remplit complètement l'intérieur des jeunes cellules végétales et que, au fur et à mesure que les cellules vieillissent et grandissent, il apparaît à son intérieur un liquide, qui s'accumule sous forme de vésicules ou de vacuoles. Mohl établit, enfin, que le protoplasme, comme Schleiden l'avait déjà indiqué pour le mucus végétal, montre des mouvements très caractéristiques qu'avaient découverts, pour la première fois, en 1772, Bonaventura Corti, et que Treviranus, en 1807, avait décrits comme « un mouvement giratoire du suc cellulaire ».

A ces observations vinrent s'en ajouter d'autres, qui augmentèrent l'importance du contenu protoplasmique des cellules. Ainsi que Cohn (I, 7) et autres le constatèrent, chez certaines algues inférieures, au moment de la reproduction, le protoplasme se rétracte, se détache de la membrane cellulaire et forme un corps ovalaire, nu, placé librement dans l'espace cellulaire. Ce corps, la zoospore, fait rompre la membrane en un point, puis s'échappe par cette ouverture et, dépourvu de membrane, se meut dans l'eau à l'aide de cils vibratiles, à la façon d'un organisme libre.

L'étude des cellules animales fit connaître de même des faits qui ne se conciliaient pas avec l'ancienne notion de la cellule. Déjà peu d'années après la publication de Schwann, divers auteurs, Kölliker (I, 14) et Bischoff (I, 4) notamment, faisaient remarquer que *de nombreuses cellules animales ne possèdent pas de membrane propre*. Il s'éleva à ce sujet une longue discussion sur la question de savoir si ces éléments sans membrane étaient ou n'étaient pas des cellules. On observa aussi dans la substance fondamentale, muqueuse et granuleuse, de diverses cellules animales, des corpuscules lymphatiques par exemple, des mouvements semblables à ceux que l'on constate dans le protoplasme végétal (Siebold, Kölliker, Remak, Lieberkühn, etc.). Remak (I, 25, 26) introduisit alors, pour désigner la substance fondamentale des cellules animales, le nom de protoplasme employé par Mohl pour le mucus végétal.

Enfin, des données importantes sur la nature du protoplasme furent fournies par l'étude des organismes inférieurs : Rhizopodes, Amibes, Myxomycètes, etc. La substance muqueuse, pourvue de granulations et douée de contractilité, de ces organismes fut appelée *sarcode* par Dujardin. Max Schultze (I, 29) et de Bary (I, 2), en étudiant très minutieusement leurs propriétés vitales, démontrèrent que *le protoplasme des plantes et des animaux est une substance identique au sarcode des organismes inférieurs*.

En considération de ces faits, des auteurs comme Naegeli, Al. Braun, Leydig, Kölliker, Cohn, de Bary, etc., considérèrent la membrane cellulaire comme d'importance subordonnée par rapport au contenu de la cellule. Mais c'est surtout à Max Schultze que revient le mérite d'avoir tiré profit des connaissances nouvelles pour soumettre à une critique rigoureuse la théorie cellulaire de Schleiden-Schwann, et pour fonder la théorie du protoplasme. Dans quatre opuscules remarquables, qu'il publia dès 1860, il combattit les anciens articles de foi dont il fallait se débarrasser. Du fait que dans tous les organismes il existe une substance déterminée, qui se caractérise par des phénomènes remarquables de mouvement (protoplasme des animaux et des végétaux, sarcode des organismes les plus simples) ; de cet autre fait que le protoplasme des végétaux, habituellement délimité par une membrane solide spéciale, peut cependant dans certains cas se dépouiller de cette membrane et se mouvoir librement dans l'eau sous forme d'une zoospore nue ; enfin, de ce fait que les cellules animales et les organismes monocellulaires les plus simples sont très fréquemment dépourvus de membrane et apparaissent alors comme protoplasme et sarcode nus, Max Schultze tira cette conclusion que la membrane n'est pas une partie essentielle de la cellule végétale ou animale. Certes il conserva le nom de cellule que Schleiden et Schwann avaient introduit en anatomie, mais il définit la cellule (I, 30) comme *un amas* ou *grumeau de protoplasme doué des propriétés de la vie*.

Par cette définition, Max Schultze se ralliait aux tentatives plus anciennes de Purkinje (I, 22 à 24) et d'Arnold (I, 1), qui avaient cherché à édifier une *théorie des granulations* et une *théorie des grumeaux*, théories qui avaient eu peu de succès, contrairement à la théorie cellulaire de Schwann, mieux étudiée et mieux adaptée au courant des idées de son époque.

Cependant Max Schultze et d'autres auteurs ne se représentaient nullement un amas ou grumeau de protoplasme comme quelque chose d'aussi simple que ce mot semble l'indiquer. Le physiologiste Brücke (I, 6) notamment concluait, à bon droit, de la complexité des propriétés vitales dont le protoplasme est le détenteur, que le grumeau de protoplasme devait avoir une structure compliquée, « une texture pleine d'artifices, » que l'insuffisance de nos moyens d'investigation ne nous permet pas encore de comprendre d'une façon satisfaisante. Aussi Brücke appela-t-il, très judicieusement, la partie élémentaire des animaux et des plantes, le grumeau de protoplasme, *un organisme élémentaire*.

Il est certain que, dans cet état de choses, le mot cellule est inexact. Mais que néanmoins il se soit maintenu, c'est ce qui s'explique en partie par ce sentiment de piété bien légitime envers ces lutteurs intrépides qui,

comme s'exprime Brücke, ont conquis le vaste champ de l'histologie sous l'étendard de la théorie cellulaire, et en partie par cette circonstance que les idées qui ont fondé la nouvelle réforme n'ont évolué que lentement et n'ont acquis leur valeur générale qu'à une époque où le mot cellule s'était déjà implanté dans la littérature par un usage très prolongé.

Depuis l'époque de Brücke et de Max Schultze, nos connaissances sur la cellule se sont encore extraordinairement approfondies. De nombreuses données nouvelles sur la structure et les propriétés vitales du protoplasme ont été acquises, mais c'est en particulier l'étude du noyau de la cellule et le rôle qu'il accomplit dans la multiplication des cellules et dans la reproduction sexuelle qui ont fait les plus grands progrès. La définition : « La cellule est un amas ou grumeau de protoplasme » devrait être complétée de cette façon : *La cellule est un amas de protoplasme renfermant un élément figuré spécial, le noyau.*

Nous ferons l'historique de ces conquêtes plus récentes au fur et à mesure que nous exposerons l'état de nos connaissances actuelles sur l'essence de l'organisme élémentaire.

Les riches matériaux, que les études poursuivies durant un siècle ont accumulés concernant la cellule, nous les grouperons de la manière suivante :

Dans une *première partie* nous décrirons les propriétés physico-chimiques et morphologiques de la cellule.

Une *deuxième partie* sera consacrée aux propriétés vitales de la cellule : 1° la contractilité ; 2° l'irritabilité ; 3° la nutrition, et 4° la reproduction.

Enfin, pour élargir et étendre encore le cercle de nos idées sur l'essence de la cellule, nous terminerons par *deux chapitres d'ordre plus spéculatif*, dont l'un traitera des *actions réciproques entre protoplasme, noyau et produits cellulaires*, et l'autre, *de la cellule en tant qu'ébauche d'un organisme.*

BIBLIOGRAPHIE I

1 Fr. Arnold. *Lehrbuch der Physiologie des Menschen.* 2. *Theil.* Zürich, 1842. *Handbuch der Anatomie des Menschen.* 1845.
2 De Bary. *Myxomyceten. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zool.* 1859.
3 Lionel S. Beale. *Die Structur der einfachen Gewebe des menschlichen Körpers. Uebersetzt von Carus.* 1862.
4 Bischoff. *Entwicklungsgeschichte des Kaninchencies.* 1842.
5 R. Brown. *Observations on the organs and mode of fecundation in Orchideae and Asclepiadeae. Transactions of the Linnean Society.* London, 1833.
6 Brücke. *Die Elementarorganismen. Wiener Sitzungsber. Jahrg.* 1861, XLIV. 2. *Abth.*
7 Cohn. *Nachträge z. Naturgeschichte des Protococcus pluviatilis. Nova acta*, vol. XXII, pp. 607-764.

8 Bonaventura Corti. *Observazioni microsc. sulla Tremella e sulla circolazione del fluido in una pianta acquaiola.* 1774.
9 Grew. *The anatomy of plantes.*
10 Haeckel. *Die Radiolarien.* 1862.
— *Die Moneren.*
11 Henle. *Symbolae ad anatomiam villorum intestinalium.* 1837.
12 Oscar Hertwig. *Die Geschichte der Zellentheorie. Deutsche Rundschau.*
13 Huxley. *On the cell theory. Montly Journal.* 1853.
14 Kölliker. *Die Lehre von der thierischen Zelle.* Schleiden et Naegeli. *Wissenschaftl Botanik. Heft* 2. 1845.
Kölliker. *Handbuch der Gewebelehre des Menschen.*
15 Malpighi. *Anatome plantarum.*
16 Meyen. *Phytotomie.* Berlin, 1830.
17 H. v. Mohl. *Ueber die Vermehrung der Pflanzenzellen durch Theilung. Dissert.* Tübingen, 1835 ; Flora, 1837.
18 H. v. Mohl. *Ueber die Saftbewegung im Innern der Zellen. Botanische Zeitung*, 1846.
19 H. v. Mohl. *Grundzüge der Anatomie und Physiologie der vegetabilischen Zelle. Wagners Handwörterbuch der Physiologie.* 1851.
20 J. Müller. *Vergleichende Anatomie der Myxinoiden.*
21 Oken. *Lehrbuch der Naturphilosophie.* 1809.
22 Purkinje. *Bericht über die Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Prag im September* 1837. Prag., 1838, pp. 174-175.
23 Purkinje. *Uebersicht der Arbeiten und Veränderungen der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur im Jahre.* 1839. Breslau, 1840.
24 Purkinje. *Jahrbücher für wissenschaftliche Kritik.* 1840. *Nr.* 5, pp. 33-38.
25 Remak. *Ueber extracelluläre Entstehung thierischer Zellen und über Vermehrung derselben durche Theilung. Müllers Archiv.* 1852.
26 Remak. *Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere.* 1855.
27 Sachs. *Geschichte der Botanik.* 1875.
28 Matthias Schleiden. *Beiträge zur Phytogenesis. Müllers Archiv.* 1838.
— *Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik.* 2. *Aufl.* 1845.
29 Max Schultze. *Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzelle.*
30 Max Schultze. *Ueber Muskelkörperchen und was man eine Zelle zu nennen habe. Archiv für Anatomie und Physiologie.* 1861.
31 Th. Schwann. *Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Structur und dem Wachsthum der Thiere und Pflanzen.* 1839.
32 L. C. Treviranus. *Vom inwendigen Bau der Gewächse.* 1806.
33 R. Virchow. *Die Cellularpathologie in ihrer Begründung auf physiologische und pathologische Gewebelehre.*
34 Casp.-Friedr. Wolff. *Theorie von der Generation.* 1764.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

CHAPITRE II

PROPRIÉTÉS PHYSICO-CHIMIQUES ET MORPHOLOGIQUES DE LA CELLULE

La cellule est un organisme; ce n'est, par conséquent, pas un élément simple, mais un élément composé de plusieurs parties diverses. Établir la véritable nature de toutes ces parties que, pour le moment, nous ne connaissons pas encore complètement, constituera longtemps encore le but des études de biologie. Nous nous trouvons aujourd'hui, en ce qui concerne notre façon de comprendre l'organisme-cellule, dans une situation semblable à la situation dans laquelle se trouvaient, il y a cent ans, les naturalistes vis-à-vis de l'ensemble de l'organisme animal et végétal, avant la connaissance de la théorie cellulaire. Pour pénétrer plus loin encore dans le mystère de l'organisme-cellule, les instruments d'optique et *surtout les méthodes d'investigation chimiques devraient être beaucoup plus perfectionnés qu'aujourd'hui.* Cette pensée, que je viens d'exprimer, le lecteur ne doit jamais la perdre de vue, en consultant les descriptions qui vont suivre.

Dans toute cellule, sans exception, il existe *un* organe figuré, le noyau, qui chez tous les organismes affecte une grande uniformité. A cet organe et au restant de la cellule, le protoplasme, incombent manifestement des rôles distincts dans le processus de la vie de l'organisme élémentaire. L'étude des propriétés physico-chimiques et morphologiques de la cellule se divise donc en deux parties : l'étude du corps protoplasmique et l'étude du noyau cellulaire.

Trois autres questions moins essentielles se rattachent aux deux précédentes. Nous les traiterons à part dans trois autres paragraphes. L'un de ces paragraphes sera consacré à la question : « Existe-t-il des organismes élémentaires dépourvus de noyau ? » — Dans un autre, nous nous occuperons des corpuscules polaires ou centraux, que l'on a signalés parfois dans le protoplasme à côté du noyau, comme des organes spéciaux de la cellule. Le dernier, enfin, comprendra l'exposé succinct de la théorie de Naegeli concernant la structure moléculaire des corps organisés.

I. — Propriétés physico-chimiques et morphologiques du corps protoplasmique

Les cellules végétales et animales diffèrent parfois, dans leur forme et leur contenu, à tel point qu'à première vue elles semblent ne présenter rien de commun ni de comparable. C'est ainsi que, s'il compare la substance d'une cellule végétale du sommet végétatif à une cellule, remplie de grains d'amidon, d'un tubercule de pomme de terre; ou bien, s'il compare le contenu d'une cellule embryonnaire du disque germinatif au contenu d'une cellule adipeuse ou à un œuf d'amphibien rempli de plaques vitellines, l'observateur non prévenu n'y trouvera que des contrastes. Et cependant, en étudiant les choses de plus près, on constate que ces cellules si différentes ont un point commun : elles renferment une certaine quantité d'une substance spéciale, très importante, là très abondante, ici très rare, mais qui ne fait complètement défaut dans aucun organisme élémentaire. Cette substance manifeste, dans un grand nombre de cas, ces phénomènes merveilleux de la vie, dont nous nous occuperons plus tard : la contractilité, l'irritabilité, etc. Or, comme elle constitue, en outre, à elle seule (abstraction faite du noyau), le corps des cellules jeunes, le corps des organismes inférieurs, le corps des cellules du sommet végétatif et le disque germinatif, on la considère comme le détenteur essentiel des fonctions de la vie. Cette substance est le protoplasme, la *substance formatrice* de l'histologiste anglais Beale (I, 3).

a) Notion du protoplasme et sa raison d'être

Pour bien comprendre *ce qu'est le protoplasme*, il convient de l'étudier dans des cellules où il est, autant que possible, dépourvu d'autres mélanges et où il existe abondamment. Le mieux est de s'adresser à ces objets qui ont servi aux fondateurs de la théorie du protoplasme à se faire une idée de sa nature. Ces objets sont de jeunes cellules végétales, des Amibes, des Rhizopodes, les corpuscules lymphatiques des Vertébrés. Celui qui aura reconnu, dans ces éléments, les propriétés caractéristiques du protoplasme, les retrouvera aisément dans les cellules où cette substance est peu abondante et plus ou moins masquée par d'autres substances.

On a proposé (II, 10) d'abandonner l'expression *protoplasme*, à laquelle on a voué un culte non justifié. En effet, l'emploi de ce mot est devenu, de

nos jours, si mal déterminé, si déréglé, que l'on peut, à juste titre, se demander s'il y a utilité réelle à s'en servir comme on le fait actuellement, et si, au contraire, il n'en résulte pas de nombreuses confusions.

Cette proposition n'est ni utile ni fondée en fait. Car, si l'on doit admettre que souvent cette expression a été usitée d'une façon erronée ; qu'il n'est pas possible de donner brièvement une définition du mot protoplasme, et que, dans beaucoup de cas, on est perplexe quand il s'agit de dire ce qui, dans une cellule, est du protoplasme et ce qui n'en est pas, cependant tout cela ne démontre nullement l'inutilité de l'emploi de ce mot. On pourrait faire des objections semblables contre l'emploi de maints autres mots, qui nous servent à désigner des mélanges déterminés de substances que l'on rencontre dans les organismes. Sous le nom de nucléine ou de chromatine, par exemple, nous désignons une certaine partie constitutive du noyau qui, pour beaucoup d'histologistes, est assez bien définissable. Et cependant il faut bien admettre qu'il n'est pas possible de déterminer exactement, dans la charpente du noyau au repos, ce qui est linine et ce qui est nucléine, ou bien de décider si dans un cas on n'a pas trop et dans un autre cas trop peu prolongé l'action de la matière colorante.

Le mot protoplasme n'est pas plus superflu que le mot nucléine, pour s'entendre sur les parties constitutives de la cellule. Toutefois il faut se garder de prétendre que par protoplasme on désigne une substance nettement définissable au point de vue chimique.

Protoplasme est une notion morphologique, et il en est plus ou moins de même du mot nucléine et de beaucoup d'autres.

Protoplasme désigne un composé matériel, qui présente un certain nombre de propriétés physiques, chimiques et biologiques. Ces notions ne sont pas inutiles dans l'état actuel de nos connaissances. Celui qui connaît l'histoire de la cellule sait quelle somme d'observations et combien de conceptions logiques ont été nécessaires pour développer la notion du protoplasme; il sait tout le bienfait qu'en a retiré l'étude des cellules et des tissus. Que de luttes il a fallu soutenir avant d'établir que la partie essentielle de la cellule n'est pas la membrane, mais son contenu, et que dans ce contenu il existe une substance spéciale, constante, qui participe au processus de la vie d'une tout autre façon que le suc cellulaire, les grains d'amidon et les gouttelettes de graisse !

Le mot protoplasme n'a donc pas seulement sa raison d'être historique, mais aussi scientifique. Il nous reste à tenter de déterminer ce qu'il faut comprendre par là.

b) Caractères généraux du protoplasme

Le protoplasme des organismes monocellulaires et des cellules végétales et animales (Fig. 1 et 2) apparaît comme une substance visqueuse,

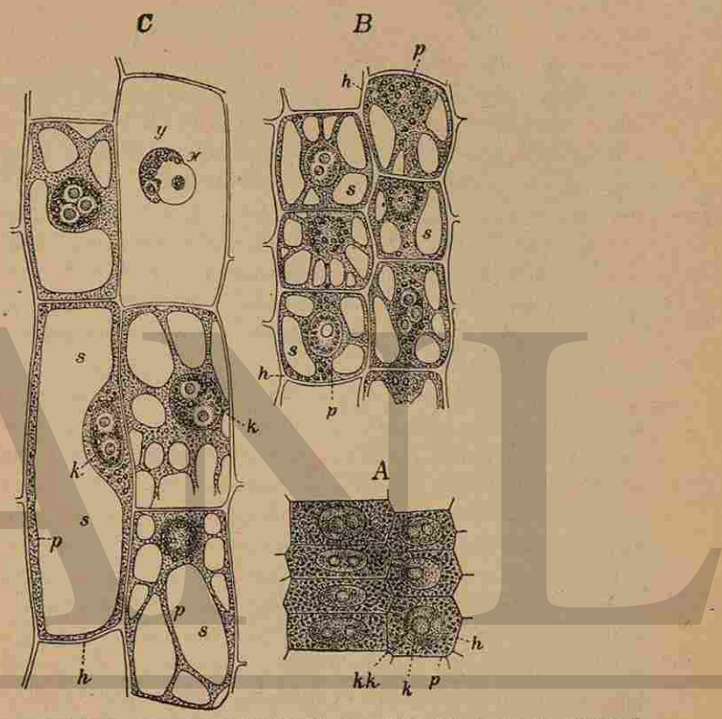


Fig. 1. — *Cellules prises dans la zone moyenne du parenchyme cortical de la racine du Fritillaria imperialis. Coupe longitudinale grossie cinq cent cinquante fois.* D'après Sachs (II, 33, fig. 75). *A*, très jeunes cellules, encore dépourvues de suc nucléaire, et situées immédiatement au-dessus du sommet de la racine. *B*, les mêmes cellules à deux millimètres de la pointe de la racine ; le suc cellulaire *s* forme dans le protoplasme *p* des gouttelettes isolées séparées par des parois de protoplasme. *C*, les mêmes cellules à environ 7 à 8 millimètres de la pointe : les deux cellules inférieures de droite sont vues par leur face antérieure; la grande cellule inférieure de gauche est vue en coupe optique; la cellule supérieure de droite a été ouverte par le rasoir, et son noyau présente, sous l'influence de l'eau qui a pénétré par l'ouverture, un phénomène particulier de gonflement (*xy*). *k*, noyau ; *kk*, nucléole ; *h*, membrane.

presque toujours incolore et insoluble dans l'eau. C'est parce qu'il présente une certaine ressemblance avec les substances muqueuses que Schleiden l'appela mucus de la cellule. Il réfracte la lumière plus fortement que l'eau, ce qui fait que même les filaments protoplasmiques les plus délicats, malgré leur absence de coloration, peuvent se distinguer

dans l'eau. Tout protoplasme renferme de très fines granulations, qui se montrent sous la forme d'une ponctuation ; ce sont les microsomes, tantôt peu nombreux, tantôt plus abondants ; ils sont logés dans une substance fondamentale qui apparaît homogène quand on l'examine à un faible grossissement. Selon qu'il contient plus ou moins de microsomes, le protoplasme est plus ou moins foncé et plus ou moins granuleux ; quand il en renferme très peu, il est transparent et hyalin.

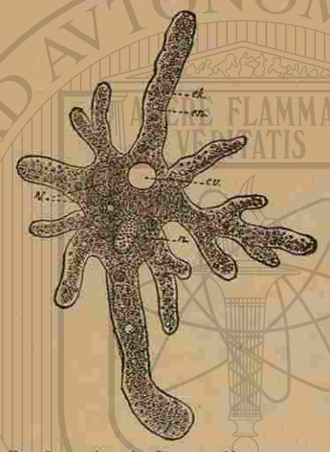


Fig. 2. — *Amoeba Proteus*. D'après Leidy. Figure empruntée à R. Hertwig. *n*, noyau; *cv*, vacuole contractile; *N*, ingesta; *en*, protoplasme granuleux; *ek*, ectoplasme.

La répartition des granulations dans le corps de la cellule est rarement uniforme. Habituellement il existe une couche superficielle, plus ou moins mince, dépourvue de toute granulation. Cette couche étant, en outre, d'une consistance un peu plus ferme que la masse protoplasmique granuleuse qu'elle entoure et qui est plus riche en eau, on a distingué deux sortes de plasma : à l'une on donne le nom d'*ectoplasme* ou *hyaloplasme;* à l'autre, le nom de *protoplasme granuleux* (Fig. 2, *ek*, *en*).

Divers auteurs, notamment Pfeffer, de Vries, etc., sont disposés à considérer *la couche ectoplasmique comme un organe du corps cellulaire spécialement différencié et chargé de fonctions spéciales.* En faveur de cette manière de voir, on peut invoquer l'expérience suivante, que j'ai réalisée.

Des œufs mûrs de *Rana temporaria*, engagés dans l'oviducte et entourés d'une enveloppe gélatineuse, sont piqués avec précaution à l'aide d'une pointe de verre très affilée. Après l'opération, la blessure produite n'est pas visible extérieurement, et l'on ne constate pas d'expulsion de substance vitelline par la piqûre. Ces œufs blessés étant ensuite fécondés, on observe après un certain temps qu'une quantité assez considérable de vitellus fait saillie à la surface de l'œuf, et forme entre la membrane ovulaire et la membrane vitelline une tubérosité plus ou moins forte (extraovat de Roux). L'acte de la fécondation provoque donc l'expulsion du vitellus, parce que la pénétration du spermatozoïde irrite la couche corticale et détermine une contraction énergique de l'œuf, ainsi qu'on l'observe facilement sur des objets convenablement choisis. La piqûre doit donc déterminer la formation d'une plaie dans la couche corticale de la cellule, plaie qui n'a pu être guérie avant la fécondation ; mais ce n'est qu'à la suite de la contraction produite par la fécondation que le vitellus est

expulsé. Or, comme entre le moment où la blessure était faite et le moment où le spermatozoïde fécondant pénétrait dans l'œuf de la grenouille il s'écoulait un intervalle de temps assez long, mais que je n'ai pas déterminé exactement, il faut admettre qu'en fait la couche corticale possède des propriétés spéciales et une texture un peu différente du restant du contenu de la cellule.

c) Composition chimique du protoplasme

Nos connaissances relatives à la *nature chimique du protoplasme* sont extraordinairement insuffisantes. On a parfois appelé le protoplasme un corps albuminoïde ou « albumine vivante ». Ces expressions peuvent faire naître une idée fausse sur l'essence du protoplasme. C'est ce qui m'engage à répéter : Le protoplasme n'est pas une notion chimique, mais morphologique ; le protoplasme n'est pas une substance chimique même de nature très complexe, mais un mélange de nombreuses substances chimiques, que nous devons nous représenter comme de très petites particules ou molécules réunies en une texture extrêmement compliquée.

Les substances chimiques montrent sous leurs divers états d'agrégation des propriétés constantes : l'hémoglobine, par exemple, qui fait partie des globules du sang, a les mêmes propriétés, qu'elle soit dissoute dans l'eau ou qu'elle soit cristallisée. Le protoplasme, au contraire, ne peut changer d'état d'agrégation sans cesser d'être, par cela même, du protoplasme. En effet, ses propriétés essentielles, par lesquelles se manifeste sa vie, reposent uniquement sur une organisation déterminée. De même que les caractères essentiels d'une statue de marbre consistent dans la forme que le sculpteur a donnée au marbre, et qu'elle cesse d'être statue lorsqu'elle est brisée en petits fragments de marbre (Naegeli, II, 28), de même un corps protoplasmique, après destruction de l'organisation sur laquelle repose sa vie, n'est plus du protoplasme. Dans les cellules mortes, fixées par les réactifs, nous ne distinguons, en réalité, que les débris, fortement modifiés, de ces éléments.

La chimie parviendra peut-être un jour à produire artificiellement des corps albuminoïdes. Mais vouloir produire un corps protoplasmique serait une entreprise semblable à la tentative de faire cristalliser un homunculus dans une fiole. En effet, d'après toutes nos connaissances, *tout corps protoplasmique ne naît que par multiplication d'un protoplasme préexistant; son organisation actuelle est donc le produit d'un développement historique extraordinairement long.*

Il est très difficile de déterminer chimiquement quelles sont les subs-

tances propres à tout protoplasme vivant. Car, outre qu'il s'agit d'un corps facilement décomposable sous l'influence de toute espèce d'agents, il existe encore dans toute cellule, indépendamment du protoplasme, des produits très divers des échanges organiques, que l'on ne peut aisément isoler. Dans ce mélange compliqué on attribue une valeur spéciale, au point de vue des phénomènes vitaux, aux *substances protéiniques*, corps organiques les plus complexes qui existent et sur la constitution chimique desquels l'analyse ne nous a guère encore fourni de données bien positives. La complexité de leur structure repose surtout sur les propriétés chimiques extraordinaires du carbone (Hœckel, II, 15). Dans les substances protéiniques, le carbone est combiné avec l'hydrogène, l'oxygène, l'azote et le soufre, dans des proportions que l'on a cherché à exprimer par la formule $C_{72}H_{106}N_{18}SO_{22}$, qui indique la *composition d'une molécule d'albumine* (Naegeli, II, 28).

Parmi les diverses espèces de corps protéiniques (albumine, globuline, fibrine, plastine, nucléine, etc.), la *plastine* seule semble spécialement caractéristique du protoplasme (Reinke, II. 32; Schwartz, II, 37 ; Zacharias, II, 44). Cette substance est insoluble dans les solutions à 10 0/0 de chlorure sodique et de sulfate magnésique ; elle précipite dans l'acide acétique dilué et gonfle dans l'acide acétique concentré ; elle est aussi précipitée par l'acide chlorhydrique concentré et résiste aussi bien à la digestion pepsique qu'à la digestion trypsique. Elle se colore peu ou point dans les couleurs d'aniline basiques ; elle se colore, au contraire, dans les couleurs d'aniline acides (éosine et fuchsine acide).

On trouve, en outre, mais en minime quantité, dans le protoplasme, de la globuline et de l'albumine, qui existent aussi en solution dans le suc cellulaire des végétaux.

Le protoplasme est très riche en eau, qui, comme le fait observer Sachs (II, 33), intervient dans sa structure moléculaire comme l'eau de cristallisation, par exemple, dans la structure d'une foule de cristaux, qui perdent leur forme cristalline quand on leur soustrait leur eau de cristallisation. Dans le réceptacle fructifère de l'*Aethalium septicum*, Reinke (II, 32) a trouvé 71,6 0/0 d'eau et 28,4 0/0 de substances desséchées à 100°. On peut en extraire, par compression, 66 0/0 de liquide.

On trouve, en outre, toujours dans le protoplasme un certain nombre de *sels* divers, qui restent comme cendres après la combustion. Chez *Aethalium septicum* ces cendres renferment du chlore, du soufre, du phosphore, du potassium, du sodium, du magnésium, du calcium et du fer.

Le protoplasme vivant donne une *réaction* nettement *alcaline;* le papier rouge de tournesol, de même qu'une substance colorante rouge qui existe dans le chou rouge et que Schwartz a employée, deviennent bleues. C'est

aussi le cas chez les végétaux, dont le suc cellulaire donne habituellement une réaction acide. D'après les recherches de Schwartz (II, 37), chez les plantes la réaction alcaline dépend d'un alcali, qui dans le protoplasme vivant est combiné aux corps protéiniques. *Aethalium septicum*, d'après Reinke (II, 32), dégage de l'ammoniaque à l'état sec.

On constate toujours, en outre, dans le protoplasme les *produits* les plus divers *de la nutrition*, qui proviennent, les uns, de la métamorphose progressive, et les autres, de la métamorphose régressive. Il existe, à ce sujet, une grande analogie entre les cellules animales et les cellules végétales. De part et d'autre, on a trouvé, dans le corps cellulaire, de la pepsine, de la diastase, de la myosine, de la sarcine, du glycogène, du sucre, de l'inosite, de la dextrine, de la cholestérine et de la lécithine, de la graisse, de l'acide lactique, de l'acide formique, de l'acide acétique, de l'acide butyrique, etc.

Comme exemple de la *composition quantitative d'une cellule* y compris son noyau, Kossel (II, 35), dans son *Traité*, rapporte une analyse des corpuscules du pus, faite par Hoppe-Seyler. D'après cette analyse, 100 parties en poids de substance organique renferment :

Diverses substances albuminoïdes	13.762
Nucléine	34.257
Substances insolubles	20.566
Lécithine, Graisse	14.383
Cholestérine	7.400
Cérébrine	5.199
Substances extractives	4.433

Dans la cendre se trouvaient : sodium, potassium, fer, magnésium, calcium, acide phosphorique et chlore.

Au point de vue physique, les filaments protoplasmiques, dans lesquels le mouvement s'accomplit principalement dans une même direction, montrent parfois une double réfraction, de telle sorte que l'axe optique coïncide avec la direction du mouvement (Engelmann).

d) Structure intime du protoplasme

Nous avons défini le protoplasme un mélange de substances dont les plus petites particules sont groupées en une texture complexe. On a cherché à pénétrer plus avant encore dans cette texture remarquable, et cela en partie par voie spéculative et en partie par l'observation microscopique.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Au point de vue spéculatif, Naegeli a développé des idées très importantes, que nous exposerons dans un paragraphe spécial, sous le titre : *Structure moléculaire des corps organisés.*

L'observation pure et simple de la structure intime du protoplasme a fait l'objet, en ces derniers temps, des études de bon nombre d'auteurs, parmi lesquels nous citerons particulièrement Fromman, Flemming, Butschli et Altmann. Comme objet d'observation, on s'est servi aussi bien du protoplasme vivant que du protoplasme tué par des réactifs convenables ; dans ce dernier cas, on faisait ensuite apparaître les plus petites particules du protoplasme par diverses méthodes de coloration. Ainsi se trouve constituée dès aujourd'hui une petite bibliographie spéciale relative à la *structure du protoplasme.*

Le protoplasme étant un mélange d'une petite quantité de substances solides avec un liquide plus abondant, circonstance à laquelle il doit son état d'agrégation visqueux spécial, on peut se demander s'il est possible, avec les plus forts grossissements, de distinguer à l'aide de nos instruments d'optique les particules solides d'avec le liquide qui les sépare, et de reconnaître dans leur mode de disposition des structures déterminées. *A priori* on comprend que l'on ne puisse faire cette distinction si les particules solides sont très petites ou que leur pouvoir de réfraction n'est pas suffisamment différent de celui du liquide. Ainsi, dans sa *théorie micellaire*, que nous exposerons plus loin, Naegeli (II, 28) *admet que les particules solides sont disposées en un réseau, qui échappe à notre observation à cause des faibles dimensions des micelles hypothétiques.* En un mot, le protoplasme peut avoir une structure très complexe, tout en nous apparaissant comme un corps homogène. Du fait qu'il semble homogène, le protoplasme n'est donc pas nécessairement dépourvu d'une structure ou d'une organisation spéciale.

Les recherches les plus récentes faites au moyen des systèmes à immersion dans l'huile ont accumulé des données de plus en plus nombreuses, prouvant que le protoplasme possède généralement une structure perceptible par nos moyens d'optique. Cependant les divers observateurs sont d'avis si différents qu'il est impossible de concilier leurs manières de voir.

Pour le moment, nous trouvons à l'ordre du jour de cette discussion scientifique au moins quatre théories, que nous pouvons caractériser brièvement sous les dénominations : la *théorie réticulaire ;* la *théorie alvéolaire ;* la *théorie filaire* et la *théorie granulaire.*

La *théorie réticulaire* a été établie par Frommann (II, 14), Heitzmann (II, 17), Klein (II, 21), Leydig (II, 26), Schmitz (II, 36) et autres. Suivant cette théorie, le protoplasme consiste en un réseau très délicat de fibrilles, dont les mailles sont remplies de liquide. D'une façon générale, cette

structure ressemble à celle d'une éponge : elle est spongieuse. Les microsomes visibles dans le protoplasme granuleux ne sont que les nœuds du réseau.

En étudiant cette bibliographie on constate que sous la dénomination : structure spongieuse du protoplasme, on a parfois confondu des choses tout à fait hétérogènes. D'une part, certaines descriptions se rapportent à des réseaux grossiers, déterminés par la présence de substances diverses au sein du protoplasme, substances dont nous nous occuperons plus loin ; il ne s'agit pas là d'une structure propre au protoplasme. Tel est le cas, par exemple, pour la description des cellules caliciformes, donnée par List (II, 48, p. 35, Fig. 17). D'autre part, on a décrit et figuré des structures réticulaires, qui manifestement avaient été produites par la coagulation, c'est-à-dire par un processus de combinaison, et qui, par conséquent, doivent être considérées comme des productions artificielles. On peut, par exemple, provoquer la formation de semblables structures artificielles en faisant coaguler des solutions d'albumine ou de gélatine par l'action de l'acide chromique, de l'acide picrique ou de l'alcool. C'est ainsi que Heitzmann (II, 17) représente, d'une façon très schématique, dans les cellules animales les plus diverses, des réseaux qui ne répondent nullement à l'état normal. Butschli fait cette remarque dans son aperçu bibliographique (II, 7*b*, p. 113) : « Il est bien souvent fort difficile de juger si les structures réticulaires décrites par certains auteurs sont des structures réelles, délicates du protoplasme, ou bien si elles sont des vacuolisations grossières. Les unes et les autres ayant un aspect très semblable, on ne peut guère se faire à ce sujet une opinion quelque peu certaine qu'en se fondant sur les dimensions des mailles de ces réseaux. » Butschli a constaté que généralement la largeur des mailles des réseaux protoplasmiques dépasse à peine 1 μ.

Toutefois, s'il est vrai que l'on puisse élever des doutes bien légitimes contre certains faits signalés, il n'est pas moins vrai que d'autres descriptions (Frommann, Schmitz, Leydig, etc.) se rapportent positivement à de réelles structures du corps cellulaire.

Dans cette interprétation générale de la structure réticulaire du protoplasme, Butschli a pris une position qui diffère de celle des auteurs que je viens de citer. C'est ce qu'il a établi dans sa *théorie alvéolaire du protoplasme* (II, 7*a* et 7*b*).

En mélangeant de l'huile d'olive épaissie avec des solutions aqueuses de K^2CO^3 ou de NaCl ou de sucre de canne, Butschli a formé une émulsion extrêmement fine, dont la masse fondamentale était de l'huile, parcourue par d'innombrables alvéoles fermés de toutes parts et remplis de la solution aqueuse (Fig. 3). Le diamètre de ces alvéoles est, en général,

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

inférieur à 0,001 mm. Ces petits espaces, comparables aux alvéoles d'un rayon de miel, affectent la forme de polyèdres les plus variables et sont séparés par des lamelles d'huile très délicates, un peu plus réfringentes. Dans la disposition de ces lamelles, d'après les principes de la physique, doit toujours être remplie cette condition qu'en une même arête trois lamelles se coupent. Il en résulte qu'*à la coupe optique vers une nodosité convergent toujours trois lignes*. Si, avant de préparer cette émulsion, on dissémine dans l'huile de fines particules de suie, elles s'accumulent dans les nodosités du réseau alvéolaire. Enfin, les émulsions délicates montrent encore une couche superficielle, dans laquelle les petits alvéoles sont disposés d'une façon toute spéciale : les cloisons de séparation sont dirigées perpendiculairement à la surface et se montrent donc parallèles les unes aux autres, sur une coupe optique. Butschli appelle cette couche superficielle la *couche alvéolaire* (Fig. 3, *alv*).



Fig. 3. — *Coupe optique de la partie corticale d'une gouttelette d'une émulsion d'huile d'olive et de sel de cuisine, montrant une couche alvéolaire très nette et relativement épaisse (alv).* Grossissement: 1,250 diamètres. D'après Bütschli, pl. III, fig. 4.

En se fondant sur ses observations d'objets vivants et d'objets traités par des réactifs, Butschli pense qu'il faut admettre que le protoplasme de toutes les cellules végétales et animales a une structure assez semblable à ce que nous venons de décrire. Aux lamelles d'huile qui, dans l'émulsion artificielle, séparent les gouttelettes de la solution, correspond une charpente plasmique. C'est aussi dans les nodosités de ce réseau que se concentrent les granulations (microsomes). Enfin, la surface du corps protoplasmique est souvent différenciée en une couche alvéolaire. Ce que d'autres auteurs décrivent comme un réseau de filaments, dont les mailles communicantes sont remplies de liquide, Butschli les considère comme un réseau d'alvéoles clos de toutes parts. Mais, au sujet de cette interprétation, il fait lui-même cette remarque qu'en raison de l'exiguïté des structures en question l'observation microscopique, à elle seule, ne permet pas de décider s'il s'agit d'une structure réticulaire ou d'une structure alvéolaire (II, 7*b*, p. 140), attendu que « dans l'un comme dans l'autre cas l'image microscopique devrait être la même ».

Doit-on s'en rapporter exclusivement à cette similitude avec les émulsions artificielles, comme le fait Butschli?

A ce propos, je ferai deux réflexions. La première, c'est que la théorie alvéolaire ne se vérifie pas pour la texture de la substance du noyau dont l'organisation doit sans doute être très voisine de celle du protoplasme. En effet, au moment de la division nucléaire, apparaissent, avec la plus grande netteté, des dispositions filamenteuses qui se manifestent dans

les fibres du fuseau et dans les filaments nucléiniens : personne ne peut douter de leur existence.

La seconde réflexion est de nature plus théorique.

Les lamelles d'huile sont formées par un liquide non miscible avec l'eau. Pour que la comparaison entre la structure de l'émulsion et celle du protoplasme reposât sur quelque chose de plus qu'une ressemblance superficielle, il faudrait que les lamelles plasmiques, que l'on compare aux lamelles d'huile, fussent composées d'une solution albumineuse ou d'albumine liquide. Or ce n'est pas le cas, attendu qu'une solution albumineuse est miscible avec l'eau et que, par conséquent, elle se mélangerait avec le contenu des alvéoles : les alvéoles d'albumine devraient être remplis d'air. Pour éluder cette difficulté, Butschli admet que la substance fondamentale du réseau protoplasmique est un liquide provenant d'une combinaison de molécules d'albumine et de molécules d'acides gras (II, 7, *b*, p. 199). Cette hypothèse, qui attribue un état liquide à la substance du réseau, devait rencontrer peu d'approbation. En effet, diverses circonstances exigent, pour que la théorie puisse être soutenable, que les éléments structuraux du protoplasme, qu'ils soient des filaments d'un réticulum ou des lamelles d'un réseau alvéolaire, ou des granulations, possèdent un état d'agrégation solide. Le protoplasme n'est pas une émulsion de deux liquides non miscibles, comme de l'eau et de l'huile ; mais c'est un mélange d'eau et de particules organiques solides. Les conditions physiques sont donc toutes différentes (voir le paragraphe consacré à la structure moléculaire).



Fig. 4. — *Deux cordons protoplasmiques vivants d'un poil d'une Mauve.* Grossissement : 3,000 diamètres environ. D'après Bütschli, pl. II, fig. 14.

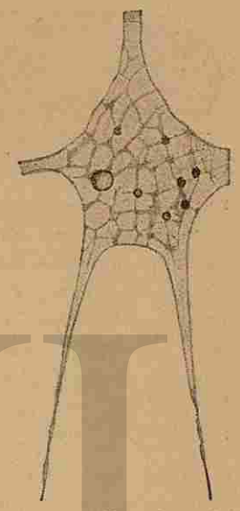


Fig. 5. — *Expansion palmiforme, avec structure très nette, d'un réseau pseudopodique d'une Miliolide.* Vivant. Grossissement : environ 3,000 diamètres. D'après Bütschli, pl. II, fig. 5.

La troisième théorie, la *théorie filaire*, a été émise par Flemming (II, 10).

En étudiant de nombreuses cellules à l'état vivant (cellules du cartilage, du foie, du tissu conjonctif, cellules ganglionnaires, etc.), Flemming a observé dans le protoplasme (Fig. 6) de très fins filaments, un peu plus réfringents que la substance qui les sépare. Dans beaucoup de cellules ces filaments sont courts ; dans d'autres, ils sont plus longs ; tantôt ils

sont plus rares, tantôt ils sont plus abondants. On ne peut déterminer d'une façon positive s'ils sont toujours distincts les uns des autres ou s'ils s'unissent en un réseau ; en tout cas, s'ils sont disposés en un réseau, les mailles de ce dernier doivent être très inégales. Flemming admet donc dans le protoplasme la présence de deux substances différentes ; mais il ne fournit aucune explication ni sur leur nature chimique ni sur leur état d'agrégation. Il appelle l'une de ces substances : la *substance filamenteuse*, et l'autre, la *substance intermédiaire*, ou encore la *masse filaire* (mitome) et la *masse interfilaire* (paramitome). Quelle est la signification de cette structure, c'est ce que l'on ne peut dire pour le moment ; force est de s'en rapporter à l'avenir.

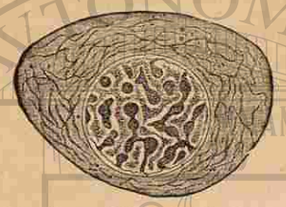


Fig. 6. — *Cellule cartilagineuse vivante de la larve de Salamandre, fortement grossie, avec substance filaire nettement marquée.* D'après Flemming. Figure empruntée à Hatschek (fig. 2).

Dans le paragraphe consacré à l'étude de la structure du protoplasme, je pourrais entrer dans quelques détails sur la disposition radiée que montre le protoplasme à certaines phases de la division nucléaire, ou bien sur l'aspect strié qu'il présente si fréquemment dans les cellules secrétoires. Mais, comme il s'agit là de structures déterminées par des causes spéciales, nous en parlerons en temps utile.

Enfin, les tendances d'Altmann (II, 1), énoncées dans la *théorie granulaire* du protoplasme, sont encore différentes. Cet auteur, en se servant de méthodes spéciales, a rendu visibles, dans le corps de la cellule, de très fines particules, qu'il appelle *granules*. Après avoir conservé les organes dans un mélange d'une solution à 5 0/0 de bichromate potassique et d'une solution à 2 0/0 d'acide osmique, Altmann colore les coupes fines de ces organes au moyen de fuchsine acide ; puis il différencie plus nettement la coloration à l'aide d'une solution alcoolique d'acide picrique. Par ce traitement, il apparaît, dans une substance fondamentale incolore, de nombreuses granulations, très délicates, colorées en rouge foncé. Ces granulations, ou bien sont isolées, et alors elles sont plus ou moins serrées ; ou bien elles sont réunies par séries sous forme de filaments.

Altmann émet à ce sujet une hypothèse de grande portée. Il considère les granules comme des organismes élémentaires encore plus petits, dont se compose la cellule même : il leur donne le nom de *bioblastes*, leur attribue la texture d'un cristal organisé et les considère comme ayant la même valeur que les microorganismes, qui se disposent, comme éléments distincts, en amas dans une zooglée, ou bien en série dans un filament.

« Dans la zooglée, les différents individus, tout en restant séparés les uns

des autres, sont réunis par un produit gélatineux excrété par son corps ; il en est de même pour les granules de la cellule. Nous admettrons que les granules de la cellule ne sont pas réunis par de l'eau ou par une solution saline seulement, mais également par une substance plus gélatineuse (substance intergranulaire), dont la consistance est souvent celle d'un liquide, tandis que dans d'autres cas elle est beaucoup plus dense. La grande mobilité, qui est propre à maint protoplasme, s'explique dans le premier cas. Lorsque la substance intergranulaire s'accumule, sans granule, quelque part dans la cellule, il se forme alors en ce point un véritable hyaloplasme, qui est dépourvu d'éléments vivants et ne mérite, par conséquent, pas le nom de protoplasme. »

Altmann définit donc le protoplasme comme étant une colonie de bioblastes dont les divers éléments sont groupés soit comme dans la zooglée, soit comme dans les filaments caténiformes, et sont réunis par une substance indifférente. « Le bioblaste est donc l'unité morphologique de toute matière organisée ; c'est à lui qu'il faut ramener, en dernière analyse, toutes les considérations biologiques. » Cependant le bioblaste de la cellule est incapable de vivre isolément : il meurt avec la cellule. Mais dans la cellule, ainsi que l'admet Altmann, il ne se multiplie que par division (*omne granulum e granulo*).

Contre l'hypothèse d'Altmann, pour autant qu'elle se rapporte à l'interprétation des faits observés, s'élèvent diverses objections. 1° Les plus petits microorganismes d'une zooglée se rattachent par de nombreuses transitions, en ce qui concerne leur taille, à des Saccharomycètes et autres champignons-ferments plus volumineux, qui, par leur texture, ne se distinguent pas des cellules et qui, suivant Altmann, devraient donc aussi être des colonies de bioblastes. Butschli a pu distinguer, dans des microorganismes plus volumineux, un noyau et du protoplasme et constater que ces éléments ont la même structure générale que d'autres cellules. Les fouets vibratiles, que possèdent une foule de microorganismes, doivent aussi être considérés comme des organes de la cellule. — 2° Nos connaissances relatives à la disposition et au rôle des granules dans la cellule sont encore trop incomplètes pour justifier cette conclusion qu'ils constituent les éléments propres à la vie de la cellule. L'hypothèse d'Altmann détruit complètement la valeur que l'on a attribuée jusqu'ici aux substances de la cellule. La substance intergranulaire d'Altmann, qui d'après sa valeur physiologique correspondrait à la substance gélatineuse de la zooglée, est essentiellement le protoplasme de la théorie cellulaire régnante, c'est-à-dire la substance que l'on considère comme l'élément le plus essentiel des phénomènes de la vie. Par contre, les granules appartiennent, au moins partiellement, à la catégorie des enclaves du pro-

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

toplasme, auxquelles on a jusqu'ici attribué un rôle moins important. Ainsi Altmann considère les granulations de mélanine des cellules pigmentées comme les bioblastes, et le protoplasme qui les unit, comme de la substance intergranulaire. De même, Altmann renverse complètement la valeur physiologique des substances constitutives du noyau : les granules sont renfermés dans le suc nucléaire, tandis que la substance intergranulaire correspond au réseau nucléaire chromatique.

A notre avis, sous le terme granules, Altmann a réuni des éléments de valeur morphologique très différente, qui appartiennent partiellement à la catégorie des produits du protoplasme. Le mérite principal de ces recherches d'Altmann sera d'avoir été entreprises à l'aide de méthodes nouvelles ; quant à la théorie des bioblastes qu'il a fondée en s'appuyant sur ces études, elle ne ralliera que peu d'adeptes (comparer la fin du chapitre IX).

e) Uniformité du protoplasme comme substance ; diversité des corps cellulaires

Chez tous les organismes, le protoplasme se présente comme une substance essentiellement uniforme. A l'aide de nos moyens actuels d'investigation nous ne pouvons découvrir de différence essentielle entre le protoplasme d'une cellule animale, celui d'une cellule végétale ou celui d'un organisme monocellulaire. Cette identité n'est naturellement qu'apparente ; elle ne repose que sur l'insuffisance de nos moyens d'observation. En effet, comme dans tout organisme le processus de la vie s'accomplit d'une façon qui lui est propre, et comme le protoplasme, abstraction faite du noyau, est le siège principal des divers phénomènes de la vie, il est clair que les différences qui existent entre les organismes doivent dépendre de différences du protoplasme. Nous devons donc supposer, en théorie, qu'il existe entre le protoplasme des divers organismes des différences tant en ce qui concerne la composition que la structure de cette substance. Il est vraisemblable que ces différences importantes sont de nature moléculaire.

En dépit de l'aspect uniforme du protoplasme, les différents corps cellulaires, dont le protoplasme ne constitue qu'une partie plus ou moins considérable, offrent, pris dans leur ensemble, des aspects très différents. Ces différences consistent partiellement dans la forme extérieure des cellules ; mais elles consistent surtout dans la présence de telles ou telles substances au sein du protoplasme. Il arrive parfois que tout le corps de la cellule semble presque exclusivement formé par ces substances, tandis que, dans d'autres cas, elles font défaut. Si nous supposons ces substances extraites,

alors le corps de la cellule contiendra de nombreuses lacunes, plus ou moins étendues, entre lesquelles le protoplasme constituera un réseau parfois très délicat. Comme je l'ai dit précédemment (p. 21), il ne faut pas confondre ce réseau avec la disposition rétiforme que certains auteurs attribuent à la substance protoplasmique et que j'ai décrite dans le paragraphe précédent.

On a proposé de désigner les substances incluses dans le protoplasme sous les noms de *deutoplasme* (Van Beneden) ou de *paraplasme* (Kupffer, II, 24). Toutefois, le mot plasme ayant toujours été employé pour désigner une substance albuminoïde, et les enclaves pouvant consister en graisse, hydrates de carbone, sucs, etc., il vaut mieux ne pas se servir de ces deux expressions, et les remplacer soit par les termes généraux de *produits internes du protoplasme* et d'*enclaves de la cellule*, soit, selon le cas, par les termes *substances de réserve* et *substances sécrétées* ou encore plus spécialement par les expressions : lamelles vitellines, gouttelettes de graisse, grains d'amidon, granulations pigmentaires, etc.

Entre le protoplasme et les substances que l'on peut réunir sous le nom d'enclaves de la cellule existe une différence analogue à celle qui existe entre les substances qui constituent les organes de notre corps et les substances qui, d'abord incorporées dans notre organisme, circulent ensuite dans tous nos organes, à l'état de solution, sous forme de suc nutritif. Les premières qui se trouvent moins sous la dépendance de l'état de nutrition du corps et qui sont soumises à des variations moindres, on les appelle en physiologie *matériaux permanents ;* les dernières sont désignées sous le nom de *matériaux de consommation*. La même différence est applicable aux substances qui composent le corps de la cellule. *Le protoplasme est une substance permanente ; les substances qu'il renferme sont, au contraire, des matériaux de consommation.*

f) Divers exemples de structure du corps cellulaire

Afin de faire ressortir plus nettement encore les généralités que nous avons exposées concernant les propriétés physico-chimiques et morphologiques du corps de la cellule, nous décrirons quelques exemples spécialement intéressants. Dans ce but, nous comparerons des organismes monocellulaires, des cellules végétales et animales, et nous choisirons comme exemples d'abord des éléments dont le corps consiste presque exclusivement en protoplasme, et ensuite des éléments dont le corps renferme des enclaves diverses qui en modifient nettement l'aspect.

Comme objets principaux pour cette étude du corps cellulaire, nous

devons signaler ces organismes monocellulaires qui vivent dans l'eau ou dans la terre humide, tels que les Amibes, les Myxomycètes et les Rhizopodes ; puis, les corpuscules lymphatiques et les corpuscules blancs du sang des Vertébrés, et, enfin, les jeunes cellules végétales.

1° *Cellules dont le corps consiste presque exclusivement en protoplasme*

Une *amibe* (Fig. 7) est un petit amas de protoplasme, qui émet habituellement à sa surface de courts prolongements lobulés, appelés *pseudopodes*.

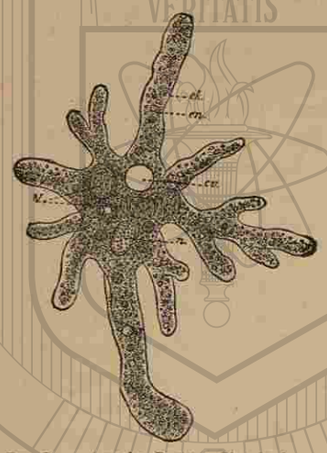


Fig. 7. — *Amoeba Proteus*. D'après Leidy. Figure empruntée à R. Hertwig. *n*, noyau ; *cv*, vacuole contractile ; *N*, ingesta ; *en*, protoplasme granuleux ; *ek*, ectoplasme.

Le corps de l'organisme est complètement nu, ce qui signifie qu'il n'est pas délimité par une mince membrane spéciale. Seule la couche superficielle du protoplasme (*ectoplasme*, *ek*) est dépourvue de granulations : elle est donc transparente. Elle est particulièrement développée dans les pseudopodes. Sous l'ectoplasme siège le protoplasme granuleux, plus foncé (*en*), dans lequel est logé le noyau vésiculeux (*n*).

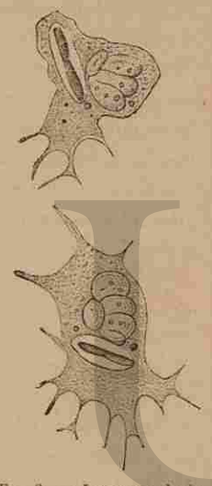


Fig. 8. — *Leucocyte de la Grenouille, contenant une bactérie en partie digérée. La bactérie est colorée par la vésuvine.* Les deux images représentent deux stades du mouvement d'une même cellule. D'après Metschnikoff, fig. 54.

Les *corpuscules blancs du sang* et les *corpuscules lymphatiques* des Vertébrés présentent de grandes analogies avec une amibe ; toutefois, ils sont beaucoup plus petits (Fig. 8). Fraîchement extraits de l'animal vivant, ils constituent des amas de protoplasme plus ou moins arrondis : leur ectoplasme hyalin est à peine appréciable ; au sein de leur protoplasme granuleux, leur noyau n'apparaît, sur le frais, que d'une façon très peu nette ; parfois même on ne le distingue pas. Après un certain temps, ces corpuscules émettent des prolongements comparables aux pseudopodes des amibes.

Par contre, le *corps protoplasmique*, également nu, *des Myxomycètes ou des Rhizopodes* apparaît sous des formes très différentes. Le Myxomycète

que nous connaissons le mieux et qui forme la fleur de tan, l'*Aethalium septicum*, recouvre, pendant son état végétatif, la surface du tan, sous la

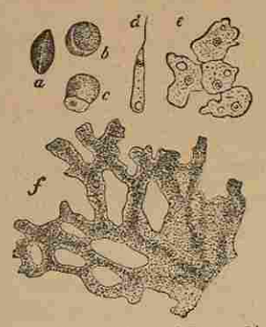


Fig. 9. — *Chondrioderma difforme*. D'après Strasburger. *f*, fragment d'un plasmodium âgé. *a*, spore desséchée. *b*, la même, gonflée dans l'eau. *c*, spore dont le contenu est en voie d'expulsion. *d*, zoospore. *e*, myxamibes provenant de la transformation de zoospores ; elles commencent à se réunir en un plasmodium. En *d* et en *e* on distingue des vacuoles contractiles.

forme d'une mince couche de protoplasme (*plasmodium*) très étendue.

Le *Chondrioderma*, dont un fragment est représenté dans la figure 9, est un Myxomycète très proche parent du précédent.

Le bord du plasmodium présente de nombreux filaments protoplasmiques, les uns épais, les autres extrêmement minces ; ils sont réunis en un réseau élégant. Les filaments épais montrent aussi une mince couche d'ectoplasme homogène, enveloppant du protoplasme granuleux. Les fins filaments ne présentent pas cette différenciation. Dans la masse protoplasmique, parfois très étendue, sont répartis partout de très nombreux noyaux, fort exigus.

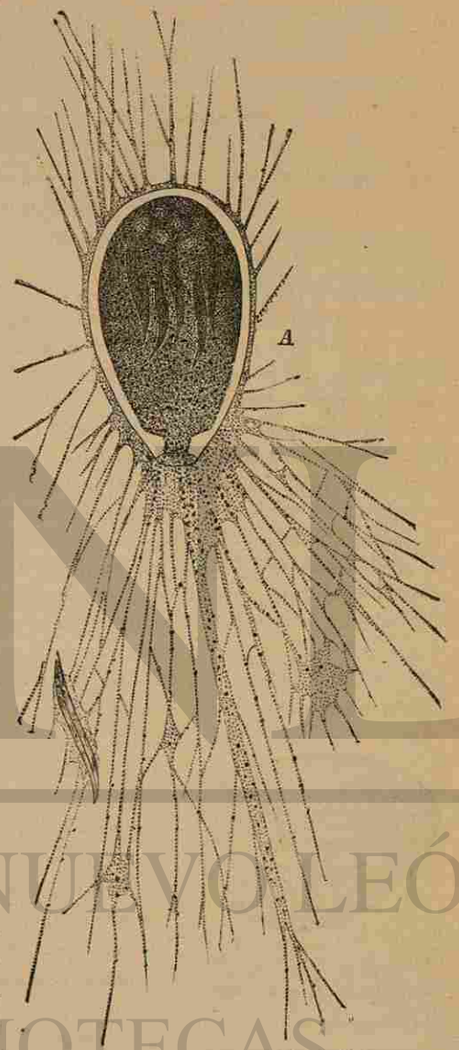


Fig. 10. — *Gromia oviformis*. D'après M. Schultze.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Parmi les Rhizopodes dont de nombreuses espèces vivent dans les eaux douces et dans les eaux salées, le *Gromia oviformis* (Fig. 10) est un objet qu'ont rendu célèbre les études de Max Schultze (I, 29). Le corps protoplasmique granuleux, pourvu de quelques petits noyaux, d'une part, remplit une carapace ovoïde, dont un pôle présente un large orifice, et, d'autre part, il sort extérieurement par cet orifice et revêt, d'une mince couche, la surface de la carapace. Si l'organisme n'est pas excité, le protoplasme superficiel s'irradie en des pseudopodes très grêles, atteignant souvent une longueur étonnante et projetés en tous sens dans l'eau. D'autres pseudopodes se résolvent en de nombreux filaments ou bien envoient des branches collatérales, qui les unissent aux pseudopodes voisins.

La substance si remarquable qui constitue le corps des organismes inférieurs que nous venons de décrire a été désignée par Dujardin sous le nom de sarcode, parce qu'elle peut exécuter des mouvements comme la substance musculaire des animaux supérieurs. Sous l'influence de la théorie cellulaire de Schleiden-Schwann, on chercha à démontrer que le sarcode se compose de cellules très petites et à ramener les organismes sarcodiques au schéma des cellules. Cependant cette question reçut une tout autre solution. En raison de la similitude de ses manifestations vitales, Cohn (I, 7), Unger et d'autres auteurs comparèrent le sarcode au contenu protoplasmique d'une cellule végétale. Max Schultze (I, 29), de Bary (I, 2) et Hoeckel (I, 10) mirent hors de doute l'identité du sarcode et du protoplasme des cellules animales et végétales, et c'est cette identité qui servit à Max Schultze pour réformer, comme nous l'avons dit, la théorie cellulaire et pour fonder sa théorie du protoplasme (voir p. 7).

Dans les Amibes, les cellules lymphatiques, les Myxomycètes et les Rhizopodes, nous avons appris à connaître des corps cellulaires nus. Chez les plantes presque toujours, et très souvent chez les animaux, les corps des cellules sont entourés d'une substance épaisse et solide (membrane, substance intercellulaire) et forment avec elle une cellule dans le sens propre du mot. Comme exemples, nous décrirons de jeunes cellules du voisinage du point végétatif d'une plante et les cellules cartilagineuses de la larve de Salamandre.

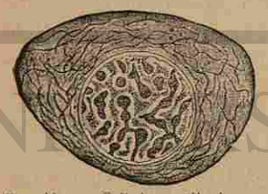


Fig. 11. — *Cellule cartilagineuse vivante de la larve de Salamandre, fortement grossie, avec substance filaire nettement marquée.* D'après Flemming Fig. empruntée à Hatschek (fig. 2).

Aux points végétatifs des plantes (Fig. 12, A) les cellules, qui s'y multiplient activement, sont très petites et très semblables à des cellules animales. Elles ne sont séparées les unes des autres que par de très minces parois de cellulose. Ces petites cavités sont complètement remplies par le corps de la cellule,

qui, abstraction faite du noyau et des futurs chloroplastes, consiste exclusivement en un protoplasme finement granuleux.

Les *cellules cartilagineuses* des jeunes larves de Salamandre sont recommandées par Flemming comme le meilleur objet permettant d'étudier à l'état vivant les structures du protoplasme. Le corps cellulaire, qui pendant la vie remplit complètement, comme dans les jeunes cellules végétales, les cavités creusées à l'intérieur de la substance fondamentale du cartilage, est « parcouru par des filaments assez réfringents, sinueux et dont le diamètre n'atteint pas 1 μ ; ils sont généralement plus serrés autour du noyau et en même temps plus onduleux ; la périphérie des cellules est parfois complètement ou presque entièrement dépourvue de filaments ; d'autres fois cependant cette différence n'existe pas, et même on rencontre à la périphérie des filaments très serrés ».

2° *Corps cellulaires dont le protoplasme renferme de nombreuses et diverses enclaves*

Chez les plantes et les organismes monocellulaires le protoplasme renferme très fréquemment des gouttelettes d'un liquide tenant en solution des sels, du sucre et des albuminates (albumine circulante). Plus on s'écarte des points végétatifs où sont amassées les petites cellules, exclusivement protoplasmiques, que nous avons décrites plus haut (Fig. 12, A), plus les cellules s'agrandissent (C), en même temps que leur membrane cellulosique s'épaissit ; elles atteignent souvent plus de cent fois leur volume primitif. A cet accroissement considérable ne correspond cependant pas une augmentation notable du corps protoplasmique. Jamais la cavité d'une de ces grandes cellules végétales n'est exclusivement remplie de protoplasme granuleux. L'accroissement de la cellule est plutôt le résultat de l'absorption progressive d'un liquide par le protoplasme des petites cellules primitives du sommet végétatif : ce liquide se sépare du protoplasme, sous forme de suc cellulaire, et s'accumule en des vacuoles. Le corps de la cellule prend alors un aspect alvéolaire (Fig. 12, B, *s*).

D'un petit amas de protoplasme, dans lequel siège le noyau, partent des lamelles protoplasmiques plus ou moins délicates : elles forment des cloisons entre les diverses vacuoles et s'unissent finalement en une couche pariétale continue (*utricule primordiale*), qui est intimement appliquée contre la face interne de la membrane cellulosique (*h*).

De cette disposition dérivent deux états différents, que l'on rencontre dans les cellules végétales adultes. Le suc cellulaire continuant à devenir plus abondant, les vacuoles grossissent en même temps que les cloisons

protoplasmiques s'amincissent. Celles-ci finissent par se rompre partiellement, de sorte que les diverses vacuoles s'unissent en une seule. Le corps protoplasmique se trouve alors transformé en une couche assez mince, appliquée contre la membrane cellulaire, et d'où partent des travées ou des filaments protoplasmiques plus ou moins nombreux qui tra-

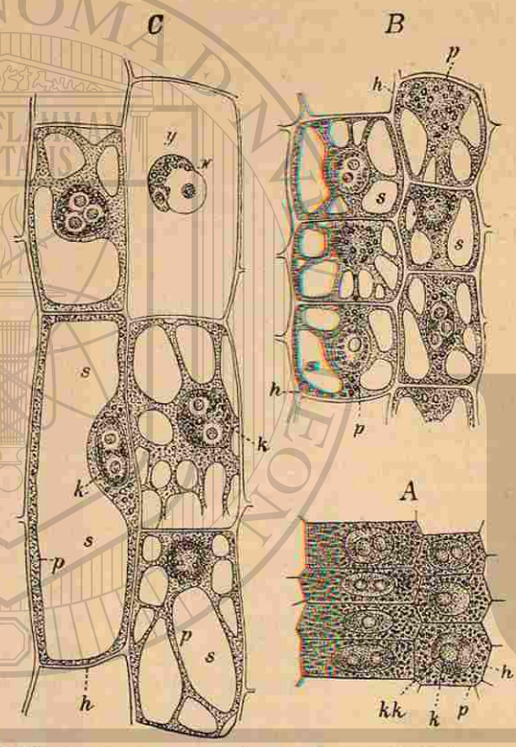


Fig. 12. — *Cellules prises dans la zone moyenne du parenchyme cortical de la racine du Fritillaria imperialis. Coupe longitudinale grossie cinq cent cinquante fois.* D'après Sachs (II, 33, fig. 75). *A*, très jeunes cellules, encore dépourvues de suc nucléaire, et situées immédiatement au-dessus du sommet de la racine. *B*, les mêmes cellules à deux millimètres de la pointe de la racine : le suc cellulaire *s* forme dans le protoplasme *p* des gouttelettes isolées séparées par des parois de protoplasme. *C*, les mêmes cellules à environ 7 à 8 millimètres de la pointe : les deux cellules inférieures de droite sont vues par leur face antérieure ; la grande cellule inférieure de gauche est vue en coupe optique ; la cellule supérieure de droite a été ouverte par le rasoir, et son noyau présente, sous l'influence de l'eau qui a pénétré par l'ouverture, un phénomène particulier de gonflement (*xy*). *k*, noyau ; *kk*, nucléole ; *h*, membrane.

versent la grande vacuole (Fig. 12, C, à droite, et Fig. 13). Dans d'autres cas enfin, même les travées protoplasmiques de l'intérieur de la cellule n'existent plus. Le corps protoplasmique consiste alors uniquement en une mince utricule, qui, pour employer une comparaison de Sachs (II, 33), revêt la face interne de la cavité cellulaire à la façon de la tapisserie qui recouvre les murs d'une chambre : elle délimite de la sorte une seule vaste

vacuole remplie de suc cellulaire (Fig. 12, C, cellule inférieure de gauche, et Fig. 59). Dans les cellules très grandes l'utricule est parfois si mince que, si l'on fait abstraction du noyau, c'est à peine si on la distingue même à l'aide de forts grossissements, et pour la mettre nettement en évidence il faut employer les meilleures méthodes de recherches.

Ce sont des éléments comme ceux que nous venons de décrire, qui avaient servi aux études des anciens auteurs, tels que Treviranus,



Fig. 13. — *Cellule d'un poil staminal de Tradescantia virginica.* Grossissement : 240 diamètres. D'après Strasburger, Bot. Practikum, fig. 23.

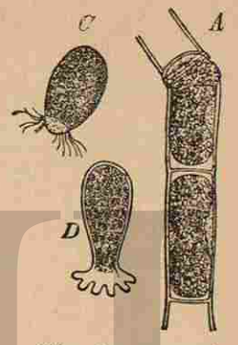


Fig. 14. — *Œdogonium en sporaison.* D'après Sachs. Figure empruntée à R. Heatwig. Zool., fig. 110. *A*, fragment de l'algue filamenteuse, dont le contenu est en voie d'expulsion. *C*, zoospore provenant du contenu d'une cellule. *D*, zoospore se préparant à la germination.

Schleiden et Schwann ; c'est à l'aide de ces éléments qu'ils ont formé leur conception de l'essence de la cellule. Quoi d'étonnant qu'ils aient vu dans la membrane et le noyau les parties essentielles de la cellule, et qu'ils aient méconnu l'importance du protoplasme ! Cependant, dans la cellule végétale, le protoplasme est aussi la substance vivante par excellence. Il peut vivre sans être en connexion avec la membrane, ainsi que le prouve à l'évidence l'observation que je vais relater, et qui a joué un rôle important dans l'histoire de la théorie cellulaire (I, 7). Chez beaucoup d'algues (*Œdogonium*, Fig. 14), au moment de la reproduction, tout le corps protoplasmique se détache de la paroi cellulosique, expulse le liquide qu'il renferme, et se ramasse sous un volume moindre. Il en résulte qu'il ne remplit plus la cavité cellulaire : il constitue bientôt une zoospore nue, sphérique ou ovoïde (A). Après un certain temps, cette zoospore rompt son ancienne enveloppe cellulosique et sort librement par le point de rupture : elle se meut assez rapidement dans l'eau au moyen de cils vibratiles (C), qui se sont développés à sa surface ; puis, après un certain

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

temps, elle entre au repos (D) et sécrète alors à sa surface une nouvelle membrane solide. La nature elle-même nous a donc fourni la meilleure preuve que le corps protoplasmique est, en soi, l'organisme élémentaire vivant proprement dit.

Le protoplasme sans membrane de certains Protozoaires, Rhizopodes et Radiolaires forme parfois des vacuoles aussi nombreuses et du suc cel-

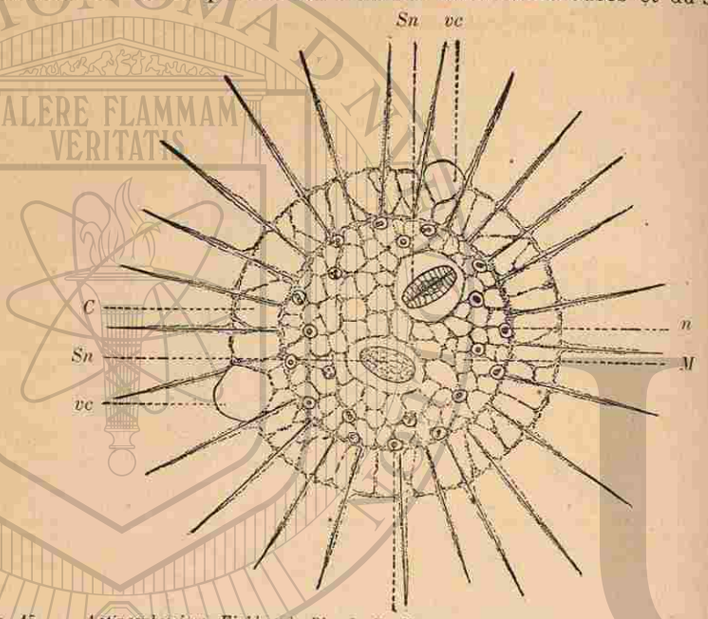


Fig. 15. — *Actinosphærium Eichhorni.* D'après R. Hertwig, Zool., fig. 117. *M*, substance médullaire avec noyau (*n*). *C*, substance corticale avec vacuoles contractiles (*vc*). *Sn*, substance nutritive.

lulaire aussi abondant que dans les cellules végétales. La figure 15 représente le corps d'aspect alvéolaire d'un *Actinosphærium :* il ressemble complètement à une fine écume d'albumine ou de savon obtenue par fouettement. Toute l'étendue du corps est parcourue par d'innombrables vacuoles, plus ou moins volumineuses, remplies d'un liquide et séparées seulement par de très délicates cloisons de protoplasme, consistant en une substance fondamentale qui contient des granulations.

Grâce à la formation des vacuoles, le corps protoplasmique devient très lâche, et les minces lamelles de protoplasme sont mises en relation immédiate avec le suc nutritif que contiennent les vacuoles. Cette disposition facilite considérablement les phénomènes de nutrition. On peut se la représenter comme un mode d'accroissement interne des surfaces, par opposition à l'accroissement externe que détermine la formation des pseudopodes ramifiés (Fig. 10) dont le but est le même.

Contrairement à ce qui existe dans les cellules végétales, la formation des vacuoles et la séparation du suc cellulaire sont extrêmement rares dans les cellules animales : on les rencontre cependant dans les cellules de la corde dorsale. Par contre, les cellules animales renferment fréquemment des enclaves, dont l'état d'agrégation est plus ou moins solide : des gouttelettes de glycogène et de mucus, des globules de graisse, des fragments d'albumine, etc. Lorsque ces enclaves sont très abondantes, le protoplasme du corps cellulaire peut se transformer aussi en un réseau alvéolaire, comme chez *Actinosphærium* (Fig. 15), ou en un réticulum, comme dans la cellule du *Tradescantia* (Fig. 13) ; seulement les espaces intermédiaires sont remplis par des substances plus denses, au lieu de l'être par du suc cellulaire.

Les plus beaux exemples de cette disposition nous sont fournis par les

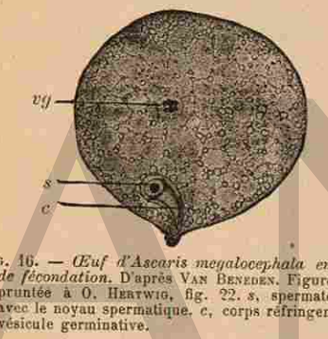


Fig. 16. — *Œuf d'Ascaris megalocephala en voie de fécondation.* D'après Van Beneden. Figure empruntée à O. Hertwig, fig. 22. *s*, spermatozoïde avec le noyau spermatique. *c*, corps réfringent. *vg*, vésicule germinative.

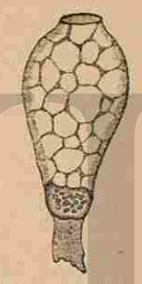


Fig. 17. — *Cellule caliciforme de l'épithélium de la vessie de Squatina vulgaris, durcie par le liquide de Müller.* D'après List, pl. I, fig. 9.

cellules-œufs de diverses espèces animales. La taille extraordinaire que ces éléments atteignent dans beaucoup de cas repose moins sur un accroissement du protoplasme que sur une apposition de substances de réserve, de composition chimique très variable, et dont les unes sont des éléments figurés, tandis que d'autres ne le sont pas. Ces substances de réserve sont destinées à être utilisées plus tard pour la nutrition de la cellule. Très fréquemment, la cellule-œuf semble complètement formée par elles. Le protoplasme ne remplit que les petits interstices qui les séparent, comme le mortier entre les pierres d'une muraille (Fig. 16). Sur une coupe d'un de ces œufs, il apparaît sous la forme d'un réseau délicat, dont les mailles, plus ou moins serrées, sont occupées par les substances de réserve. A la surface de l'œuf ainsi qu'autour de la vésicule germinative, le protoplasme constitue pourtant une couche continue, plus épaisse.

Un autre exemple d'un beau réseau protoplasmique, dû à la présence d'enclaves, nous est fourni par les cellules muqueuses des Vertébrés (Fig. 17) et des Invertébrés. Ces cellules présentent une partie élargie diri-

gée vers la surface de l'épithélium, et une partie basilaire plus étroite. La première consiste surtout en un produit de sécrétion, homogène et brillant, la substance mucigène, qui, à certains moments, sort du calice par un petit orifice situé à l'extrémité libre de la cellule, et se transforme alors en mucus. Le protoplasme est disposé en de fins filaments formant un réseau à larges mailles et parcourant la masse sécrétée; au pied de la cellule seulement, il constitue un corps plus compact, dans lequel se trouve logé le noyau.

II. — Propriétés physico-chimiques et morphologiques du noyau (nucleus)

Le noyau est une partie de la cellule tout aussi essentielle que le protoplasme. Il fut découvert, pour la première fois, en 1833, par Robert Brown (I, 5) dans des cellules végétales. Peu de temps après, Schleiden et Schwann en faisaient le centre de leur théorie de la formation des cellules. Puis l'étude du noyau resta longtemps à l'arrière-plan, pendant qu'on s'occupait plus spécialement d'étudier les manifestations vitales du protoplasme. Ce n'est guère que dans ces vingt dernières années que des découvertes importantes démontrèrent que le noyau, cet organe négligé, a une importance aussi grande que le corps protoplasmique.

On ne peut méconnaître à l'histoire du noyau une certaine analogie avec l'histoire de la théorie cellulaire. Le noyau fut considéré d'abord comme une vésicule, comme une cellule plus petite logée dans une cellule plus grande. De même que l'on reconnut ensuite que dans la cellule c'est le protoplasme qui constitue la substance vivante active, de même on reconnut plus tard que, dans le noyau, la forme vésiculeuse n'est qu'une chose accessoire, tandis que l'activité vitale de cet élément réside plutôt dans certaines substances, que renferme l'espace nucléaire et qui affectent des dispositions très diverses, selon qu'elles sont au repos ou qu'elles sont en activité physiologique.

C'est ce qu'a clairement exprimé pour la première fois R. Hertwig (II, 18) dans une petite publication intitulée: *Essai d'une conception unique des diverses formes du noyau.* « Le point le plus essentiel, dit-il, que je doive faire ressortir, pour arriver à une conception unique des diverses formes du noyau, c'est que tous les noyaux, qu'il s'agisse de cellules animales, de cellules végétales ou de protistes, sont plus ou moins complètement formés par une substance que je désignerai, avec certains auteurs, sous le nom de substance nucléaire ou de nucléine. Nous devons commencer par donner la caractéristique de cette substance, absolument

comme dans l'étude générale de la cellule on doit commencer par examiner la substance cellulaire, le protoplasme, qui constitue la partie essentielle du corps cellulaire. »

Nous ne définissons donc plus, comme Schleiden et Schwann, le noyau comme une petite vésicule siégeant dans la cellule, mais comme *un quantum de substances nucléaires spéciales, distinctes du protoplasme et jusqu'à un certain point différenciées, substances qui peuvent apparaître sous des formes très diverses, aussi bien quand elles sont à l'état de repos que quand elles sont en activité physiologique lors de la division.*

Nous examinerons successivement: d'abord la forme, la grandeur et le nombre des noyaux des cellules; puis les substances que contient le noyau, et enfin le mode de disposition de ces substances, c'est-à-dire la structure du noyau.

a) Forme, grandeur et nombre des noyaux

Habituellement, le noyau nous apparaît, tant dans les cellules végétales que dans les cellules animales, sous la forme d'un corps arrondi ou ovalaire, situé au centre de la cellule (Fig. 1, 2, 6, 16). Comme il est souvent plus riche en liquide que le protoplasme, il se distingue alors au sein du protoplasme, dans la cellule vivante, comme une tache claire à contour mat, c'est-à-dire comme une vésicule ou une vacuole. Mais ce n'est pas toujours le cas. Dans beaucoup d'éléments, les corpuscules lymphatiques, les cellules de la cornée, les cellules épithéliales des lamelles branchiales des larves de Salamandre, le noyau n'est pas visible sur le vivant; toutefois, il apparaît nettement quand la cellule est morte ou qu'elle est coagulée soit par l'eau distillée, soit par des solutions acides étendues.

Le noyau d'une foule de cellules et d'organismes inférieurs affecte des formes très variables. Tantôt il constitue un fer à cheval (divers Infusoires); tantôt c'est un long cordon, plus ou moins sinueux (Vorticelles); tantôt c'est un corps très ramifié, parcourant la cellule en tous sens (Fig. 18, B et C). C'est cette dernière forme qu'il présente notamment dans les grandes cellules glandulaires d'une foule d'Insectes (dans les tubes de Malpighi, les glandes filaires et salivaires, etc.); il en est de même dans les cellules glandulaires de *Phronima*, un crustacé.

La *grandeur* du noyau est généralement en rapport avec le volume du corps protoplasmique. Plus grand est ce dernier, plus grand est le noyau. C'est ainsi que, dans les volumineuses cellules ganglionnaires des ganglions spinaux, le noyau est très volumineux et vésiculeux. Il atteint même une taille gigantesque dans les œufs ovariens immatures : cette

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

gée vers la surface de l'épithélium, et une partie basilaire plus étroite. La première consiste surtout en un produit de sécrétion, homogène et brillant, la substance mucigène, qui, à certains moments, sort du calice par un petit orifice situé à l'extrémité libre de la cellule, et se transforme alors en mucus. Le protoplasme est disposé en de fins filaments formant un réseau à larges mailles et parcourant la masse sécrétée; au pied de la cellule seulement, il constitue un corps plus compact, dans lequel se trouve logé le noyau.

II. — Propriétés physico-chimiques et morphologiques du noyau (nucleus)

Le noyau est une partie de la cellule tout aussi essentielle que le protoplasme. Il fut découvert, pour la première fois, en 1833, par Robert Brown (I, 5) dans des cellules végétales. Peu de temps après, Schleiden et Schwann en faisaient le centre de leur théorie de la formation des cellules. Puis l'étude du noyau resta longtemps à l'arrière-plan, pendant qu'on s'occupait plus spécialement d'étudier les manifestations vitales du protoplasme. Ce n'est guère que dans ces vingt dernières années que des découvertes importantes démontrèrent que le noyau, cet organe négligé, a une importance aussi grande que le corps protoplasmique.

On ne peut méconnaître à l'histoire du noyau une certaine analogie avec l'histoire de la théorie cellulaire. Le noyau fut considéré d'abord comme une vésicule, comme une cellule plus petite logée dans une cellule plus grande. De même que l'on reconnut ensuite que dans la cellule c'est le protoplasme qui constitue la substance vivante active, de même on reconnut plus tard que, dans le noyau, la forme vésiculeuse n'est qu'une chose accessoire, tandis que l'activité vitale de cet élément réside plutôt dans certaines substances, que renferme l'espace nucléaire et qui affectent des dispositions très diverses, selon qu'elles sont au repos ou qu'elles sont en activité physiologique.

C'est ce qu'a clairement exprimé pour la première fois R. Hertwig (II, 18) dans une petite publication intitulée: *Essai d'une conception unique des diverses formes du noyau.* « Le point le plus essentiel, dit-il, que je doive faire ressortir, pour arriver à une conception unique des diverses formes du noyau, c'est que tous les noyaux, qu'il s'agisse de cellules animales, de cellules végétales ou de protistes, sont plus ou moins complètement formés par une substance que je désignerai, avec certains auteurs, sous le nom de substance nucléaire ou de nucléine. Nous devons commencer par donner la caractéristique de cette substance, absolument

comme dans l'étude générale de la cellule on doit commencer par examiner la substance cellulaire, le protoplasme, qui constitue la partie essentielle du corps cellulaire. »

Nous ne définissons donc plus, comme Schleiden et Schwann, le noyau comme une petite vésicule siégeant dans la cellule, mais comme *un quantum de substances nucléaires spéciales, distinctes du protoplasme et jusqu'à un certain point différenciées, substances qui peuvent apparaître sous des formes très diverses, aussi bien quand elles sont à l'état de repos que quand elles sont en activité physiologique lors de la division.*

Nous examinerons successivement: d'abord la forme, la grandeur et le nombre des noyaux des cellules; puis les substances que contient le noyau, et enfin le mode de disposition de ces substances, c'est-à-dire la structure du noyau.

a) Forme, grandeur et nombre des noyaux

Habituellement, le noyau nous apparaît, tant dans les cellules végétales que dans les cellules animales, sous la forme d'un corps arrondi ou ovalaire, situé au centre de la cellule (Fig. 1, 2, 6, 16). Comme il est souvent plus riche en liquide que le protoplasme, il se distingue alors au sein du protoplasme, dans la cellule vivante, comme une tache claire à contour mat, c'est-à-dire comme une vésicule ou une vacuole. Mais ce n'est pas toujours le cas. Dans beaucoup d'éléments, les corpuscules lymphatiques, les cellules de la cornée, les cellules épithéliales des lamelles branchiales des larves de Salamandre, le noyau n'est pas visible sur le vivant; toutefois, il apparaît nettement quand la cellule est morte ou qu'elle est coagulée soit par l'eau distillée, soit par des solutions acides étendues.

Le noyau d'une foule de cellules et d'organismes inférieurs affecte des formes très variables. Tantôt il constitue un fer à cheval (divers Infusoires); tantôt c'est un long cordon, plus ou moins sinueux (Vorticelles); tantôt c'est un corps très ramifié, parcourant la cellule en tous sens (Fig. 18, B et C). C'est cette dernière forme qu'il présente notamment dans les grandes cellules glandulaires d'une foule d'Insectes (dans les tubes de Malpighi, les glandes filaires et salivaires, etc.); il en est de même dans les cellules glandulaires de *Phronima*, un crustacé.

La *grandeur* du noyau est généralement en rapport avec le volume du corps protoplasmique. Plus grand est ce dernier, plus grand est le noyau. C'est ainsi que, dans les volumineuses cellules ganglionnaires des ganglions spinaux, le noyau est très volumineux et vésiculeux. Il atteint même une taille gigantesque dans les œufs ovariens immatures : cette

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

taille correspond d'ailleurs au volume de ces œufs. Il en résulte que l'on peut aisément, à l'aide d'aiguilles, extraire le noyau des œufs immatures des Poissons, Amphibiens et Reptiles et l'isoler : il apparaît alors à l'œil nu comme un petit point. Cette règle offre cependant des exceptions. En effet, ces œufs qui, lorsqu'ils ne sont pas mûrs, possèdent un noyau si con-

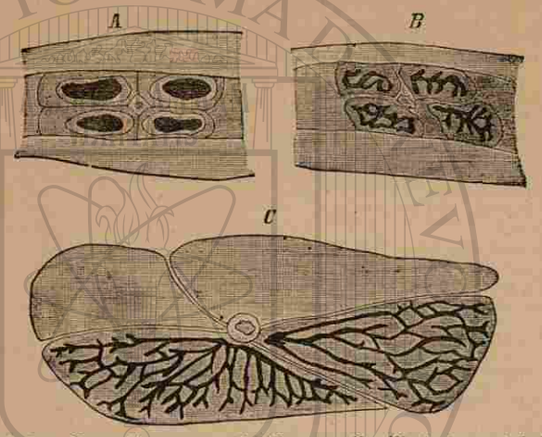


Fig. 18. — D'après Paul Mayer. Figure empruntée à Korschelt (fig. 12). *A*, fragment de la septième patte d'un jeune *Phronima*, long de 5 millimètres. Grossissement : 90 diamètres. *B*, fragment de la sixième patte d'un *Phronimella* demi-adulte, même grossissement. *C*, un groupe de cellules de la glande de la sixième patte du *Phronimella* : le noyau n'est représenté que dans deux cellules. Même grossissement.

sidérable, quand ils sont mûrs ou fécondés renferment un noyau si exigu que l'on ne peut le déceler que très difficilement.

Les organismes inférieurs de grande taille ont souvent un seul noyau volumineux : c'est le cas, notamment, pour la vésicule interne d'une foule de Radiolaires.

Enfin, en ce qui concerne le *nombre* des noyaux, d'habitude chaque cellule végétale ou animale n'en possède qu'*un*. Cependant certaines cellules font exception. Les cellules hépatiques en ont fréquemment deux ; on en trouve même jusqu'à cent et plus dans les cellules géantes de la moelle osseuse, dans les ostéoclastes et dans les cellules de maintes tumeurs. Comme Schmitz l'a découvert, les cellules de beaucoup de champignons et de maints végétaux inférieurs, Cladophores (Fig. 19) et Siphonées (*Botrydium*, *Vaucheria*, *Caulerpa*, etc.), se caractérisent par la présence de *plusieurs noyaux*.

Il en est de même pour de nombreux organismes inférieurs, tels que les Myxomycètes, beaucoup de Monothalames et de Polythalames, des Radiolaires et des Infusoires (*Opalina ranarum*). Ici les noyaux sont souvent si petits et si nombreux que l'on n'a pu en déceler la présence que dans ces

tout derniers temps, en se servant des méthodes de coloration les plus perfectionnées (Myxomycètes).

b) Substances du noyau

La composition chimique du noyau est assez compliquée. On y rencontre deux et très souvent trois ou quatre substances protéiniques, chimiquement définies, que l'on peut distinguer au microscope. Les deux substances constantes sont la nucléine ou chromatine et la paranucléine ou pyrénine ; on trouve généralement encore, dans le noyau, de la linine, du suc nucléaire et de l'amphipyrénine.

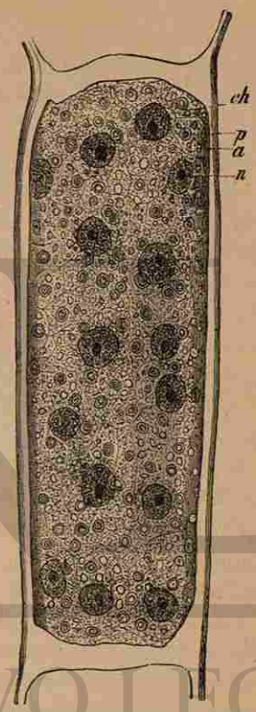


Fig. 19. — *Cladophora glomerata*. *Une cellule du filament traité par l'acide chromique et le carmin*. D'après Strasburger, Bot. Prakt., fig. 121. *n*, noyau cellulaire ; *ch*, chromatophores ; *p*, amyloplaste ; *a* grain d'amidon. Grossissement : 540 diamètres.

La *nucléine* ou *chromatine* est la substance protéinique la plus caractéristique du noyau ; c'est elle aussi qui est habituellement la plus abondante. A l'état frais, elle affecte un aspect semblable au protoplasme non granuleux, dont elle se distingue essentiellement par sa façon de se comporter vis-à-vis de certaines matières colorantes. Quand elle est coagulée par les réactifs, elle retient énergiquement, ainsi que Gerlach l'a découvert, les matières colorantes des solutions de carmin, d'hématoxyline et de couleurs d'aniline. Cette réaction, la nucléine la présente à un plus haut degré lorsque le noyau se prépare à la division ou lorsqu'il se divise que lorsqu'il est au repos. On ne sait pas encore positivement s'il s'agit là de phénomènes chimiques ou de phénomènes physiques. Les méthodes de coloration sont déjà tellement perfectionnées que l'on arrive facilement à ne laisser apparaître nettement que la nucléine du noyau, en laissant incolores ou très faiblement colorés le restant du contenu du noyau et le corps protoplasmique de la cellule. On arrive même à faire apparaître dans un corps protoplasmique relativement volumineux des particules de nucléine, dont la taille ne dépasse guère celle d'une bactérie. C'est le cas notamment pour la tête du spermatozoïde ou pour les chromosomes du fuseau de direction, dont on décèle la présence dans de grandes cellules-œufs.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Un jour peut-être les faits suivants signalés par Fol (II, 13) acquerront une grande portée théorique. « La coloration que prend le noyau dans une solution tinctoriale neutre est toujours de la nuance que prend la couleur en question lorsqu'on y ajoute de faibles quantités d'une substance basique. C'est ainsi, par exemple, que, lorsque la solution est faiblement alcaline, le carmin aluné prend une teinte lilas, l'hématoxyline violette de Bœhmer devient bleue, la ribésine rouge devient bleu verdâtre, et la matière colorante rouge du chou rouge devient verte. De même, lorsque les noyaux de cellules sont traités par des solutions neutres de ces substances, ils prennent une coloration lilas dans le carmin aluné, bleue dans l'hématoxyline, bleu clair dans la ribésine, et verte dans la matière colorante du chou rouge. *La partie colorable du noyau* (la nucléine) *se comporte donc, en général, comme un corps faiblement alcalin vis-à-vis des substances tinctoriales qu'elle fixe.* » (Fol.)

Mais la nucléine montre encore d'autres réactions chimiques caractéristiques, qu'il ne faut pas perdre de vue lorsqu'on veut conserver les structures du noyau (Schwartz, II, 37; Zacharias, II, 43 à 45). Elle



Fig. 20. — *Ascaris megalocephala, type bivalent. A*, noyau au repos d'une cellule spermatique primordiale. *B*, noyau d'une spermatomère recueillie dans la partie initiale de la zone d'accroissement du testicule. *C*, noyau au repos d'une spermatomère de la zone d'accroissement. *D*, noyau vésiculeux d'une spermatomère recueillie dans la partie initiale de la zone de division et se préparant à se diviser.

gonfle dans l'eau distillée, ainsi que dans les solutions alcalines très étendues, par exemple dans les solutions à 2 0/0 de sel marin, de sulfate magnésique, de phosphate monopotassique et d'eau de chaux. Quand on la traite par des solutions de 10 à 20 0/0 de ces sels, elle s'y dissout complètement peu à peu, après s'être gonflée. Il en est de même quand on la traite par un mélange de ferrocyanure de potassium et d'acide acétique ou par des sels acides concentrés, ou bien quand on la soumet à la digestion trypsique. Dans l'acide acétique de 1 à 50 0/0 elle se précipite et se distingue alors nettement du protoplasme par une réfringence plus considérable et un éclat particulier. Dans l'espace nucléaire elle nous apparaît (Fig. 20) soit sous forme de granulations isolées (A), soit sous forme d'un fin réseau (B, C) ou de filaments (D).

Miescher (II, 49) a cherché à préparer à l'état de pureté la nucléine des corpuscules du pus et de la tête des spermatozoïdes animaux. L'acide phosphorique, dont elle renferme 3 0/0 au moins, joue un rôle important dans sa composition. Divers faits tendent à prouver que la nucléine du

noyau « est la combinaison d'un corps albuminoïde avec un complexus atomique organique renfermant de l'acide phosphorique ». (Kossel, II, 35.) A ce complexus on a donné le nom d'acide nucléinique, et Miescher lui attribue la formule $C_{29}H_{49}N_9P_3O_{22}$.

« Sous l'action prolongée des acides ou des alcalis étendus, même conservée simplement à l'état humide, la nucléine se décompose en albumine et en bases richement azotées, en même temps qu'il se sépare de l'acide phosphorique. Les deux derniers produits de décomposition se forment aussi aux dépens de l'acide nucléinique. Les bases sont de l'adénine, de l'hypoxanthine, de la guanine et de la xanthine. »

La *paranucléine* ou *pyrénine* est une substance protéinique qui ne fait défaut dans aucun noyau. Cependant le rôle qu'elle joue dans les phénomènes vitaux du noyau est encore bien obscur et moins bien connu que celui de la nucléine. Elle se montre dans le noyau sous la forme de petites sphères, que l'on décrit sous le nom de nucléoles vrais (Fig. 20).

Les corpuscules de paranucléine résistent à tous les réactifs qui font gonfler les substances de la nucléine, l'eau distillée et les solutions alcalines très étendues de chlorure sodique, de sulfate magnésique, de phosphate monopotassique et d'eau de chaux. Pendant que les éléments formés par la nucléine disparaissent et que l'espace nucléaire prend un aspect homogène, les éléments formés par la nucléine se montrent avec une grande netteté et toujours mieux que dans le noyau vivant. Schleiden et Schwann, qui traitaient habituellement les tissus par l'eau, avaient déjà reconnu les nucléoles.

Un réactif très utile pour les rendre visibles est l'acide osmique, qui les rend particulièrement réfringents, tandis qu'il fait pâlir les éléments nucléiniens.

La paranucléine se comporte tout autrement que la nucléine vis-à-vis de l'acide acétique de 1 à 50 0/0. Tandis que la nucléine se coagule et prend un aspect très brillant, les nucléoles gonflent plus ou moins et peuvent devenir tout à fait transparents, sans toutefois se dissoudre; cependant, lorsqu'on lave ensuite l'acide acétique, ils se ratatinent et redeviennent plus visibles.

Une autre réaction distinctive entre la paranucléine et la nucléine consiste en ce que la première est insoluble dans le sel marin à 20 0/0, dans les solutions saturées de sulfate magnésique, dans le phosphate monopotassique à 1 0/0 et à 5 0/0, dans le ferrocyanure de potassium additionné d'acide acétique, dans le sulfate de cuivre; enfin, elle se digère très difficilement dans la trypsine.

Les matières colorantes nous offrent encore le moyen d'établir certains caractères distinctifs entre la nucléine et la paranucléine. Ainsi que

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Zacharias l'a fait observer, et comme je puis le confirmer d'une manière générale, les éléments nucléiniens se colorent d'une façon très intense dans les solutions tinctoriales acides (carmin acétique, méthyle acétique), tandis que les éléments paranucléiniens restent à peu près incolores. Inversement, ces derniers se colorent mieux que les premiers dans les solutions tinctoriales ammoniacales, comme le carmin ammoniacal, etc. Diverses substances colorantes, comme l'éosine, la fuchsine acide, etc., ont une très grande affinité pour la paranucléine. Grâce à cette circonstance, on peut, en employant simultanément deux matières colorantes, obtenir une double coloration telle que les éléments nucléiniens fixent l'une d'elles, tandis que les éléments paranucléiniens fixent l'autre (fuchsine et vert solide ; hématoxyline et éosine ; mélange de Biondi, etc.). L'essence du processus de coloration étant encore mal connue, il n'est pas possible pour le moment d'établir des règles décisives concernant la colorabilité des deux substances du noyau.

Je considère la nucléine et la paranucléine comme les substances essentielles du noyau, sur la présence desquelles reposent en toute première ligne les fonctions physiologiques de cet organe. Elles me paraissent présenter entre elles des relations déterminées. Flemming (II, 10) suppose que les nucléoles sont des points spéciaux de reproduction et d'accumulation de la nucléine, dont ils représenteraient peut-être un état chimique préalable. Les observations que nous possédons actuellement ne suffisent pas pour résoudre cette question.

D'une importance plus secondaire me semblent être trois autres substances que l'on distingue encore dans le noyau, et qui peut-être n'y existent pas toujours. Ces substances sont la *linine*, le *suc nucléaire* et l'*amphipyrénine*.

Sous le nom de *linine*, Schwartz (II, 37) désigne la substance des filaments qui souvent forment dans l'espace nucléaire un réseau ou une charpente, et ne se colorent pas dans les matières colorantes habituelles du noyau. Par ses réactions chimiques, la linine se distingue essentiellement de la nucléine, qui se trouve généralement appliquée contre elle, sous forme de granulations et de fragments (Fig. 20, A et C). Sous maints rapports, la linine ressemble à la plastine du corps cellulaire, et c'est ce nom que Zacharias lui donne.

Le *suc nucléaire* est tantôt très peu abondant, tantôt très répandu. Il remplit les interstices entre les éléments nucléiniens, lininiens et paranucléiniens. On peut le comparer au suc cellulaire du protoplasme vacuolaire, et il joue dans la nutrition des substances du noyau un rôle semblable à celui qu'accomplit le suc cellulaire dans la nutrition du protoplasme. Sous l'action de divers réactifs : alcool absolu, acide chromique, etc., il se

forme dans le suc nucléaire un précipité finement granuleux, production artificielle, qu'il ne faut pas confondre avec une structure normale. Il renferme donc diverses substances en solution, parmi lesquelles peut-être se trouve un albuminate, auquel Zacharias donne le nom, bien inutile, de paralinine.

Enfin, sous le nom d'*amphipyrénine*, Zacharias comprend la substance de la membrane, qui sépare l'espace nucléaire du protoplasme, comme la membrane cellulaire sépare le protoplasme du monde extérieur. La présence d'une membrane nucléaire est souvent aussi difficile à démontrer qu'il est difficile de trancher la question de savoir si toute cellule est ou n'est pas délimitée par une membrane cellulaire. Elle est cependant facile à mettre en évidence dans les grandes vésicules germinatives d'une foule d'œufs, des Amphibiens par exemple, où elle possède même une consistance considérable. C'est à cette circonstance que l'on doit de pouvoir aisément extraire, à l'aide d'aiguilles, sans la léser, la vésicule germinative des œufs immatures. On peut alors rompre la membrane nucléaire avec une aiguille : le contenu du noyau s'écoule, dans ce cas, et se répand dans le liquide au sein duquel on l'étudie. Dans d'autres cas, la membrane nucléaire fait défaut : alors la substance du noyau et le protoplasme sont en contact immédiat. C'est ce que Flemming (II, 10) a constaté dans les cellules du sang des Amphibiens ; c'est aussi ce que j'ai observé, à un stade déterminé de la spermatogenèse des Nématodes (Fig. 20, B).

Comme pour le corps protoplasmique de la cellule, Altmann a aussi cherché à établir pour le noyau une composition granulaire, en se servant d'une coloration spéciale, par la cyanine. Il est parvenu de cette façon à colorer d'une façon intense le suc nucléaire, qui occupe les mailles du réseau nucléaire, et à y faire apparaître des granules, tandis que le réseau nucléaire reste incolore, ce qui fait qu'Altmann le considère comme formé de substance intergranulaire. Altmann a ainsi obtenu l'image négative de la structure du noyau, telle qu'elle apparaît quand on colore le réseau nucléaire à l'aide des matières colorantes habituelles. Altmann considérant les granules comme la partie essentielle du noyau, il en résulte que, dans son opinion, la signification des substances du noyau est précisément l'inverse de celle qu'on lui attribue généralement aujourd'hui lorsqu'on regarde le suc nucléaire comme ayant une valeur moindre que la nucléine et la paranucléine.

c) Structure du noyau. — Exemples de la diversité de sa constitution

Les substances que nous venons d'étudier, et parmi lesquelles la nucléine et la paranucléine ne font jamais défaut, se montrent dans les

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

noyaux des diverses cellules végétales et animales, sous des formes très différentes. La nucléine notamment affecte dans l'espace nucléaire tantôt la forme de fines granulations, tantôt la forme de filaments, tantôt la forme d'un réseau, tantôt la forme d'une charpente alvéolaire. De plus, pendant les différentes phases de la vie d'une même cellule, l'une de ces structures peut se convertir en une autre.



Fig. 21. — *Filament spermatique de Salamandra maculata. t*, tête ; *pi*, pièce intermédiaire ; *ft*, filament terminal ; *p*, pointe ; *mo*, membrane ondulante.

La définition du noyau doit donc complètement faire abstraction de cette diversité de forme. De même que le protoplasme occupe la place principale dans la définition de la cellule, de même, dans la définition du noyau, la place principale revient à la substance active que cet élément contient. « Le noyau est un quantum de substances nucléaires spéciales, distinctes du protoplasme et jusqu'à un certain point différenciées. » Il en résulte que dans toutes les descriptions du noyau il faut que l'on tienne, plus qu'on ne le fait habituellement, compte de la constitution matérielle de ses diverses parties structurales.

Afin de faire ressortir la diversité de structure que montre le noyau au repos, nous en décrirons un certain nombre d'exemples.

Si nous faisons abstraction des relations moléculaires dont nous parlerons plus tard, il est incontestable que c'est le *noyau du spermatozoïde mûr* qui nous offre la *structure la plus simple*. Lorsque les cellules spermatiques ont acquis, comme c'est généralement le cas, la forme filamenteuse, qui est la plus propre à leur pénétration dans l'œuf, le noyau constitue l'extrémité antérieure, c'est-à-dire la tête, du filament. Chez *Salamandra maculata*, la tête du spermatozoïde a la forme d'un glaive terminé en une pointe effilée (Fig. 21, *t*, *p*) : elle est formée par de la nucléine condensée, qui semble homogène, même quand on l'examine sous les plus forts grossissements. A la tête fait suite un élément cylindrique, court, d'aspect homogène également : c'est la pièce intermédiaire (*pi*), qui offre les réactions de la paranucléine. Il est donc vraisemblable que l'on doive la rattacher à la portion nucléaire du spermatozoïde, ce que prouve d'ailleurs la suite de son évolution, comme nous l'établirons ultérieurement.

Dans les éléments spermatiques qui ont conservé la forme d'une cellule,

le noyau apparaît également comme un corps nucléinien compact et sphérique. C'est le cas notamment chez *Ascaris megalocephala* (Fig. 22), dont les spermatozoïdes immatures ont la forme de cellules assez volumineuses, arrondies, tandis que, plus tard, lorsqu'ils sont complètement mûrs, ils affectent la forme d'un dé.

Cet état simple du noyau du spermatozoïde, formé jusqu'à un certain point exclusivement de substance nucléaire active, dépourvue de tout autre mélange, doit naturellement être choisi comme le point de départ auquel se rattachent les autres formes du noyau. *Alors les diverses structures que nous observons aux noyaux des cellules végétales et animales se ramènent à une seule circonstance, savoir : que les substances actives du noyau, ont une grande tendance à s'incorporer du liquide et des substances dissoutes dans ce liquide et à les accumuler dans des lacunes*, ce qui donne à l'ensemble du noyau l'aspect d'une vésicule logée dans le protoplasme.

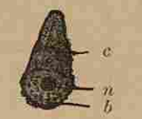


Fig. 22. — *Spermatozoïde d'Ascaris megalocephala.* D'après Van Beneden. Figure empruntée à O. Hertwig. Embryol., fig. 21. *n*, noyau ; *b*, base du cône, par laquelle le spermatozoïde s'accole à l'œuf ; *c*, corps réfringent.

Il se passe donc dans le noyau un phénomène essentiellement semblable à celui qui s'accomplit dans le protoplasme, où le suc cellulaire s'accumule dans des vacuoles. Dans les deux cas, le phénomène a la même signification. Il est en relation avec la nutrition de la cellule et du noyau, le liquide tenant en solution des substances qui entrent plus facilement en échanges organiques avec les substances actives, parce que leur développement en surface est plus considérable.

On peut observer directement le *phénomène de l'incorporation du suc nucléaire* lorsque le spermatozoïde, après la fécondation, entre en fonction dans l'œuf. Dans beaucoup de cas, il commence alors à se gonfler progressivement jusqu'à atteindre dix à vingt fois son volume primitif. Cet accroissement n'est nullement la conséquence d'une augmentation de la substance active du noyau du spermatozoïde, substance dont le quantum reste sensiblement le même ; mais il est dû exclusivement à l'incorporation de substances liquides et dissoutes provenant du vitellus. Dans le noyau spermatique transformé en une vésicule, la nucléine se trouve répartie en un réseau de fins filaments ; on y distingue, en outre, une ou deux sphérules de paranucléine (nucléoles) Un phénomène semblable s'accomplit après chaque division nucléaire, pendant la reconstitution des noyaux filles.

Pendant que le noyau a incorporé une plus ou moins grande quantité de suc nucléaire, ses substances solides, la linine et la nucléine, se sont disposées en une *charpente plus ou moins délicate*. Les figures 23 à 26 nous montrent quelques-unes de ces dispositions.

La figure 23 représente le *noyau d'un Cilioflagellate*. Il consiste, comme

le noyau principal (macronucleus) des Infusoires, en un réseau nucléinien à mailles étroites. Butschli (II, 5) considère sa structure comme étant alvéolaire. D'après lui, le noyau se compose d'alvéoles allongés, à trois ou plusieurs faces, séparés par de très fines cloisons de nucléine et remplis de suc nucléaire peu colorable. Vers la surface du noyau, les alvéoles sont également séparés du protoplasme par une mince couche de nucléine: il n'existe pas de vraie membrane nucléaire. Les arêtes des alvéoles sont épaissies. Pour juger de la forme et de la disposition des alvéoles, il suffit de comparer les figures 23 (A et B). Dans les interstices, on distingue un ou deux nucléoles.

La figure 24 représente la *charpente nucléaire d'une cellule de tissu conjonctif* de la larve de Salamandre. Elle consiste en un réseau assez serré de

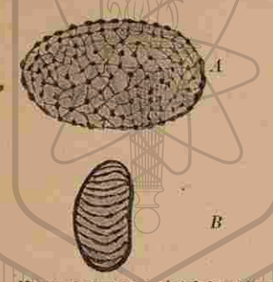


Fig. 23. — *Noyau, à structure alvéolaire très nette, de Ceratium tripos.* D'après Bütschli, pl. XXVI, fig. 14. *A*, le *Ceratium* étant examiné par sa face ventrale; *B*, le *Ceratium* étant examiné de profil. Ces deux figures ne montrent que des coupes optiques.



Fig. 24. — *Larve de Salamandre. Noyau d'une cellule du tissu conjonctif du péritoine; au voisinage se trouve un centrosome divisé.* D'après W. Flemming, fig. 4.

filaments très fins; çà et là des renflements plus épais, fixant d'une façon spéciale les matières colorantes. Ces renflements existent généralement aux points d'union de plusieurs travées. Ce sont des amas plus compacts de nucléine. Ils peuvent prendre un aspect très semblable aux nucléoles vrais de paranucléine ; c'est pour les distinguer de ces derniers que Flemming leur a donné le nom de *nœuds du réseau.*

Les noyaux des divers tissus animaux possèdent une charpente plus ou moins délicate. Quand elle est grossière, elle peut n'être formée que par un petit nombre de cordons : dans ce cas, elle ne mérite guère le nom de charpente ou de réseau. En général, le réseau nucléaire des cellules jeunes, embryonnaires et en voie de développement, est plus grossier, plus compact que celui des cellules d'un tissu adulte.

Généralement la charpente nucléaire est formée de deux substances, de linine et de nucléine; cette dernière seule absorbe et fixe les matières tinctoriales habituelles. Ces deux substances sont généralement disposées de telle sorte que la nucléine constitue des granulations plus ou moins

délicates, situées soit à la surface, soit à l'intérieur des travées de linine. Dans les charpentes les plus fines, les plus serrées, comme celle que nous montre la figure 24, il est très difficile, et parfois même impossible, de distinguer l'une de l'autre les deux substances. Cette distinction est plus facile dans les réseaux plus grossiers, tels que celui que montre la figure 25, qui représente *un noyau au repos de la couche pariétale protoplasmique du sac embryonnaire de Fritillaria imperialis.* D'après la description de Strasburger, les fins filaments de la charpente ne fixent géné-

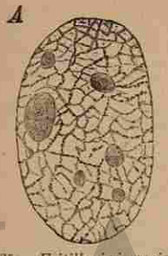


Fig. 25. — *Fritillaria imperialis. Noyau au repos.* D'après Strasburger, fig. 191, *A*.

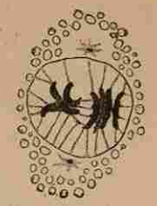


Fig. 26. — *Ascaris megalocephala, type bivalent. Noyau d'une spermatomère qui se prépare à la division : on distingue huit segments nucléaires, disposés en deux faisceaux et deux corpuscules polaires.* Hertwig, II, 19 *b*, pl. II, fig. 18.

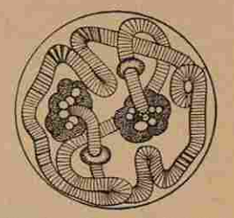


Fig. 27. — *Structure du noyau d'une cellule de la glande salivaire de Chironomus.* D'après Balbiani, Zool. Anz., 1881, fig. 2.

ralement pas la matière tinctoriale; ils sont formés de linine. Les granulations, colorables, de nucléine sont appliquées contre eux. On distingue, en outre, dans la charpente, un certain nombre de nucléoles plus ou moins volumineux.

Si l'on doutait encore de l'existence d'une *charpente de linine*, il suffirait pour se convaincre d'étudier le *noyau des spermatomères de l'Ascaris du cheval* (Fig. 26). Au stade préalable à la division, toute la nucléine se trouve contenue dans huit bâtonnets recourbés en crochets et groupés en deux faisceaux. Ces bâtonnets sont, en quelque sorte, tenus en suspension dans l'espace nucléaire, en ce sens qu'ils sont rattachés les uns aux autres ainsi qu'à la membrane nucléaire par des filaments incolores de linine. Que ces filaments ne sont pas des coagulum produits dans le suc nucléaire par les réactifs, c'est ce que prouve à l'évidence leur disposition régulière. D'ailleurs, leur réaction chimique et leur manière d'être lors de la division démontrent qu'ils sont formés d'une substance essentiellement différente de la nucléine et de la paranucléine.

La nucléine n'est pas toujours disposée en un réseau. C'est ainsi, par exemple, que, d'après les observations de Balbiani (II, 3), dans les grands *noyaux vésiculeux des larves de Chironomus* (Fig. 27), elle est contenue dans un seul filament nucléaire épais, très sinueux, qui, dans les préparations colorées, se montre formé de disques alternativement teintés et non teintés,

structure que Strasburger (II, 41) a aussi signalée dans certaines cellules végétales. Les deux extrémités du filament sont en relation avec deux nucléoles.

Ailleurs, la masse principale de nucléine est concentrée en un corps sphérique volumineux, qui a l'aspect d'un nucléole, mais qui se distingue, par sa nature, des nucléoles vrais, lesquels sont formés de paranucléine (p. 41). Afin d'éviter des confusions il convient de désigner ces corps sous le nom de *corps nucléiniens*. Comme exemple de cette disposition, nous décrirons le *noyau du Spirogyra*, dont la structure est la même que celle du noyau de divers organismes inférieurs. C'est une vésicule, séparée du protoplasme par une fine membrane, et montrant un fin réseau nucléaire. Comme ce réseau ne fixe pas les substances tinctoriales, il consiste donc

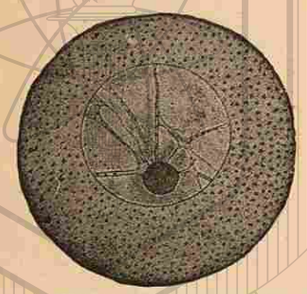


Fig. 28. — *Œuf ovarien, immature d'un Échinoderme. La grande vésicule germinative montre un réseau de filaments, le réseau nucléaire, et une tache germinative.* O. Hertwig, Embryol., fig. 1.

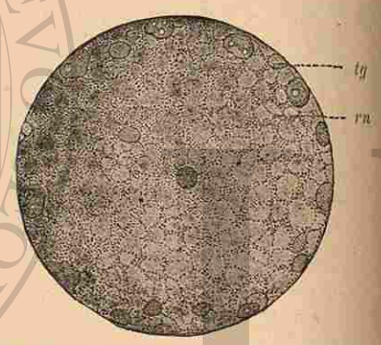


Fig. 29. — *Vésicule germinative d'un petit œuf ovarien, immature de la Grenouille.* Dans un réseau nucléaire serré (*rn*) on distingue de nombreuses taches germinatives (*tg*) ; *m*, membrane nucléaire. O. Hertwig, Embryol., fig. 2.

essentiellement en linine ; les granulations de nucléine appliquées contre lui sont peu nombreuses. Dans le réseau se trouve un volumineux corps nucléinien, parfois fragmenté en deux. Que ce corps est principalement formé de nucléine, c'est ce que prouvent et ses réactions vis-à-vis des matières tinctoriales, et ce fait que, lors de la division nucléaire, sa substance se résout en granulations et fournit les segments nucléaires.

Des corps nucléiniens semblables, habituellement appelés nucléoles, jouent un grand rôle dans la *structure de la vésicule germinative des œufs chez les animaux*. Par sa structure, la vésicule germinative diffère des noyaux des autres tissus, comme le montrent les figures 28 à 30.

La figure 28 représente l'*œuf immature d'un Échinoderme :* on distingue, même sur le vivant, dans la vésicule germinative un réseau très grossier de filaments assez épais. Ces filaments sont principalement formés de linine. La substance colorable de la vésicule est presque exclusivement

accumulée dans un corps sphérique, volumineux, la *tache germinative*, située en un point du réseau, vers lequel convergent la plupart des filaments de linine.

Dans les vésicules germinatives géantes des gros œufs, riches en vitellus, des Poissons, Amphibiens et Reptiles, le nombre des taches germinatives augmente considérablement pendant l'accroissement de la cellule. On ne sait pas encore si cette multiplication se fait par division ou par un autre procédé. En tout cas, la vésicule germinative finit par en posséder plusieurs centaines. La position des taches germinatives varie d'un moment à l'autre ; mais généralement elles sont situées à la surface de la vésicule germinative et réparties régulièrement contre la face interne de la membrane nucléaire. C'est ce que montre la figure 29, qui représente le noyau d'un œuf de Grenouille, encore immature et assez petit.

La *forme des taches germinatives* est variable. Tantôt sphériques, surtout quand elles sont isolées, tantôt ovalaires ou un peu allongées, elles sont d'autres fois étranglées en leur milieu ou de forme irrégulière. Lorsqu'elles sont nombreuses, leur taille est soumise à de grandes variations. Souvent leur substance fortement réfringente renferme de *petites vacuoles*, remplies d'un liquide. Ces vacuoles ne sont nullement des produits artificiels, ainsi que le prouve l'examen des œufs vivants. Cependant, au moment où l'œuf est tué par les réactifs, il peut encore se former d'autres vacuoles, ou bien les vacuoles existantes peuvent s'agrandir (Flemming, II, 10, p. 151).

Par leurs propriétés chimiques les taches germinatives diffèrent des nucléoles vrais. Ces derniers, consistant en paranucléine, ne se colorent pas par les substances tinctoriales habituelles du noyau. Cependant il n'est pas certain que la substance des taches germinatives soit complètement identique à la nucléine de la charpente nucléaire. Malgré les nombreuses publications dont le noyau a fait l'objet, ce point n'est pas encore élucidé d'une façon suffisante. La seule chose que nous puissions considérer comme établie, c'est que les corps plus ou moins sphériques qui existent dans les divers noyaux des cellules végétales et animales, et que l'on a désignés généralement sous le nom de nucléoles, n'ont pas tous la même composition. C'est ce qu'ont prouvé les études de Flemming (II, 10), de Carnoy (II, 8), mes propres recherches (II, 19 *a*), celles de Zacharias (II, 45), etc. On ne devrait donc pas donner un même nom à des éléments aussi différents ; ou bien, si l'on veut conserver le nom général de nucléoles, en raison de la simple identité de leur forme, à tous les corps sphériques du noyau, on devrait au moins dans chaque cas fournir des renseignements sur leur nature chimique. Il faudrait, comme je l'ai déjà dit, que, dans les études du noyau, on insistât plus sur la composition chi-

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

mique des diverses parties constitutives que sur leur forme, qui a moins d'importance. En effet, un réseau de filaments lininiens joue, dans le noyau, un rôle tout autre qu'un réseau nucléinien ou qu'un réseau formé à la fois de linine et de nucléine. Il en est de même pour les nucléoles, selon qu'ils sont formés de telle ou de telle autre substance.

Je terminerai cette dissertation sur les nucléoles en prouvant que certaines *taches germinatives* sont nettement constituées par *deux substances différentes*. C'est ce que Leydig a observé pour la première fois chez les Lamellibranches, observations qui ont été ensuite confirmées par Flemming (II, 10) et par moi-même, dans d'autres cellules (II, 19). J'exposerai ici, d'après Flemming, l'état de la question.

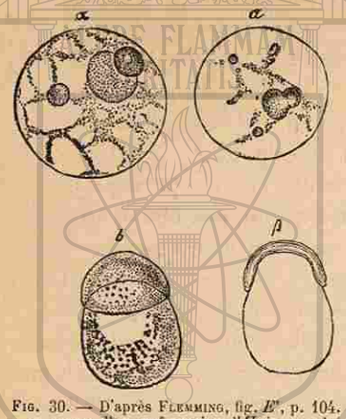


Fig. 30. — D'après Flemming, fig. *E'*, p. 104. *a*, noyau d'un œuf ovarien d'*Unio*, expulsé de l'œuf et examiné, sur le frais, dans le liquide de l'ovaire. Nucléole bilobé. On distingue une faible partie du réseau nucléaire. *α*, noyau semblable après l'action de l'acide acétique à 5 0/0. Les cordons du réseau nucléaire se montrent plus nettement; la partie plus volumineuse et plus pâle du nucléole principal, ainsi que les nucléoles accessoires, sont gonflés et pâlis; la partie moins volumineuse du nucléole principal est également gonflée, mais à un degré moindre. *b*, nucléole principal d'un œuf de *Trichogonia polymorpha*; sa partie réfringente est disposée en forme de coiffe sur l'autre partie, plus volumineuse et pâle. *β*, le même nucléole, à la coupe optique : figure schématique.

Chez *Cyclas cornea* et chez les Najades, la vésicule germinative renferme un nucléole principal indépendamment de quelques nucléoles accessoires. « Le premier est formé de deux parties de constitution différente (Fig. 30) : une partie plus petite, fortement réfringente et très colorable, et une partie plus grande, plus pâle, moins chromatique, et gonflant fortement dans les acides. Chez *Anodonta* elles sont réunies; chez *Unio*, souvent elles ne sont qu'en contact ou même séparées l'une de l'autre. Les nucléoles accessoires, plus petits, sont situés sur les travées de la charpente du noyau : ils montrent la même réfringence, la même colorabilité et le même pouvoir de gonflement que la grande partie du nucléole principal. Quand on traite ces œufs par de l'eau, la grande partie du nucléole principal ainsi que les nucléoles accessoires disparaissent comme les cordons de la charpente du noyau. Il ne persiste que la petite partie, très chromatique, du nucléole principal; mais elle devient plus nette et légèrement rétractée. Si l'on traite ces œufs par de l'acide acétique fort (5 0/0 et plus), la grande partie, plus pâle, du nucléole principal gonfle rapidement et disparaît, tandis que la petite, bien que devenue plus brillante et légèrement gonflée aussi, persiste. » — « Si l'on emploie les matières tinctoriales habituelles du noyau, la partie fortement réfringente du nucléole se colore d'une façon particulièrement intense; mais l'autre partie ainsi que les nucléoles accessoires se colorent aussi assez vivement. » — « Cette différenciation du nucléole principal en deux parties s'observe dans les œufs d'une foule d'animaux. Chez *Dreissena polymorpha*, la partie fortement réfringente et chromatique forme une coiffe creuse autour de la partie plus pâle. »

Moi-même (II, 19) j'ai observé que la tache germinative se compose de deux substances chez *Anodonta*, *Helix*, *Tellina* et *Asteracanthion*. L'*Asteracanthion* (Fig. 31) offre un intérêt spécial en ce que la différenciation en deux substances (*pn*, *nu*) ne se montre nettement qu'au moment où la vésicule germinative commence à disparaître, et le fuseau polaire à se former aux dépens de son contenu.

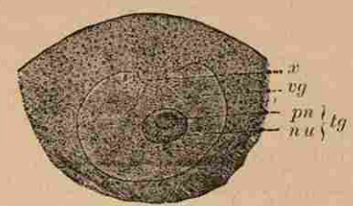


Fig. 31. — *Fragment d'œuf d'Asterias glacialis.* Cette figure montre l'atrophie ou réduction de la vésicule germinative. La vésicule commence à se ratatiner : une saillie protoplasmique (*x*) avec radiation pénètre à son intérieur, et en ce point la membrane de la vésicule a disparu. La tache germinative (*tg*), encore nette, s'est séparée en deux substances, la nucléine (*nu*) et la paranucléine (*pn*). O. Hertwig, Embryol., fig. 12.

Enfin, il est encore un point important, concernant la structure du noyau au repos, sur lequel il convient d'attirer l'attention. *Selon l'âge ou le stade du développement de la cellule, le noyau au repos peut subir des transformations importantes dans toutes ses parties constitutives : dans l'aspect de sa charpente nucléaire, dans le nombre, la taille et la constitution de ses nucléoles.* Comme Flemming (II, 10) le fait observer, « dans le jeune œuf ovarien des Lamellibranches, le nucléole principal n'est pas différencié en deux parties; cette différenciation n'apparaît qu'avec la maturité de l'œuf ». Généralement la vésicule germinative des œufs subit, pendant la période d'accroissement, des métamorphoses importantes, qui n'ont encore été que peu étudiées et dont la signification est mal établie.



Fig. 32. — *Ascaris megalocephala, type bivalent. A*, noyau au repos d'une cellule spermatique primordiale. *B*, noyau d'une spermatomère, recueillie dans la partie initiale de la zone d'accroissement du testicule. *C*, noyau au repos d'une spermatomère de la zone d'accroissement. *D*, noyau vésiculeux d'une spermatomère recueillie dans la partie initiale de la zone de division et se préparant à se diviser.

Il en est de même pour le noyau des spermatomères. Ces transformations, j'ai pu les observer complètement dans le testicule de l'*Ascaris megalocephala* (II, 19 *b*).

Comme le montre la figure 32, la forme du noyau se modifie progressivement dans le cours de la spermatogenèse (comparer A et B avec C). Les plus jeunes spermatomères (B) ont un noyau sans membrane, avec une

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

charpente nucléinienne serrée et un nucléole superficiel. Dans les cellules un peu plus âgées (C) le noyau est devenu vésiculeux et il est pourvu d'une membrane nette. Le suc nucléaire est traversé par quelques filaments de linine. La nucléine est accumulée en un ou deux amas irréguliers : on distingue, en outre, un nucléole plus ou moins sphérique. Dans les cellules qui ne sont pas encore complètement mûres, la nucléine est généralement accumulée en une couche compacte, en un point de la face interne de la membrane nucléaire, tandis que des granulations nucléiniennes plus ou moins délicates sont encore apposées à la surface des filaments de linine, dispersés en petit nombre dans l'espace nucléaire. Cet état se maintient longtemps avant que la nucléine se dispose en filaments (D). Un nucléole siège toujours dans une des mailles de la charpente.

III. — Existe-t-il des organismes élémentaires dépourvus de noyau ?

Le noyau est-il un organe indispensable à toute cellule ? Cette importante question se rattache intimement à la description des propriétés chimiques et morphologiques du noyau. Il y a quelques années, cette question n'embarrassait guère. L'insuffisance des anciennes méthodes d'observation ne permettant pas de déceler la présence du noyau dans tous les organismes inférieurs, on admettait l'existence de deux espèces de parties élémentaires, les plus simples consistant exclusivement en un petit amas de protoplasme, tandis que dans les plus complexes s'était formé un organe spécial, le noyau. Hæckel (I, 10 ; II, 15) appelait les premières des cytodes, et leurs formes vivantes, des monères ; les autres, il les appelait cellules ou cytes. Depuis cette époque, l'état de la question s'est essentiellement modifié.

Grâce au perfectionnement de nos instruments d'optique et des méthodes de coloration, l'existence d'organismes sans noyau est mise en question.

Chez de très nombreux végétaux inférieurs (Algues, Champignons) et chez les Protozoaires qui passaient pour dépourvus de noyau : Vampyrelles, Polythalames, Myxomycètes, on arrive sans peine à démontrer la présence de ces éléments. Comme, en outre, il a été prouvé que l'œuf mûr possède aussi un noyau (Hertwig, II, 19 *a*), nous pouvons dire que, dans tout le règne animal, il n'existe pas un seul exemple certain de cellule sans noyau. On pourrait objecter les corpuscules rouges du sang des Mammifères. A vrai dire, ils ne possèdent pas de noyau ; mais ils ne possèdent pas non plus de protoplasme ; aussi a-t-on le droit de prétendre que les corpuscules du sang des Mammifères n'ont nullement la valeur d'organismes élémentaires, mais qu'ils sont plutôt des produits de transformation de cellules primitives.

Pour soutenir qu'il y a des cellules sans noyau, on ne peut s'appuyer que sur certains microorganismes, les bactéries et les formes voisines, dont l'exiguïté extraordinaire rend très difficile la distinction entre protoplasme et substance nucléaire. Cependant Butschli (II, 6) a cherché à établir que ces organismes ont aussi des organes nucléaires. Il considère comme tels, chez les Oscillariées et autres (Fig. 33, A, B), des corps qui ne se dissolvent pas dans le suc gastrique, et qui renferment des granulations très chromophiles, qui sont probablement des granulations de nucléine. Ces corps forment la majeure partie de la cellule, dont le protoplasme est réduit à l'état d'une mince lamelle. Les vues de Butschli sont partagées, d'une façon générale, par Zacharias (II, 47).

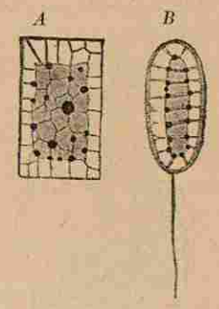


Fig. 33. — *A. Oscillaria.* Coupe optique d'une cellule d'un filament. Tué par l'alcool et coloré par l'hématoxyline. D'après Bütschli, fig. 12, *a*. *B. Bacterium lineola* (Cohn). Coupe optique. Tué par l'alcool et coloré par l'hématoxyline. D'après Bütschli, fig. 3, *a*.

Quiconque ne considérerait pas cette manière de voir comme suffisamment probante devra convenir cependant qu'il y a au moins autant de motifs pour admettre que les microorganismes sont exclusivement ou principalement formés par de la substance nucléaire que pour admettre qu'ils ne consistent qu'en un très petit amas de protoplasme. On peut invoquer en faveur de la première hypothèse la tendance extraordinaire qu'ont ces microorganismes à fixer les matières tinctoriales.

IV. — Corpuscules centraux ou polaires

En ces derniers temps on a signalé la présence, au sein du protoplasme de certaines cellules, à côté du noyau, d'un organe très exigu, mais très important par sa fonction : c'est le *corpuscule central* ou *polaire* (*centrosome*). Depuis longtemps déjà cet élément était connu dans la division cellulaire (voir chapitre VI), où il joue un très grand rôle : c'est lui, en effet, qui est le centre de figures radiées particulières, et il constitue généralement dans la cellule un centre, vers lequel sont orientées, dans une certaine mesure, les parties constitutives les plus diverses de la cellule.

Sa *grandeur* touche aux limites des choses visibles et n'atteint souvent pas le diamètre des microorganismes les plus petits. Il semble formé par la *même substance* que la pièce intermédiaire du spermatozoïde, avec laquelle d'ailleurs il offre des relations génétiques, lors de la fécondation

charpente nucléinienne serrée et un nucléole superficiel. Dans les cellules un peu plus âgées (C) le noyau est devenu vésiculeux et il est pourvu d'une membrane nette. Le suc nucléaire est traversé par quelques filaments de linine. La nucléine est accumulée en un ou deux amas irréguliers : on distingue, en outre, un nucléole plus ou moins sphérique. Dans les cellules qui ne sont pas encore complètement mûres, la nucléine est généralement accumulée en une couche compacte, en un point de la face interne de la membrane nucléaire, tandis que des granulations nucléiniennes plus ou moins délicates sont encore apposées à la surface des filaments de linine, dispersés en petit nombre dans l'espace nucléaire. Cet état se maintient longtemps avant que la nucléine se dispose en filaments (D). Un nucléole siège toujours dans une des mailles de la charpente.

III. — Existe-t-il des organismes élémentaires dépourvus de noyau ?

Le noyau est-il un organe indispensable à toute cellule ? Cette importante question se rattache intimement à la description des propriétés chimiques et morphologiques du noyau. Il y a quelques années, cette question n'embarrassait guère. L'insuffisance des anciennes méthodes d'observation ne permettant pas de déceler la présence du noyau dans tous les organismes inférieurs, on admettait l'existence de deux espèces de parties élémentaires, les plus simples consistant exclusivement en un petit amas de protoplasme, tandis que dans les plus complexes s'était formé un organe spécial, le noyau. Hæckel (I, 10 ; II, 15) appelait les premières des cytodes, et leurs formes vivantes, des monères ; les autres, il les appelait cellules ou cytes. Depuis cette époque, l'état de la question s'est essentiellement modifié.

Grâce au perfectionnement de nos instruments d'optique et des méthodes de coloration, l'existence d'organismes sans noyau est mise en question.

Chez de très nombreux végétaux inférieurs (Algues, Champignons) et chez les Protozoaires qui passaient pour dépourvus de noyau : Vampyrelles, Polythalames, Myxomycètes, on arrive sans peine à démontrer la présence de ces éléments. Comme, en outre, il a été prouvé que l'œuf mûr possède aussi un noyau (Hertwig, II, 19 *a*), nous pouvons dire que, dans tout le règne animal, il n'existe pas un seul exemple certain de cellule sans noyau. On pourrait objecter les corpuscules rouges du sang des Mammifères. A vrai dire, ils ne possèdent pas de noyau ; mais ils ne possèdent pas non plus de protoplasme ; aussi a-t-on le droit de prétendre que les corpuscules du sang des Mammifères n'ont nullement la valeur d'organismes élémentaires, mais qu'ils sont plutôt des produits de transformation de cellules primitives.

Pour soutenir qu'il y a des cellules sans noyau, on ne peut s'appuyer que sur certains microorganismes, les bactéries et les formes voisines, dont l'exiguïté extraordinaire rend très difficile la distinction entre protoplasme et substance nucléaire. Cependant Butschli (II, 6) a cherché à établir que ces organismes ont aussi des organes nucléaires. Il considère comme tels, chez les Oscillariées et autres (Fig. 33, A, B), des corps qui ne se dissolvent pas dans le suc gastrique, et qui renferment des granulations très chromophiles, qui sont probablement des granulations de nucléine. Ces corps forment la majeure partie de la cellule, dont le protoplasme est réduit à l'état d'une mince lamelle. Les vues de Butschli sont partagées, d'une façon générale, par Zacharias (II, 47).

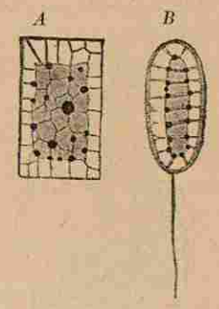


Fig. 33. — *A. Oscillaria.* Coupe optique d'une cellule d'un filament. Tué par l'alcool et coloré par l'hématoxyline. D'après Bütschli, fig. 12, *a*. *B. Bacterium lineola* (Cohn). Coupe optique. Tué par l'alcool et coloré par l'hématoxyline. D'après Bütschli, fig. 3, *a*.

Quiconque ne considérerait pas cette manière de voir comme suffisamment probante devra convenir cependant qu'il y a au moins autant de motifs pour admettre que les microorganismes sont exclusivement ou principalement formés par de la substance nucléaire que pour admettre qu'ils ne consistent qu'en un très petit amas de protoplasme. On peut invoquer en faveur de la première hypothèse la tendance extraordinaire qu'ont ces microorganismes à fixer les matières tinctoriales.

IV. — Corpuscules centraux ou polaires

En ces derniers temps on a signalé la présence, au sein du protoplasme de certaines cellules, à côté du noyau, d'un organe très exigu, mais très important par sa fonction : c'est le *corpuscule central* ou *polaire* (*centrosome*). Depuis longtemps déjà cet élément était connu dans la division cellulaire (voir chapitre VI), où il joue un très grand rôle : c'est lui, en effet, qui est le centre de figures radiées particulières, et il constitue généralement dans la cellule un centre, vers lequel sont orientées, dans une certaine mesure, les parties constitutives les plus diverses de la cellule.

Sa *grandeur* touche aux limites des choses visibles et n'atteint souvent pas le diamètre des microorganismes les plus petits. Il semble formé par la *même substance* que la pièce intermédiaire du spermatozoïde, avec laquelle d'ailleurs il offre des relations génétiques, lors de la fécondation

(voir chapitre VII). A l'aide des méthodes habituelles de coloration, il n'absorbe aucune matière colorante, mais il se colore vivement au moyen de substances spéciales, notamment par les couleurs acides d'aniline, comme la fuchsine acide, la safranine et l'orange. C'est le seul moyen de distinguer le corpuscule central parmi les autres granulations (microsomes) du corps cellulaire, lorsqu'il n'est pas entouré d'une radiation spéciale ou d'une sphère.



Fig. 34. — *Leucocyte du péritoine d'une larve de Salamandre. Afin de rendre l'image plus nette, on a dû entourer le corpuscule central, dans la sphère radiée, d'un halo clair qui, en réalité, n'existe pas.* D'après Flemming, fig. 5.

Si nous faisons abstraction de la division cellulaire et de la fécondation dont nous nous occuperons ultérieurement, le corpuscule central a été constaté le plus fréquemment, jusqu'à ce jour, dans les cellules lymphatiques (Flemming, II, 11, et 12 *b*; Heidenhain, II, 16), dans les cellules pigmentées du Brochet (Solger, II, 38), dans les cellules d'épithéliums aplatis, d'endothéliums et de tissu conjonctif des larves de Salamandre (Flemming, II, 12 *b*).

Dans les cellules lymphatiques il n'existe généralement qu'un seul corpuscule central (Fig. 34) : il apparaît non seulement grâce à sa coloration, mais aussi grâce à cette circonstance que, dans son voisinage immédiat, le protoplasme est nettement radié et constitue très souvent une sphère rayonnante ou sphère attractive, autour de lui. Le corpuscule central est parfois logé dans une dépression du noyau, ou bien, quand le noyau est fragmenté en plusieurs pièces, ce qui arrive fréquemment dans les cellules lymphatiques, il est placé entre ces fragments en un point du corps protoplasmique.

Dans les cellules pigmentées (Fig. 35) Solger (II, 38) n'a vu que la sphère rayonnante, apparaissant comme une tache claire entre les granules de pigment : il en a conclu à l'existence d'un corpuscule central.

Dans les épithéliums du poumon, dans les cellules endothéliales et les cellules de tissu conjonctif du péritoine des larves de Salamandre (Fig. 36, A, B) Flemming a trouvé presque toujours non pas un seul corpuscule central, mais deux corpuscules étroitement unis; ils siégeaient soit au voisinage immédiat du noyau au repos, soit dans une dépression du noyau, au voisinage immédiat de la membrane nucléaire. Dans ces différents cas, on ne distinguait pas de sphère rayonnante. Parfois, au lieu d'être à peu près au contact, les deux corpuscules polaires étaient un peu écartés l'un de l'autre, et alors on distinguait entre eux la première ébauche d'un fuseau achromatique.

Van Beneden (II, 52) a, pour la première fois, émis l'hypothèse que *le corpuscule central, comme le noyau, est un organe constant de toute cellule* et qu'il doit se trouver, à côté du noyau, logé quelque part dans le protoplasme de toute cellule. En faveur de la première partie de cette hypothèse plaident la propriété que possède le corpuscule central de se multiplier *par division* (voir chapitre VI) et le rôle de cet élément dans la fécondation

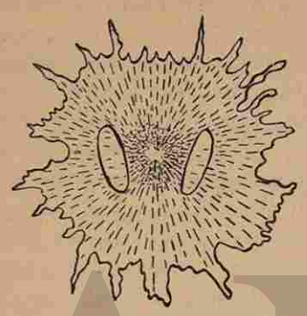


Fig. 35. — *Cellule pigmentaire du Brochet, montrant deux noyaux et un corpuscule polaire dans une sphère radiée.* D'après Solger, fig. 2.

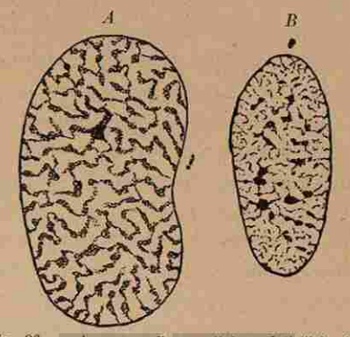


Fig. 36. — *A*, noyau d'une cellule endothéliale du péritoine de la larve de Salamandre; au voisinage on distingue deux petits corpuscules polaires. D'après Flemming, fig. 2. *B*, noyau d'une cellule de tissu conjonctif du péritoine de la larve de Salamandre; au voisinage on distingue deux petits corpuscules polaires. D'après Flemming, fig. 4.

(voir chapitre VII). Quant à admettre, comme le pense Van Beneden et comme on l'admet généralement aujourd'hui, que le corpuscule central appartient au protoplasme, cela me paraît moins certain.

J'ai soutenu et maintiens encore, en me fondant sur des considérations que je développerai dans le chapitre VI, que les corpuscules centraux sont des parties constitutives du noyau au repos lui-même; après la division, ils rentrent à l'intérieur du noyau pour en sortir de nouveau et pénétrer dans le protoplasme, lorsque le noyau se prépare à la division. Ce n'est que dans des cas spéciaux que le ou les corpuscules polaires restent dans le protoplasme pendant le repos du noyau et constituent alors jusqu'à un certain point un noyau accessoire à côté du noyau principal. Ainsi s'expliquerait que, même en nous servant des méthodes récentes et des meilleurs instruments d'optique, *les corpuscules centraux ne se montrent habituellement pas à côté du noyau au repos dans le protoplasme des cellules*.

V. — Structure moléculaire des corps organisés

Afin d'expliquer les propriétés physico-chimiques des corps organisés, Naegeli (V, 17, 18; II, 27, 28) a émis une hypothèse qui, tout en étant très

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

subjective, permet cependant de comprendre plus facilement et surtout de rendre plus évidentes maintes dispositions compliquées. C'est ici qu'il convient de donner un aperçu succinct de cette *hypothèse micellaire*, qui mériterait déjà l'attention rien que par sa logique serrée.

L'une des propriétés les plus frappantes des corps organisés est le pouvoir qu'ils possèdent de se gonfler, d'absorber des quantités relativement importantes d'eau et de substances dissoutes dans l'eau. Ce pouvoir peut aller si loin que généralement un corps organisé ne renferme qu'une faible proportion de substances solides.

Le volume du corps augmente proportionnellement à cette absorption, pour diminuer quand l'eau est éliminée. En outre, l'eau ne se dépose pas dans des lacunes préexistantes, remplies d'air, comme cela a lieu dans un corps poreux; mais elle se répartit uniformément entre les particules ou les molécules organisées, qui s'écartent d'autant plus les unes des autres que le gonflement est plus considérable, et que, par conséquent, elles sont séparées les unes des autres par des couches d'eau plus puissantes. Malgré cette absorption importante de l'eau, la substance organisée ne se dissout pas. Sous ce rapport, elle se comporte autrement qu'un cristal de sel ou de sucre, qui possède aussi le pouvoir de se gonfler, mais qui se dissout dans l'eau, ses molécules se séparant les unes des autres et se répartissant uniformément dans l'eau.

Ce pouvoir de gonflement et cette insolubilité dans l'eau sont des propriétés essentielles des corps organisés ; sans elles, le processus de la vie est incompréhensible.

Divers corps organisés se laissent dissoudre sous une forme spéciale ; c'est le cas, par exemple, pour l'amidon et les substances collogènes, quand elles sont bouillies dans l'eau. Mais les solutions d'amidon et de gélatine se distinguent essentiellement, par leurs propriétés, des solutions de sels ou de sucre. Ces dernières diffusent aisément à travers des membranes, tandis que les premières ne le font que très peu ou point et constituent des solutions muqueuses ou filamenteuses. Déjà Graham a distingué ces deux groupes de substances, qui montrent en solution des propriétés si différentes : il a appelé les unes *cristalloïdes*, et les autres, *colloïdes*.

Naegeli chercha à expliquer ces propriétés différentes par des différences dans la constitution moléculaire de ces corps. De même que la grande diversité des substances chimiques est la résultante de groupements d'atomes en molécules, de même, selon Naegeli, les propriétés complexes des corps organisés sont les produits de l'activité de groupes de molécules réunies en unités d'ordre plus élevé encore : les *micelles. Relativement à la molécule, la micelle possède une taille considérable, qui cependant n'est*

pas encore appréciable au microscope ; la micelle peut être formée non de centaines, mais de milliers de molécules.

Naegeli attribue aux micelles une structure cristalline. Il s'appuie pour cela sur les phénomènes de double réfraction que manifestent une foule de corps organisés, tels que la membrane cellulosique, l'amidon, la substance musculaire et même le protoplasme, à la lumière polarisée. En outre, leur forme extérieure et leur volume peuvent présenter les plus grandes variations.

Les micelles exercent une attraction non seulement sur l'eau, mais aussi les unes sur les autres, ce qui explique leur pouvoir de gonflement. Dans un corps organisé sec les micelles sont très serrées les unes contre les autres et séparées seulement par de minces couches d'eau. Ces couches s'épaississent considérablement par imbibition, parce que la force d'attraction entre l'eau et les micelles est plus grande qu'entre les micelles elles-mêmes. Elles sont donc écartées par l'eau d'imbibition, comme par un coin. « Mais le corps organisé ne se dissout pas parce que la force d'attraction pour l'eau, lorsque les micelles s'écartent, diminue plus rapidement que la force d'attraction des micelles entre elles, de telle sorte que, quand les couches d'eau ont acquis une certaine puissance, il s'établit un état d'équilibre, qui correspond précisément à la limite de gonflement. »

Néanmoins, si par un procédé spécial la cohésion des micelles est complètement détruite, alors se produit une *solution micellaire*, qui est mate et opalescente, ce qui prouve que la lumière est inégalement réfractée. Naegeli compare cette solution aux masses muqueuses, opalescentes, que produisent les Schizomycètes accumulés dans le liquide.

Les différences que Graham a établies entre les solutions des substances cristalloïdes et celles des substances colloïdes proviennent, d'après Naegeli de ce que dans les premières les molécules sont isolées entre les molécules d'eau, tandis que dans les dernières entre les molécules d'eau sont disséminées des micelles isolées, c'est-à-dire des groupes cristallins de molécules. Les unes sont donc des *solutions moléculaires*, les autres, des *solutions micellaires* (solutions d'albumine, de gélatine, de gomme, etc.). Les micelles elles-mêmes offrent une grande résistance à leur décomposition en molécules. Habituellement cette décomposition est liée à des transformations chimiques. C'est ainsi que l'amidon peut être amené à l'état de solution moléculaire en se transformant en sucre ; de même pour les albuminates et les substances gélatineuses, lorsqu'elles se transforment en peptones.

Dans les corps organisés les micelles sont réunies en des groupements réguliers. Les diverses micelles d'un même groupement peuvent être formées d'une même substance ou de substances chimiques différentes ; elles peuvent être de volume et de forme différentes ; enfin, dans un même groupe-

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

ment, elles peuvent être réunies en sous-groupes plus ou moins importants. *Dans les groupements micellaires les micelles semblent généralement unies en chaînes qui, à leur tour, sont unies en une charpente ou un réseau à mailles plus ou moins larges. Les lacunes ou interstices micellaires sont occupés par de l'eau.* « Ce n'est que de cette façon qu'il est possible d'obtenir au moyen de peu de substance et de beaucoup d'eau une texture aussi solide que l'est celle de la gélatine. »

L'eau contenue dans les corps organisés peut se trouver sous trois états différents, que NAEGELI distingue sous les noms d'*eau de constitution* ou de *cristallisation*, d'*eau d'adhésion* et d'*eau de capillarité*. Sous le nom d'eau de constitution ou de cristallisation, on désigne les molécules d'eau qui, comme dans un cristal, sont unies intimement et en quantité déterminée avec les molécules de substance organisée pour constituer une micelle. L'eau d'adhésion comprend les molécules d'eau qui sont fixées à la surface des micelles par attraction moléculaire. « Dans la sphère d'eau qui enveloppe une micelle, le degré de compression et d'immobilité de l'eau varie beaucoup dans les diverses couches concentriques ; il atteint naturellement sa valeur maximum à la surface de la micelle. » (PFEFFER.) L'eau de capillarité, enfin, remplit, en dehors de la sphère d'attraction des diverses micelles, les interstices de la charpente micellaire. « Ces trois espèces d'eau diffèrent par le degré de mobilité de leurs molécules. L'eau de capillarité présente les mêmes mouvements moléculaires que l'eau libre ; dans l'eau d'adhésion, les mouvements des molécules sont plus ou moins atténués, et, enfin, dans l'eau de constitution les molécules sont immobiles. » « La diffusion à travers une membrane ne peut donc s'accomplir que par l'eau de capillarité et l'eau d'adhésion. »

De même qu'à la surface des micelles des molécules d'eau sont fixées par attraction moléculaire, de même il peut s'y fixer aussi d'autres substances (sels calcaires ou siliceux, matières colorantes, combinaisons azotées, etc.) après qu'elles ont été incorporées à l'état de solution dans le corps organisé. NAEGELI se représente l'accroissement de la substance organique par intussusception de la manière suivante : Les molécules de substance pénètrent à l'état dissous dans le corps organisé, par exemple des molécules de sucre dans une membrane cellulosique ; là, ou bien elles s'appliquent contre les micelles existantes et contribuent à les agrandir, ou bien elles se cristallisent pour ainsi dire en de nouvelles micelles qui s'interposent entre les micelles préexistantes. Les molécules de sucre, par exemple, se transformeraient chimiquement en molécules de cellulose.

Nous reparlerons encore de l'hypothèse micellaire de NAEGELI quand il s'agira de nous faire une idée de la disposition compliquée de la matière dans l'organisme élémentaire.

BIBLIOGRAPHIE II

1 ALTMANN. *Die Elementarorganismen u. ihre Beziehungen zu den Zellen*, Leipzig, 1890.
2 JUL. ARNOLD. *Ueber feinere Structur der Zellen unter normalen und pathologischen Bedingungen. Virchows. Archiv.* Bd. CXXVII, 1879, p. 181.
3 BALBIANI. Sur la Structure du noyau des cellules salivaires chez les larves de Chironomus. *Zoologischer Anzeiger.* 1881, p. 637.
4 VAN BENEDEN et NEYT. Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale. Leipzig, 1887.
5 BÜTSCHLI. *Einige Bemerkungen über gewisse Organisationsverhältnisse der sogenannten Cilioflagellaten und der Noctiluca. Morphol. Jahrbuch.* Bd. X. 1885.
6 BÜTSCHLI. *Ueber den Bau der Bakterien und verwandter Organismen.* Leipzig, 1890.
7*a* BÜTSCHLI. *Ueber die Structur des Protoplasmas. Verhandlungen des Naturhist.-Med.-Vereins zu Heidelberg. N. F.* Bd. IV. *Heft* 3. 1889. *Heft* 4. 1890.
7*b* BÜTSCHLI. *Untersuchungen über mikroskopische Schäume u. das Protoplasma.* 1892.
8 CARNOY. Divers articles dans *La cellule.* Recueil de cytologie et d'histologie générale.
— La Cytodiérèse chez les Arthropodes. Bd. I.
— La Vésicule germanitive et les glob. polaires chez divers Nématodes.
— Conférence donnée à la Société belge de microscopie. Bd. III.
9 ENGELMANN. *Ueber den fasrigen Bau d. contractilen Substanzen. Pflügers Archiv.* Bd. XXVI.
10 FLEMMING. *Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung.* Leipzig, 1882.
11 FLEMMING. *Ueber Theilung u. Kernformen bei Leukocyten und über deren Attractionssphären. Archiv. f. Mikroskop. Anat.* Bd. XXXVII, p. 249.
12*a* FLEMMING. *Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. II. Theil. Archiv. f. Mikroskop Anat.* Bd. XXXVII, p. 685.
12*b* FLEMMING. *Attractionssphären und Centralkörper in Gewebszellen und Wanderzellen. Anatomischer Anzeiger.* Bd. VI.
13 FOL. *Lehrbuch der vergleich. mikroskop. Anatomie.* Leipzig, 1884.
14*a* FROMMANN. *Zur Lehre von der Structur der Zellen. jenaische Zeitschrift f. Med. und Naturw.* Bd. IX. 1875.
14*b* FROMMANN. *Zelle. Realencyklopädie der gesammten Heilkunde.* 2. *Aufl.* 1890.
15 HAECKEL. *Generelle Morphologie.*
16 MARTIN HEIDENHAIN. *Ueber Kern u. Protoplasma. Festschrift für Kölliker.* 1892.
17 C. HEITZMANN. *Untersuch. über Protoplasma. Wiener Sitzungsber. math. naturw. Classe.* Bd. LXVII. 1873.
18 RICHARD HERTWIG. *Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung der verschiedenen Kernformen. Morphol. Jahrbuch.* Bd. II. 1876.
19*a* OSCAR HERTWIG. *Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morphol. Jahrbuch.* Bd. I, II, IV.
19*b* OSCAR HERTWIG. *Vergleich der Ei- u. Samenbildung bei Nematoden. Archiv f. Mikroskop. Anatomie.* Bd. XXXVI. 1890.
20 HOFMEISTER. *Die Lehre von Pflanzenzelle.* Leipzig, 1867.
21 E. KLEIN. *Observations on the structure of cells and Nuclei. Quarterly journal of microscopical science*, vol. XVIII. 1878, p. 315.
22 KÖLLIKER. *Handbuch der Gewebelehre*, 1889.
23 KOSSEL. *Zur Chemie des Zellkerns. Zeitschrift für Physiolog. Chemie von Hoppe Seyler.* 1882. Bd. VII.
KOSSEL. *Untersuchungen über die Nucleine und ihre Spaltungsprodukte.* Strassburg. 1881.
24 C. KUPFFER. *Ueber Differenzirung des Protoplasma an den Zellen thierischer Gewebe, Schriften des naturwissenschaftl. Vereins für Schleswig-Holstein.* Bd. I, p. 229. *Heft* 3. 1875.

25 Leydig. *Untersuchungen zur Anatomie u. Histologie der Thiere.* Bonn, 1883.
26 — *Zelle und Gewebe.* Bonn, 1885.
27 Naegeli et Schwendener. *Das Mikroskop. Theorie u. Anwendung desselben.* 1877.
28 C. Naegeli. *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre.* München und Leipzig, 1884.
29 Peitzner. *Beiträge zur Lehre vom Bau des Zellkerns u. seinen Theilungserscheinungen. Archiv f. mikrosk. Anatomie.* Bd. XXII. 1883.
30 V. Rath. *Ueber eine eigenartige polycentrische Anordnung des Chromatins. Zoolog. Anzeiger,* 1890.
31 Rauber. *Neue Grundlegungen zur Kenntniss der Zelle. Morphol. Jahrb.* VIII. 1882.
32 Reinke et H. Rodewald. *Studien über das Protoplasma. Untersuchungen aus dem botanischen Institut der Universität Göttingen. Heft* 2. 1881.
33 Sachs. *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie.* 1882.
34 Schaefer et E.-R. Lankester. *Discussion on the present aspect of the cell question. Nature,* vol. XXXVI, 1887.
35 Schieferdecker et Kossel. *Gewebelehre mit besonderer Berücksichtigung des menschl. Körpers.*
36 Schmitz. *Untersuchungen über die Structur des Protoplasmas und der Zellkerne der Pflanzenzellen. Sitz.-Ber. der Niederrh. Gesellsch. f. Natur u. Heilk.* Bonn, 1880.
37 Frank Schwarz. *Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas. Beiträge zur Biologie der Pflanzen.* Bd. V. Breslau, 1887.
38 Solger. *Zur Kenntniss der Pigmentzellen. Anatomischer Anzeiger. Jahrb.* VI. S. 162.
39 Strasburger. *Zellbildung und Zelltheilung.* 2. *Aufl.* Jena, 1876.
40 — *Studien über das Protoplasma. Jenaische Zeitschr.* 1876. Bd. X.
41 — *Das botanische Practicum.*
42 Wiesner. *Elementarstructur und Wachsthum der lebenden Substanz.*
43 Zacharias. *Ueber den Zellkern. Botanische Zeitung.* 1882. p. 639.
44 — *Ueber Eiweiss, Nuclein und Plastin. Botanische Zeitung,* 1883.
45 — *Ueber den Nucleolus. Botanische Zeitung.* 1885.
46 Zacharias. *Beiträge zur Kenntniss Zellkerns u. der Sexualzellen. Botan. Zeitung.* 1887. Bd. XLV.
47 Zacharias. *Ueber die Zellen der Cyanophyceen. Botanische Zeitung.* 1890.
48 List. *Untersuch. über das Cloakenepithel der Plagiostomen. Sitzungsber. der kaiserl. Acad. der Wissensch. zu Wien.* Bd. XCII. III. *Abth.* 1885
49 Miescher. *Verhandl. der naturforschenden Gesellschaft in Basel.* 1874.
50 Auerbach. *Organologische Studien. Heft I.* 1874.

CHAPITRE III

PROPRIÉTÉS VITALES DE LA CELLULE

I. — Phénomènes de motilité

Tous les mystères de la vie des plantes et des animaux existent déjà en germe dans la simple cellule. Toute cellule possède sa vie propre au même titre que l'organisme le plus complexe. Si nous voulons donc pénétrer plus à fond dans l'essence du protoplasme et du noyau, nous devons, avant tout, étudier essentiellement leurs propriétés vitales. Mais la vie même de l'organisme élémentaire le plus simple est un phénomène extraordinairement compliqué et difficile à définir. Elle se manifeste par les changements qu'éprouve constamment la cellule, en vertu de sa propre organisation, sous les influences du monde extérieur et par les forces qu'elle engendre ; d'où il résulte que sa substance organique et se détruit continuellement et se régénère sans cesse. Comme l'a dit Claude Bernard (IV, 1 *a*), tout le processus de la vie repose sur cette destruction et cette néoformation organiques constantes.

Ce processus, le plus complexe de tous, nous devons le répartir en quatre groupes de phénomènes. Tout organisme élémentaire vivant nous montre, en effet, quatre fonctions ou propriétés fondamentales, par lesquelles se manifeste sa vie. Il peut changer de forme et exécuter des mouvements. Il réagit diversement sous l'action des excitants du monde extérieur : il est donc irritable. Il peut se nourrir, c'est-à-dire incorporer, absorber des substances, les transformer et en rejeter d'autres ; il est donc capable d'engendrer des substances qui servent à son accroissement, à la formation des tissus et des produits spécifiques de la vie. Enfin, il peut se reproduire.

Nous décrirons donc les propriétés vitales de la cellule dans les quatre chapitres suivants :

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

25 Leydig. *Untersuchungen zur Anatomie u. Histologie der Thiere.* Bonn, 1883.
26 — *Zelle und Gewebe.* Bonn, 1885.
27 Naegeli et Schwendener. *Das Mikroskop. Theorie u. Anwendung desselben.* 1877.
28 C. Naegeli. *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre.* München und Leipzig, 1884.
29 Peitzner. *Beiträge zur Lehre vom Bau des Zellkerns u. seinen Theilungserscheinungen. Archiv f. mikrosk. Anatomie.* Bd. XXII. 1883.
30 V. Rath. *Ueber eine eigenartige polycentrische Anordnung des Chromatins. Zoolog. Anzeiger,* 1890.
31 Rauber. *Neue Grundlegungen zur Kenntniss der Zelle. Morphol. Jahrb.* VIII. 1882.
32 Reinke et H. Rodewald. *Studien über das Protoplasma. Untersuchungen aus dem botanischen Institut der Universität Göttingen. Heft* 2. 1881.
33 Sachs. *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie.* 1882.
34 Schaefer et E.-R. Lankester. *Discussion on the present aspect of the cell question. Nature,* vol. XXXVI, 1887.
35 Schieferdecker et Kossel. *Gewebelehre mit besonderer Berücksichtigung des menschl. Körpers.*
36 Schmitz. *Untersuchungen über die Structur des Protoplasmas und der Zellkerne der Pflanzenzellen. Sitz.-Ber. der Niederrh. Gesellsch. f. Natur u. Heilk.* Bonn, 1880.
37 Frank Schwarz. *Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas. Beiträge zur Biologie der Pflanzen.* Bd. V. Breslau, 1887.
38 Solger. *Zur Kenntniss der Pigmentzellen. Anatomischer Anzeiger. Jahrb.* VI. S. 162.
39 Strasburger. *Zellbildung und Zelltheilung.* 2. *Aufl.* Jena, 1876.
40 — *Studien über das Protoplasma. Jenaische Zeitschr.* 1876. Bd. X.
41 — *Das botanische Practicum.*
42 Wiesner. *Elementarstructur und Wachsthum der lebenden Substanz.*
43 Zacharias. *Ueber den Zellkern. Botanische Zeitung.* 1882. p. 639.
44 — *Ueber Eiweiss, Nuclein und Plastin. Botanische Zeitung,* 1883.
45 — *Ueber den Nucleolus. Botanische Zeitung.* 1885.
46 Zacharias. *Beiträge zur Kenntniss Zellkerns u. der Sexualzellen. Botan. Zeitung.* 1887. Bd. XLV.
47 Zacharias. *Ueber die Zellen der Cyanophyceen. Botanische Zeitung.* 1890.
48 List. *Untersuch. über das Cloakenepithel der Plagiostomen. Sitzungsber. der kaiserl. Acad. der Wissensch. zu Wien.* Bd. XCII. III. *Abth.* 1885
49 Miescher. *Verhandl. der naturforschenden Gesellschaft in Basel.* 1874.
50 Auerbach. *Organologische Studien. Heft I.* 1874.

CHAPITRE III

PROPRIÉTÉS VITALES DE LA CELLULE

I. — Phénomènes de motilité

Tous les mystères de la vie des plantes et des animaux existent déjà en germe dans la simple cellule. Toute cellule possède sa vie propre au même titre que l'organisme le plus complexe. Si nous voulons donc pénétrer plus à fond dans l'essence du protoplasme et du noyau, nous devons, avant tout, étudier essentiellement leurs propriétés vitales. Mais la vie même de l'organisme élémentaire le plus simple est un phénomène extraordinairement compliqué et difficile à définir. Elle se manifeste par les changements qu'éprouve constamment la cellule, en vertu de sa propre organisation, sous les influences du monde extérieur et par les forces qu'elle engendre ; d'où il résulte que sa substance organique et se détruit continuellement et se régénère sans cesse. Comme l'a dit Claude Bernard (IV, 1 *a*), tout le processus de la vie repose sur cette destruction et cette néoformation organiques constantes.

Ce processus, le plus complexe de tous, nous devons le répartir en quatre groupes de phénomènes. Tout organisme élémentaire vivant nous montre, en effet, quatre fonctions ou propriétés fondamentales, par lesquelles se manifeste sa vie. Il peut changer de forme et exécuter des mouvements. Il réagit diversement sous l'action des excitants du monde extérieur : il est donc irritable. Il peut se nourrir, c'est-à-dire incorporer, absorber des substances, les transformer et en rejeter d'autres ; il est donc capable d'engendrer des substances qui servent à son accroissement, à la formation des tissus et des produits spécifiques de la vie. Enfin, il peut se reproduire.

Nous décrirons donc les propriétés vitales de la cellule dans les quatre chapitres suivants :

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

1° Les phénomènes de motilité ;
2° Les phénomènes d'irritation ;
3° La nutrition et l'activité formatrice ;
4° La reproduction.

Nous terminerons par un chapitre spécialement consacré aux phénomènes de la fécondation.

L'étude comparative nous apprend que, dans le corps de la cellule, peuvent s'accomplir *diverses formes de mouvements*. Nous distinguons : 1° le mouvement propre du protoplasme ; 2° le mouvement des cils et fouets vibratiles ; 3° le mouvement des vacuoles contractiles ; 4° les mouvements et changements de forme passifs du corps de la cellule.

Indépendamment de ces phénomènes de motilité, il en est encore quelques-uns, plus spéciaux, que nous traiterons à part quand l'occasion se présentera, par exemple le mamelon de conception ou cône d'attraction, que produit la cellule-œuf au moment de la fécondation, les figures radiées qui se manifestent au voisinage du spermatozoïde quand il a pénétré dans l'œuf, ainsi que lors de la division cellulaire ; enfin, la division du corps de la cellule en deux ou plusieurs segments lors du processus de la segmentation.

I. — Mouvement du protoplasme

Bien qu'il soit probable que tout protoplasme puisse accomplir des mouvements, cependant nos moyens actuels d'investigation ne nous permettent généralement pas de les percevoir, parce qu'ils s'exécutent avec une extrême lenteur. Seuls certains objets appartenant au règne animal et au règne végétal conviennent à l'étude et à la démonstration de ce phénomène. Cette propriété se manifeste, d'une part, par des changements dans la forme extérieure du corps cellulaire et, d'autre part, par des changements de position des parties contenues dans le protoplasme, comme le noyau, les granulations et les vacuoles.

Ces phénomènes sont, en outre, quelque peu différents, selon que le corps protoplasmique est nu ou enveloppé d'une membrane solide.

a) Mouvements du corps protoplasmique nu

De petits organismes monocellulaires, les corpuscules blancs du sang, les corpuscules lymphatiques, les cellules de tissu conjonctif, etc., exécutent des mouvements appelés amœboïdes, parce que c'est chez les Amibes que nous en voyons les plus beaux exemples.

Si l'on observe, dans des conditions convenables, un *corpuscule lymphatique de la Grenouille* (Fig. 37), on le voit constamment changer de forme. La surface du protoplasme émet de courts prolongements ou pseudopodes, qui généralement sont, au début, formés par de l'hyaloplasme, à l'intérieur duquel pénètre ensuite du protoplasme granuleux. Ces pseudopodes s'ac-

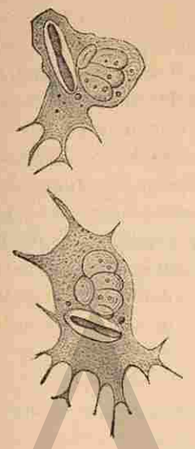


Fig. 37. — *Leucocyte de la Grenouille contenant une bactérie en partie digérée. La bactérie est colorée par la vésuvine.* Les deux images représentent deux stades du mouvement d'une même cellule. D'après Metschnikoff, fig. 54.

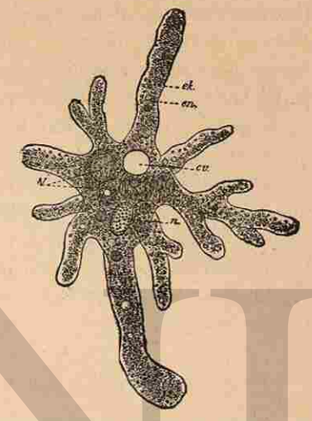


Fig. 38. — *Amœba Proteus.* D'après Leidy. Figure empruntée à R. Hertwig. *n*, noyau ; *cv*, vacuole contractile ; *N*, ingesta ; *en*, protoplasme granuleux ; *ek*, ectoplasme.

croissent, s'étalent et peuvent alors, à leur tour, émettre de nouveaux pseudopodes plus petits. Ou bien leur protoplasme rentre dans le corps cellulaire et, dans ce cas, ils deviennent plus grêles et finissent par disparaître, en même temps que de nouveaux pseudopodes se forment en un autre point du corps de la cellule. Il résulte de ces mouvements de sortie et de rentrée des pseudopodes que le corps protoplasmique subit des *changements de place* et se meut lui-même à la surface de l'objet auquel il est fixé. Ces mouvements de reptation, on n'en peut mesurer la rapidité qu'au moyen du microscope. Une Amibe peut ainsi en une minute parcourir un espace de 1/2 millimètre.

C'est de cette façon que dans les phénomènes d'inflammation les corpuscules blancs du sang traversent la paroi des capillaires et des petits vaisseaux sanguins. C'est de cette façon que les corpuscules lymphatiques cheminent, comme cellules migratrices, dans de petites lacunes de certains tissus, par exemple dans les espaces interlamellaires de la cornée,

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN © DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

où ils n'ont pas à vaincre de résistance considérable. C'est de cette façon que les cellules migratrices écartent les cellules épithéliales pour gagner la surface des membranes muqueuses.

L'émission et la rentrée des pseudopodes s'accomplissent avec une très grande vivacité chez une *petite Amibe* (Fig. 38), décrite, dès 1755, par Rœsel von Rosenhof et appelée par lui petit Protée, en raison même de ses changements de forme.

Le mouvement du protoplasme se manifeste un peu différemment, chez les Myxomycètes, d'une part, et d'autre part chez les Thalamophores, les Héliozoaires et les Radiolaires.



Fig. 39. — *Chondrioderma difforme*. D'après Strasburger, *f*, fragment d'un plasmodium âgé. *a*, spore desséchée. *b*, la même gonflée dans l'eau. *c*, spore dont le contenu est en voie d'expulsion. *d*, zoospore. *e*, myxamibes provenant de la transformation de zoospores ; elles commencent à se réunir en un plasmodium. En *d* et en *e* on distingue des vacuoles contractiles.

Pour observer les mouvements chez une de ces formes de *Myxomycètes* qui, comme *Aethalium septicum*, constituent des plasmodies atteignant souvent la grosseur du poing et étalées sur une surface humide, on applique obliquement contre le bord de la plasmodie un porte-objet humide, sur la surface duquel on laisse couler lentement de l'eau à l'aide d'un dispositif spécial. Les plasmodies d'*Aethalium* ont la propriété de se mouvoir en sens inverse du courant de l'eau (rhéotropisme). Elles rampent en émettant de nombreux pseudopodes sur la surface irriguée et s'étalent en un fin réseau transparent, leurs pseudopodes s'unissant par des branches collatérales (Fig. 39). Ce réseau, examiné sous un fort grossissement, montre deux espèces de mouvements.

D'abord, dans les filaments et les cordons, qui consistent en une très mince couche d'hyaloplasme enveloppant du protoplasme granuleux, on observe un mouvement circulatoire, rapide, de ce dernier, mouvement qui se manifeste surtout par les déplacements des granulations et qui est comparable à la circulation du sang dans les vaisseaux des animaux vivants. Entre le protoplasme granuleux en circulation et l'ectoplasme au repos on n'observe d'ailleurs pas de limite nette ; là le courant des granulations s'effectue plus lentement et parfois même devient complètement nul pour redevenir ensuite assez actif. Dans les filaments très délicats il n'y a qu'un courant longitudinal, tandis que dans les branches plus épaisses on observe souvent deux courants en sens inverse. « Dans les lames aplaties, qui se forment çà et là dans le réseau, il existe le plus souvent de nombreux courants ramifiés dirigés soit dans le même sens, soit en sens divers ; il n'est

même pas rare de constater des courants opposés, l'un à côté de l'autre. » De plus, la rapidité du courant peut varier d'un point à un autre et se modifier progressivement ; elle peut être si grande que, sous un fort grossissement, on peut à peine suivre des yeux les granulations ; par contre, elle peut devenir si lente que les granulations paraissent à peine se déplacer.

La seconde espèce de mouvement consiste en un changement de forme des divers filaments et du réseau tout entier. De même que chez l'Amibe, çà et là il pousse de nouveaux prolongements, pendant que d'autres rentrent dans la plasmodie. Comme chez l'Amibe, il apparaît d'abord une saillie d'ectoplasme, dans laquelle pénètre ensuite du protoplasme granuleux, et, lorsque le courant est très rapide, on observe que le protoplasme granuleux pénètre avec violence dans la branche en voie de formation. De cette façon, le plasmodium peut ramper en tout sens, à la manière d'une Amibe. En un bord du plasmodium, où le courant granuleux est très rapide, se forment de nombreux pseudopodes nouveaux, pendant qu'au bord opposé d'autres pseudopodes se retirent.

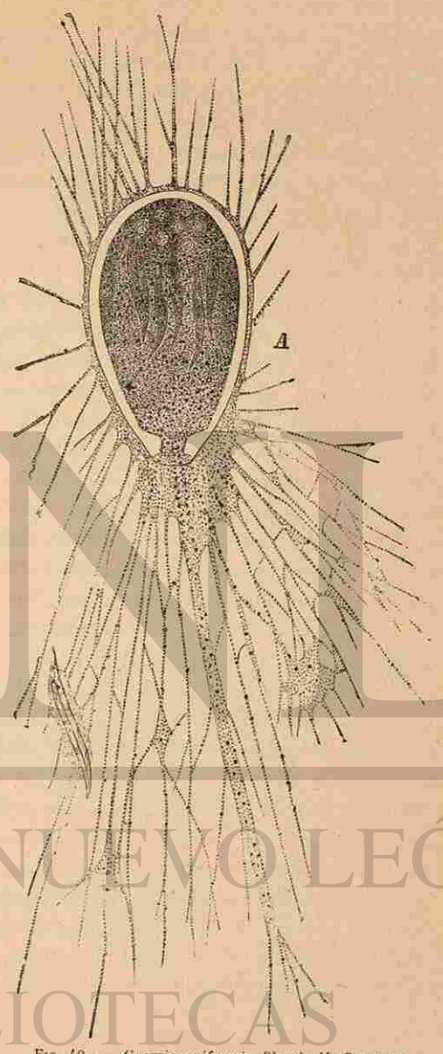


Fig. 40. — *Gromia oviformis*. D'après M. Schultze.

Parmi les *Rhizopodes*, *Gromia oviformis* (Fig. 40), que nous avons déjà décrit page 30, nous offre un exemple classique pour l'étude du mouvement du protoplasme. Lorsque l'organisme n'est pas irrité, le pro-

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

toplasme sorti de la capsule émet de nombreux filaments, longs et délicats, qui s'étalent radiairement en tous sens dans l'eau, poussant çà et là des branches latérales et s'unissant ainsi en une sorte de réseau. Même les filaments protoplasmiques les plus délicats manifestent des mouvements. Quand on les observe à l'aide d'un fort grossissement, on constate, comme le dit Max Schultze (I, 29), « un glissement, un écoulement des granulations logées dans la substance des filaments ». — « Elles courent avec une rapidité plus ou moins considérable, soit vers l'extrémité périphérique du filament, soit en sens inverse, souvent même dans les deux sens à la fois, même dans les filaments les plus délicats. Les granulations qui se rencontrent, ou bien passent simplement les unes à côté des autres, ou bien elles se heurtent : dans ce cas, elles poursuivent ensuite, après une petite pause, leur trajet primitif, ou bien l'une d'elles entraîne l'autre avec soi. Toutes les granulations d'un même filament ne se meuvent nullement avec la même vitesse ; il en résulte que souvent l'une l'emporte sur l'autre ou l'arrête dans son mouvement. » Un grand nombre de granulations glissent manifestement à la surface des filaments, où elles font saillie. Souvent on observe aussi des amas de substance plus volumineux, renflements fusiformes ou collatéraux d'un filament, qui se meuvent comme les granulations. Ce mouvement entraîne même des corps étrangers, soit fixés à la surface des filaments protoplasmiques, soit logés à leur intérieur. L'intensité de ce mouvement peut atteindre 0,02 millimètre par seconde. Là où plusieurs filaments s'unissent, on voit les granulations passer de l'un dans l'autre. En ces points siègent souvent des lamelles plus larges, provenant d'une accumulation de protoplasme.

Engelmann (III, 5 et 7) a décrit, sous le nom de *mouvement de glissade*, un mode spécial de mouvement, que l'on observe particulièrement dans les Diatomées et les Oscillariées. Chez les Diatomées, le corps protoplasmique est renfermé dans une carapace siliceuse ; chez les Oscillariées, dans une membrane de cellulose. En dehors de ces enveloppes se trouve encore une mince couche de protoplasme très finement granuleux, qui n'est pas visible sur l'organisme vivant, mais que l'on peut faire apparaître au moyen des réactifs. En se déplaçant dans une direction déterminée à la surface de la carapace siliceuse ou de la membrane cellulosique, cette couche protoplasmique pousse l'organisme « à se mouvoir en glissant ou en rampant sur une surface fixe ». (Engelmann.)

b) Mouvement du corps protoplasmique a l'intérieur des membranes cellulaires

Ce mode de mouvement se rencontre principalement dans le règne végétal, où il s'observe le mieux, d'une façon générale, dans les cellules des parties herbacées des plantes. D'après de Vries (III, 25), il ne ferait absolument défaut dans aucune cellule végétale, mais il serait souvent si peu intense qu'il échappe à l'observation directe. On l'observe le mieux dans les tissus où s'accumulent les matières nutritives et aux époques où se produit un transport intensif des substances plastiques, soit en vue d'une prolifération rapide, soit en vue d'une accumulation locale ou d'un emploi spécial de ces substances (de Vries). Le mouvement du protoplasme doit donc jouer directement un rôle important dans le transport des substances, chez les végétaux. On observe plus rarement ce mode de mouvement chez les organismes inférieurs et dans le règne animal ; on l'a constaté cependant chez les Noctiluques, dans les cellules vésiculeuses de l'axe des tentacules chez les Cœlentérés, etc.

Chez les végétaux on distingue, sous les noms de *rotation* et de *circulation*, deux modes de mouvement différents.

La *rotation* avait été observée déjà, en 1774, par Bonaventura Corti (I, 8) ; puis, tombée dans l'oubli, elle fut découverte à nouveau par Treviranus. Son étude se fait surtout aisément chez les Characées, puis dans les poils radicaux d'*Hydrocharis morsus ranæ* et de *Trianea bogotensis*, dans les feuilles de *Vallisneria spiralis*, etc. Dans les grandes cellules des Characées, le protoplasme s'étale, comme nous l'avons dit p. 32, en une couche continue, à la surface interne de la membrane cellulosique : il entoure le suc cellulaire sous forme d'un sac clos. Le protoplasme pariétal présente toujours deux couches distinctes, dont l'une, externe, est en rapports immédiats avec la membrane de cellulose, tandis que l'autre, interne, est en rapport avec le suc cellulaire. La couche externe est toujours au repos ; très mince chez *Hydrocharis*, elle est relativement épaisse dans les Characées, où elle renferme aussi un grand nombre de corps chlorophylliens, qui ne manifestent aucun déplacement. Cette couche externe, au repos, se continue progressivement avec la couche interne, mobile, qui chez *Chara* ne renferme pas de corps chlorophylliens, mais le noyau de la cellule et des granulations. Le protoplasme de la couche interne, probablement plus riche en eau que celui de la couche externe, montre un courant rotatoire. Dans les cellules allongées, ce courant monte le long d'une des parois longitudinales ; puis, il passe contre la

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

paroi transversale supérieure, gagne l'autre paroi longitudinale, le long de laquelle il descend ; enfin, il longe la paroi transversale inférieure, revient à son point de départ, et le mouvement recommence. *Entre le courant ascendant et le courant descendant existe une zone indifférente plus ou moins large, dans l'étendue de laquelle le protoplasme reste au repos* et où il est généralement réduit à une couche très mince. Chez *Nitella*, au niveau de la zone indifférente, les corps chlorophylliens font défaut dans la couche externe.

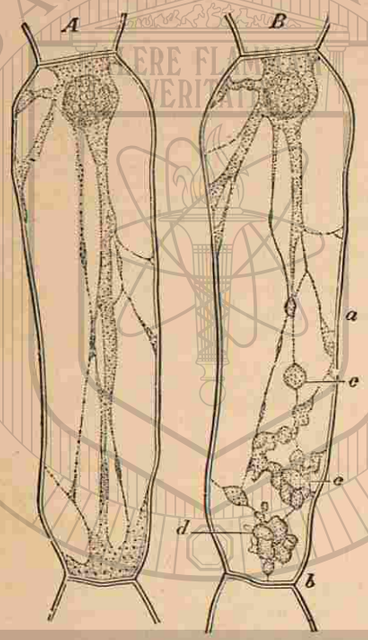


Fig. 41. — *A* et *B. Cellule d'un poil staminal de Tradescantia virginica. A*, courant protoplasmique normal ; *B*, le protoplasme ramassé en petites sphères après une irritation. *a*, membrane cellulaire ; *b*, cloison transversale entre deux cellules ; *c*, *d*, protoplasme ramassé en petits amas sphériques (d'après Kühne). Figure empruntée à Verworn (fig. 13).

La *soi-disant rotation en jet d'eau* (Klebs, III, 14) forme une transition entre le mouvement de rotation et la circulation du protoplasme. Cette forme, généralement rare, se rencontre dans les jeunes cellules de l'endosperme de *Ceratophyllum*, dans les jeunes vaisseaux ligneux du pétiole du *Ricinus*, etc. Ici le protoplasme revêt d'une couche épaisse la face interne de la membrane de cellulose et traverse, en outre, le suc cellulaire, sous forme d'un cordon central, épais et longitudinal. Le cordon central n'est parcouru que par un seul courant, qui s'étale ensuite contre la paroi transversale, où il se brise, pour retomber en tous sens, comme un jet d'eau, dans l'utricule primordiale ; il gagne ainsi la cloison transversale opposée et, de là, passe de nouveau dans le cordon axial.

Le mouvement connu sous le nom de *circulation* s'observe dans des cellules végétales et animales, dont le protoplasme est disposé, à la fois, en une mince couche sous-jacente à la membrane cellulaire et en un réseau de filaments plus ou moins délicats parcourant l'espace cellulaire.

Les objets qui se prêtent le mieux à l'étude de ce genre de mouvement sont les poils staminaux de diverses espèces de *Tradescantia* et les jeunes poils des Orties.

Le phénomène de la circulation est semblable à celui que nous avons

appris à connaître dans le réseau protoplasmique des Myxomycètes et dans les fins pseudopodes des Rhizopodes. Il se compose aussi de deux espèces de mouvements. D'une part, on distingue le courant des granulations. Dans les filaments les plus fins, les granulations progressent plus ou moins rapidement dans une direction déterminée. Dans la couche pariétale ainsi que dans les cordons plus larges, circulent souvent les uns à côté des autres plusieurs courants distincts, soit dans le même sens, soit en sens inverse. Les corps chlorophylliens et les grains d'amidon que renferme le protoplasme sont entraînés lentement comme le noyau de la cellule. On observe aussi une couche externe d'hyaloplasme, au contact avec la membrane de cellulose et dans un état de repos relatif. D'autre part, le corps protoplasmique dans son ensemble se meut aussi lentement et change, par conséquent, de forme. Les larges cordons s'amincissent et peuvent même disparaître complètement ; les fins filaments grossissent ; de nouveaux prolongements se forment comme les pseudopodes des Myxomycètes et des Rhizopodes. Par-ci, par-là s'accumulent dans la couche pariétale des amas plus volumineux de protoplasme, pendant qu'ailleurs d'autres amas disparaissent.

c) Essais d'explication du mouvement du protoplasme

Divers auteurs, Quincke (III, 17), Bütschli (III, 7, *b*), Berthold (III, 2), et autres, ont, en ces derniers temps, tenté de comparer le mouvement du protoplasme avec ces phénomènes de mouvement qu'offrent certains mélanges de substances inorganisées et d'en déduire une explication.

Quincke a étudié avec soin les phénomènes de mouvement qui se produisent aux surfaces de contact de différents liquides. Il déposait, dans un verre contenant de l'eau, une goutte d'un mélange d'huile d'amandes et de chloroforme, dont le poids spécifique était un peu plus considérable que celui de l'eau ; puis, à l'aide d'un fin tube capillaire, il déposait contre la goutte d'huile une goutte d'une solution de carbonate sodique à 2 0/0. La goutte d'huile éprouvait alors des changements de forme semblables à ceux que montrent certaines Amibes quand on les observe au microscope. Ces changements sont dus à ce que la solution sodique s'étale peu à peu à la surface de l'huile et forme avec cette dernière un savon.

Quincke interprète d'une manière analogue l'essence du mouvement du protoplasme. Pendant la plasmolyse des cellules végétales, le corps protoplasmique se fragmente parfois en deux ou plusieurs sphères, qui se dilatent ensuite et s'unissent de nouveau ou qui restent séparées par une surface plane, comme le font deux bulles de savon de même taille que

l'on met en contact. De ces faits Quincke conclut que le corps protoplasmique doit être enveloppé d'une très mince membrane *fluide*, tout comme l'air contenu dans la bulle de savon est enveloppé par une mince membrane d'eau de savon. « La substance constituant la membrane qui enveloppe le corps protoplasmique, dit Quincke, doit être un liquide qui forme des gouttes dans l'eau. Or, comme de toutes les substances organiques connues les huiles seules présentent cette particularité, cette membrane doit être formée par une huile grasse ou par une graisse liquide. L'épaisseur de cette couche d'huile peut être très minime, moindre que 0,0001 mm, de sorte qu'elle n'est pas perceptible au microscope. » Par l'action de l'albumine sur l'huile naît, aux surfaces de contact, une substance qui se dissout dans l'eau et s'étale à la façon du savon formé par l'action du carbonate sodique sur l'huile. Cette substance est donc un savon d'albumine.

La cause du mouvement du protoplasme, Quincke considéra qu'elle réside dans l'expansion périodique du savon d'albumine à la face interne de la membrane oléagineuse qui enveloppe le corps protoplasmique. Le savon se régénère toujours à la surface de contact au fur et à mesure qu'il se dissout et qu'il diffuse dans le liquide ambiant. Le fait que la présence de l'oxygène est nécessaire pour l'accomplissement de ce phénomène chimique explique pourquoi le mouvement du protoplasme cesse quand l'oxygène vient à manquer, de même que les conditions physico-chimiques expliquent pourquoi ce mouvement cesse quand la température est trop ou trop peu élevée.

Poussé par les études de Quincke et par ses propres résultats concernant la structure alvéolaire du protoplasme, Bütschli entreprit des expériences intéressantes, qui lui parurent jeter quelque lumière sur les causes du mouvement du protoplasme. Il produisit de diverses façons des émulsions d'huile. Il obtint les plus délicates et les plus instructives en mélangeant quelques gouttes d'une huile d'olive, épaissie à l'étuve, avec du carbonate potassique très finement pulvérisé, de façon à former une pâte filante, dont il déposait une gouttelette dans l'eau. L'émulsion ainsi formée, dont les petites vacuoles sont remplies d'une solution de savon en voie de formation, présente un aspect blanc laiteux, qui s'éclaircit par addition de glycérine diluée. Il se produit alors des courants actifs qui persistent pendant six jours quand la préparation est réussie et qui ressemblent étonnamment aux mouvements protoplasmiques d'une Amibe. « Le courant se dirige par l'axe de la gouttelette vers un point du bord, d'où il s'écoule ensuite des deux côtés et en arrière pour rentrer peu à peu dans le courant central. » — « Par-ci, par-là se forme un prolongement aplati, qui rentre ensuite, et, ce phénomène se répétant, il arrive souvent que des gouttelettes

se déplacent assez rapidement. » Bütschli explique les phénomènes de mouvement observés par Quincke en admettant que, « en un point de la surface, de fins alvéoles crèvent et que là la solution de savon s'étale à la surface de la gouttelette, laquelle est formée par une très mince lamelle d'huile. Il en résulte une diminution de la tension superficielle en ce point et, par conséquent, la formation d'une légère saillie superficielle suivie d'un déplacement, qui provoque l'afflux de toute la masse alvéolaire vers ce point. Pendant que cet afflux se produit au point d'expansion, de nouveaux alvéoles crèvent et, ce phénomène se répétant, une fois le courant provoqué en ce point, il persiste jusqu'à ce qu'il ne rencontre pas d'obstacles importants ». Bütschli est convaincu qu'il existe une concordance principielle entre les courants qui se forment dans les gouttes d'émulsions d'huile et le mouvement amœboïde du protoplasme.

Les expériences de Quincke et de Bütschli sont très intéressantes parce qu'elles montrent que des phénomènes de motilité déjà compliqués se ramènent à des causes relativement simples. Cependant diverses objections peuvent être émises contre leur conclusion, à savoir que le mouvement du protoplasme est la conséquence de phénomènes semblables. On peut déjà mettre en doute que le corps protoplasmique est revêtu d'une mince lamelle superficielle d'huile. De ce seul fait que le protoplasme se compose de substances chimiques très nombreuses, qui subissent constamment des changements physico-chimiques dans le processus de la nutrition dont dépend la vie, nous devons déjà conclure que les conditions des mouvements du protoplasme doivent être de nature beaucoup plus complexe que celles des mouvements d'une goutte d'émulsion d'huile. Elles doivent différer dans la même mesure que la composition chimique et l'organisation de ces éléments (voir aussi, à ce sujet, ce que nous avons dit p. 23, et le travail de Verworn sur le mouvement de la substance vivante, III, 24). En outre, le courant protoplasmique, les radiations autour des centres attractifs, le mouvement des cils et fouets vibratiles, la contraction musculaire forment *un seul* groupe de phénomènes, qui exigent une explication unique. Or, cette explication, ni les expériences de Quincke ni celles de Bütschli ne peuvent nous la fournir. Les mouvements qu'ils ont provoqués dans leurs expériences sont aux mouvements du corps vivant comme la structure des cellules artificielles engendrées par Traube est à la structure des cellules vivantes.

Afin de montrer quelle diversité de formes, très semblables à celles qu'affectent les pseudopodes, peut prendre, par simple expansion, une goutte d'huile à la surface de solutions aqueuses, examinons la figure 42, qui est empruntée à un mémoire de Verworn (III, 24) : « *a*—*d* nous montrent une gouttelette d'huile de Provence qui s'étale sur une solu-

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

tion faible de carbonate sodique de concentration diverse ; en *a*, elle affecte la forme d'une *Amœba guttula ;* en *b* et *c*, celle d'une *Amœba proteus ;* en *d*, celle d'un plasmodium de Myxomycète. *e* et *f* représentent une gouttelette d'huile d'amandes, présentant des pseudopodes semblables à ceux des Héliozoaires et des Radiolaires ; en *g*, une image extraite de la

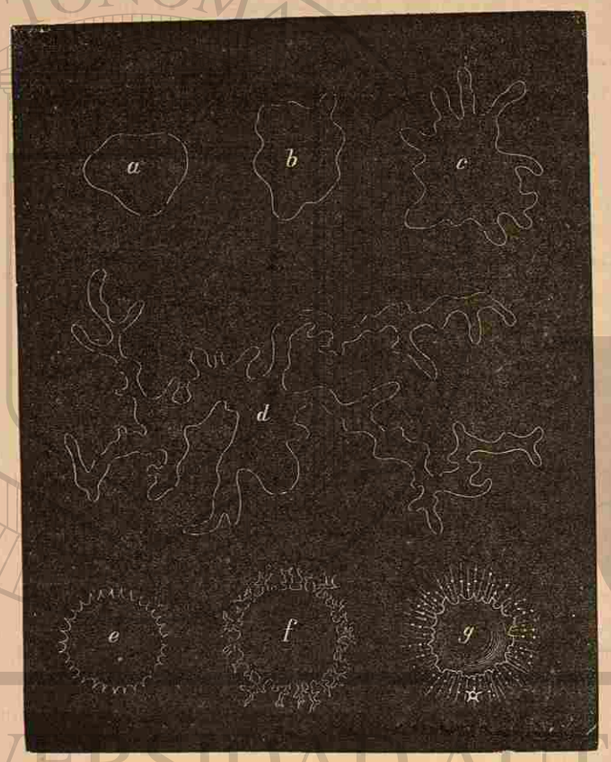


Fig. 42. — *Formes prises par des gouttelettes d'huile étalées.* D'après Verworn, fig. 11.

Physique moléculaire de Lehmann et représentant une goutte de créosote sur l'eau : elle imite un *Actinosphærium* typique. » (Verworn, III, 24, p. 47.)

D'autres tentatives d'explication des mouvements protoplasmiques (Engelmann, III, 6 ; Hofmeister, II, 20 ; Sachs) nous ramènent aux théories de la structure moléculaire des corps organisés, en ce sens qu'elles recherchent les causes des mouvements dans les changements de forme des particules les plus petites. Quant à l'essai d'explication de Verworn

(III, 24), le plus récent en date, sa tendance est toute différente ; mais l'examiner nous entraînerait trop loin.

On peut dire, de toutes les hypothèses émises jusqu'à ce jour, qu'aucune d'elles ne nous donne une idée satisfaisante des causes et des conditions mécaniques des mouvements du protoplasme, et que nous devons, par conséquent, nous en tenir pour le moment à la simple description des faits observés. Cela ne doit nullement nous étonner, si nous songeons que, même en ce qui concerne la *structure intime du protoplasme* (voir p. 19), il règne encore les vues les plus divergentes. Or cette notion doit naturellement exercer une influence sérieuse sur l'explication du mouvement du protoplasme.

II. — Mouvements des cils et fouets vibratiles

Les organismes monocellulaires accomplissent, à l'aide de cils et de fouets vibratiles, des déplacements bien plus importants qu'à l'aide des pseudopodes.

Les cils et fouets vibratiles sont des prolongements piliformes qui existent, plus ou moins nombreux, à la surface de certaines cellules. Ils consistent en une substance homogène, dépourvue de granulations, et ressemblent, sous ce rapport, à de courts et minces pseudopodes formés exclusivement d'hyaloplasme. Ils s'en distinguent cependant, et par le mode différent et plus énergique de leur mouvement, et par ce fait qu'ils ne sont nullement des organes passagers, mais qu'ils se maintiennent en fonction, sans jamais se retirer à l'intérieur du corps protoplasmique. Toutefois, à leur origine, les mouvements vibratiles et pseudopodiques sont en connexion étroite, ainsi que l'ont prouvé les observations de de Bary (I, 2) sur les zoospores des Myxomycètes, et celles de Hœckel, d'Engelmann, de R. Hertwig, III, 12 *b*, etc., sur les Rhizopodes.

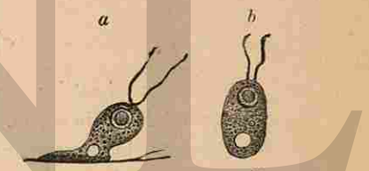


Fig. 43. — *Microgromia socialis.* Une cellule amœboïde (*a*), née par division et émigrée de la colonie, se transforme en une zoospore (*b*) à la suite du retrait de tous ses pseudopodes, sauf deux, qui deviennent des fouets vibratiles. Hertwig, pl. I, fig. 6, *d* et *e*.

Beaucoup d'organismes inférieurs se reproduisent notamment au moyen de petits germes, ressemblant à des Amibes et se mouvant aussi à la façon des Amibes (Fig. 43). Ces germes, après un certain temps, émettent habituellement deux pseudopodes filiformes (Fig. 43, *a*), qui exécutent lentement des mouvements pendulaires et se transforment en fouets vibratiles, pendant que le restant du corps s'arrondit à la suite de la rentrée de tous les autres prolongements. Lorsque les mouvements deviennent plus éner-

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

tion faible de carbonate sodique de concentration diverse ; en *a*, elle affecte la forme d'une *Amœba guttula ;* en *b* et *c*, celle d'une *Amœba proteus ;* en *d*, celle d'un plasmodium de Myxomycète. *e* et *f* représentent une gouttelette d'huile d'amandes, présentant des pseudopodes semblables à ceux des Héliozoaires et des Radiolaires ; en *g*, une image extraite de la

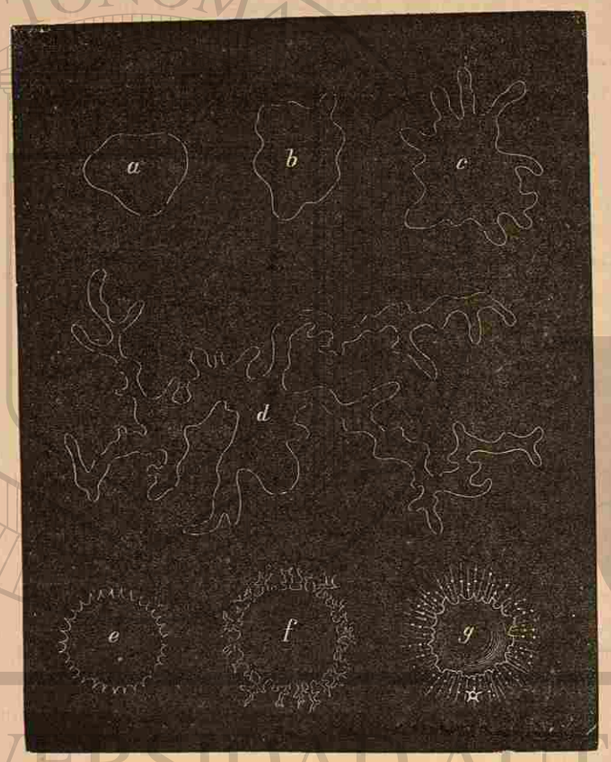


Fig. 42. — *Formes prises par des gouttelettes d'huile étalées.* D'après Verworn, fig. 11.

Physique moléculaire de Lehmann et représentant une goutte de créosote sur l'eau : elle imite un *Actinosphærium* typique. » (Verworn, III, 24, p. 47.)

D'autres tentatives d'explication des mouvements protoplasmiques (Engelmann, III, 6 ; Hofmeister, II, 20 ; Sachs) nous ramènent aux théories de la structure moléculaire des corps organisés, en ce sens qu'elles recherchent les causes des mouvements dans les changements de forme des particules les plus petites. Quant à l'essai d'explication de Verworn

(III, 24), le plus récent en date, sa tendance est toute différente ; mais l'examiner nous entraînerait trop loin.

On peut dire, de toutes les hypothèses émises jusqu'à ce jour, qu'aucune d'elles ne nous donne une idée satisfaisante des causes et des conditions mécaniques des mouvements du protoplasme, et que nous devons, par conséquent, nous en tenir pour le moment à la simple description des faits observés. Cela ne doit nullement nous étonner, si nous songeons que, même en ce qui concerne la *structure intime du protoplasme* (voir p. 19), il règne encore les vues les plus divergentes. Or cette notion doit naturellement exercer une influence sérieuse sur l'explication du mouvement du protoplasme.

II. — Mouvements des cils et fouets vibratiles

Les organismes monocellulaires accomplissent, à l'aide de cils et de fouets vibratiles, des déplacements bien plus importants qu'à l'aide des pseudopodes.

Les cils et fouets vibratiles sont des prolongements piliformes qui existent, plus ou moins nombreux, à la surface de certaines cellules. Ils consistent en une substance homogène, dépourvue de granulations, et ressemblent, sous ce rapport, à de courts et minces pseudopodes formés exclusivement d'hyaloplasme. Ils s'en distinguent cependant, et par le mode différent et plus énergique de leur mouvement, et par ce fait qu'ils ne sont nullement des organes passagers, mais qu'ils se maintiennent en fonction, sans jamais se retirer à l'intérieur du corps protoplasmique. Toutefois, à leur origine, les mouvements vibratiles et pseudopodiques sont en connexion étroite, ainsi que l'ont prouvé les observations de de Bary (I, 2) sur les zoospores des Myxomycètes, et celles de Hœckel, d'Engelmann, de R. Hertwig, III, 12 *b*, etc., sur les Rhizopodes.

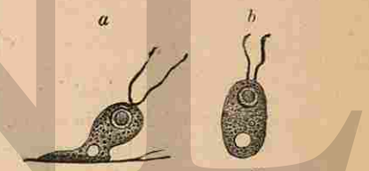


Fig. 43. — *Microgromia socialis.* Une cellule amœboïde (*a*), née par division et émigrée de la colonie, se transforme en une zoospore (*b*) à la suite du retrait de tous ses pseudopodes, sauf deux, qui deviennent des fouets vibratiles. Hertwig, pl. I, fig. 6, *d* et *e*.

Beaucoup d'organismes inférieurs se reproduisent notamment au moyen de petits germes, ressemblant à des Amibes et se mouvant aussi à la façon des Amibes (Fig. 43). Ces germes, après un certain temps, émettent habituellement deux pseudopodes filiformes (Fig. 43, *a*), qui exécutent lentement des mouvements pendulaires et se transforment en fouets vibratiles, pendant que le restant du corps s'arrondit à la suite de la rentrée de tous les autres prolongements. Lorsque les mouvements deviennent plus éner-

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

giques, le germe se meut dans l'eau à l'aide de ses deux fouets vibratiles (Fig. 43, *b*). La petite Amibe est alors transformée en une spore nageante ou « zoospore ».

Nous avons donc le droit de dire que *les fouets vibratiles se sont développés aux dépens de fins prolongements protoplasmiques, qui sont devenus spécialement contractiles et ont ainsi acquis une constitution un peu différente de celle du restant du protoplasme*. Nous pouvons aussi les considérer comme des *produits du protoplasme* consistant spécialement en substance contractile, ou encore comme des *organes de la cellule*.

Fouets et cils vibratiles prennent toujours directement leur origine dans le corps cellulaire lui-même. Lorsque celui-ci est entouré d'une membrane, ils traversent des pores de la membrane. Leur base est toujours un peu plus épaisse et souvent leur point d'émergence à la surface du protoplasme est légèrement renflé ; ils s'amincissent progressivement vers leur extrémité libre, qui est effilée.

Les organes vibratiles ou bien n'existent qu'en petit nombre (un à quatre) à l'une des extrémités de la cellule, ou bien ils recouvrent, en très grand nombre, souvent par milliers, toute la surface de la cellule. Dans le premier cas, ils sont plus longs et plus forts et on les appelle *fouets vibratiles* ou *flagellums*. Dans le second cas, ils constituent des *cils*, petits et rigides.

a) Cellules flagellées

Les fouets vibratiles sont fixés soit à l'extrémité antérieure, soit à l'extrémité postérieure du corps. De là, un mode de locomotion différent. Dans le premier cas, le corps est remorqué par les fouets vibratiles en mouvement. Dans le second cas, il est poussé en avant par eux. L'une de ces dispositions est surtout réalisée chez les Flagellates et certains organismes voisins (Fig. 44, A, B, C), chez une foule de Bactéries (Fig. 33, B), dans les anthérozoïdes des Mousses, Fougères et Équisétacées, ainsi que dans les zoospores, c'est-à-dire dans les corps reproducteurs d'une foule d'Algues et de Champignons. L'autre disposition se montre dans les filaments spermatiques ou spermatozoïdes de la plupart des animaux (Fig. 45).

Le travail physiologique qu'ont à accomplir les organes vibratiles dans la locomotion des organismes monocellulaires est double. D'abord, par leur activité, ils maintiennent le corps cellulaire en suspension dans l'eau, bien que son poids spécifique soit un peu plus considérable que celui du milieu ambiant. C'est ce que prouve déjà cette seule circonstance que les zoospores et les spermatozoïdes morts tombent aussitôt au fond de l'eau. D'autre part, ils font progresser le corps cellulaire dans une direction déterminée.

C'est Naegeli (III, 16) qui s'est occupé le plus sérieusement du *mécanisme du mouvement* des cellules mobiles végétales. D'après cet auteur, les vibrations des flagellums donnent au corps un double mouvement, un mouvement de progression et en même temps un mouvement de rotation autour de son propre axe. Ce mouvement est donc semblable à celui

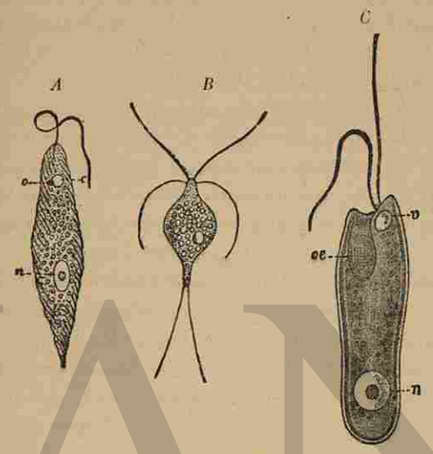


Fig. 44. — *A. Euglena viridis.* D'après Stein. *n*, noyau. *c*, vacuole contractile. *o*, tache pigmentaire. *B. Hexamitus inflatus.* D'après Stein. *C. Chilomonas Paramœcium.* D'après Bürschli. *œ*, cytostome. *v*, vacuole contractile; *n*, noyau. R. Hertwig, fig. 130 à 132.

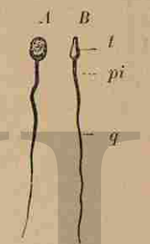


Fig. 45. — *Spermatozoïdes mûrs de l'homme, vus dans deux positions différentes.* Ils consistent en une tête (*t*), une pièce intermédiaire (*pi*) et une queue (*q*).

d'une balle lancée par un canon rayé. Il y a, en outre, à distinguer trois types différents.

« Beaucoup de cellules mobiles avancent en ligne droite ou suivant une trajectoire légèrement courbe, l'extrémité antérieure et l'extrémité postérieure de leur axe restant exactement dans la même direction ; elle nagent d'arrière en avant en restant rigides et sans décrire d'oscillations. D'autres décrivent un trajet légèrement hélicoïdal, chaque tour de l'hélice correspondant toujours à une rotation autour de l'axe ; la même face de la cellule est alors toujours tournée en dehors et l'axe de la cellule court parallèlement à l'axe de l'hélice. Enfin, d'autres cellules mobiles se meuvent de telle sorte que leur extrémité antérieure décrit un trajet hélicoïdal, tandis que leur extrémité postérieure décrit un trajet rectiligne ou un trajet hélicoïdal de moindre rayon. On ne peut nettement constater ces deux derniers modes de mouvement que s'ils se produisent avec lenteur. Lorsqu'ils sont plus énergiques, on ne distingue qu'une oscillation, affectant surtout un caractère spécial dans le troisième mode de locomotion. »

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

La direction suivant laquelle les cellules mobiles tournent autour de leur axe est généralement constante pour chaque espèce, genre ou famille. Certaines d'entre elles tournent dans la direction sud-ouest (*Ulothrix*) ; d'autres, dans la direction sud-est (anthérozoïdes des Fougères) ; d'autres, enfin, tournent alternativement au sud-est et au sud-ouest (*Gonium*). Lorsque des cellules mobiles rencontrent un obstacle, elles s'arrêtent d'abord un certain temps, puis se meuvent en avant, mais en continuant à tourner autour de leur axe. « Alors généralement a lieu un mouvement de recul, pendant lequel elles se meuvent d'avant en arrière en tournant en sens inverse. Ce mouvement rétrograde ne dure habituellement que peu de temps et est toujours très lent. Bientôt il est remplacé par le mouvement normal, qui s'effectue, le plus souvent, dans une direction un peu différente. »



Fig. 45. — *Filament spermatique de Salamandra maculata*. *t*, tête ; *pi*, pièce intermédiaire ; *fl*, filament terminal ; *p*, pointe ; *mo*, membrane ondulante.

Par ses observations, Naegeli a été conduit à admettre « que les cellules mobiles et les spermatozoïdes se mouvraient en ligne droite si leur forme était absolument régulière, si leur masse était répartie symétriquement et si le milieu dans lequel elles nagent était homogène ; la rotation autour de leur axe ainsi que la trajectoire qu'elles décrivent résultent de ce que leur corps n'est pas symétrique, que leur centre de gravité ne correspond pas à leur centre géométrique, et qu'elles n'éprouvent pas partout la même résistance de frottement. »

La locomotion effectuée au moyen des flagellums est beaucoup plus rapide que la reptation produite par les pseudopodes. D'après Naegeli, pour parcourir une longueur d'un pied, les cellules mobiles exigent habituellement une heure, et les plus rapides d'entre elles, un quart d'heure seulement. Tandis que l'homme ne parcourt en une seconde, au pas ordinaire, qu'un peu plus de la moitié de sa propre longueur, l'espace parcouru dans le même temps par une zoospore correspond à peu près au triple de son diamètre. Si ce mouvement nous semble très rapide sous le microscope, il ne faut pas oublier cependant qu'en raison du grossissement employé il nous paraît plus rapide qu'il n'est en réalité, l'espace parcouru étant aussi agrandi. La locomotion est donc faible au point de vue absolu. « Si nous pouvions nettement suivre des yeux ces organismes, sans nous aider de puissants grossissements, leur mouvement nous semblerait presque nul, à cause de sa lenteur. »

Les *filaments spermatiques des animaux* (Fig. 45) se distinguent des cellules mobiles végétales en ce que leur unique fouet vibratile est fixé à l'extrémité postérieure du corps, qu'il pousse, par conséquent, en avant. Ils exécutent donc des mouvements ondulatoires semblables aux mouvements du corps de la plupart des Poissons. Dans certains cas, la structure du spermatozoïde se complique de l'existence d'une fine *membrane contractile ou ondulante*. Cette membrane est comparable au bord de la nageoire d'un Poisson ; elle est spécialement développée dans la portion caudale des grands spermatozoïdes de la Salamandre et du Triton (Fig. 46).

En examinant ces spermatozoïdes à l'aide de forts grossissements, on voit sur la surface de la membrane ondulante courir constamment des

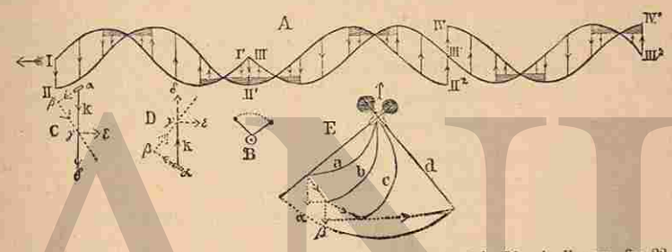


Fig. 47. — *Explication du mécanisme du mouvement d'un spermatozoïde.* D'après Hensen, fig. 22. *A*. Les quatre phases de la position occupée par le bord vibratile, pendant qu'il est parcouru par une onde. *I* à *I*¹, première, *II* à *II*¹ à *II*², deuxième, *III* à *III*¹ à *III*², troisième, *IV* à *IV*¹, quatrième phase de l'incurvation du bord dans la longueur d'une onde. *B*, section du filament caudal et du bord dans les deux positions de la plus forte élongation. *C* et *D*, décomposition des forces du bord. *E*, mouvement d'un corpuscule spermatique ordinaire. *a b c*, différentes phases du mouvement.

ondes qui progressent d'avant en arrière. « Ces ondes naissent, ainsi que l'explique Hensen, parce que toute section transversale de la queue passe successivement dans les deux positions extrêmes (Fig. 47). Si au temps *o* la pièce du bord, vue d'en haut, a la position donnée I à I¹ (Fig. 47), à la fin du premier quart de la période elle aura la position II à II¹ ou, ce qui revient au même, la position II'' à II². A la fin du deuxième quart, II¹ à II² est passé dans la position III à III¹ ou, ce qui revient au même, dans la position III¹ à III². A la fin du troisième quart de la période, III¹ à III² est alors passé dans la position IV à IV¹ et occupe de nouveau, à la fin de la période entière, la position I à I¹. Tous ces mouvements s'accomplissent avec une certaine force et une certaine vitesse. Comment maintenant naît le mouvement en avant ? Une unité de surface du bord (Fig. 47) se meut, comme l'indique la flèche, de α vers γ avec la force $x = \alpha\gamma$. Cette force peut être décomposée en les composantes $\alpha\beta$ et $\beta\gamma$. La force $\alpha\beta$ pousse dans la direction du bord, le comprime et ne produit vraisemblablement aucun effet

extérieur. La force $\beta\gamma$ se laisse de nouveau décomposer en $\gamma\delta$ et $\gamma\varepsilon$. $\gamma\varepsilon$ refoule l'eau directement en arrière et, pour autant que l'eau résiste à la pression, elle refoule le corpuscule en avant. La force $\gamma\delta$ ferait tourner le corpuscule autour de son axe ; cependant agit contre elle, mais en sens inverse, la même composante qui se développe en tous les points où les flèches courent en sens opposé (par exemple au-dessus de D). En somme, la figure D donne la même force $\gamma\varepsilon$ que la figure C. Seules les surfaces hachurées de la figure A développent des forces opposées à la composante $\gamma\varepsilon$. Mais on voit que la grandeur des surfaces en question et, par conséquent, leurs composantes sont complètement négligeables. » (Hensen, III, 11.)

b) Cellules ciliées

Parmi les organismes monocellulaires, les Infusoires se distinguent spécialement par *l'abondance de leurs cils vibratiles :* c'est ce qui leur a valu le nom de *Ciliés* (Fig. 48). Relativement aux flagellums, les cils vibratiles sont beaucoup moins grands : généralement, leur longueur est d'environ 15 μ et leur épaisseur de 0,1 à 0,3 de μ. Leur nombre peut atteindre plusieurs milliers. Chez *Paramæcium aurelia*, on l'estime à 2 500 environ. Bütschli (III, 3) admet que chez le *Balantidium elongatum*, parasite de la Grenouille, qui atteint une longueur de 0,3 millimètre et dont les cils sont très serrés, le nombre des cils est d'environ dix mille. Habituellement ils sont disposés en de nombreuses séries longitudinales, soit limitées à une partie de la surface du corps, soit disposées en spirales.

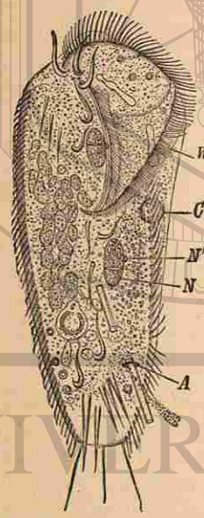


Fig. 48. — *Stylonichia mytilus vu par sa face ventrale.* D'après Stein. Figure empruntée à Claus, Zool. *Wz*, zone ciliée adorale ; *C*, vacuole contractile ; *N*, macronucleus ; *N*¹, micronucleus. *A*, anus.

Indépendamment des cils, il existe encore chez beaucoup d'Infusoires des organes locomoteurs plus volumineux ; ce sont les *cirres* et les *membranes ondulantes*. Les cirres se distinguent des cils par leur épaisseur et leur longueur plus considérables, ainsi que par ce fait qu'ils naissent par une base élargie et se terminent en une pointe affilée (Fig. 48). De plus, ils montrent, comme d'autres tissus particulièrement contractiles (fibres musculaires), une différenciation fibrillaire, de telle sorte qu'ils consistent en de nombreuses fibrilles très délicates (Bütschli). Les cirres sont spécialement fréquents chez les Infusoires hypotriches et au pourtour de l'orifice buccal. Les membranes ondulantes n'existent qu'autour de l'orifice buccal. Ce sont des organes de locomotion développés en surface. Elles sont souvent nettement striées de la base vers le bord libre et possèdent donc, comme les cirres, une structure fibrillaire.

Le mode de locomotion des Infusoires est très variable. Le plus souvent, leur corps, lorsqu'il se meut librement dans l'eau, tourne autour de son axe longitudinal. La direction du mouvement peut varier ; l'activité des cils peut subitement se ralentir ou s'accélérer ; elle peut aussi cesser pendant un temps très court, sans cause extérieure spéciale. Il en résulte des formes variables de mouvement, qui donnent l'impression d'une spontanéité apparente. A ce sujet, un autre point digne de remarque, c'est que souvent les milliers de cils d'un même individu exécutent des mouvements parfaitement coordonnés. « Ils battent non seulement avec la même fréquence de vibrations oscillatoires (rythme) et avec la même amplitude d'oscillation ; mais ils battent encore ensemble dans la même direction et toujours dans le même ordre de succession. » (Verworn.) La coordination du mouvement va même si loin que deux individus, qui naissent par fissiparité d'un même organisme maternel, exécutent des mouvements parfaitement concordants et synchrones aussi longtemps qu'ils sont encore unis par un pont de protoplasme. Il en résulte donc que si les organes vibratiles ont le pouvoir de se contracter isolément, cependant leur action en commun est réglée par transmission d'excitations reçues par le corps protoplasmique.



Fig. 49. — *Spirostomum ambiguum. La continuité de l'ectoplasme cilié du péristome est interrompue par une incision.* D'après Verworn (IV, 40), fig. 25.

Dans cette transmission des excitations, l'ectoplasme semble jouer un rôle particulièrement important, ainsi que le prouve une expérience de Verworn (IV, 40). Verworn fait, à l'aide d'une lancette, une petite incision dans l'ectoplasme cilié d'un *Spirostomum ambiguum* (Fig. 49). « Dans ce cas on peut nettement observer que les ondes vibratoires ne se propagent pas au-dessus du point incisé, mais ne se manifestent que d'un seul côté. »

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

III. — Les vacuoles contractiles de certains organismes monocellulaires

Il existe très souvent des vacuoles contractiles chez les Amibes, les Rhizopodes, les Flagellates (Fig. 7, 43 et 44) et les Infusoires (Fig. 50, *cv*).



Fig. 50. — *Paramæcium caudatum*. Figure demi-schématique, empruntée à R. Hertwig, Zool., fig. 139. *k*, macronucleus; *nk*, micronucleus; *o*, orifice buccal (cytostome); *na'*, vacuole nutritive en voie de formation, *na*, vacuole nutritive; *cv*, vacuole contractile à l'état de contraction; *cv'*, vacuole contractile à l'état de réplétion; *t*, trichocystes qui en *t'* sont projetés au dehors.

Chez les Infusoires, où on les a le mieux étudiées, il n'existe généralement qu'une seule vacuole, parfois deux (Fig. 50), rarement davantage. Elles sont toujours situées immédiatement au-dessous de la surface du corps, sous l'ectoplasme. Elles se distinguent facilement des autres vacuoles liquides qui peuvent être réparties en grand nombre à l'intérieur du corps, par ce fait que leur contenu est complètement rejeté à l'extérieur à des intervalles réguliers, pour être ensuite remplacés. Les vacuoles contractiles disparaissent donc par moment (Fig. 50, *cv*) pour réapparaître ensuite (*cv'*). L'évacuation se fait par un ou plusieurs pores spéciaux qui existent à la surface du corps de l'Infusoire immédiatement au-dessus de la vacuole. « Chaque pore se montre habituellement sous la forme d'un très petit cercle clair entouré d'un bord foncé. L'aspect clair est dû à la réfringence de la cuticule et de la couche alvéolaire. » Parfois chaque pore se continue en un fin canal efférent qui s'étend jusqu'à la vacuole contractile. Assez souvent aussi on distingue des canaux afférents (un, deux ou plusieurs) disposés régulièrement autour de la vacuole. Chez *Paramæcium aurelia* et chez *P. caudatum* (Fig. 50), dont le système des canaux afférents est connu depuis très longtemps et a souvent été étudié, de chacune des deux vacuoles dorsales partent, en s'irradiant, de huit à dix canaux à peu près droits que l'on peut poursuivre presque sur le corps tout entier. Cependant les canaux des deux systèmes de vacuoles ne communiquent pas entre eux. C'est au voisinage de la vacuole contractile qu'ils sont le plus larges et ils vont en s'amincissant progressivement.

Examinons maintenant de plus près comment fonctionne cet appareil particulier chez *Paramæcium* (Fig. 50).

Lorsque les deux vacuoles contractiles ont atteint leur plus grande extension, tout leur contenu est subitement, et avec une grande énergie, éliminé à l'extérieur par les canaux efférents et les pores : la cavité des vacuoles disparaît alors complètement pendant un certain temps. Comme

dans la contraction du cœur, on désigne cet état sous le nom de *systole* par opposition à la période pendant laquelle la vacuole se remplit de nouveau de liquide, se dilate et devient visible et qu'on appelle la *diastole*.

La vacuole se remplit de la manière suivante. Déjà avant le début de la systole les canaux afférents reçoivent de l'endoplasme du corps de l'Infusoire un liquide qui, probablement, est chargé d'acide carbonique et de quelques produits des échanges organiques. Cette réplétion a lieu comme le suppose Schwalbe (III, 21), à la suite « de la pression sous laquelle se trouve dans le corps de l'animal le liquide accumulé par l'absorption continuelle d'eau par la bouche ». En ce moment, les canaux afférents sont visibles parce qu'ils sont remplis d'eau. Ils se gonflent au voisinage de la vacuole contractile, qui, à ce moment, a atteint son plus haut degré de réplétion; ils deviennent fusiformes et forment alors autour de la vacuole contractile un cercle de vacuoles disposées en rosette et que Bütschli appelle des vacuoles de formation. En raison de leur réplétion, lors de la systole de la vacuole contractile, le liquide qu'elle renferme ne peut être chassé dans les canaux afférents; il ne peut l'être qu'à l'extérieur. Lorsqu'ensuite elle rentre en diastole, les vacuoles de formation épanchent le liquide qui les remplit dans la vacuole contractile qui redevient visible et reprend peu à peu son volume primitif. Il en résulte qu'au début de la diastole les vacuoles de formation redeviennent momentanément vides et disparaissent; mais elles se remplissent de nouveau de liquide provenant du parenchyme du corps, jusqu'au début de la systole suivante.

« Lorsqu'il existe simultanément plusieurs vacuoles contractiles, elles évacuent, en général, alternativement leur contenu, ce qui fait que l'excrétion d'eau est la plus régulière possible. La fréquence de leurs contractions est généralement très variable dans les diverses espèces d'Infusoires. D'après les observations de Schwalbe (III, 21), la fréquence des contractions est d'autant plus grande que les vacuoles contractiles sont plus petites. Chez *Chilodon cucullulus*, elles se contractent à peu près treize à quatorze fois en deux minutes; chez *Paramæcium aurelia*, dix à onze fois seulement dans le même temps; chez *Vorticella microstoma*, une à deux fois. Chez *Stentor* et chez *Spirostomum*, les contractions sont encore plus rares. Parmi ces Infusoires, le *Stentor* et le *Spirostomum* possèdent les vacuoles contractiles les plus volumineuses; vient ensuite *Vorticella*, puis *Paramæcium aurelia* et enfin *Chilodon cucullulus*, dont les vacuoles ont un diamètre moitié moindre que celles de *Paramæcium*. Chez cette espèce, leur diamètre est de 0,0127 millimètre; chez *Vorticella*, 0,0236 millimètre. » (Schwalbe.)

L'intervalle entre deux contractions est sensiblement le même pour une

même température ; mais il varie beaucoup lorsque la température augmente ou diminue (Rossbach, III, 19 ; Maupas). Tandis que chez *Euplotes Charon* l'intervalle entre deux contractions est de soixante et une secondes, il descend à vingt-trois secondes lorsque la température est de 30 degrés centigrades (Rossbach). La fréquence des contractions est donc à peu près triplée.

L'élimination de l'eau par les vacuoles contractiles est vraiment surprenante. D'après les calculs de Maupas, *Paramæcium aurelia* élimine en quarante-six minutes, à la température de 27 degrés centigrades, un volume d'eau égal au volume de son propre corps.

Il semble résulter de ces observations que *les vacuoles contractiles ne sont pas de simples gouttes de liquide contenues dans le protoplasme, mais plutôt des différenciations morphologiques constantes, siégeant dans le corps des protozoaires, de véritables organes de la cellule qui, probablement, ont à remplir une fonction importante dans la respiration et l'excrétion.* L'énergie avec laquelle la vacuole contractile expulse son contenu jusqu'à disparaître complètement prouve que sa paroi est formée de substance hyaline et contractile comme la substance des fouets vibratiles, et qu'elle se distingue, par ce caractère, de l'endoplasme du corps de l'Infusoire. Cependant, on ne peut distinguer au microscope, à la vacuole contractile, une paroi propre nettement distincte du restant de la masse du corps, pas plus qu'aux fibres musculaires lisses il n'est toujours possible de distinguer nettement la substance contractile du protoplasme, ni de distinguer aux fouets vibratiles la transition entre leur base et le protoplasme cellulaire.

Comme Schwalbe (III, 21) et Engelmann, je suis d'avis que les vacuoles possèdent une paroi contractile, qui n'est pas délimitée du restant de la masse du corps. Au surplus, il y a certainement de fines membranes dont l'existence ne peut être mise en doute, bien qu'on ne puisse souvent les distinguer au microscope. C'est ainsi que dans une foule de cellules végétales il est impossible de voir l'utricule primordiale aussi longtemps qu'elle est intimement appliquée contre la membrane de cellulose ; par plasmolyse, on peut cependant se convaincre de sa présence.

A ce sujet, je ne partage nullement la manière de voir de Bütschli (III, 3), qui considère les vacuoles contractiles comme de simples gouttes de liquide au sein du protoplasme. « Toute vacuole cesse d'exister comme telle, dit-il, lorsqu'elle s'est contractée. La vacuole qui lui succède est une formation entièrement nouvelle, une goutte de liquide nouveau-née, qui n'existe que jusqu'au moment où elle se contracte. » La vacuole contractile se forme, d'après Bütschli, par confluence de plusieurs vacuoles de formation, qui sont sécrétées dans le protoplasme, sous la forme de petites

gouttelettes, qui s'accroissent ensuite et se fusionnent à la suite de la rupture de leurs parois intermédiaires. L'existence, admise par Bütschli lui-même, de canaux afférents et efférents ; la constance du nombre des vacuoles contractiles ; la circonstance que, pendant la diastole, la vacuole se reforme au point même où elle a disparu lors de la systole ; enfin, le nombre constant des pulsations pour une température donnée et ses variations correspondant aux variations de température, tout cela me semble plaider contre l'opinion de Bütschli. Qu'à la fin de la systole la vacuole contractile, après avoir expulsé son contenu, cesse momentanément d'être visible, cela ne prouve nullement qu'il ne s'agit pas d'un organe constant, si l'on songe que même de grands espaces lymphatiques et des capillaires sanguins, chez les Vertébrés, échappent à l'observation lorsqu'ils ne sont pas injectés.

IV. — Changements de forme du corps de la cellule, déterminés par un mouvement passif

Afin de compléter l'étude des mouvements du protoplasme, il nous reste encore à parler des changements de forme que peut éprouver le corps de la cellule sous l'action de mouvements passifs. La cellule se trouve alors dans la même situation qu'un muscle qui, sous l'action d'une force extérieure s'exerçant sur les membres, s'allonge pour se raccourcir ensuite.

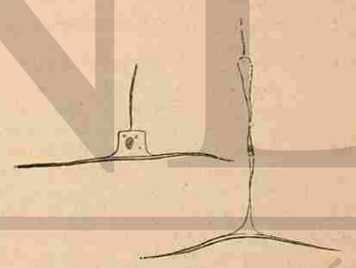


Fig. 51. — *Cellules épithélio-musculaires de la couche endodermique des tentacules d'une Actinie (Sagartia parasitica).* O. et R. Hertwig, pl. VI, fig. 11. Figure empruntée à Hatschek, fig. 108.

Les cellules du corps des animaux changent parfois de forme, d'une façon extraordinaire, en s'adaptant à tous les changements de forme que certains organes éprouvent à la suite d'une contraction musculaire ou d'une dilatation produite par l'accumulation d'un liquide et des substances nutritives. Des cellules épithéliales filiformes deviennent successivement cylindriques, puis lamelliformes, quand, à la suite de la dilatation d'un organe, la surface de ce dernier s'accroît ; quand l'organe se rétracte ensuite et que sa surface diminue, les cellules épithéliales repassent par des transformations inverses.

Les Cœlentérés nous montrent le mieux quels changements de forme violents et rapides peut éprouver le corps protoplasmique d'une cellule,

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

sous l'action de mouvements passifs, sans perdre sa structure intime. Chez les Cœlentérés certains organes, comme les tentacules, peuvent se raccourcir au dixième, au moins, de leur longueur primitive, sous l'action d'une contraction musculaire brusque et énergique (III, 12 *a*). La forme qu'affectent les cellules, selon qu'elles appartiennent à l'un de ces organes modérément contracté ou fortement contracté, varie considérablement, ainsi que le montrent les figures 51 A et B.

La cellule A appartient à un tentacule d'une actinie modérément contracté, l'animal ayant été insensibilisé au moyen d'une substance chimique avant d'être tué ; la cellule B appartient à un tentacule d'un autre individu tué brusquement.

BIBLIOGRAPHIE III

1 De Bary. *Die Mycetozoen. Zeitschrift f. Wissenschaftl. Zoologie* Bd. 10, 1860.
2 G. Berthold. *Studien über Protoplasmamechanick.* Leipzig, 1886.
3 Bütschli. *Protozoen.* 1er volume de *Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreichs.* 1889.
4 Alex. Ecker. *Zur Lehre vom Bau u. Leben der contractilen Substanz der niedersten Thiere. Zeitschrift f. Wissenschaftl. Zoologie.* Bd. I, 1849.
5 Engelmann. *Physiologie der Protoplasma u. Flimmerbewegung. Hermanns Handbuch der Physiologie.* Bd. I.
6 Engelmann. *Contractilität und Doppelbrechung. Archiv f. die gesammte Physiologie.* Bd. XI.
7 Engelmann. *Ueber die Bewegungen der Oscillarien und Diatomeen. Pflügers Archiv.* Bd. XIX.
8 Engelmann. *Ueber die Flimmerbewegung. Jenaische Zeitschrift f. Medicin und Naturwissench.* Bd. IV, 1886.
9 Frommann. *Beobachtungen über Structur u. Bewegungserscheinungen des Protoplasmas der Pflanzenzelle.* Jena, 1880.
10 Frommann. *Ueber neuere Erklärungsversuche d. Protoplasmaströmungen u. über Schaumstructuren Bütschli's. Anatomischer Anzeiger.* 1890.
11 Hensen. *Physiologie der Zeugung. Handbuch der Physiologie.* Bd. VI, 1881.
12*a* O. et R. Hertwig. *Die Actinien.* Jena, 1879.
12*b* Richard Hertwig. *Ueber Mikrogromia socialis, eine Colonie bildende Monothalamie des süssen Wassers. Archiv f. Mikroskop. Anat.* Bd. X, 1874.
13 Jürgensen. *Ueber die in den Zellen der Vallisneria spiralis stattfindenden Bewegungserscheinungen. Studien des physiol. Instituts zu Breslau.* 1861, Heft 1.
14 Klebs. *Form und Wesen der pflanzlichen Protoplasmabewegung. Biologisches Centrablatt.* Bd. I.
15 Kollmann. *Ueber thierisches Protoplasma. Biolog. Centrablatt.* Bd. II.
16 C. Naegeli. *Die Bewegung im Pflanzenreiche. Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik.* Heft 2, 1860.
C. Naegeli. *Rechts und links. Ortsbewegungen der Pflanzenzellen und ihrer Theile. Idem.*
17 G. Quincke. *Ueber periodische Ausbreitung an Flüssigkeitsoberflächen u. dadurch hervorgerufene Bewegungserscheinungen. Sitzungsber. der Akademie der Wissenschaften zu* Berlin. 1888.
18 Purkinje et Valentin. *De phaenomeno generali et fundamentali motus vibratorii continui.* 1835.

19 Rossbach. *Die rhythmischen Bewegungserscheinungen der einfachsten Organismen und ihr Verhalten gegen physikalische Agentien u. Arzneimittel. Arbeiten a. dem zool.-zoot. Institut zu Würzburg.* 1874.
20 Sachs. *Experimentalphysiologie der Pflanzen.* Leipzig, 1865.
21 Schwalbe. *Ueber die contractilen Behälter der Infusorien. Archiv. f. mikroskopische Anatomie.* Bd. II.
22 Velten. *Einwirkung strömender Elektricität auf die Bewehung des Protoplasmas, etc. Sitzungsber. d. Wiener Akademie.* 1876, Bd. LXXIII.
23 Verworn. *Studien zur Physiologie der Flimmerbewegung. Pflügers Archiv.* Bd. XLVIII, 1890.
24 Verworn. *Die Bewegung der lebendigen Substanz.* Jena, 1892.
25 De Vries. *Ueber die Bedeutung der Circulation und der Rotation des Protoplasmas für den Stofftransport in der Pflanze. Botanische Zeitung,* 1885.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

CHAPITRE IV

PROPRIÉTÉS VITALES DE LA CELLULE

II. — Phénomènes d'irritation

La propriété la plus remarquable du protoplasme est son *irritabilité* [1]. Nous entendons par là, ainsi que s'exprime Sachs (IV, 32 *a*), « la façon propre aux seuls organismes vivants de réagir de telle ou telle manière sur les influences les plus diverses du monde extérieur. » L'irritabilité est le caractère le plus distinctif qui existe entre la nature vivante et la nature non vivante. Aussi les anciens naturalistes voyaient-ils dans cette propriété une *force vitale* n'appartenant qu'à la nature organique.

La science moderne a abandonné la *théorie du vitalisme*. Au lieu d'admettre l'existence d'une force vitale spéciale, elle considère l'irritabilité comme un phénomène physico-chimique très complexe. Ce phénomène ne diffère des autres phénomènes physico-chimiques de la nature non vivante qu'en ce que les influences extérieures s'exercent sur une substance de structure complexe, sur un organisme, c'est-à-dire sur un système matériel très compliqué, et qu'elles produisent, par conséquent, en lui toute une série de phénomènes complexes.

Dans cette interprétation mécanique, il faut cependant se garder de tomber dans une erreur très répandue, qui consiste, en raison des analogies que présentent maints phénomènes de la nature inanimée avec des phénomènes de la vie, à vouloir donner de ces derniers une explication

[1] Claude Bernard (IV, 1 *a*), dans ses *Leçons sur les phénomènes de la vie*, arrive à la même conclusion, par toute une série de considérations : « Arrivés au terme de nos études, dit-il, nous voyons qu'elles nous imposent une conclusion très générale, fruit de l'expérience, c'est, à savoir, qu'entre les deux écoles qui font des phénomènes vitaux quelque chose d'absolument distinct des phénomènes physico-chimiques ou quelque chose de tout à fait identique à eux il y a place pour une troisième doctrine, celle du vitalisme physique, qui tient compte de ce qu'il y a de spécial dans les manifestations de la vie et de ce qu'il y a de conforme à l'action des forces générales : l'élément ultime du phénomène est physique ; l'arrangement est vital. »

directement mécanique. Il ne faut jamais oublier que dans la nature inorganique il n'existe pas de substance ayant une structure aussi complexe que la cellule vivante, et que, par conséquent, les réactions d'une telle substance doivent aussi être très compliquées.

L'ensemble des phénomènes d'irritation est très vaste, car il comprend tous les rapports réciproques qui existent entre les organismes et le monde extérieur. Les causes externes d'excitation qui agissent sur nous sont innombrables. Pour les examiner, nous les diviserons en cinq groupes. L'un de ces groupes comprend les excitants thermiques ; le deuxième, les excitants lumineux ; le troisième, les excitants électriques ; le quatrième, les excitants mécaniques, et le cinquième, enfin, les nombreux excitants chimiques.

La façon dont un organisme réagit sur l'un ou l'autre de ces excitants s'appelle le *résultat de l'excitation* ou la *réaction*. La réaction des divers organismes vis-à-vis d'un même excitant peut être très variable. Cela dépend absolument de la structure de l'organisme ou de la constitution intime de la substance irritable, constitution que nos sens ne peuvent pas toujours percevoir. Suivant une expression de Sachs (IV, 32 *a*), les organismes sont comparables, sous ce rapport, à des machines de construction différente, qui, mises en mouvement par une même force extérieure, la chaleur, fournissent cependant, selon leur construction interne, tantôt l'un, tantôt l'autre effet utile. *De même, les différents organismes réagissent souvent, vis-à-vis d'une même cause d'excitation, d'une façon absolument inverse, selon leur propre structure spécifique.*

Nous verrons par la suite que certains corps protoplasmiques sont attirés par la lumière, alors que d'autres sont repoussés par elle ; nous verrons que le même spectacle se reproduit pour l'action des substances chimiques, etc. On parle alors d'un *héliotropisme positif* ou *négatif*, d'un *chimiotropisme positif* ou *négatif*, d'un *galvanotropisme*, d'un *géotropisme*, etc.

En raison de la structure spéciale de la substance irritable s'explique encore un autre phénomène, connu en physiologie sous le nom d'*énergie spécifique* et qui, à certains points de vue, est le contre-pied des phénomènes dont nous venons de parler. Nous venons de voir que les corps protoplasmiques de structure différente réagissent différemment vis-à-vis du même excitant ; nous voyons, d'autre part, que des excitants très différents, la lumière, l'électricité, le contact mécanique, provoquent une même réaction sur le même corps protoplasmique.

L'action d'un excitant quelconque provoque dans la cellule musculaire une contraction ; dans la cellule glandulaire, une sécrétion ; le nerf optique donne une sensation lumineuse, qu'il soit irrité par la lumière, par l'élec-

tricité ou par une compression. De même, les cellules végétales, ainsi que l'a montré Sachs, sont dotées d'énergies spécifiques. Les vrilles et les racines s'infléchissent toujours de la façon qui leur est propre, qu'elles soient irritées par la lumière, par la pesanteur, par la pression ou par un courant électrique. *La réaction conserve partout son caractère spécifique grâce à la structure particulière de la substance irritable; en d'autres termes, l'irritabilité est une propriété fondamentale du protoplasme vivant; mais, selon la structure spécifique de ce dernier, elle s'exprime, sous l'influence du monde extérieur, par des réactions spécifiques.*

Cette même pensée a été exprimée de la manière suivante par Claude Bernard (IV, 1 *a*) : « La sensibilité, considérée comme propriété du système nerveux, n'a rien d'essentiel ou de spécifiquement distinct; c'est l'irritablilité spéciale au nerf, comme la propriété de contraction est l'irritabilité spéciale au muscle, comme la propriété de sécrétion est l'irritabilité spéciale à l'élément glandulaire. Ainsi, ces propriétés sur lesquelles on fondait la distinction des plantes et des animaux ne touchent pas à leur vie même, mais seulement aux mécanismes par lesquels cette vie s'exerce. Au fond tous ces mécanismes sont soumis à une condition générale et commune, l'irritabilité. »

Dans la discussion générale de l'irritabilité, il faut enfin parler encore de la *propagation ou conduction de l'excitation*. Un excitant, qui touche un point restreint de la surface d'un corps protoplasmique, ne détermine pas une réaction en ce point seulement, mais aussi en des points très éloignés. La transformation que subit le corps protoplasmique au point irrité doit donc se communiquer plus ou moins rapidement au corps protoplasmique tout entier. La conduction de l'excitation est, en général, plus rapide chez les animaux : pour les nerfs de l'homme, par exemple, elle atteint 34 mètres par seconde ; elle est plus lente dans le protoplasme végétal.

On se représente la substance irritable comme un système de molécules matérielles se trouvant dans un état d'équilibre instable et douées de forces de tension puissantes. Dans un tel système une légère impulsion donnée à une molécule suffit pour mettre en mouvement toutes les autres molécules, le mouvement se transmettant d'une molécule à l'autre. Ainsi s'explique aussi que souvent une faible cause d'excitation peut déterminer une réaction très considérable, de même qu'un grain de poudre enflammé par une étincelle peut déterminer l'explosion d'une quantité de poudre très importante.

Enfin, la substance organique jouit du pouvoir de reprendre *plus ou moins* son état primitif après que, la cause d'excitation ayant cessé, elle est restée au repos pendant un certain temps. Je dis plus ou moins : car souvent, lorsque l'excitant a agi longtemps ou que l'on a répété son action

plusieurs fois de suite, la structure de la substance organique et son pouvoir de réaction sont modifiés d'une façon durable. Il se produit alors des phénomènes que l'on réunit sous les dénominations générales d'*action consécutive à l'excitation* et d'*accoutumance à l'excitation*.

Nous ne sommes habituellement pas à même de constater si un corps protoplasmique est irritable et s'il réagit sur les variations du milieu ambiant. *La plupart des résultats de l'excitation, c'est-à-dire des réactions, nous échappent.* Nous le constatons le plus nettement lorsque le protoplasme répond à l'excitant par des changements profonds dans sa forme ou par des mouvements. Mais en cela ne résident qu'un petit nombre de réactions, bien qu'elles soient les plus importantes pour l'observateur, parce qu'il peut les saisir. Nous aurons donc à rechercher surtout comment le protoplasme réagit par ses mouvements vis-à-vis des cinq groupes d'excitants que nous avons énumérés plus haut. C'est aussi cette circonstance qui m'a engagé à commencer, par l'étude de la contractilité, la description des propriétés vitales des organismes élémentaires.

I. — Excitants thermiques

La température ambiante est l'une des conditions les plus essentielles de l'activité vitale du protoplasme. Il y a une limite supérieure et une limite inférieure de température, au-delà desquelles le protoplasme meurt immédiatement. Cependant ces limites ne sont pas absolument les mêmes pour tout corps protoplasmique. Il en est qui offrent une résistance beaucoup moindre que d'autres aux températures extrêmes.

Pour les cellules animales et végétales la *température maximum* est habituellement d'environ 40 degrés centigrades. Une action de quelques minutes suffit déjà pour provoquer dans le protoplasme des phénomènes de gonflement et de coagulation qui entraînent des perturbations dans sa structure et sa vie. Des Amibes, portées dans de l'eau à 40 degrés centigrades, meurent aussitôt : leurs pseudopodes se rétractent et « l'organisme se transforme en une vésicule sphérique, nettement délimitée par un double contour enveloppant une masse trouble et d'aspect brunâtre quand on l'examine par transparence ». (Kühne, IV, 15.) La même température détermine chez *Aethalium septicum* la *mort par la chaleur*, conséquence d'une coagulation. Chez *Actinophrys* la température maximum déterminant la mort instantanée est de 45 degrés ; pour les cellules de *Tradescantia* et *Vallisneria*, elle est de 47 à 48 degrés centigrades (Max Schultze, I, 29).

Le protoplasme de certains organismes vivant dans des sources très

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

chaudes s'est adapté à des températures beaucoup plus élevées. C'est ainsi que Cohn a trouvé dans la source thermale de Carlsbade des *Leptothrix* et des *Oscillariées*, vivant à 53 degrés centigrades ; Ehrenberg a, de même, observé des filaments d'Algues feutrés dans les sources chaudes d'Ischia.

Ce n'est cependant pas encore la limite de la température la plus élevée que la substance vivante puisse supporter longtemps. Les spores endogènes des bacilles qui possèdent des enveloppes très résistantes restent capables de germination, même si on les maintient quelques instants dans un liquide à 100 degrés ; d'autres supportent même des températures de 105 à 130 degrés (de Bary, IV, 3 *b*, p. 41). Une chaleur sèche de 140 degrés ne détruit avec certitude tous les germes vivants qu'à la condition de prolonger son action pendant trois heures.

Il est beaucoup plus difficile de déterminer la *limite de température la plus basse*, qui occasionne immédiatement la *mort par le froid*. D'une façon générale, les températures inférieures à 0 degré nuisent moins au protoplasme que les températures élevées. Dans les œufs d'Échinodermes qui se préparent à la segmentation, on suspend momentanément le processus de la division, lorsqu'on les dépose dans un milieu marquant 2 à 3 degrés centigrades sous zéro (IV, 12). Cependant, la segmentation recommence normalement si, après un refroidissement d'un quart d'heure, on réchauffe lentement ces œufs. Même si la durée du refroidissement a été de deux heures, bon nombre de ces œufs n'ont éprouvé d'effet nuisible durable. Certaines cellules végétales peuvent être refroidies au point que des cristaux de glace se déposent dans leur suc cellulaire ; lorsqu'ensuite on les dégèle progressivement, la circulation protoplasmique se rétablit (IV, 13).

La congélation subite engendre dans le protoplasme des cellules végétales des changements de forme considérables, qui disparaissent ensuite avec le dégel. Kühne (IV, 13) a laissé congeler pendant plus de cinq minutes des cellules de *Tradescantia* dans un mélange réfrigérant de — 14 degrés centigrades ; il a observé, en étudiant ensuite ces éléments dans l'eau, que le réseau protoplasmique normal était remplacé par un grand nombre de gouttelettes arrondies et d'amas de protoplasme. Après quelques secondes déjà, ces petites masses commençaient à montrer des mouvements actifs ; après quelques minutes, elles se réunissaient pour se retransformer bientôt en un réseau montrant une circulation active.

Kühne décrit une autre expérience de la manière suivante : « On place une préparation de cellules de *Tradescantia* pendant une heure au moins dans un espace refroidi à l'aide de glace à 0 degré ; leur protoplasme montre alors une tendance à se décomposer en gouttelettes isolées. Là où le réseau existe encore, il est formé par des filaments extraordinairement délicats

présentant par places des gouttelettes volumineuses. De nombreuses gouttelettes sont, en outre, librement répandues dans le suc cellulaire, où elles exécutent des mouvements actifs, sans cependant qu'elles se déplacent guère : elles tournent autour de leur axe. Quelques minutes plus tard, ces gouttelettes libres s'unissent aux fins filaments du réseau, ou bien se fusionnent avec d'autres gouttelettes en suspension dans le suc cellulaire, jusqu'à ce que le réseau protoplasmique normal soit complètement rétabli. »

Chez les végétaux, d'une façon générale, le pouvoir de résistance au froid est d'autant plus grand que les cellules renferment moins d'eau : les graines sèches et les bourgeons hivernants, dont les cellules sont presque purement protoplasmiques, peuvent supporter des températures très basses, tandis que les jeunes feuilles à cellules succulentes meurent rien que sous l'action d'une gelée nocturne. Il faut ajouter que la résistance au froid dépend beaucoup aussi de l'organisation spécifique des végétaux, c'est-à-dire de leurs cellules ; c'est ce que nous constatons tous les jours (Sachs, IV, 32 *b*).

Certains microorganismes résistent à des froids très rigoureux. Frisch a constaté que le pouvoir de développement du *Bacillus anthracis*, tant en ce qui concerne ses spores que ses cellules végétatives, n'est nullement atteint si cet organisme, après avoir été congelé à — 110 degrés centigrades, est ensuite soumis à un dégel.

Dans les différents cas que nous avons cités, avant que soient atteintes les limites extrêmes de température qui déterminent la mort immédiate du protoplasme par la chaleur ou par le froid, on constate un phénomène que l'on appelle la *rigidité par la chaleur* ou la *rigidité par le froid*. On désigne par là un état pendant lequel les propriétés vitales du protoplasme, et notamment tous ses mouvements, sont abolies aussi longtemps que la température agit, pour se rétablir ensuite après une certaine période.

La rigidité par le froid se produit habituellement aux environs de 0 degré ; la rigidité par la chaleur, à quelques degrés au-dessous de la température maximum qui provoque la mort subite du protoplasme. Dans l'un comme dans l'autre cas, le mouvement du protoplasme se ralentit plus ou moins et cesse bientôt. Les Amibes, les Rhizopodes, les corpuscules blancs du sang retirent leurs pseudopodes et se transforment en de petites masses sphériques. Les cellules végétales acquièrent alors fréquemment l'aspect décrit plus haut par Kühne. Dans le cas de rigidité par le froid, une élévation lente de la température, et dans le cas de rigidité par la chaleur, un abaissement progressif de la température, permettent le retour des phénomènes vitaux normaux. Lorsque la rigidité dure longtemps, elle peut déterminer la mort ; mais généralement la rigidité par le

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

froid est supportée plus longtemps et plus aisément que la rigidité par la chaleur. Au moment de la mort, le protoplasme se coagule et se trouble ; puis il ne tarde pas à se fragmenter, après s'être gonflé.

La rigidité par le froid et la rigidité par la chaleur constituent les limites extrêmes d'une période pendant laquelle les phénomènes de la vie s'accomplissent avec une intensité variant selon la température. Pendant cette période ce sont surtout les mouvements qui manifestent les variations les plus intenses. Ils augmentent proportionnellement à l'élévation de la température jusqu'à un maximum déterminé, correspondant à une température déterminée, que l'on désigne sous le nom de *température optimum*. La température optimum est de plusieurs degrés inférieure à la température correspondant à la rigidité par la chaleur. Si la température dépasse cet optimum, les mouvements du protoplasme se ralentissent de plus en plus jusqu'au moment où se produit la rigidité.

Les corpuscules blancs du sang constituent un excellent objet permettant d'étudier l'influence de la chaleur sur le protoplasme. On se sert pour cela de la platine chauffante de Max Schultze ou de l'étuve de Sachs. Dans une goutte de sang fraîchement recueillie, les corpuscules blancs présentent une forme sphérique et sont sans mouvement. Si on élève la température avec certaines précautions, ils commencent à émettre lentement des pseudopodes et à se mouvoir. Leur forme change d'autant plus activement que la température se rapproche de l'optimum. Chez les Myxomycètes, les Rhizopodes et les cellules végétales, lorsque la température ambiante augmente, son effet se manifeste par une accélération de la circulation du protoplasme granuleux. D'après les calculs de Max Schultze (I, 29), les granulations du protoplasme qui, à la température ordinaire, dans les cellules des poils d'*Urtica* et de *Tradescantia*, circulent avec une vitesse de 0,004 à 0,005 millimètre en une seconde, circulent à 35 degrés centigrades, dans le même temps, avec une vitesse de 0,009 millimètre. Chez *Vallisneria* la circulation s'accélère jusqu'à 0,015 millimètre en une seconde, et dans une espèce de *Chara* jusqu'à 0,04 millimètre. Entre le mouvement lent et le mouvement accéléré la différence peut être assez considérable pour qu'une longueur d'un pied soit parcourue, dans le premier cas, en cinquante heures environ, et dans le second cas en une demi-heure seulement.

Naegeli (III, 16) indique les valeurs suivantes pour l'augmentation de vitesse de la circulation du protoplasme provoquée par l'élévation de la température dans les cellules de *Nitella :* pour parcourir 0,1 millimètre, le courant protoplasmique emploie 60 secondes à 1 degré centigrade, 24 secondes à 5 degrés centigrades, 8 secondes à 10 degrés centigrades, 5 secondes à 15 degrés centigrades, 3,6 secondes à 20 degrés centigrades,

2,4 secondes à 26 degrés centigrades, 1,5 secondes à 31 degrés centigrades, zéro, 0,65 seconde à 37 degrés centigrades. Il en résulte donc que « l'accroissement de la vitesse correspondant à des différences de 1 degré est très petite ». (Naegeli, Velten.)

Bien remarquable encore est, enfin, la manière d'être du corps protoplasmique vis-à-vis de grandes variations brusques de la température et vis-à-vis de l'élévation unilatérale ou inégale de la température.

Les *variations de la température* peuvent être ou positives ou négatives, c'est-à-dire qu'elles peuvent consister en une élévation ou en un abaissement de la température ; la conséquence d'une très grande excitation thermique est la cessation momentanée du mouvement. Après un certain temps de repos, le mouvement se rétablit et prend alors une vitesse correspondant à la température (Dutrochet, Hofmeister, de Vries). Velten (IV, 38) conteste l'exactitude de ces observations. D'après ses expériences, des variations brusques de température en dedans des limites extrêmes ne provoquent ni arrêt ni ralentissement du mouvement du protoplasme ; mais elles occasionnent subitement un mouvement dont la vitesse correspond à la température en question.

Stahl (IV, 35) a entrepris, sur les plasmodies des Myxomycètes, des expériences très intéressantes destinées à faire connaître les conséquences d'une *élévation inégale* de la température. Quand une de ces plasmodies s'est étalée en un réseau, si l'on en refroidit une partie seulement, le protoplasme émigre peu à peu du point refroidi pour se transporter vers les parties plus chaudes ; une partie du réseau se rétracte donc et disparaît pendant que l'autre grandit. On peut faire cette expérience de la manière suivante : on place côte à côte deux coupes en verre, dont l'une est remplie d'eau à 7 degrés, et l'autre d'eau à 30 degrés ; sur leurs bords en contact on dépose une bande de papier humide, sur laquelle s'est étalée une plasmodie, et l'on dispose les choses de telle sorte qu'une des extrémités plonge dans l'eau chaude et l'autre dans l'eau froide, la température étant maintenue constante dans les deux coupes. Après un certain temps, la plasmodie a émigré vers le milieu qui lui plaît le mieux, au moyen de ses prolongements pseudopodiques.

De cette façon, les corps protoplasmiques vivant librement exécutent des mouvements qui semblent conformes à un but utilitaire, parce qu'ils servent en même temps à la conservation de l'organisme. En automne, lorsque l'air se refroidit, la fleur de tan (*Æthalium*) s'enfonce à plusieurs pieds de profondeur dans les couches plus chaudes du tan pour hiverner. Au printemps, lorsque la température de l'air s'est élevée, elle se meut en sens inverse vers les couches superficielles, devenues plus chaudes.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

II. — Excitants lumineux

De même que la chaleur, la lumière agit souvent comme excitant sur le protoplasme animal et végétal. Elle provoque des changements de forme dans diverses cellules et fait exécuter aux organismes monocellulaires libres des déplacements déterminés. Ce sont surtout les études des botanistes qui ont fourni à ce sujet les résultats les plus intéressants.

Les plasmodies d'*Æthalium septicum* ne s'étalent à la surface du tan que dans l'obscurité, tandis qu'à la lumière elles s'y engagent profondément. Si, sur une plasmodie étalée en un réseau à la surface d'un morceau de verre, on fait tomber en un point déterminé un rayon lumineux, le protoplasme se retire aussitôt du point éclairé et s'accumule dans la partie du réseau qui se trouve dans l'obscurité (Barenezki, Stahl, IV, 35).

Pelomyxa palustris, organisme amœboïde, exécute dans l'ombre des mouvements pseudopodiques énergiques. Quand on projette sur lui un rayon lumineux d'intensité moyenne, il retire subitement tous ses pseudopodes et se transforme en un corps sphérique. Ce n'est qu'après un certain temps de repos que le mouvement amœboïde recommence peu à peu, à la condition que l'organisme soit replacé dans l'obscurité. « Par contre, si l'on remplace progressivement (dans l'espace d'environ un quart d'heure) l'obscurité par la lumière du jour, la réaction ne se produit pas, même lorsqu'après un éclairage prolongé on produit brusquement l'obscurité. » (Engelmann, 6 *b*.)

La lumière irrite très énergiquement les cellules pigmentées, étoilées, d'une foule d'Invertébrés et de Vertébrés, et connues sous le nom de *chromatophores* (IV, 3, 29, 30, 33). Les excitations de ces cellules déterminent les changements de coloration que manifestent une foule de Poissons, d'Amphibiens, de Reptiles et de Céphalopodes. C'est ainsi, par exemple, qu'à la lumière la peau de la Grenouille prend une coloration plus claire. Cela est dû à ce que les cellules pigmentées de noir, qui se trouvaient étalées dans le derme cutané et pourvues de nombreux prolongements ramifiés, se contractent en de petites sphères noires sous l'action de la lumière. Ces cellules deviennent ainsi moins apparentes ; en même temps, d'autres cellules pigmentées en vert et en jaune et logées aussi dans la peau apparaissent plus nettement, parce qu'elles ne se contractent pas sous l'action de la lumière. De là, la décoloration de la peau de l'animal.

Sous l'influence de la lumière, les *cellules pigmentées de la rétine* subissent aussi des changements de forme importants, et cela, aussi bien chez

les Vertébrés (Boll) que chez les Invertébrés, par exemple les Céphalopodes (Rawitz, IV, 31).

On sait qu'une foule d'organismes monocellulaires, qui se meuvent à l'aide de cils ou de fouets vibratiles, recherchent ou fuient la lumière. Des Flagellates, des Infusoires, des zoospores d'Algues, etc., recherchent ou fuient la partie du cristallisoire dirigée vers la fenêtre et recevant par conséquent de la lumière diffuse.

C'est ce dont on peut se convaincre par la simple expérience suivante, indiquée par Naegeli (III, 16). Un tube de verre, long de trois pieds, est rempli d'eau, dans laquelle grouillent des Algues vertes mobiles (*Tetraspora*). On le place verticalement. Si alors on enveloppe le tube de papier noir, à l'exception de son extrémité inférieure sur laquelle on laisse tomber la lumière, on constate, après quelques heures, que toutes les Algues vertes se sont accumulées dans la partie éclairée, tandis que tout le reste du tube est devenu incolore. Si maintenant on enveloppe de papier noir cette extrémité du tube en laissant tomber la lumière sur sa partie supérieure, aussitôt toutes les Algues se déplacent et s'accumulent à la surface de l'eau.

Euglena viridis (Fig. 44 A, IV, 8) est particulièrement sensible à la lumière. Si l'on éclaire une petite partie seulement d'une goutte d'eau contenant des Euglènes et déposée sur un porte-objet, aussitôt tous les organismes s'accumulent dans la région éclairée qui, pour employer l'expression d'Engelmann, agit comme un piège. Ces organismes sont encore surtout intéressants en ce qu'ils ne perçoivent la lumière qu'en un point très restreint de leur corps. Toute Euglène se constitue d'une partie postérieure, plus volumineuse et contenant de la chlorophylle, et d'une partie antérieure, incolore, portant le fouet vibratile et pourvue d'une tache pigmentée rouge. Or, si l'on ne fait agir la lumière ou l'obscurité que sur cette extrémité antérieure de l'organisme, ce dernier réagit en modifiant la direction de son mouvement (Engelmann). L'Euglène possède donc un organe agissant à la façon d'un œil.

Stahl (IV, 34) et Strasbürger (IV, 37) se sont tout spécialement occupés de l'action de la lumière sur les zoospores.

Stahl résume ses résultats de la manière suivante : « La lumière exerce une action dirigeante sur les zoospores : l'axe longitudinal de ces organismes se place à peu près dans la direction du rayon lumineux. Leur extrémité incolore, flagellée, peut être tournée vers la source lumineuse ou en sens inverse. Ces deux positions peuvent varier selon le degré d'intensité de la lumière, les autres circonstances extérieures restant les mêmes. L'intensité de la lumière exerce la plus grande influence sur la position relative de ces organismes. Lorsque la lumière est intense, les

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

zoospores détournent leur extrémité buccale de la source lumineuse ; elles s'en éloignent ; lorsque la lumière est faible, elles se tournent, au contraire, vers elle. »

L'irritabilité vis-à-vis de la lumière est très variable, non seulement selon les espèces, mais aussi selon les divers individus d'une même espèce ; elle varie enfin, chez le même individu, lorsque les circonstances extérieures varient. Strasbürger désigne ce pouvoir variable de réaction des zoospores sous la dénomination de *degré de sensibilité pour la lumière* (*Lichtstimmung*).

Deux objets qui conviennent bien pour étudier le degré de sensibilité pour la lumière, ce sont les *zoospores de « Botrydium » et celles d' « Ulothrix »*, qui se comportent d'une façon un peu différente.

Lorsque des zoospores de *Botrydium* sont placées dans une goutte d'eau sur un porte-objet, à l'abri de la lumière, elles se répartissent uniformément dans l'eau. Si on les éclaire ensuite, elles tournent leur extrémité antérieure vers la source lumineuse et se précipitent vers elle en décrivant un trajet rectiligne et parallèle au rayon lumineux. Après une et demie à deux minutes, presque toutes les zoospores se trouvent amassées au point éclairé de la goutte d'eau, point que Strasbürger désigne sous le nom de bord positif de la goutte, par opposition à l'autre bord qu'il appelle négatif. Si l'on fait tourner la préparation de 180 degrés, toutes les spores mobiles abandonnent momentanément le bord de la goutte qu'elles occupaient, et qui maintenant est opposé à la source lumineuse, et elles se précipitent de nouveau vers le rayon lumineux. Si l'on fait l'observation à l'aide d'un microscope muni d'une table tournante, on peut, en faisant tourner cette dernière, modifier constamment la direction du mouvement des zoospores. Elles se placent toujours dans la direction de la fenêtre vers la chambre.

Les zoospores d'*Ulothrix* réagissent un peu autrement. « Elles se précipitent aussi rapidement et en ligne droite vers le bord positif de la goutte ; cependant, ce n'est que rarement qu'elles le font toutes ; dans la plupart des préparations un plus ou moins grand nombre de zoospores se meuvent aussi rapidement, en sens inverse, c'est-à-dire vers le bord négatif. On assiste alors à un spectacle curieux, lorsque les spores se précipitent ainsi en sens inverse et, par conséquent, avec une vitesse en apparence doublée. Si l'on fait tourner la préparation de 180 degrés, on voit aussitôt les spores accumulées au bord précédemment positif se précipiter vers le bord opposé, et en même temps les autres se mouvoir en sens inverse. Elles s'entre-croisent ainsi avec rapidité. On observe aussi constamment, tant au bord positif qu'au bord négatif, un certain nombre de spores qui, subitement, quittent le bord où elles se sont portées, pour se diriger vers

l'autre. Il s'effectue constamment un échange semblable entre les deux bords de la goutte. Il n'est pas rare, non plus, de voir des spores qui, à peine arrivées, retournent là d'où elles viennent. D'autres s'arrêtent au milieu de leur course et retournent à leur point de départ pour recommencer ensuite le même mouvement pendulaire pendant un certain laps de temps. »

L'expérience suivante, relatée par Strasbürger, montre combien est délicate et rapide la réaction des zoospores vis-à-vis de la lumière. « Pendant que les zoospores se meuvent d'un bord de la goutte d'eau vers l'autre bord, on interpose une feuille de papier entre le microscope et la source lumineuse : alors aussitôt les zoospores font une conversion ; un grand nombre d'entre elles même se mettent à tourner en cercle, mais cela ne dure qu'un instant, et elles reprennent le chemin qu'elles avaient abandonné (mouvement d'effroi). » Strasbürger (IV, 37) *appelle photophiles les spores qui se précipitent vers la source lumineuse, et photophobes, celles qui s'en éloignent.*

Comme nous l'avons dit déjà, l'accumulation des spores au bord positif ou au bord négatif de la goutte d'eau, c'est-à-dire *leur degré de sensibilité pour la lumière*, dépend des *circonstances extérieures*, de l'intensité de la lumière, de la température, de l'aération de l'eau et du stade du développement de ces organismes.

Si l'on expérimente avec des zoospores qui, par un éclairage intense, se sont accumulées au bord négatif, on peut les attirer au bord opposé. Il faut pour cela atténuer progressivement la lumière jusqu'à un degré correspondant à leur sensibilité, en interposant entre la préparation et la source lumineuse un, deux, trois ou plusieurs écrans de verre dépoli. On peut encore obtenir plus simplement le même résultat en éloignant lentement le microscope de la fenêtre et en affaiblissant ainsi la lumière incidente.

Pour beaucoup de zoospores, la *température* ambiante exerce une influence importante sur leur degré de sensibilité pour la lumière. Habituellement, une élévation de température, qui augmente leur motilité, augmente aussi leur sensibilité pour la lumière, l'abaissement de la température produisant l'effet contraire. Dans le premier cas, elles deviennent donc plus photophiles ; dans le second cas, plus photophobes.

« Le degré de sensibilité pour la lumière varie, en outre, dans le cours du développement de ces organismes : dans le jeune âge, il est plus intense. »

Ainsi que l'ont établi les expériences de Cohn, de Strasbürger et autres, tous les rayons du spectre n'exercent pas une influence sur la direction du mouvement des spores ; *il n'y a guère que les rayons les plus*

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

réfrangibles, les rayons bleus, indigos et violets, qui agissent comme excitants.

Si l'on interpose entre la source lumineuse et la préparation un vase rempli d'une solution ammoniacale d'oxyde cuprique, qui ne laisse passer que les rayons bleus et violets, les zoospores réagissent comme si elles avaient été soumises à la lumière blanche du jour ; par contre, elles ne réagissent pas sous l'action des rayons lumineux qui ont traversé soit une solution de bichromate potassique, soit la flamme jaune du sodium ou un verre rouge rubis.

La lumière exerce encore une autre action importante sur la *chlorophylle des cellules végétales*. Elle agit comme excitant sur le protoplasme chargé de chlorophylle qu'elle fait s'accumuler, par des mouvements lents, en certains points de la face interne de la membrane cellulosique.

L'objet le plus favorable à l'étude de ces phénomènes est le *Mesocarpus, algue filamenteuse*, sur laquelle Stahl (IV, 34) a fait d'intéressantes observations.

Dans les cellules cylindriques du *Mesocarpus*, réunies en de longs filaments, s'étend longitudinalement un mince ruban de chlorophylle qui traverse le suc cellulaire, le divise en deux moitiés et se continue avec la couche protoplasmique pariétale de la cellule. Selon la direction de la lumière incidente, le ruban chlorophyllien change de position. Lorsqu'il est atteint directement, soit par le haut, soit par le bas, par la *lumière du jour faible*, il tourne sa surface vers l'observateur. Par contre, si l'éclairage est réglé de telle sorte que les rayons, parallèles à la table du microscope, tombent latéralement sur la préparation, le ruban chlorophyllien fait une rotation d'environ 90 degrés, jusqu'à ce qu'il occupe une position à peu près verticale : alors, il traverse longitudinalement la cellule devenue transparente, en affectant la forme d'une ligne vert foncé. Entre ces deux termes extrêmes le ruban peut occuper toutes les positions intermédiaires, sa surface étant toujours orientée perpendiculairement à la direction de la lumière incidente. Pendant les chaudes journées d'été, ces déplacements s'effectuent en quelques minutes, ce qui est dû à l'activité des mouvements qu'exécute le protoplasme à l'intérieur de la membrane cellulaire.

Ici encore, comme pour les zoospores, *l'influence exercée par la lumière varie avec l'intensité de cette dernière*. Tandis que la lumière diffuse produit le résultat que nous venons de signaler, sous l'action de la lumière solaire directe, le ruban chlorophyllien prend justement la position inverse, c'est-à-dire qu'il tourne son bord vers la lumière. De ces observations on peut déduire la loi suivante : « La lumière exerce une action dirigeante sur l'appareil chlorophyllien du *Mesocarpus*. Une lumière faible oriente le plan de cet appareil perpendiculairement à l'axe des rayons lumineux ; une

lumière intensive l'oriente, au contraire, parallèlement à cet axe. » Stahl appelle la première position *position de face*, et la seconde, *position de profil*.

Si l'on fait agir longtemps une lumière intense, tout le ruban se ramasse en un corps vermiforme, vert foncé, qui plus tard, dans des conditions favorables, reprend sa forme primitive.

Tous ces mouvements divers du protoplasme provoqués par l'excitation de la lumière ont pour but et d'amener l'appareil chlorophyllien vis-à-vis de la lumière dans une situation favorable à sa fonction, et de lui éviter l'action sensible d'un éclairage trop vif.

Les cellules des tissus végétaux pourvues de *corps chlorophylliens* sont d'ailleurs également soumises à cette action de la lumière, qui se manifeste si clairement chez *Mesocarpus*. Mais les phénomènes sont un peu plus compliqués (Fig. 52).

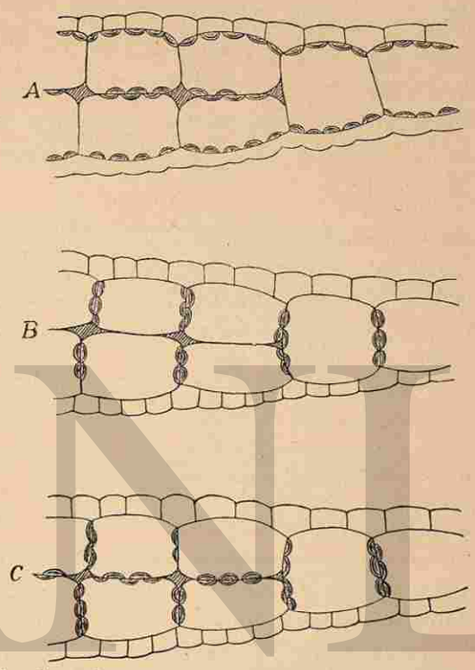


Fig. 52. — *Coupe transversale d'une feuille de Lemna trisulca* (d'après Stahl). *A*, position de face des corps chlorophylliens (lumière diffuse). *B*, disposition des corps chlorophylliens à la lumière intensive (position de profil). *C*, disposition des corps chlorophylliens dans l'obscurité.

Ainsi que Sachs l'a le premier découvert, à la lumière solaire intensive les feuilles sont d'un vert plus clair qu'à la lumière diffuse ou dans l'ombre. Partant de cette observation, Sachs a pu *produire artificiellement sur des feuilles vivement éclairées des images photographiques, en soustrayant à l'action de la lumière certaines parties des feuilles, à l'aide de bandelettes de papier* (IV, 32 *a*). En enlevant ces dernières après un certain temps, on observe que les parties non éclairées ont pris une teinte vert foncé, tranchant nettement sur un fond vert clair.

Ce phénomène s'explique aisément à l'aide de la loi établie pour le *Mesocarpus* par les recherches de Stahl (IV, 34), recherches qui avaient été précédées de celles de Famintzin, de Frank et de Borodin. A la lumière

diffuse et à l'ombre, le protoplasme exécute des mouvements tels que les corps chlorophylliens viennent se placer à la face externe des cellules dirigée vers la lumière (Fig. 52 A) ; ils disparaissent des parois latérales des cellules. Au contraire, à la lumière directe du soleil, le protoplasme afflue avec les corps chlorophylliens vers les parois latérales (Fig. 52 B), jusqu'à ce que la paroi externe soit complètement dépourvue de chlorophylle. Dans le premier cas, tout l'appareil chlorophyllien prend donc, comme chez *Mesocarpus*, vis-à-vis de la lumière incidente, une position de face, et dans le second cas une position de profil. Dans le premier cas, les feuilles prennent une teinte vert foncé ; dans le second cas, une teinte vert pâle.

En outre, *les corps chlorophylliens changent même de forme : à la lumière intensive, ils deviennent plus petits et plus sphériques.*

Tous ces phénomènes conduisent à un seul et même résultat :

Les corps chlorophylliens se protègent contre un éclairage trop intense soit en exécutant des mouvements de rotation (Mesocarpus), soit en se déplaçant ou en changeant de forme. — Quand l'éclairage est faible, les corps chlorophylliens offrent la plus grande surface possible à la source lumineuse, afin de recueillir le plus de lumière possible. Quand l'éclairage est très puissant, c'est l'inverse qui a lieu : les corps chlorophylliens offrent à la lumière la plus petite surface possible.

III. — Excitants électriques

Ainsi que l'ont montré notamment les expériences de Max Schultze (I, 29) et de Kühne (IV, 15), celles d'Engelmann et de Verworn (IV, 39), les courants galvaniques, induits ou constants, agissent comme excitants du protoplasme, lorsqu'ils le traversent directement.

Si l'on place des *poils staminaux de Tradescantia* (Fig. 53) entre les électrodes impolarisables très rapprochés, et qu'on les irrite par de faibles chocs d'induction, on voit dans la partie du réseau protoplasmique traversée par le courant galvanique la circulation du protoplasme granuleux s'arrêter subitement. Il se forme dans les filaments protoplasmiques de petits amas irréguliers qui se détachent des points les plus minces du réseau et passent dans les filaments voisins. Après un temps de repos la circulation recommence : les petits amas de protoplasme sont peu à peu entraînés dans la circulation et répartis dans toute l'étendue de la cellule. Si des chocs d'induction puissants et répétés ont frappé la cellule, alors la circulation cesse complètement, le corps protoplasmique s'étant transformé, par coagulation partielle, en un ou plusieurs amas opaques.

Chez les *Amibes et les corpuscules blancs du sang* les mouvements protoplasmiques et pseudopodiques cessent lorsqu'on irrite par de faibles chocs d'induction ; après un certain temps, ils se rétablissent normalement. Des chocs d'induction plus puissants ont pour conséquence de faire rentrer rapidement les pseudopodes : le corps cellulaire se ramasse alors en une sphère. Enfin, les courants galvaniques très énergiques déterminent la rupture et la destruction du corps protoplasmique sphérique.

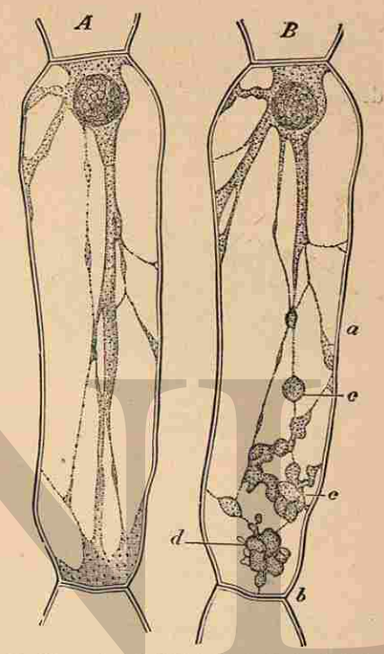


Fig. 53. — *A* et *B*. *Cellule d'un poil staminal de Tradescantia virginica*. *A*, courant protoplasmique normal ; *B*, le protoplasme ramassé en petites sphères après une irritation. *a*, membrane cellulaire. *b*, cloison transversale entre deux cellules. *c*, *d*, protoplasme ramassé en petits amas sphériques (d'après Kühne) Figure empruntée à Verworn (fig. 13).

A l'aide de courants induits longtemps prolongés on peut déterminer la destruction, par fractionnement, des organismes monocellulaires. Chez *Actinosphærium* le phénomène s'accomplit de la manière suivante. Les pseudopodes dirigés vers les deux électrodes montrent bientôt des varicosités et rentrent peu à peu, le protoplasme s'étant amassé en une petite sphère ou en un fuseau (Fig. 54). Ensuite, en ces points, la surface du corps se détruit de plus en plus : il se produit une sorte de fonte, puis les vacuoles liquides contenues dans le protoplasme éclatent. Par contre, les pseudopodes dirigés perpendiculairement à la direction du courant ne subissent aucun changement. Lorsqu'on écarte l'excitant, l'animal, éventuellement réduit à la moitié ou au tiers de ce qu'il était, se rétablit peu à peu et se complète en régénérant les parties perdues.

Un phénomène semblable s'accomplit, quand on se sert d'un courant constant, pour *Actinosphærium* (Fig. 55), *Actinophrys*, *Pelomyxa* et les *Myxomycètes*. Lors de la fermeture du courant (Fig. 55, +) il se produit une excitation au pôle positif (anode) : elle se manifeste par le retrait des pseudopodes. Si la durée du courant est prolongée, le protoplasme se détruit au point d'entrée du courant. Quand on ouvre le courant, la fonte protoplasmique cesse aussitôt à l'anode, en même temps que le protoplasme s'accumule momentanément à la surface du corps tournée vers la cathode.

diffuse et à l'ombre, le protoplasme exécute des mouvements tels que les corps chlorophylliens viennent se placer à la face externe des cellules dirigée vers la lumière (Fig. 52 A) ; ils disparaissent des parois latérales des cellules. Au contraire, à la lumière directe du soleil, le protoplasme afflue avec les corps chlorophylliens vers les parois latérales (Fig. 52 B), jusqu'à ce que la paroi externe soit complètement dépourvue de chlorophylle. Dans le premier cas, tout l'appareil chlorophyllien prend donc, comme chez *Mesocarpus*, vis-à-vis de la lumière incidente, une position de face, et dans le second cas une position de profil. Dans le premier cas, les feuilles prennent une teinte vert foncé ; dans le second cas, une teinte vert pâle.

En outre, *les corps chlorophylliens changent même de forme : à la lumière intensive, ils deviennent plus petits et plus sphériques.*

Tous ces phénomènes conduisent à un seul et même résultat :

Les corps chlorophylliens se protègent contre un éclairage trop intense soit en exécutant des mouvements de rotation (Mesocarpus), soit en se déplaçant ou en changeant de forme. — Quand l'éclairage est faible, les corps chlorophylliens offrent la plus grande surface possible à la source lumineuse, afin de recueillir le plus de lumière possible. Quand l'éclairage est très puissant, c'est l'inverse qui a lieu : les corps chlorophylliens offrent à la lumière la plus petite surface possible.

III. — Excitants électriques

Ainsi que l'ont montré notamment les expériences de Max Schultze (I, 29) et de Kühne (IV, 15), celles d'Engelmann et de Verworn (IV, 39), les courants galvaniques, induits ou constants, agissent comme excitants du protoplasme, lorsqu'ils le traversent directement.

Si l'on place des *poils staminaux de Tradescantia* (Fig. 53) entre les électrodes impolarisables très rapprochés, et qu'on les irrite par de faibles chocs d'induction, on voit dans la partie du réseau protoplasmique traversée par le courant galvanique la circulation du protoplasme granuleux s'arrêter subitement. Il se forme dans les filaments protoplasmiques de petits amas irréguliers qui se détachent des points les plus minces du réseau et passent dans les filaments voisins. Après un temps de repos la circulation recommence : les petits amas de protoplasme sont peu à peu entraînés dans la circulation et répartis dans toute l'étendue de la cellule. Si des chocs d'induction puissants et répétés ont frappé la cellule, alors la circulation cesse complètement, le corps protoplasmique s'étant transformé, par coagulation partielle, en un ou plusieurs amas opaques.

Chez les *Amibes et les corpuscules blancs du sang* les mouvements protoplasmiques et pseudopodiques cessent lorsqu'on irrite par de faibles chocs d'induction ; après un certain temps, ils se rétablissent normalement. Des chocs d'induction plus puissants ont pour conséquence de faire rentrer rapidement les pseudopodes : le corps cellulaire se ramasse alors en une sphère. Enfin, les courants galvaniques très énergiques déterminent la rupture et la destruction du corps protoplasmique sphérique.

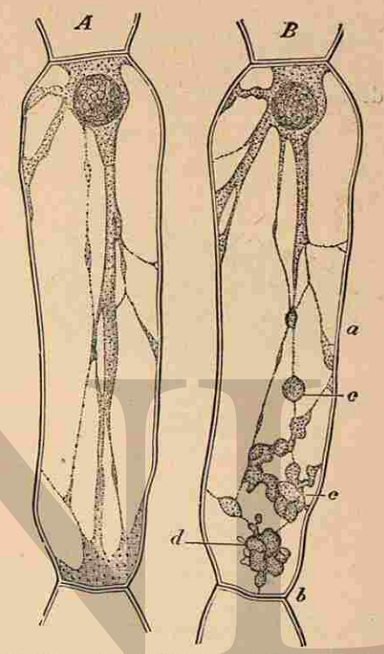


Fig. 53. — *A* et *B*. *Cellule d'un poil staminal de Tradescantia virginica*. *A*, courant protoplasmique normal ; *B*, le protoplasme ramassé en petites sphères après une irritation. *a*, membrane cellulaire. *b*, cloison transversale entre deux cellules. *c*, *d*, protoplasme ramassé en petits amas sphériques (d'après Kühne) Figure empruntée à Verworn (fig. 13).

A l'aide de courants induits longtemps prolongés on peut déterminer la destruction, par fractionnement, des organismes monocellulaires. Chez *Actinosphærium* le phénomène s'accomplit de la manière suivante. Les pseudopodes dirigés vers les deux électrodes montrent bientôt des varicosités et rentrent peu à peu, le protoplasme s'étant amassé en une petite sphère ou en un fuseau (Fig. 54). Ensuite, en ces points, la surface du corps se détruit de plus en plus : il se produit une sorte de fonte, puis les vacuoles liquides contenues dans le protoplasme éclatent. Par contre, les pseudopodes dirigés perpendiculairement à la direction du courant ne subissent aucun changement. Lorsqu'on écarte l'excitant, l'animal, éventuellement réduit à la moitié ou au tiers de ce qu'il était, se rétablit peu à peu et se complète en régénérant les parties perdues.

Un phénomène semblable s'accomplit, quand on se sert d'un courant constant, pour *Actinosphærium* (Fig. 55), *Actinophrys*, *Pelomyxa* et les *Myxomycètes*. Lors de la fermeture du courant (Fig. 55, +) il se produit une excitation au pôle positif (anode) : elle se manifeste par le retrait des pseudopodes. Si la durée du courant est prolongée, le protoplasme se détruit au point d'entrée du courant. Quand on ouvre le courant, la fonte protoplasmique cesse aussitôt à l'anode, en même temps que le protoplasme s'accumule momentanément à la surface du corps tournée vers la cathode.

Les phénomènes d'irritation que Verworn a découverts chez un certain nombre d'organismes monocellulaires (IV, 39 et 40) et qu'il a décrits sous le nom de phénomènes de galvanotropisme sont particulièrement intéressants et importants.

Par galvanotropisme Verworn désigne la propriété que possèdent certains organismes soumis à l'action d'un courant constant d'exécuter des mouvements dans une direction déterminée, comme ils le font sous l'action des rayons lumineux (héliotropisme). « Si l'on dépose sur un porte-objet, entre

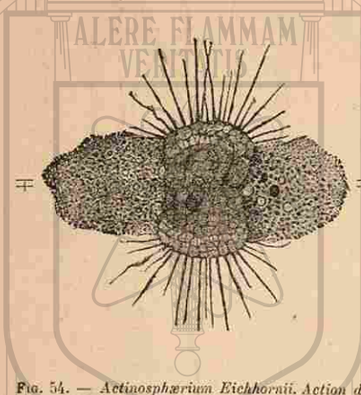


Fig. 54. — *Actinosphærium Eichhornii. Action des courants induits prolongés.* Destruction du protoplasme aux deux pôles. D'après Verworn, pl. 1, fig. 5.

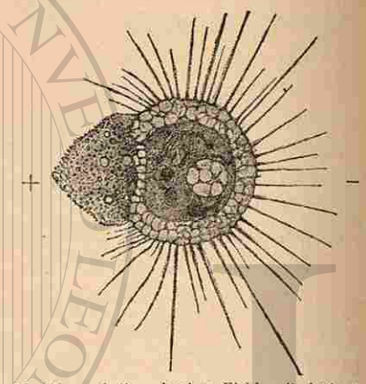


Fig. 55. — *Actinosphærium Eichhornii placé entre les deux pôles d'un courant constant.* Quelque temps après la fermeture du courant, la décomposition granuleuse du protoplasme commence à l'anode (+); à la cathode (—) les pseudopodes sont redevenus normaux. D'après Verworn, pl. 1, fig. 2.

deux électrodes impolarisables, une goutte d'eau contenant le plus grand nombre possible d'individus de l'espèce *Paramæcium aurelia* et que l'on ferme ensuite le courant galvanique, alors on voit au moment de la fermeture du courant toutes les Paramécies quitter l'anode et se précipiter en masse serrée vers la cathode, où elles s'accumulent. Après quelques secondes tout le restant de la goutte d'eau est complètement dépourvu d'Infusoires : seule, sa partie cathodique en montre une vraie fourmilière. Les Infusoires y restent pendant toute la durée du courant. Si alors on ouvre le courant, on voit toute la masse des Infusoires quitter la cathode et se diriger vers l'anode. Néanmoins, ils ne s'amassent pas tous à l'anode, mais une partie d'entre eux restent uniformément disséminés dans la goutte d'eau, sans se placer cependant, au début, au voisinage de la cathode, ce qu'elles ne font que progressivement, quelque temps après l'ouverture du courant. Finalement tous les protistes se trouvent de nouveau répartis uniformément dans la goutte d'eau. »

Si l'on emploie des électrodes pointus, les Paramécies se disposent dans

les lignes de courant vers la cathode (Fig. 56, A). On obtient ainsi une image semblable à celle que montrent les limailles de fer attirées par un aimant. « En outre, ajoute Verworn, lorsque toutes les Paramécies se sont précipitées vers le pôle négatif, on observe que la plupart d'entre elles sont accumulées en arrière, c'est-à-dire au-delà du pôle négatif (par rapport au pôle positif), et qu'il n'y en a qu'un petit nombre de l'autre côté du pôle (Fig. 56, B). Lors de l'ouverture du courant, les Paramécies se redi-

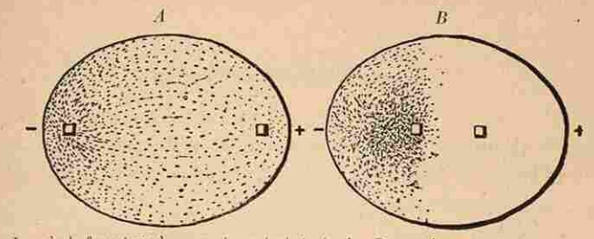


Fig. 56. — Lors de la fermeture du courant constant, toutes les Paramécies contenues dans une goutte d'eau (*A*) se dirigent, suivant les lignes de courant, vers le pôle négatif et s'amassent après un certain temps au-delà du pôle négatif (*B*). D'après Verworn (IV, 40), fig. 20.

rigent, de la façon décrite plus haut, vers le pôle positif, et cela, au début, en suivant les lignes de courant, jusqu'à ce que leurs mouvements deviennent irréguliers, et qu'elles se répartissent irrégulièrement dans la goutte d'eau. »

Beaucoup d'autres Infusoires : *Stentor*, *Colpoda*, *Halteria*, *Coleps*, *Urocentrum* et des Flagellates : *Trachelomonas*, *Peridinium*, sont galvanotropiques.

Les Amibes le sont également. Au début de la fermeture du courant constant, la circulation de leur protoplasme granuleux s'arrête ; puis subitement il se forme, à l'extrémité de leur corps dirigée vers la cathode, des pseudopodes hyalins ; le restant de la substance de leur corps afflue alors dans la même direction et, de nouveaux pseudopodes continuant à se produire, les Amibes rampent vers la cathode. Quand on renverse le courant, on peut observer une inversion subite de l'afflux protoplasmique et une reptation en sens inverse.

On peut appeler le mouvement vers la cathode *galvanotropisme négatif*. De même qu'il existe un héliotropisme négatif et un héliotropisme positif, de même dans un certain nombre de cas on peut observer aussi un *galvanotropisme positif*. C'est ce que Verworn a constaté chez *Opalina ranarum*, chez certaines bactéries et chez des Flagellates, comme *Cryptomonas* et *Chilomonas*. Lors de la fermeture du courant, ces diverses espèces, au lieu de se diriger vers la cathode se dirigent vers l'anode et s'y accumulent. Si dans une goutte d'eau il existe simultanément des Ciliés et des Flagellates, lors

de la fermeture du courant constant ces organismes se précipitent en sens inverse, de telle sorte que finalement ils sont répartis en deux groupes, les Flagellates à l'anode et les Ciliés à la cathode. Si alors on renverse le courant, ces organismes se jettent les uns sur les autres, comme des ennemis, jusqu'à ce qu'ils se soient de nouveau accumulés aux pôles opposés. Toute fermeture du courant établit ainsi, en quelques secondes, une séparation nette de ces organismes précédemment entremêlés les uns dans les autres.

IV. — Excitants mécaniques

La pression, l'ébranlement et l'écrasement agissent comme excitants sur le protoplasme. Lorsque les excitations mécaniques sont faibles, leur

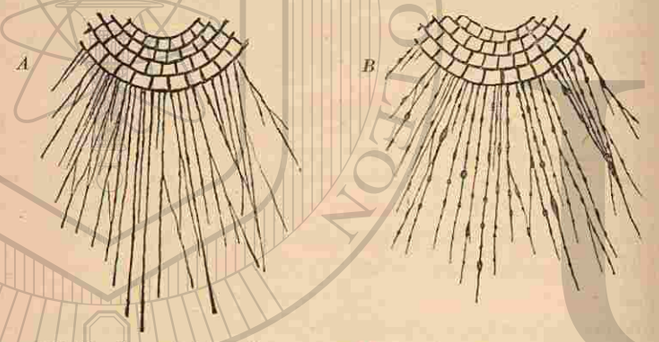


Fig. 57. — *Orbitolites*. Fragment de la surface avec pseudopodes. A gauche (*A*), l'organisme n'a pas été excité; à droite (*B*), il a été excité par un ébranlement prolongé. D'après Verworn (III, 24), fig. 7.

action reste limitée aux points excités ; quand elles sont énergiques, elle se propage à une plus grande distance et plus ou moins rapidement. Lorsqu'une cellule de *Tradescantia* ou de *Chara*, ou bien un plasmodium d'*Aethalium*, est ébranlé ou comprimé en un point, le mouvement du protoplasme granuleux s'arrête longtemps ; les filaments protoplasmiques peuvent même montrer des varicosités et des amas, comme cela a lieu par excitation à l'aide du courant galvanique. C'est ainsi que souvent, en faisant la préparation, le fait seul de déposer le couvre-objet suffit pour arrêter les mouvements du protoplasme. Après un certain temps de repos, ils se rétablissent ensuite peu à peu.

Les Amibes et les corpuscules blancs du sang, que l'on ébranle violemment, retirent leurs pseudopodes et prennent une forme sphérique. Les Rhizopodes pourvus de longs filaments protoplasmiques exécutent sou-

vent ces mouvements avec une telle énergie que leurs extrémites adhérentes au porte-objet se rompent (Verworn).

A l'aide d'une aiguille très affilée, on peut exciter ces organismes en un point déterminé. L'action reste alors limitée à ce point si l'excitation est faible, et elle se manifeste par la formation de varicosités et par le raccourcissement du pseudopode touché. Si les excitations sont vives et répétées, elles déterminent des contractions même dans les pseudopodes, qui ne sont pas au voisinage immédiat de ceux qui ont été touchés (Fig. 57, B).

Ce phénomène est important pour la préhension des aliments chez les Rhizopodes. Lorsqu'un Infusoire ou un autre microorganisme quelconque vient au contact d'un pseudopode étalé, il est retenu par lui et est enveloppé par du protoplasme. Ensuite, le pseudopode se raccourcit progressivement, parfois même les pseudopodes voisins interviennent, et le microorganisme se trouve ainsi transporté dans le protoplasme central du Rhizopode, où il est digéré.

V. — Excitants chimiques

Le corps d'une cellule peut s'adapter jusqu'à un certain point aux changements chimiques du milieu dans lequel il vit. Pour cela une condition essentielle, c'est que ces changements ne soient pas subits, mais qu'ils s'accomplissent progressivement.

Les plasmodies d'*Aethalium* se développent parfaitement dans une solution de sucre de raisin à 2 0/0, à la condition que le sucre ne soit ajouté à l'eau que peu à peu, par faibles doses (IV, 35). Si on les transportait subitement de l'eau pure dans la solution en question, ce changement brusque entraînerait la mort, et il en serait de même si, habituées à vivre dans la solution sucrée à 2 0/0, on les replaçait subitement dans l'eau pure. Le protoplasme doit donc avoir le temps de s'adapter aux circonstances, ce qui se fait probablement par accroissement ou diminution de la proportion d'eau qu'il contient.

Des Amibes et des Rhizopodes marins restent en vie si, par une évaporation progressive, l'eau de mer qui les contient et tenue en vase ouvert arrive même à contenir 10 0/0 de sel. Les Amibes d'eau douce, par contre, s'habituent à vivre dans une eau dans laquelle on a introduit peu à peu 4 0/0 de sel marin, tandis que, si on les dépose subitement dans une solution saline à 1 0/0 seulement, elles se ramassent en boules et finissent par se fragmenter en gouttelettes réfringentes.

En s'adaptant à un nouveau milieu chimique les divers corps cellulaires

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

de la fermeture du courant constant ces organismes se précipitent en sens inverse, de telle sorte que finalement ils sont répartis en deux groupes, les Flagellates à l'anode et les Ciliés à la cathode. Si alors on renverse le courant, ces organismes se jettent les uns sur les autres, comme des ennemis, jusqu'à ce qu'ils se soient de nouveau accumulés aux pôles opposés. Toute fermeture du courant établit ainsi, en quelques secondes, une séparation nette de ces organismes précédemment entremêlés les uns dans les autres.

IV. — Excitants mécaniques

La pression, l'ébranlement et l'écrasement agissent comme excitants sur le protoplasme. Lorsque les excitations mécaniques sont faibles, leur

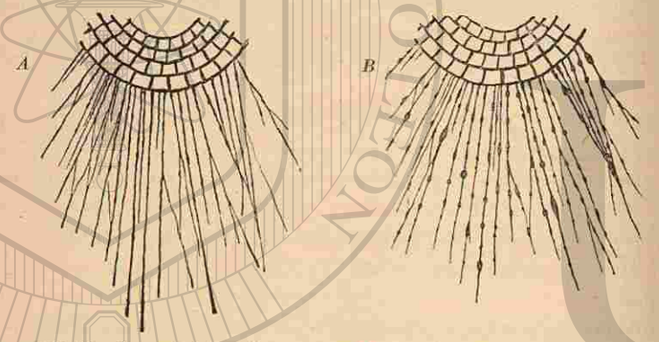


Fig. 57. — *Orbitolites*. Fragment de la surface avec pseudopodes. A gauche (*A*), l'organisme n'a pas été excité; à droite (*B*), il a été excité par un ébranlement prolongé. D'après Verworn (III, 24), fig. 7.

action reste limitée aux points excités ; quand elles sont énergiques, elle se propage à une plus grande distance et plus ou moins rapidement. Lorsqu'une cellule de *Tradescantia* ou de *Chara*, ou bien un plasmodium d'*Aethalium*, est ébranlé ou comprimé en un point, le mouvement du protoplasme granuleux s'arrête longtemps ; les filaments protoplasmiques peuvent même montrer des varicosités et des amas, comme cela a lieu par excitation à l'aide du courant galvanique. C'est ainsi que souvent, en faisant la préparation, le fait seul de déposer le couvre-objet suffit pour arrêter les mouvements du protoplasme. Après un certain temps de repos, ils se rétablissent ensuite peu à peu.

Les Amibes et les corpuscules blancs du sang, que l'on ébranle violemment, retirent leurs pseudopodes et prennent une forme sphérique. Les Rhizopodes pourvus de longs filaments protoplasmiques exécutent sou-

vent ces mouvements avec une telle énergie que leurs extrémites adhérentes au porte-objet se rompent (Verworn).

A l'aide d'une aiguille très affilée, on peut exciter ces organismes en un point déterminé. L'action reste alors limitée à ce point si l'excitation est faible, et elle se manifeste par la formation de varicosités et par le raccourcissement du pseudopode touché. Si les excitations sont vives et répétées, elles déterminent des contractions même dans les pseudopodes, qui ne sont pas au voisinage immédiat de ceux qui ont été touchés (Fig. 57, B).

Ce phénomène est important pour la préhension des aliments chez les Rhizopodes. Lorsqu'un Infusoire ou un autre microorganisme quelconque vient au contact d'un pseudopode étalé, il est retenu par lui et est enveloppé par du protoplasme. Ensuite, le pseudopode se raccourcit progressivement, parfois même les pseudopodes voisins interviennent, et le microorganisme se trouve ainsi transporté dans le protoplasme central du Rhizopode, où il est digéré.

V. — Excitants chimiques

Le corps d'une cellule peut s'adapter jusqu'à un certain point aux changements chimiques du milieu dans lequel il vit. Pour cela une condition essentielle, c'est que ces changements ne soient pas subits, mais qu'ils s'accomplissent progressivement.

Les plasmodies d'*Aethalium* se développent parfaitement dans une solution de sucre de raisin à 2 0/0, à la condition que le sucre ne soit ajouté à l'eau que peu à peu, par faibles doses (IV, 35). Si on les transportait subitement de l'eau pure dans la solution en question, ce changement brusque entraînerait la mort, et il en serait de même si, habituées à vivre dans la solution sucrée à 2 0/0, on les replaçait subitement dans l'eau pure. Le protoplasme doit donc avoir le temps de s'adapter aux circonstances, ce qui se fait probablement par accroissement ou diminution de la proportion d'eau qu'il contient.

Des Amibes et des Rhizopodes marins restent en vie si, par une évaporation progressive, l'eau de mer qui les contient et tenue en vase ouvert arrive même à contenir 10 0/0 de sel. Les Amibes d'eau douce, par contre, s'habituent à vivre dans une eau dans laquelle on a introduit peu à peu 4 0/0 de sel marin, tandis que, si on les dépose subitement dans une solution saline à 1 0/0 seulement, elles se ramassent en boules et finissent par se fragmenter en gouttelettes réfringentes.

En s'adaptant à un nouveau milieu chimique les divers corps cellulaires

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

subissent dans leur structure et dans leur activité vitale des changements plus ou moins importants. Lorsque leur activité vitale se manifeste à nous d'une façon appréciable, nous parlons alors d'*excitations chimiques. Les phénomènes que l'on observe dans ce domaine extraordinairement vaste varient beaucoup, selon que l'excitant chimique agit sur le corps cellulaire uniformément et partout à la fois ou seulement dans un sens déterminé.*

a) Premier groupe d'expériences

Actions chimiques qui s'exercent uniformément sur tout le corps de la cellule

Afin d'arriver à connaître les phénomènes du premier groupe, il faut examiner de près la *façon d'être du protoplasme vis-à-vis de différents gaz* et de différentes substances composées que l'on désigne sous le nom général d'anesthésiques.

Dans les cellules végétales, le mouvement du protoplasme cesse rapidement si, au lieu de les déposer dans l'eau, on les dépose dans de l'huile d'olive, ce qui empêche la pénétration de l'air (IV, 15). Quand ensuite on enlève l'huile, on peut voir se rétablir peu à peu les mouvements protoplasmiques.

On peut aussi déterminer un ralentissement et finalement un arrêt de la circulation du protoplasme en remplaçant l'air atmosphérique par de l'anhydride carbonique ou par de l'hydrogène. Afin de réaliser cette expérience, on a construit des *porte-objets* spéciaux avec *chambre à gaz*, par lesquelles on peut faire passer un courant d'anhydride carbonique ou d'hydrogène. Après un séjour variant entre quarante-cinq minutes et une heure dans l'anhydride carbonique, les cellules végétales cessent généralement de manifester tout mouvement ; dans l'hydrogène elles résistent un peu plus longtemps (III, 5).

En remplaçant l'anhydride carbonique par de l'oxygène on peut toujours faire disparaître la paralysie du protoplasme, à moins qu'elle n'ait duré trop longtemps. « Évidemment le protoplasme vivant se combine chimiquement avec l'oxygène ambiant, et cette combinaison oxygénée fixe, dont tout corps protoplasmique doit, dans les conditions normales, contenir une certaine provision, se décompose continuellement pendant que les mouvements protoplasmiques s'exécutent, et il est probable que cette décomposition s'accompagne d'une élimination d'anhydride carbonique. » (Engelmann, III, 5.) La suppression de l'oxygène paralyse donc l'irritabilité et, d'une façon générale, toute activité vitale du protoplasme.

Les anesthésiques : chloroforme, morphine, hydrate de chloral, etc., exercent une influence manifeste sur l'activité vitale de la cellule. Ces substances n'agissent pas seulement, comme on le pense habituellement, sur le système nerveux, mais aussi sur tout protoplasme. Seul le degré de leur action diffère : l'irritabilité des cellules nerveuses diminue, puis cesse plus rapidement que l'irritabilité du protoplasme. Par l'emploi médicinal des narcotiques chez l'homme, on n'agit que sur le système nerveux, car une narcose plus profonde des parties élémentaires déterminerait la suspension du processus vital, c'est-à-dire la mort. Les exemples suivants démontrent que l'irritabilité du protoplasme peut être abolie momentanément, tant dans les cellules végétales que dans les cellules animales, sans que les effets nuisibles persistent.

La *Sensitive* (*Mimosa pudica*) est très sensible au contact. Si on touche légèrement une feuille de sensitive, aussitôt elle se ferme et s'infléchit vers le bas. C'est en même temps un bel exemple de la rapidité de la propagation de l'excitation chez les plantes, propagation qui s'accomplit sans intervention de nerfs, par simple transmission d'une impulsion excitante, d'un corps protoplasmique aux corps protoplasmiques voisins. Il en résulte que, selon l'énergie plus ou moins grande du choc mécanique, non seulement les feuilles situées au voisinage immédiat de la feuille touchée se plient, mais aussi toutes les feuilles d'une même branche et même éventuellement toutes les feuilles de la plante. Dans l'accomplissement de ce phénomène interviennent des dispositions mécaniques que nous ne pouvons décrire ici.

Pour étudier l'influence des anesthésiques, on dépose une Sensitive douée de son irritabilité complète sous une cloche de verre et, lorsque ses feuilles se sont parfaitement épanouies, on place sous la cloche une éponge imbibée de chloroforme ou d'éther (Claude Bernard, IV, 1). Après une demi-heure environ, sous l'action des vapeurs de chloroforme ou d'éther, le protoplasme a perdu son irritabilité. Si l'on enlève la cloche, on peut, sans qu'il se produise la moindre réaction, toucher, écraser ou couper les feuilles normalement étalées : l'effet est le même que celui qui se produit chez un organisme supérieur pourvu de nerfs. Et cependant, si l'expérience a été faite avec les précautions nécessaires, le protoplasme n'est nullement tué. En effet, lorsque la plante a séjourné quelque temps à l'air pur, la narcose disparaît peu à peu : on constate d'abord que certaines feuilles recommencent à s'infléchir lentement quand on les touche avec violence, et finalement toute l'irritabilité de la plante se rétablit.

Les œufs et les spermatozoïdes se laissent aussi anesthésier. R. Hertwig et moi (IV, 12 *a*), nous déposions des spermatozoïdes très mobiles d'Échinodermes dans une solution à 0,5 0/0 d'hydrate de chloral dans l'eau de

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

mer; après cinq minutes tout mouvement était complètement aboli ; mais il se rétablissait très rapidement, dès que nous ajoutions ensuite de l'eau de mer pure. Ces spermatozoïdes, momentanément paralysés par le chloral à 0,5 0/0, fécondaient, presque aussi rapidement que le sperme frais, les œufs que nous y disposions. Si l'action de la solution de chloral durait une demi-heure, l'anesthésie des spermatozoïdes était plus profonde et se maintenait longtemps après que nous avions enlevé l'anesthésique. Cependant, après quelques minutes déjà, des spermatozoïdes commençaient à exécuter des mouvements ondulatoires, qui devenaient bientôt plus actifs. Ces spermatozoïdes, projetés sur des œufs, ne les avaient pas encore fécondés dix minutes plus tard, bien qu'ils se fussent fixés nombreux à la surface des œufs et qu'ils exécutassent des mouvements de pénétration. Cependant la fécondation finit par s'opérer, et les œufs se segmentèrent normalement.

L'irritabilité des œufs est aussi influencée par des solutions de 0,2 à 0,5 0/0 d'hydrate de chloral et d'autres substances semblables. C'est ce qui se manifeste par des modifications du processus normal de la fécondation En effet, tandis que normalement un seul spermatozoïde pénètre dans l'œuf et provoque immédiatement la formation d'une mince membrane vitelline, qui rend impossible la pénétration d'autres spermatozoïdes, les *œufs chloralisés se laissent surféconder* (polyspermie). En outre, on a pu établir que le nombre des spermatozoïdes qui pénètrent dans l'œuf avant que se forme la membrane vitelline augmente proportionnellement au degré d'action du chloral, c'est-à-dire proportionnellement à la durée d'action et à la concentration de la solution. Il est évident que la substance chimique fait diminuer le pouvoir de réaction du protoplasme de l'œuf, de telle sorte que l'irritation occasionnée par *un seul* spermatozoïde ne suffit plus comme précédemment pour exciter l'œuf à former la membrane, mais que pour arriver à ce résultat il est nécessaire que deux, trois ou plusieurs spermatozoïdes agissent comme excitants.

Un dernier exemple nous montrera enfin que *des phénomènes chimiques peuvent déterminer dans la cellule une inhibition par anesthésie*. Comme on le sait, les Schizomycètes qui forment la levure de bière, *Saccharomyces cerevisiæ*, provoquent dans une solution sucrée une fermentation alcoolique, ce qui fait que des bulles d'anhydride carbonique se dégagent dans le liquide. Or Claude Bernard (IV, 1) ayant déposé de la levure de bière dans une solution sucrée dans laquelle il avait versé au préalable du chloroforme ou de l'éther, constata qu'il ne s'y produisait pas de fermentation. Ayant ensuite enlevé de cette solution chloroformée les Champignons de la levure, il les lava à l'eau pure, puis les déposa dans une solution sucrée pure et bientôt la fermentation se produisit. Les Champignons de la levure

avaient donc recouvré le pouvoir de transformer le sucre en alcool et en anhydride carbonique, pouvoir qu'avait momentanément aboli l'action du chloroforme et de l'éther.

On peut de la même manière arrêter au moyen du cloroforme, à la lumière solaire, l'action chlorophyllienne des plantes et l'élimination d'oxygène qui en est la conséquence (Claude Bernard).

b) Second groupe d'expériences

ACTIONS CHIMIQUES QUI NE S'EXERCENT SUR LE CORPS DE LA CELLULE QU'EN UNE DIRECTION DÉTERMINÉE

Des phénomènes d'irritabilité très intéressants et très variés sont provoqués lorsque des substances chimiques, au lieu d'agir sur le corps tout entier de la cellule, comme dans les exemples que nous venons de citer, *ne s'exercent sur le corps de la cellule qu'en une direction déterminée*. Il en peut résulter des changements de forme et des mouvements. Tous ces phénomènes, on les réunit sous le nom de *chimiotropisme* ou de *chimiotaxie*.

Les mouvements chimiotropiques peuvent ou bien être dirigés vers la source excitante ou bien émaner de cette source. Dans le premier cas, les substances chimiques exercent sur le corps protoplasmique une action *attractive;* dans le second cas, une action *répulsive*. Cela dépend, d'une part, de la nature chimique de la substance excitante ; d'autre part, de la nature du protoplasme soumis à l'expérience, et, enfin, du degré de concentration de la substance chimique. Une substance, qui à un faible degré de concentration est attractive, peut être répulsive quand elle est très concentrée. Il existe donc ici des différences semblables à celles que détermine la lumière selon qu'elle est atténuée ou vive. De même que l'héliotropisme peut être positif ou négatif, de même il y a à distinguer un *chimiotropisme positif* et un *chimiotropisme négatif*.

Nous nous occuperons d'abord de l'action des gaz et, ensuite, de l'action des solutions ; nous apprendrons ainsi à connaître quelques méthodes ingénieuses, dont nous sommes surtout redevables au botaniste Pfeffer (IV, 26).

1° *Gaz*

Les expériences de Stahl, Engelmann et Verworn nous apprennent que l'oxygène est une bonne amorce chimique pour les cellules mobiles et libres.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Stahl a expérimenté avec des plasmodies d'*Aethalium septicum* (IV, 35). Après avoir à moitié rempli un cylindre de verre d'eau bouillie, qu'il couvre d'une mince couche d'huile afin d'éviter l'aération, il place sur la paroi du cylindre une bande de papier à filtrer, sur laquelle se trouve étalée une plasmodie, et cela de façon à ce que la moitié de la plasmodie plonge dans l'eau. Après peu de temps déjà les cordons protoplasmiques situés dans l'eau désoxygénée s'amincissent et bientôt tout le protoplasme se trouve passé au-dessus de la couche d'huile, qui n'exerce d'ailleurs pas d'action nuisible sur la plasmodie : le protoplasme a donc émigré dans la partie supérieure du cylindre, où l'oxygène de l'air peut pénétrer. On peut encore modifier cette expérience de la manière suivante. On place une plasmodie dans un cylindre complètement rempli d'eau désoxygénée par ébullition et que l'on ferme à l'aide d'un bouchon de liège perforé d'un orifice. Puis, on renverse le cylindre dans une assiette pleine d'eau fraîche. Bientôt on voit la plasmodie passer par l'orifice du bouchon pour gagner le milieu plus oxygéné.

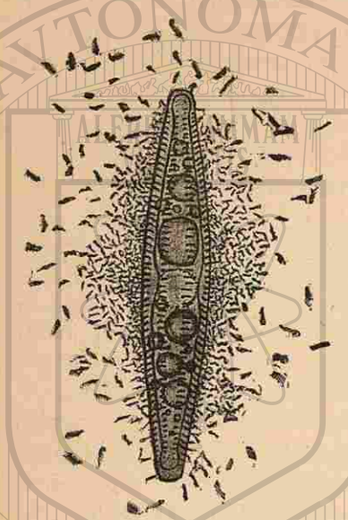


Fig. 58. — *Grande diatomée (Pinnularia) entourée d'un amas de Spirochæte plicatilis.* D'après Verworn (IV, 40), fig. 14.

Engelmann (IV, 7) a entrepris d'intéressantes recherches sur l'influence dirigeante qu'exerce l'oxygène sur les mouvements des bactéries. Il a démontré qu'*une foule de formes de bactéries peuvent servir de réactif extrêmement sensible, pour démontrer la présence de très minimes quantités d'oxygène*. Si dans un liquide qui contient certaines bactéries on dépose une petite Algue ou une Diatomée, elle se trouve bientôt entourée d'une épaisse couche de bactéries, attirées par l'oxygène que met en liberté l'assimilation chlorophyllienne.

Verworn (IV, 40) a vu une Diatomée entourée de Spirochètes immobiles, qui n'existaient qu'en ce seul point de la préparation (Fig. 58). Subitement la Diatomée se mût et se dégagea de l'amas des bactéries. Les Spirochètes, privées ainsi de leur source d'oxygène, restèrent d'abord quelques instants immobiles ; puis elles commencèrent bientôt à se mouvoir activement et se précipitèrent de nouveau en bataillons serrés sur la Diatomée. En une ou deux minutes, elles se retrouvèrent de nouveau accumulées autour d'elle et redevinrent immobiles.

L'action excitante de l'oxygène explique aussi pourquoi dans nos préparations microscopiques presque toutes les bactéries, les Flagellates et les Infusoires qui se trouvent dans l'eau, s'amassent, après quelque temps, sur les bords de la préparation ou bien autour des bulles d'air qu'elle contient.

Verworn rapporte une expérience très instructive (IV, 40). On place une grande quantité de Paramécies dans un tube à réaction rempli d'eau pauvre en oxygène et que l'on renverse sur du mercure. Bientôt, à la suite du manque d'oxygène, les mouvements des cils commencent à se ralentir. Si alors on fait pénétrer par le bas, dans le tube à réaction, une bulle d'oxygène pur, alors, en quelques secondes, on voit la bulle de gaz entourée d'une couche épaisse, blanche, de Paramécies, « qui, poussées par une vraie soif d'oxygène, se précipitent avec impétuosité sur la bulle »

2° *Liquides*

Nous exposerons les recherches systématiques de Stahl et de Pfeffer sur l'action excitante des substances liquides.

Stahl (IV, 35) s'est encore servi, pour cette étude, de la *fleur de tan*. L'eau peut déjà agir comme excitant sur cet organisme : c'est ce que Stahl appelle l'*hydrotropisme positif* ou *négatif*. Quand une plasmodie d'*Aethalium* se trouve uniformément étalée sur une bande de papier à filtrer humide, et que le papier commence à se dessécher, elle se retire toujours vers les points restés les plus humides. Si, pendant que la dessiccation s'effectue, on place perpendiculairement au papier, et à 2 millimètres de lui, un porte-objet enduit de gélatine, on voit alors en ce point se soulever verticalement des ramifications du réseau plasmodique, attirées par la vapeur d'eau qui se dégage de la gélatine. Ces ramifications finissent par atteindre la gélatine et s'étaler à sa surface ; en quelques heures, tout le plasmodium peut de la sorte avoir émigré sur la surface humide du porte-objet. A l'époque où les Myxomycètes se préparent à former des réceptacles fructifères, au lieu de manifester cet hydrotropisme positif, ils montrent, au contraire, un hydrotropisme négatif. Les plasmodies recherchent alors les endroits les plus secs et s'éloignent des fragments de gélatine humide ou de papier à filtrer humide que l'on dépose dans leur voisinage.

Ces phénomènes d'hydrotropisme s'expliquent aisément : le protoplasme contient une certaine quantité d'eau d'imbibition qui peut varier entre certaines limites et qui peut aussi augmenter ou diminuer pendant le développement du corps protoplasmique. Plus est abondante l'eau qui imbibe le protoplasme, plus énergiques sont généralement les mouvements de ce

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

dernier. Pendant sa vie végétative, le plasmodium d'*Aethalium* a une tendance à augmenter la proportion d'eau qu'il renferme : il se mouvra donc vers la source d'eau ; au contraire, lorsque commence la période de la reproduction, il fuit l'humidité parce que pour la sporaison le quantum d'eau d'imbibition du protoplasme doit diminuer.

Diverses substances chimiques exercent sur les plasmodies une action attractive ; d'autres, une action répulsive. Si on place un réseau d'*Aethalium* étalé sur un substratum humide au contact d'une boule de papier à filtrer imbibée d'une infusion de tan, aussitôt des cordons protoplasmiques rampent vers cette source nutritive : en un petit nombre d'heures, tous les interstices de la boule de papier sont remplis par le Myxomycète.

Pour étudier le chimiotropisme négatif, on dépose sur le bord d'un Myxomycète étalé sur du papier humide un cristal de sel de cuivre ou de salpêtre, ou une goutte de glycérine. On constate alors que, sous l'excitation provoquée par la solution saline concentrée, ou par la solution de glycérine qui se propage sur le papier, le protoplasme s'écarte de plus en plus de la source excitante.

Les plasmodies nues, si facilement destructibles, possèdent donc cette propriété remarquable de fuir les substances nuisibles, et de rechercher les substances qui leur sont agréables. « C'est ainsi que, si l'une quelconque des nombreuses ramifications d'un plasmodium rencontre accidentellement un milieu riche en matières nutritives, aussitôt le protoplasme afflue vers ce milieu favorable. »

Dans ses recherches remarquables, Pfeffer (IV, 26) a minutieusement étudié *le chimiotropisme qu'offrent de petites cellules mobiles, comme les anthérozoïdes, les bactéries, les Flagellates, les Infusoires*, et il a employé pour cette étude une méthode très simple et très ingénieuse.

Pfeffer prend de fins tubes capillaires de verre, longs de 4 à 12 millimètres, scellés à une extrémité, et présentant à l'autre extrémité un orifice de 0,03 à 0,15 de millimètre, selon la taille des organismes qu'il s'agit d'étudier. Ces tubes sont remplis, jusqu'au tiers ou à la moitié de leur étendue, d'un excitant chimique déterminé, tandis que la partie du tube avoisinant l'extrémité scellée est remplie d'air.

Pfeffer a découvert que l'*acide malique* constitue un excitant qui exerce une action attractive très énergique sur les anthérozoïdes des Fougères : il est probable que, dans ce même but, les Archégones sécrètent aussi, dans la nature, de l'acide malique. On remplit un tube capillaire d'une solution d'acide malique à 0,01 0/0, et, après avoir soigneusement nettoyé sa surface, on le plonge avec précaution dans une goutte d'eau contenant de nombreux anthérozoïdes de Fougère. En se servant d'un grossissement de 100 à 200 diamètres, on voit alors aussitôt des anthérozoïdes

se diriger vers l'orifice du tube capillaire, dont l'acide malique commence à diffuser dans l'eau. Ils pénètrent aussitôt à l'intérieur du tube lui-même ; leur nombre augmente rapidement et, en cinq à dix minutes, il a atteint plusieurs centaines. Après quelque temps, à peu près tous les anthérozoïdes sont engagés dans le tube capillaire, à l'exception d'un petit nombre d'individus.

Si, par ce procédé, l'on entreprend des expériences à l'aide de solutions diversement concentrées d'acide malique, on constate une loi semblable à celle qui règle l'action de la température sur le mouvement du protoplasme. A partir d'un minimum, qui est de 0,001 0/0 *et que l'on peut appeler seuil de l'irritation* (Schwellenwerth), *l'action attractive augmente lorsque la concentration de la solution augmente, et cela, jusqu'à un certain point, qui est l'optimum ou le maximum du résultat de l'excitation* (*réaction*). *Si la concentration dépasse cet optimum, l'attraction diminue, et il arrive un moment où le chimiotropisme positif se transforme en chimiotropisme négatif.*

La solution très concentrée agit en sens inverse et repousse les anthérozoïdes. Pour juger combien est minime la quantité d'acide malique, qui peut déjà produire une réaction, il suffit de dire que dans un tube capillaire contenant une solution à 0,001 0/0 il n'existe que 0,0000000284 de milligramme, c'est-à-dire la 35 millionième partie d'un milligramme d'acide malique.

Comme nous l'avons dit déjà, l'excitant chimique, pour déterminer chez les organismes monocellulaires une direction donnée des mouvements, ne doit agir que d'un seul côté, ou tout au moins il doit agir d'une façon plus intense d'un côté seulement. C'était le cas dans les expériences que je viens de relater. En effet, l'acide malique diffusant dans la goutte d'eau, les anthérozoïdes, arrivés à l'orifice du tube capillaire, pénètrent de plus en plus à l'intérieur du tube, c'est-à-dire dans une solution de plus en plus concentrée. Grâce à la diffusion, il s'effectue autour du corps de l'anthérozoïde une répartition inégale de l'excitant chimique ; *c'est uniquement à cause de ces différences de concentration que l'acide malique agit comme excitant provoquant la direction des mouvements.*

En effet, dans une solution homogène, les anthérozoïdes restent répartis uniformément. Cependant, dans ces circonstances, il s'exerce aussi sur eux une réaction spécifique, mais que l'on ne peut reconnaître qu'indirectement : elle consiste en ce que, jusqu'à un certain point, *la réaction des cellules vis-à-vis de l'acide malique* se modifie. A ce sujet, Pfeffer a pu démontrer qu'il existe des relations semblables à celles qui ont été établies pour les sensations chez l'homme par *la loi de Weber-Fechner*. « Tandis que l'excitation augmente en progression géométrique,

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

la sensation ou la réaction augmente en progression arithmétique. »

Cette relation, très importante à maints points de vue, mérite d'être mise en évidence, en ce qui concerne la manière d'être des anthérozoïdes vis-à-vis de l'acide malique.

Lorsque l'expérimentateur ajoute un peu d'acide malique au liquide contenant des anthérozoïdes de Fougère, et qu'il le répartit uniformément, de telle sorte qu'il se forme une solution à 0,0005 0/0, alors la solution d'acide malique à 0,001 0/0 contenue dans le tube capillaire n'exerce plus d'action attractive, comme c'était le cas lorsque les anthérozoïdes se trouvaient dans l'eau pure. Le liquide du capillaire, pour atteindre le seuil de l'irritation, doit maintenant renfermer 0,015 0/0 d'acide malique. Si l'eau contenant les anthérozoïdes renferme 0,05 0/0 d'acide malique, il faut alors que le liquide du capillaire, pour agir, en contienne 1,5 0/0. En d'autres termes: *la solution du tube capillaire doit contenir trente fois autant d'acide malique que le liquide extérieur d'où les anthérozoïdes doivent être attirés. Le degré d'excitabilité ou la sensibilité à l'excitation des anthérozoïdes varie donc lorsqu'ils séjournent dans un milieu renfermant déjà une quantité déterminée de la substance excitante.* On peut ainsi artificiellement, d'une part, rendre les anthérozoïdes insensibles à l'action de solutions maliques faibles qui, dans d'autres circonstances, agissent sur eux comme excitantes, et, d'autre part, les faire attirer par des solutions maliques concentrées, qui dans d'autres circonstances exercent sur eux une action répulsive.

Les diverses cellules se comportent très différemment vis-à-vis des substances chimiques, comme c'est le cas vis-à-vis de la lumière. L'acide malique, qui attire énergiquement les anthérozoïdes des Fougères n'exerce pas la moindre action sur les *anthérozoïdes des Mousses*. L'excitant de ces derniers est la solution à 0,1 0/0 de sucre de canne. Enfin, les anthérozoïdes des Hépatiques et des Characées ne réagissent sur aucune de ces substances.

Une solution à 1 0/0 d'extrait de viande ou d'asparagine exerce une puissante action attractive sur *Bacterium termo*, *Spirillum undula* et différents autres organismes monocellulaires. Si, dans une goutte d'eau contenant de ces bactéries en abondance, on plonge un tube capillaire rempli de cette solution, deux à cinq minutes suffisent pour qu'une sorte de bouchon de bactéries se soit formé à l'orifice du tube.

Étant donné que les divers corps cellulaires se comportent différemment vis-à-vis des excitants chimiques, on peut employer la méthode de Pfeffer, en la modifiant suivant les besoins, non seulement pour saisir les organismes sensibles, mais aussi pour séparer les diverses espèces lorsqu'elles sont mélangées. Nous avons vu que le galvanotropisme et l'héliotropisme

nous permettent d'arriver à un résultat semblable. On peut ainsi faire servir de *pièges à Bactéries* ou de *pièges à Infusoires* des tubes de verre pourvus de diverses amorces, que l'on plonge dans des liquides.

En outre, il résulte des expériences que nous venons de relater que des organismes particulièrement sensibles peuvent, jusqu'à un certain point, servir de réactifs pour déceler la présence de certaines substances agissant sur eux comme excitants. D'après Engelmann (IV, 7), certains Schizomycètes constituent un réactif excellent pour l'oxygène, un trillionième de milligramme de ce gaz suffisant pour les attirer.

Toutes les substances qui exercent sur les organismes une action attractive n'ont pas pour eux une valeur nutritive. Il en est même qui tuent immédiatement les organismes qu'elles attirent, comme le salicylate de soude, le nitrate de strychnine ou la morphine. Cependant la plupart des substances qui exercent sur le corps protoplasmique une action nuisible exercent en même temps sur lui une action répulsive; c'est le cas pour la plupart des solutions acides ou alcalines. Les solutions d'acide citrique ou de carbonate sodique, même à 0,2 0/0 déjà, sont nettement répulsives.

En général, à part certaines restrictions, on peut donc dire que, grâce au chimiotropisme positif, les organismes sont mis en état de rechercher les substances qui leur plaisent le mieux, tandis que, grâce au chimiotropisme négatif, ils peuvent éviter les substances qui leur nuisent.

Les phénomènes de chimiotropisme sont d'une grande importance pour nous faire comprendre une foule de phénomènes qui s'accomplissent chez les Vertébrés et l'Homme. Il y a là aussi des cellules qui réagissent vis-à-vis d'excitants chimiques par des mouvements et des déplacements déterminés. Ce sont les corpuscules blancs du sang et les cellules lymphatiques (leucocytes ou cellules migratrices).

L'*irritabilité chimique des leucocytes* a été établie par les recherches de Leber (IV, 17, *a* et *b*), de Massart et Bordet (IV, 20, 21), de Steinhaus (IV, 36), de Gabritschevsky (IV, 10) et de Buchner (IV, 2). Si l'on introduit dans la chambre antérieure de l'œil ou dans le sac lymphatique de la grenouille, selon la méthode de Pfeffer, de fins tubes capillaires remplis d'une petite quantité « d'une substance capable de provoquer l'inflammation », ces tubes se remplissent en peu de temps d'une quantité considérable de corpuscules lymphatiques, tandis que des tubes capillaires remplis d'eau distillée restent sans action, dans les mêmes conditions. Placés dans le tissu conjonctif sous-cutané, ces tubes capillaires provoquent une émigration des leucocytes (diapédèse) hors des vaisseaux capillaires voisins, et, dans certaines circonstances, une formation de pus.

Parmi les substances capables de provoquer l'inflammation il faut citer en première ligne une foule de microorganismes et les produits de leurs

échanges nutritifs. Ainsi, dans les expériences de Leber, un extrait de *Staphylococcus pyogenes* s'est montré très actif. *L'étude du chimiotropisme rentre donc absolument dans l'étude des maladies occasionnées par des microorganismes pathogènes.* Ce n'est que lorsqu'on connaîtra le chimiotropisme que l'on pourra comprendre une foule de phénomènes qu'offre l'étude des maladies infectieuses.

Il n'est dès maintenant pas douteux que, si les leucocytes peuvent être excités par des substances chimiques engendrées par des microorganismes, cela se produit d'après des lois semblables à celles que l'on peut établir pour les cellules en général. Dans l'étude de ces questions, il faut tenir compte du chimiotropisme positif et négatif, du seuil de l'irritation et de l'action consécutive à l'excitation.

La manière d'être des leucocytes vis-à-vis des substances excitantes constitue donc un phénomène compliqué, dont l'issue peut varier beaucoup selon les circonstances. En effet, les produits des échanges nutritifs des microorganismes exerceront, selon leur nature et leur degré de concentration, tantôt une action attractive, tantôt une action répulsive. En outre, l'influence sera encore différente, selon que ces produits ne siègent qu'en leur lieu d'origine dans les parties malades où ils excitent les leucocytes, ou selon qu'ils sont distribués dans tout l'organisme par la circulation du sang. Dans ce cas, comme dans l'exemple des antherozoïdes excités par l'acide malique (p. 113), *les produits des échanges nutritifs des bactéries, uniformément répartis dans le sang, modifieront le mode de réaction des leucocytes d'une autre façon que ceux qui se trouvent simplement accumulés à l'endroit malade.*

On peut grouper ces nombreuses possibilités en deux cas principaux.

Premier cas. — Dans le sang et les parties malades, les produits de l'activité vitale des microorganismes existent en quantités égales ou presque égales. Dans ce cas il n'existe pas de seuil de l'irritation ; les leucocytes n'émigrent plus vers le siège de la maladie.

Second cas. — La substance accumulée dans le sang n'a pas le même degré de concentration que celle qui se trouve dans les tissus malades. Dans ce cas, il existe un seuil de l'irritation, et alors les leucocytes ne s'amasseront dans le foyer du mal que si la substance excitante s'y trouve plus concentrée que dans le sang.

Ces considérations me paraissent expliquer une foule de phénomènes intéressants qui ont été observés par les auteurs français : Roger, Charrin, Bouchard (IV, 1, *b*), etc., dans leurs expériences diverses faites à l'aide des produits des échanges nutritifs du *Bacillus pyocyaneus*, du *bacille du charbon*, etc., et par Koch dans ses expériences à l'aide de la tubercu-

line. J'ai exposé cet essai d'explication dans un opuscule intitulé : « Sur l'action physiologique de la tuberculine, théorie du mode d'action des produits des échanges organiques des bacilles. » (IV, 13.) Je me bornerai ici à renvoyer le lecteur à cet écrit, pour ce qui concerne les phénomènes morbides et les expériences de physiologie qu'il s'agit d'expliquer.

BIBLIOGRAPHIE IV

1 Claude Bernard. *Leçons sur les phénomènes de la vie commune aux animaux et aux végétaux.*
2 Bouchard. *Théorie de l'infection. Verhandl. des X. intern. med. Congresses zu* Berlin, Bd. I, 1891.
3 Buchner. *Die chemische Reizbarkeit der Leukocyten und deren Beziehung zur Entzündung und Eiterung. Berliner klinische Wochenschrift.* 1890.
4 Brücke. *Untersuchungen über den Farbenwechsel des afrikan. Chamaeleons. Denkschr. d. math. naturw. Classe der Akad. d. Wissensch.* Bd. IV, 1854.
5 Bunge. *Vitalismus und Mechanismus.*
5*a* De Bary. *Vorlesungen über Bacterien*, 1885.
5*b* Dehnecke. *Einige Beobachtungen über den Einfluss der Praeparationsmethode auf die Bewegungen des Protoplasmas der Pflanzenzellen.* Flora, 1881.
6*a* Engelmann. *Beiträge zur Physiologie des Protoplasmas. Pflügers Archiv.* Bd. II, 1869.
6*b* Engelmann. *Ueber Reizung contractilen Protoplasmas durch plötzliche Beleuchtung. Pflügers Archiv.* Bd. XIX.
7 Engelmann. *Neue methode zur Untersuchung der Sauerstoffausscheidung pflanzlicher u. thierischer Organismen. Pflügers Archiv.* Bd. XXV.
8 Engelmann. *Ueber Licht- u. Farbenperception niederster Organismen. Pflügers Archiv.* Bd. XXIX, 1882.
9 Engelmann. *Bacterium photometricum. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des Licht- und Farbensinnes Pflügers Archiv.* Bd. XXX.
10 Gabritchevsky. Sur les propriétés chimiotaxiques des leucocytes. *Annales de l'Institut de Pasteur.* 1890.
11 Richard Hertwig. *Erythropsis agilis, eine neue Protozoe. Morph. Jahrb.* Bd. X.
12*a* Oscar et Richard Hertwig. *Ueber den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien.* 1887.
12*b* Oscar et Richard Hertwig. *Experimentelle Studien am thierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung.* 1890.
13 Oscar Hertwig. *Ueber die physiologische Grundlage der Tuberculinwirkung. Eine Theorie der Wirkungsweise bacillärer Stoffwechselproducte.* Jena, 1891.
14 Klebs. *Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Untersuch. aus dem botanischen Institut zu Tübingen.* Bd. II, p. 489.
15 W. Kühne. *Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität.* 1864.
16 Künstler. Les yeux des Infusoires flagellifères. *Journ. Micr.* Paris, 10e année.
17*a* Leber. *Ueber die Entstehung der Entzündung und die Wirkung der entzündungserregenden Schädlichkeiten. Fortschritte der Medicin.* 1888, p. 460.
17*b* Leber. *Die Entstehung der Entzündung u. die Wirkung der entzündungserregenden Schädlichkeiten.* Leipzig, 1891.
18 J. Loeb. *Der Heliotropismus der Thiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen.* Würzburg, 1890.
19 J. Loeb. *Weitere Untersuchungen über den Heliotropismus der Thiere. Pflügers-Archiv.* Bd. XLVII, 1890.
20 J. Massart et Bordet. Recherches sur l'irritabilité des leucocytes et sur l'intervention de cette irritabilité dans la nutrition des cellules et dans l'inflammation. *Journal de la Soc. R. des sciences médicales et naturelles de Bruxelles.* 1890.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

21 J. Massart et Bordet. *Annales de l'Institut Pasteur.* 1891.
22 Metschnikoff. Leçons sur la pathologie comparée de l'inflammation. 1892.
23 W. Pfeffer. *Handbuch der Pflanzenphysiologie.* Bd. I, 1881.
24 W. Pfeffer. *Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Untersuch. aus d. botan. Institut zu Tübingen.* Bd. I.
25 W. Pfeffer. *Zur Kenntniss der Contactreize. Untersuch. aus dem botan. Institut zu Tübingen.* Bd. I, 1885.
26 W. Pfeffer. *Ueber chemotactische Bewegungen von Bakterien, Flagellaten und Volvocineen. Untersuch. aus d. botan. Institut zu Tübingen.* Bd. II.
27 George Pouchet. D'un œil véritable chez les Protozoaires. *C. R. Soc. Biol.*, n° 36.
28 George Pouchet. Du rôle des nerfs dans les changements de coloration des poissons. *Journ. de l'anat. et de la phys.* 1872.
29 George Pouchet. Note sur l'influence de l'ablation des yeux sur la coloration de certaines espèces animales. *Journ. de l'anat. et de la phys.*, t. X, 1874.
30 F.-A. Pouchet. Sur la mutabilité de la coloration des Reinettes et sur la structure de leur peau. *Compt. rend.*, t. XXVI.
31 Rawitz. *Zur Physiologie der Cephalopodenretina. Archiv f. Anat. u. Physiologie*, 1891.
32*a* Sachs. *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie.* 1882.
32*b* Sachs. *Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen.* 1865. *Lehrb. der Botanik.*
33 Seidlitz. *Beiträge zur Descendenztheorie.* Leipzig, 1876.
34 Stahl. *Ueber den Einfluss von Richtung u. Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreich. Botan. Zeitung*, 1880.
35 Stahl. *Zur Biologie der Myxomyceten. Botan. Zeitung.* 1884.
36 Steinhaus. *Die Aetiologie der acuten Eiterungen.* Leipzig, 1889.
37 Strasburger. *Wirkung des Lichts und der Wärme auf die Schwärmsporen.* Jena, 1878.
38 Velten. *Einwirkung der Temperatur auf die Protoplasmabewegungen.* Flora, 1876.
39 Verworn. *Die polare Erregung der Protisten durch den galvanischen Strom. Pflügers Archiv.* Bd. XLV et XLVI.
40 Verworn. *Psycho-physiologische Protisten-Studien.* Jena, 1889.

CHAPITRE V

PROPRIÉTÉS VITALES DE LA CELLULE

III. — Nutrition et activité formatrice

Généralités

La cellule vivante possède la propriété de se nourrir : elle incorpore des substances nutritives, les transforme, en assimile certains éléments et en rejette d'autres à l'extérieur. Elle ressemble à un petit laboratoire de chimie, en ce sens que presque continuellement il s'accomplit en elle les réactions chimiques les plus variables, qui, d'une part, donnent naissance à des substances d'une composition moléculaire très complexe et qui, d'autre part, décomposent d'autres substances semblables. La substance vivante exécute simultanément des phénomènes de décomposition et de composition, qui sont d'autant plus intenses que le processus de la vie est plus actif. Le chimisme de la cellule comprend donc deux phénomènes distincts, *le phénomène de métamorphose régressive et le phénomène de métamorphose progressive*, ou, suivant l'expression de Claude Bernard (IV, 1, *a*), les phénomènes de destruction et de création organique, de décomposition et de composition.

Pendant la métamorphose régressive, la substance vivante, en vertu de son autodécomposition, entre en combinaison chimique avec une série de produits intermédiaires. Les termes extrêmes de cette métamorphose régressive sont l'anhydride carbonique et l'eau. Pendant qu'elle s'accomplit, une force de tension (énergie potentielle) se transforme en force vive (énergie cinétique). De la chaleur intramoléculaire devient libre et forme la force vive, condition nécessaire à la production des manifestations d'énergie ou de travail du corps de la cellule.

Ce qui prouve combien est grande l'instabilité chimique des substances vivantes, c'est que la moindre impulsion suffit souvent à déterminer dans les corps cellulaires de grandes transformations chimiques et la mise en

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

21 J. Massart et Bordet. *Annales de l'Institut Pasteur.* 1891.
22 Metschnikoff. Leçons sur la pathologie comparée de l'inflammation. 1892.
23 W. Pfeffer. *Handbuch der Pflanzenphysiologie.* Bd. I, 1881.
24 W. Pfeffer. *Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Untersuch. aus d. botan. Institut zu Tübingen.* Bd. I.
25 W. Pfeffer. *Zur Kenntniss der Contactreize. Untersuch. aus dem botan. Institut zu Tübingen.* Bd. I, 1885.
26 W. Pfeffer. *Ueber chemotactische Bewegungen von Bakterien, Flagellaten und Volvocineen. Untersuch. aus d. botan. Institut zu Tübingen.* Bd. II.
27 George Pouchet. D'un œil véritable chez les Protozoaires. *C. R. Soc. Biol.*, n° 36.
28 George Pouchet. Du rôle des nerfs dans les changements de coloration des poissons. *Journ. de l'anat. et de la phys.* 1872.
29 George Pouchet. Note sur l'influence de l'ablation des yeux sur la coloration de certaines espèces animales. *Journ. de l'anat. et de la phys.*, t. X, 1874.
30 F.-A. Pouchet. Sur la mutabilité de la coloration des Reinettes et sur la structure de leur peau. *Compt. rend.*, t. XXVI.
31 Rawitz. *Zur Physiologie der Cephalopodenretina. Archiv f. Anat. u. Physiologie*, 1891.
32*a* Sachs. *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie.* 1882.
32*b* Sachs. *Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen.* 1865. *Lehrb. der Botanik.*
33 Seidlitz. *Beiträge zur Descendenztheorie.* Leipzig, 1876.
34 Stahl. *Ueber den Einfluss von Richtung u. Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreich. Botan. Zeitung*, 1880.
35 Stahl. *Zur Biologie der Myxomyceten. Botan. Zeitung.* 1884.
36 Steinhaus. *Die Aetiologie der acuten Eiterungen.* Leipzig, 1889.
37 Strasburger. *Wirkung des Lichts und der Wärme auf die Schwärmsporen.* Jena, 1878.
38 Velten. *Einwirkung der Temperatur auf die Protoplasmabewegungen.* Flora, 1876.
39 Verworn. *Die polare Erregung der Protisten durch den galvanischen Strom. Pflügers Archiv.* Bd. XLV et XLVI.
40 Verworn. *Psycho-physiologische Protisten-Studien.* Jena, 1889.

CHAPITRE V

PROPRIÉTÉS VITALES DE LA CELLULE

III. — Nutrition et activité formatrice

Généralités

La cellule vivante possède la propriété de se nourrir : elle incorpore des substances nutritives, les transforme, en assimile certains éléments et en rejette d'autres à l'extérieur. Elle ressemble à un petit laboratoire de chimie, en ce sens que presque continuellement il s'accomplit en elle les réactions chimiques les plus variables, qui, d'une part, donnent naissance à des substances d'une composition moléculaire très complexe et qui, d'autre part, décomposent d'autres substances semblables. La substance vivante exécute simultanément des phénomènes de décomposition et de composition, qui sont d'autant plus intenses que le processus de la vie est plus actif. Le chimisme de la cellule comprend donc deux phénomènes distincts, *le phénomène de métamorphose régressive et le phénomène de métamorphose progressive*, ou, suivant l'expression de Claude Bernard (IV, 1, *a*), les phénomènes de destruction et de création organique, de décomposition et de composition.

Pendant la métamorphose régressive, la substance vivante, en vertu de son autodécomposition, entre en combinaison chimique avec une série de produits intermédiaires. Les termes extrêmes de cette métamorphose régressive sont l'anhydride carbonique et l'eau. Pendant qu'elle s'accomplit, une force de tension (énergie potentielle) se transforme en force vive (énergie cinétique). De la chaleur intramoléculaire devient libre et forme la force vive, condition nécessaire à la production des manifestations d'énergie ou de travail du corps de la cellule.

Ce qui prouve combien est grande l'instabilité chimique des substances vivantes, c'est que la moindre impulsion suffit souvent à déterminer dans les corps cellulaires de grandes transformations chimiques et la mise en

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

liberté d'énergies puissantes. « Ne sont-ce pas, dit Pfluger (V, 25, 26), des forces vives, extraordinairement minimes, qui déterminent les actions les plus intenses dans la rétine et le cerveau, en réagissant sur un rayon lumineux ? Autant sont minimes les quantités de certains poisons capables de détruire un grand animal vivant, autant sont minimes les forces vives des nerfs. »

Pendant la métamorphose progressive, la substance consommée est remplacée par de nouvelles substances puisées au dehors, incorporées dans la cellule et amenées en de nouvelles combinaisons chimiques : cette production de travail exige une plus ou moins grande quantité de calorique, qui est transformée en énergie potentielle. Ce calorique peut provenir en partie de la chaleur intramoléculaire mise en liberté pendant les phénomènes de décomposition ; mais elle provient aussi en majeure partie, surtout chez les végétaux, de la chaleur vivifiante des rayons solaires, qui fournit au monde animé une grande quantité de force vive et se transforme en énergie potentielle dans le corps protoplasmique. Les substances puisées au dehors et la chaleur du soleil constituent la matière et la force premières, au moyen desquelles s'accomplissent, en dernière analyse, tous les phénomènes de la vie, lesquels consistent en des mouvements alternatifs de décomposition et de composition.

D'après la définition de Pfluger, « le processus vital est la chaleur intramoléculaire de molécules d'albumine formées dans la substance cellulaire, molécules très facilement décomposables et qui se décomposent par dissociation, en formant surtout de l'anhydride carbonique, de l'eau et des amides, ces molécules d'albumine se régénérant constamment et s'accroissant aussi par polymérisation ».

Bien que la nutrition offre une grande variabilité dans les différents organismes, cependant une série de phénomènes fondamentaux sont communs à la nature organique tout entière et s'accomplissent aussi bien chez les organismes monocellullaires que chez les plantes et les animaux supérieurs. *L'unité de la nature organique se manifeste dans ces phénomènes fondamentaux de la nutrition aussi bien que dans les phénomènes de motilité et d'irritabilité.*

Leur étude appartient donc à l'anatomie et à la physiologie générales de la cellule.

Voici en quoi ils consistent :

1° Toute cellule, végétale ou animale, respire, c'est-à-dire qu'elle prend dans le monde extérieur l'oxygène dont elle a besoin et, à l'aide de cet oxygène, elle brûle les hydrates de carbone et les substances albuminoïdes de son propre corps, en formant, comme derniers produits de cette combustion, de l'anhydride carbonique et de l'eau.

2° Dans les deux règnes organiques, il se forme pendant la nutrition un grand nombre de substances : de la pepsine, de la diastase, de la myosine, de la xanthine, de la sarcine, du sucre, de l'inosite, de la dextrine, du glycogène, de l'acide lactique, de l'acide formique, de l'acide acétique et de l'acide butyrique.

3° Dans les deux règnes, maints phénomènes qui engendrent des combinaisons chimiques complexes sont identiques ou du moins très semblables et se distinguent essentiellement des procédés qui permettent au chimiste de former synthétiquement un certain nombre de composés organiques. Dans le *chimisme de la cellule*, tant végétale qu'animale, un grand rôle revient à des *ferments*, diastase, trypsine, pepsine, etc. Sous le nom de ferments on désigne des substances organiques qui, créées dans la cellule vivante, engendrent une action chimique considérable tout en n'étant employées qu'en quantité extraordinairement minime, parfois même inappréciable ; ces substances sont capables de transformer chimiquement, d'une façon caractéristique, ici des hydrates de carbone, là des corps albuminoïdes.

« Le chimisme du laboratoire est exécuté à l'aide d'agents et d'appareils que le chimiste a créés, et le chimisme de l'être vivant est exécuté à l'aide d'agents et d'appareils que l'organisme a créés. » (Claude Bernard, IV, 1, *a*.)

Nous nous occuperons des divers phénomènes de la nutrition en nous plaçant plus spécialement au point de vue morphologique, sans entrer dans trop de détails sur les phénomènes chimiques, généralement très complexes et en grande partie encore inconnus d'ailleurs. Nous pouvons distinguer au cours de la nutrition trois phases : l'incorporation des substances ; leur transformation chimique au sein du protoplasme et leur élimination. La première et la troisième de ces phases, nous les traiterons simultanément, pour nous occuper ensuite de la deuxième.

I. — Incorporation et élimination des substances par la cellule

Toute cellule incorpore en soi des gaz et des substances liquides ou dissoutes, c'est-à-dire sous un état diffusible ; certaines cellules, enfin, emploient aussi comme nourriture des substances solides. Chacune de ces trois séries de phénomènes mérite une description spéciale.

1° *Incorporation et élimination des substances gazeuses*

Le protoplasme peut incorporer à l'état de gaz ou de vapeur les substances les plus diverses (oxygène, azote, hydrogène, anhydride carbonique,

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

oxyde de carbone, protoxyde d'azote, ammoniaque, chloroforme, éther, etc.).

Parmi ces corps, les seuls importants pour la nutrition sont l'oxygène et l'anhydride carbonique, surtout l'oxygène.

Sans absorption d'oxygène, c'est-à-dire sans *respiration*, il n'est pas de vie possible. La *respiration de l'oxygène* est, à peu d'exceptions près (bactéries anaérobies, etc.), une propriété fondamentale de tout corps organisé. Elle est absolument indispensable pour l'accomplissement des échanges nutritifs, dont dépend la vie : elle doit fournir la force vive nécessaire à la décomposition par oxydation des combinaisons moléculaires complexes. Le manque d'oxygène détermine, en général, très rapidement l'arrêt des fonctions de la cellule, irritabilité, motilité, etc. ; enfin, il entraîne fatalement la mort.

Les organismes de la fermentation, les Schizomycètes et les Saccharomycètes, semblent constituer une exception à ce principe fondamental de la respiration. En effet, ils peuvent s'accroître et se multiplier dans un liquide nutritif approprié, mais complètement privé d'oxygène. Dans ce cas, l'oxygène nécessaire aux phénomènes d'oxydation qui s'accomplissent dans le protoplasme et la force première nécessaire au processus de la vie sont fournis par la décomposition de la matière en fermentation. De même les parasites intestinaux vivent dans un milieu assez pauvre en oxygène, grâce à la décomposition des substances nutritives au sein desquelles ils se trouvent. (Bunge, V, 2.)

Quel rôle joue l'oxygène pendant son incorporation dans la cellule ?

On pensait naguère que l'oxygène agit directement comme oxydant sur la matière vivante, qu'il détermine dans le corps, comme on le disait, un phénomène de combustion, produisant de la chaleur. Cependant le phénomène est plus compliqué, parce que les forces qui déterminent la combinaison de l'oxygène proviennent de la substance vivante elle-même. Dans le protoplasme, ce mélange de corps albuminoïdes spéciaux et de leurs dérivés et qui renferme en outre de la graisse et des hydrates de carbone comme inclusions, dans le protoplasme, dis-je, s'accomplissent continuellement, sous l'action d'influences insignifiantes, des changements moléculaires et des groupements d'atomes, notamment des décompositions et des dissociations. « Dans le cours de ces phénomènes, il se développe aussi continuellement dans une foule de produits de décomposition des affinités pour l'oxygène libre (décomposition par oxydation), affinités qui entraînent l'oxygène dans les échanges nutritifs. » (Pflüger V, 25, 26.) Pendant la respiration il s'engendre donc, aux dépens de la substance organique, des combinaisons très oxygénées ; par suite de la décomposition et de l'oxydation continuelles de la substance organique,

il se forme finalement de l'anhydride carbonique et de l'eau, c'est-à-dire les produits extrêmes les plus importants de la décomposition de la substance vivante due à la respiration de l'oxygène.

Ce phénomène a lieu dans toute cellule animale ou végétale.

Si l'on dépose dans une goutte d'huile d'olive pure des cellules végétales dont le protoplasme circule activement (poils staminaux de *Tradescantia*, cellules de Characées), aussitôt la circulation protoplasmique se ralentit pour cesser bientôt complètement : ce phénomène est dû à ce que l'oxygène ne peut plus pénétrer. La même chose se passe lorsque des cellules végétales sont placées dans une atmosphère soit d'anhydride carbonique, soit d'hydrogène, soit d'un mélange de ces deux gaz. D'abord les fonctions du protoplasme ne sont que suspendues et, si l'on remplace ensuite l'huile d'olive, l'anhydride carbonique ou l'hydrogène par de l'air pur, l'irritabilité et la motilité se rétablissent progressivement, après une certaine période de relâchement. Lorsque les cellules ont été soustraites longtemps à l'oxygène, alors il se produit une paralysie des fonctions et finalement le protoplasme meurt après s'être troublé, coagulé et fragmenté.

De même toute cellule animale respire. Si l'on dépose dans une atmosphère d'anhydride carbonique un œuf de poulet en incubation et aux premiers stades de son développement, ou bien si l'on enduit d'huile l'écaille calcaire poreuse de cet œuf, de façon à empêcher l'échange des gaz entre le germe et l'air, il meurt après un petit nombre d'heures.

L'oxygène introduit dans les poumons de l'homme *sert à satisfaire au besoin d'oxygène toutes les cellules des divers tissus de notre corps*. Ce dernier phénomène est connu en physiologie animale sous le nom de *respiration interne*, par opposition à l'introduction de l'oxygène dans les poumons, c'est-à-dire à la respiration pulmonaire.

Chez tous les organismes le phénomène de la respiration est accompagné d'une élimination d'anhydride carbonique et d'un développement de calorique. Il n'y a là qu'une simple loi chimique. « De même que dans toute combustion de matière hydrocarbonée, de même dans la respiration il se forme de l'anhydride carbonique, de l'eau et une certaine quantité de calorique. » (Sachs, IV, 32, *a*.) Les cellules végétales aussi bien que les cellules animales expirent de l'anhydride carbonique et développent de la chaleur.

En ce qui concerne les végétaux, la formation de calorique se démontre le plus facilement dans les éléments en voie d'accroissement, dans les graines en germination et surtout dans les spadices des Aroïdées. Ces derniers peuvent parfois prendre une température dépassant de 15 degrés centigrades la température ambiante.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Pendant la respiration la cellule vivante règle elle-même la valeur de sa consommation d'oxygène. Cette consommation dépend uniquement de l'intensité de l'activité fonctionnelle de la cellule, laquelle est accompagnée d'une décomposition proportionnelle de substance organique. Un œuf non fécondé n'inspire qu'une très minime quantité d'oxygène, et il en est de même pour une graine au repos ; mais, quand l'œuf est fécondé et qu'il se segmente activement, ou quand la graine germe, alors la quantité d'oxygène inspiré augmente. C'est une fonction du protoplasme en activité vitale (Sachs). Ainsi s'explique ce phénomène que *l'absorption de l'oxygène dans la cellule vivante « est, dans certaines limites, complètement indépendante de la pression partielle de l'oxygène neutre »*. (Pfluger.)

Pour terminer le chapitre de la respiration, il nous faut encore parler d'un fait important. Même en l'absence d'oxygène, les cellules peuvent expirer de l'anhydride carbonique et engendrer de la chaleur, pendant un temps plus ou moins long. Des plantes en germination déposées dans le vide de Toricelli continuent à exhaler de l'anhydride carbonique d'abord, pendant quelques heures, comme elles le font normalement; puis, peu à peu, en quantité de plus en plus minime.

D'après les expériences de Pfluger, des Grenouilles restent en vie pendant plusieurs heures sous une cloche de verre dans une atmosphère d'azote, privées d'oxygène, et pendant ce temps elles expirent une assez grande quantité d'anhydride carbonique.

Ces deux expériences nous apprennent que, dans la cellule mise à l'abri du contact direct de l'oxygène, il peut se former de l'anhydride carbonique exclusivement aux dépens de carbone et d'oxygène provenant de la *décomposition de la substance organique*.

Ce phénomène constitue la *respiration intramoléculaire*. Aussi longtemps que dure la respiration intramoléculaire, la cellule vit et persiste, mais son énergie, son irritabilité et son activité physiologique diminuent progressivement, la cellule utilisant comme source d'énergie de fonctionnement une partie de l'oxygène qui est combiné à sa propre substance. Si l'oxygène continue à faire défaut, la mort finit par arriver.

De ces phénomènes de respiration intramoléculaire on peut déduire cette thèse, que nous avons déjà exprimée plus haut : « *Ce n'est pas l'oxygène provenant du milieu ambiant qui donne la première impulsion aux phénomènes chimiques de la respiration ; mais il se produit plutôt, tout d'abord, à l'intérieur du protoplasme une décomposition des molécules albuminoïdes, qui se termine par une formation d'anhydride carbonique, et alors l'oxygène provenant du milieu ambiant intervient pour déterminer une* restitutio in integrum. »

La respiration intramoléculaire nous offre donc un point de comparaison avec la fermentation produite par des ferments qui, sans le concours de l'oxygène, s'accroissent, se multiplient et forment de l'anhydride carbonique. C'est ce que Pfeffer (V, 22) a surtout fait ressortir.

Tandis que l'incorporation de l'oxygène et l'élimination de l'anhydride carbonique constituent respectivement le terme initial et le terme final d'une série de phénomènes complexes appartenant essentiellement à la métamorphose régressive, c'est-à-dire à la destruction de la substance organique, *l'incorporation et la consommation de l'anhydride carbonique par la cellule* constituent le phénomène inverse, le phénomène de la métamorphose progressive, c'est-à-dire de la formation de la substance organique. Ce dernier phénomène, on l'appelle l'*assimilation*.

La respiration de l'oxygène et l'assimilation de l'anhydride carbonique sont, à tout point de vue, inverses l'une de l'autre. La respiration est un phénomène fondamental commun au règne organique tout entier, tandis que l'assimilation est restreinte au règne végétal seulement, et même dans le règne végétal elle n'est nullement une propriété de toutes les cellules, mais seulement *de ces cellules dont le protoplasme contient de la chlorophylle ou de la xanthophylle*. La respiration de l'oxygène conduit à des processus de décomposition par oxydation ; l'assimilation de l'anhydride carbonique, par contre, conduit à la réduction de l'anhydride carbonique et à la formation synthétique de substances organiques à molécules très complexes. Ces substances sont des hydrates de carbone et spécialement de l'*amidon*, qui se dépose sous forme de petits granules dans les parties vertes des plantes (corps chlorophylliens et rubans de chlorophylle).

Les diverses phases des synthèses qui s'accomplissent dans la cellule végétale pendant l'assimilation de l'anhydride carbonique sont encore mal connues. Ce que nous pouvons dire seulement, c'est que l'anhydride carbonique et l'eau constituent les matières premières de ces synthèses, et que, par réduction de l'anhydride carbonique et de l'eau, il se forme de l'oxygène qui se dégage abondamment à l'état de gaz. Ce phénomène n'a lieu dans le protoplasme qu'en présence de la chlorophylle, d'autres substances chimiques pouvant cependant aussi y participer. Enfin, l'assimilation de l'anhydride carbonique ne peut se faire qu'à la lumière. En effet, pour que l'oxygène de l'anhydride carbonique et de l'eau soit mis en liberté, la chaleur est nécessaire. A ce point de vue encore, il existe une antithèse entre l'assimilation de l'anhydride carbonique et la respiration de l'oxygène : ici, l'oxydation, qui est un phénomène de combustion, engendre de la chaleur et met en liberté de la force vive ; là, au contraire, du calorique est employé à la réduction de l'anhydride carbo-

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

nique et combiné sous forme d'énergie potentielle dans les produits de l'assimilation. La chaleur nécessaire à l'accomplissement de ce phénomène est fournie par la lumière solaire.

Si l'on dépose une plante aquatique dans de l'eau chargée d'anhydride carbonique et qu'on l'expose au soleil, on voit aussitôt se dégager de nombreuses petites bulles de gaz qui, recueillies sous une cloche et soumises à l'analyse chimique, montrent qu'elles consistent surtout en oxygène. En même temps qu'elle élimine cet oxygène, la plante absorbe de l'anhydride carbonique qu'elle soustrait à l'eau et le transforme en hydrates de carbone. Nous avons montré dans l'un des chapitres précédents (p. 98) comment alors le protoplasme vivant, sensible à la lumière, peut amener l'appareil chlorophyllien dans la position qui lui est le plus favorable selon la direction et l'intensité de la lumière.

A la lumière, l'assimilation de l'anhydride carbonique est tellement intense qu'elle masque presque entièrement la respiration concomitante de l'oxygène et l'élimination d'anhydride carbonique qui est la conséquence de la respiration. C'est ce qui fait que jusqu'en ces derniers temps on a méconnu chez les plantes exposées à la lumière l'accomplissement de la respiration ce phénomène absolument nécessaire à l'entretien de la vie.

Les végétaux placés dans l'obscurité cessent aussitôt d'éliminer de l'oxygène et d'incorporer de l'anhydride carbonique ; mais ils continuent à respirer dans l'obscurité comme ils le font à la lumière. Le gaz, qui se dégage alors en quantité beaucoup plus minime que dans l'expérience précédente, est de l'anhydride carbonique.

Claude Bernard (IV, 1, *a*) a attiré l'attention sur une différence intéressante qui existe entre la respiration de l'oxygène et l'assimilation de l'anhydride carbonique chez les végétaux. Il a soumis des végétaux aquatiques à la narcose par le chloroforme ou l'éther et constaté qu'alors, à la lumière solaire, il ne s'élimine plus d'oxygène. De même que la narcose arrête d'une façon absolue l'irritabilité et la motilité du protoplasme, de même elle suspend la *fonction chlorophyllienne*, c'est-à-dire le pouvoir de former synthétiquement de l'amidon au moyen de l'anhydride carbonique et de l'eau. Mais cette fonction se rétablit quand les plantes soumises à l'expérience sont replacées dans de l'eau pure. Ce qui est plus remarquable encore, c'est que dans cette expérience, pendant la narcose, la respiration et l'élimination de l'anhydride carbonique deviennent plus actives. Cette circonstance est due à ce que la respiration de l'oxygène et la décomposition de substance organique qui l'accompagne se trouvent en relation beaucoup plus intime avec tout le processus de la vie et ne cessent par conséquent qu'avec la vie de la cellule elle-même. Toutefois, avant que la narcose

ne détermine la mort de la cellule, les fonctions de cette dernière, et notamment la fonction chlorophyllienne, sont suspendues pendant un temps assez étendu.

2° *Incorporation et élimination des substances liquides*

La plupart des substances qui servent à la nutrition sont absorbées par les organismes, à l'état de solutions. Les organismes monocellulaires et les végétaux aquatiques les puisent dans le liquide au sein duquel ils résident ; quant aux végétaux terrestres, ils les puisent, à l'aide de leurs racines, dans le sol imbibé d'eau. Les cellules des animaux supérieurs se nourrissent de substances tenues en solution dans des liquides qui sont amenés au préalable, grâce à des dispositions anatomiques compliquées, dans les cavités de leur propre corps. Ces liquides sont le chyme du tube digestif, le sang, le chyle et la lymphe. Ils jouent vis-à-vis des cellules animales le même rôle que jouent vis-à-vis des organismes inférieurs et des végétaux l'eau et l'humidité du sol avec les substances qu'elles tiennent en solution.

Aux idées anciennes de la physiologie, d'après lesquelles tous les phénomènes essentiels de la nutrition s'accomplissaient dans les sucs du corps, il faut opposer énergiquement le principe suivant: *Les cellules sont les foyers de l'incorporation, de l'élimination et de la transformation des matières nutritives. Le rôle des sucs du corps consiste uniquement à fournir aux cellules les matières nutritives sous forme de solutions et à recueillir les produits de la métamorphose régressive.*

Entre les cellules et le milieu dans lequel elles baignent existent les relations réciproques les plus complexes d'ordre physique et d'ordre chimique. Leur étude est des plus difficiles et nous ne pouvons guère que l'effleurer ici.

Toute cellule est, dans l'ensemble de son organisation, rigoureusement adaptée au milieu qui l'entoure. Des modifications importantes et subites, apportées soit dans la concentration, soit dans la composition du milieu, déterminent la mort de la cellule. Et cependant la cellule peut souvent supporter d'une façon continue des modifications plus importantes encore du milieu qui l'environne, à la condition que ces modifications se soient produites progressivement et très lentement, de telle sorte que la cellule ait pu accommoder son organisation à ces circonstances.

C'est ainsi que nous avons dit, en parlant des excitants chimiques (p. 105), que des Amibes d'eau douce peuvent être amenées à vivre dans de l'eau salée et que des animaux marins peuvent s'adapter à vivre dans de

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

l'eau dont la salure est plus ou moins concentrée que celle de la mer. Il est probable que cette adaptation est le résultat d'une accommodation entre le milieu ambiant et le liquide contenu dans le corps protoplasmique. Des modifications brusques entraînent, au contraire, la mort immédiate par gonflement ou ratatinement et par coagulation du protoplasme.

Il est difficile de maintenir en vie, même pendant peu de temps, des fragments de tissus d'un Vertébré, quand on les a détachés du corps de l'animal. Cela tient, d'une part, aux conditions extrêmement artificielles dans lesquelles elles se trouvent placées, et, d'autre part, aux changements brusques qui s'opèrent dans la constitution des sucs de ces tissus lorsqu'ils sont séparés du corps vivant. Le sérum sanguin, l'humeur aqueuse, le liquide amniotique, le sérum iodé ou tout autre liquide artificiel semblable ne peuvent servir que de milieux en quelque sorte indifférents, pour l'étude des tissus d'un Vertébré à l'état de survie ; jamais ils ne compensent les conditions naturelles.

Il faut bien se garder de croire que la cellule est simplement imbibée par le liquide naturel au sein duquel elle vit. Au contraire, toute cellule est une entité close, qui incorpore en son intérieur, et plus ou moins abondamment, tantôt l'une, tantôt l'autre substance dissoute dans le liquide qui la baigne, en s'abstenant complètement d'incorporer telle autre substance qui s'y trouve en solution. Aussi, placées dans toutes les mêmes conditions, les diverses cellules se comportent-elles très différemment. En un mot, *les cellules font jusqu'à un certain point un choix parmi les substances qui leur sont offertes*.

C'est ce qu'il est très facile de prouver.

En effet, parmi les organismes monocellulaires inférieurs, les uns se façonnent un squelette d'acide silicique ; d'autres, un squelette de carbonate de chaux. Vis-à-vis de ces deux substances, qui existent, en petites quantités, en solution dans l'eau, ces organismes montrent donc la faculté de faire un choix ; c'est à ce pouvoir d'élection que nous devons attribuer le dépôt de ces couches géologiques, parfois si considérables, formées les unes par de la craie, les autres par des carapaces siliceuses d'organismes inférieurs. De même les cellules de végétaux différents, vivant côte à côte dans la même eau et dans des conditions identiques, absorbent des sels très différents et en proportions très inégales. C'est ce dont on peut aisément se convaincre si, après avoir desséché, puis incinéré les plantes, on calcule le rapport existant entre la totalité de la cendre et la quantité de substance sèche, ainsi que les proportions centésimales des divers composés chimiques entrant dans la composition de la cendre.

Pfeffer (V, 23) a réuni, dans sa *Physiologie végétale*, sous la forme du

tableau suivant, la composition des cendres de diverses espèces de *Fucus* recueillies sur les côtes occidentales de l'Écosse.

	Fucus vesiculosus	*Fucus nodosus*	*Fucus serratus*	*Laminaria digitata*
Cendres 0/0	13,89	14,51	13,89	18,64
K^2O	15,23	10,07	4,51	22,40
Na^2O	24,54	26,59	31,37	24,09
CaO	9,78	12,80	16,36	11,86
MgO	7,16	10,93	11,66	7,44
Fe^2O^3	0,33	0,29	0,34	0,62
P^2O^3	1,36	1,52	4,40	2,56
SO^3	28,16	26,69	21,06	13,26
SiO^2	1,35	1,20	0,43	1,56
Cl	15,24	12,24	11,39	17,23
I	0,31	0,46	1,13	3,08

Ce sont, en général, les plantes marines qui nous montrent le mieux que les végétaux puisent dans le milieu où ils vivent les sels minéraux qui sont nécessaires à leur existence, et ce dans des proportions très différentes de celles dans lesquelles ces sels se trouvent dissous dans ce milieu. Les cellules végétales, en effet, n'absorbent que très peu de sel de cuisine, dont l'eau de mer contient pourtant en solution environ 3 0/0, tandis qu'elles absorbent des quantités relativement beaucoup plus considérables de sels de potassium, de magnésium et de calcium, qui n'existent cependant dans l'eau de mer qu'en proportions très minimes. De même les analyses des cendres des divers végétaux terrestres vivant côte à côte sur le même sol fournissent des résultats très différents.

L'étude de la nutrition chez les animaux conduit à la même conclusion. Certaines cellules non seulement ont le pouvoir de se saisir des sels de chaux, dont il n'existe cependant que des traces à peine appréciables dans les liquides du corps, et elles les fixent dans le tissu osseux ; des groupes déterminés de cellules des reins se saisissent des substances servant à la formation de l'urine et qui circulent dans le courant sanguin ; d'autres cellules s'emparent de la graisse, etc.

Les facteurs qui interviennent dans l'incorporation ou la non-incorporation des substances nous sont, pour le moment, presque inconnus. Toutefois on peut dire que l'absorption d'une substance n'est pas toujours en relation directe avec le profit qu'en retire l'économie de la cellule qui l'incorpore. C'est ainsi que des cellules absorbent aussi des substances qui leur sont directement nuisibles ou complètement inutiles. Sous ce rapport l'ab-

sorption des couleurs d'aniline par les cellules végétales vivantes est très instructive (Pfeffer, V, 22 *b*).

Tandis que les solutions de bleu de méthylène, de violet de méthyle, de cyanine, de brun Bismark, de fuchsine et de safranine sont absorbées, il n'en est pas de même pour les solutions de nigrosine, de bleu d'aniline, de bleu de méthyle, d'éosine, de rouge Congo, etc. D'après Pfeffer, qui s'est livré à des études minutieuses sur cette question, seule la connaissance empirique peut nous renseigner sur l'absorption ou la non-absorption de ces substances.

Il en est de l'élimination de certaines substances comme de leur incorporation. Elle dépend également des propriétés spéciales du corps de la cellule vivante. Les cellules pigmentées de rouge ou de bleu des pétales d'une fleur de phanérogame ne laissent pas diffuser dans l'eau qui les entoure les solutions concentrées des matières colorantes qu'elles renferment, aussi longtemps qu'elles sont vivantes. Mais, dès que ces cellules sont mortes, les matières colorantes commencent à diffuser à travers les membranes cellulaires.

Pour parvenir à comprendre tous ces phénomènes complexes, il faudrait que l'on connût complètement la chimie et la physique des cellules. En effet, ce que nous avons appelé le pouvoir d'élection des cellules se ramène, en dernière analyse, aux affinités chimiques des nombreuses substances qui existent dans le corps des cellules ou qui se forment constamment pendant les phénomènes de la nutrition. Il s'accomplit là des phénomènes semblables à ceux qui se passent lors de l'incorporation de l'oxygène et de l'anhydride carbonique, incorporation qui ne peut s'effectuer qu'à la condition que le processus de la nutrition mette en liberté des affinités chimiques. C'est ainsi qu'une plante ne peut incorporer d'anhydride carbonique tant qu'elle se trouve dans l'obscurité, tandis qu'elle le fait immédiatement quand le processus chimique, nécessaire à cette combinaison, est provoqué par l'action des rayons solaires.

Un phénomène semblable s'accomplit lors de l'incorporation des couleurs d'aniline dans la cellule vivante. Placés dans des solutions très étendues de bleu de méthylène, les *Azolla*, les *Spirogyra*, les poils radicaux de *Lemna*, etc., y puisent progressivement une telle quantité de matière colorante qu'ils prennent une coloration bleu foncé, correspondant à celle d'une solution à 1 0/0 environ. Le bleu de méthylène ne colore pas alors le protoplasme lui-même, mais se borne à le traverser pour s'accumuler dans le suc cellulaire en une solution de plus en plus concentrée. A la suite de ce phénomène, la cellule elle-même ne meurt pas, ce qui serait le cas si le bleu de méthylène, agissant comme toxique, s'accumulait dans le protoplasme en une proportion semblable. *L'accumulation du bleu de méthylène dans le suc cellulaire provient de ce que ce dernier renferme des substances qui forment avec la couleur d'aniline une combinaison peu diffusible.* Pfeffer considère l'acide tannique, qui existe fréquemment dans les cellules végétales, comme une substance agissant de la sorte. Il forme avec les couleurs d'aniline des combinaisons qui sont ou bien insolubles et, par conséquent, précipitées dans le suc cellulaire (bleu de méthylène, violet de méthyle), ou bien plus ou moins solubles (fuchsine, orange de méthyle, tropéoline).

Les animaux nous offrent de beaux exemples d'accumulation de matières colorantes dans des cellules vivantes. Les œufs fécondés des Échinodermes placés dans des solutions très faibles de bleu de méthylène prennent très rapidement une coloration bleue plus ou moins intense (Hertwig, IV, 12 *b*). Lorsque cette coloration n'est pas trop forte, la segmentation de l'œuf, quoique ralentie, s'accomplit pourtant normalement et peut même conduire à la formation de la gastrula. Alors la matière colorante s'amasse spécialement dans les cellules de l'endoderme, ce qui tend à prouver que l'accumulation de la matière colorante s'effectue dans les matières vitellines de l'œuf. Les larves vivantes de Grenouille et de Triton prennent, dans l'espace de cinq à huit jours, une coloration bleue très intense, lorsqu'elles sont déposées dans une solution faible de bleu de méthylène. Dans ce cas, la matière colorante se combine avec les granulations des cellules (Oscar Schultze, V, 44). Replacées ensuite dans de l'eau pure, elles perdent peu à peu leur coloration. Si l'on injecte directement dans le sang d'un Mammifère de l'indigo-carmin, il est bientôt incorporé dans les cellules hépatiques ainsi que dans les épithéliums des tubes contournés du rein; ensuite il est éliminé, là dans les canalicules biliaires, ici dans les canalicules urinifères (Heidenhain, V, 42). Du bleu de méthylène injecté dans le sang se combine avec la substance des fibrilles nerveuses et leur donne une coloration bleu foncé (Ehrlich, V, 41). La matière colorante de la garance s'accumule dans la substance fondamentale du tissu osseux.

Abstraction faite des affinités chimiques, qui existent entre les molécules matérielles du corps de la cellule et les molécules des substances qui se trouvent en dehors de ce dernier, les phénomènes physiques de l'osmose sont de la plus grande importance pour nous faire comprendre l'incorporation et l'élimination des substances. Ici il faut tenir compte de la plus ou moins grande perméabilité de la membrane cellulaire, quand cette membrane existe. En général, la membrane cellulaire est beaucoup plus perméable que le corps protoplasmique pour toutes les substances dissoutes. Le corps protoplasmique est délimité extérieurement par une *couche ectoplasmique* (voir p. 16), à laquelle Pfeffer attribue le rôle principal dans

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

le phénomène d'osmose. Pour qu'une substance en solution puisse pénétrer dans le protoplasme, elle doit d'abord imbiber la couche ectoplasmique, c'est-à-dire que ses molécules doivent pénétrer entre les particules plasmiques de cette couche pour passer ensuite dans le protoplasme granuleux. Cependant une substance en solution peut aussi, lorsqu'elle-même n'est pas imbibée, exercer encore une action osmotique, en exerçant sur l'eau contenue dans la cellule une attraction et en déterminant ainsi la formation d'un courant d'eau dirigé de dedans en dehors. « L'essence de l'osmose consiste en ce que simultanément deux substances traversent une membrane en sens inverse; dans le cas où de l'eau seulement diffuse à travers une membrane, il ne peut être question de parler d'un équivalent osmotique

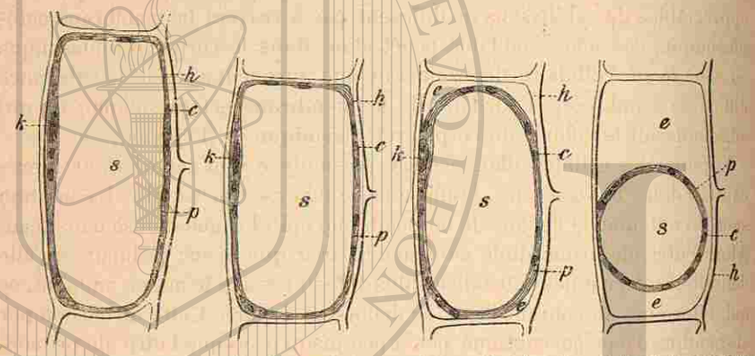


Fig. 59. — 1, Jeune cellule à moitié développée du parenchyme cortical du pédoncule floral de *Cephalaria leucantha*. 2, La même, placée dans une solution de nitrate sodique à 4 0/0. 3, La même, dans une solution à 6 0/0. 4, La même dans une solution à 10 0/0. Les figures 1 et 4 sont dessinées d'après nature : les figures 2 et 3 sont schématiques. Toutes sont représentées à la coupe optique longitudinale. *h*, membrane cellulaire. *p*, utricule primordiale. *k*, noyau de la cellule. *c*, corps chlorophyllien. *s*, suc cellulaire. *e*, solution saline. D'après DE VRIES (V, 36).

(expression que l'on emploie pour indiquer la relation de cet échange, et à laquelle on a attribué beaucoup trop d'importance). » (PFEFFER, V, 23.)

En raison de leur délicatesse et de leur exiguïté, les cellules animales offrent de grandes difficultés pour des expériences d'osmose. C'est pourquoi ce sujet a été surtout étudié par les botanistes, les cellules végétales s'y prêtant beaucoup mieux. Relatons spécialement les expériences suivantes.

Si l'on dépose des cellules végétales, contenant une grande quantité de suc cellulaire, dans une solution de 5 à 20 0/0 d'un sel convenable, ou de sucre ou de glucose (Fig. 59), ces cellules se rapetissent légèrement, parce qu'il en sort une certaine quantité d'eau. Puis, si cette élimination d'eau se prolonge, l'utricule primordiale se détache de la membrane cellulosique, laquelle ne peut se rétracter davantage, en raison de sa fixité plus considérable (DE VRIES, V, 36).

La solution saline ou sucrée traverse alors la membrane cellulosique et continue à soustraire de l'eau à l'utricule primordiale, qui, selon le degré de concentration de la solution saline ou sucrée, se rétracte plus ou moins. Le suc cellulaire contenu dans cet espace plus ou moins réduit devient, par conséquent, plus concentré. Or, en dépit de ces transformations, connues sous le nom de *plasmolyse*, le corps protoplasmique peut rester en vie pendant plusieurs semaines et continuer à manifester des phénomènes de circulation. Il peut s'entourer lui-même d'une nouvelle membrane cellulaire, tout en restant rétracté.

Si l'on tient compte de la marche de la plasmolyse, on peut en déduire deux conclusions : d'une part, que la membrane cellulosique est perméable pour les solutions salines employées et, d'autre part, « que des quantités appréciables du sel dissous ne diffusent pas à travers la membrane ectoplasmique, car une semblable pénétration dans le corps protoplasmique ou dans le suc cellulaire déterminerait une augmentation de la substance diffusible employée, en dedans de la membrane ectoplasmique, ce qui augmenterait le volume du corps protoplasmique ». (PFEFFER.)

Lorsque des cellules affaissées par plasmolyse sont reportées avec précaution dans de l'eau pure, le phénomène inverse s'accomplit. La solution sucrée contenue en dedans de la membrane cellulosique diffuse dans l'eau. Alors l'utricule primordiale se distend parce que le suc cellulaire qu'elle délimite renferme des substances plus diffusibles que le milieu ambiant, ce qui détermine un courant d'eau de dehors en dedans. Cette distension par absorption d'eau se continue peu à peu jusqu'à ce que l'utricule primordiale se soit de nouveau intimement appliquée contre la membrane cellulosique et jusqu'à ce que, finalement, toute la cellule ait repris son volume primitif.

D'autres expériences ont appris que le suc cellulaire contenu à l'intérieur des cellules végétales se trouve sous une pression qui atteint souvent plusieurs atmosphères. C'est ce qui détermine la turgescence des organes des végétaux. Elle est due à cette circonstance que le suc cellulaire renferme des substances très diffusibles, comme du salpêtre, des acides végétaux et leurs sels potassiques, qui exercent sur l'eau une attraction énergique (PFEFFER, V, 23 ; DE VRIES, V, 36).

On peut donc comparer l'utricule primordiale qui enveloppe le suc cellulaire à une mince vésicule, très extensible, remplie d'une solution saline concentrée. Si une telle vésicule est placée dans de l'eau pure, la solution saline attirera de l'eau et provoquera la formation d'un courant, qui aura pour conséquence de gonfler la vésicule, d'augmenter la pression de son contenu et d'amincir de plus en plus sa paroi. L'extension de la vésicule ne s'arrêtera que lorsque le liquide extérieur et le liquide intérieur se

trouveront dans un état d'équilibre osmotique. L'utricule primordiale d'une foule de cellules végétales se dilaterait considérablement sous l'action de la pression (turgescence) intérieure, si cette dilatation n'était empêchée par la membrane cellulosique, qui est moins extensible.

Il s'établirait sans doute un état d'équilibre entre le suc cellulaire et le liquide ambiant, si les substances diffusibles de la cellule se diffusaient dans l'eau, et, par là, disparaîtrait la cause de la pression interne. Mais les propriétés de l'utricule primordiale vivante s'opposent à ce qu'il en soit ainsi. De même que c'est elle qui décide si une substance peut ou ne peut pas pénétrer dans la cellule, de même elle possède, ainsi que nous l'avons dit et prouvé par un exemple, cette propriété importante de retenir dans le suc cellulaire les substances dissoutes, qui, sans cela, seraient enlevées par l'eau ambiante (Pfeffer, V, 23).

Que le suc cellulaire se trouve en fait sous une haute pression, et notamment chez les végétaux aquatiques sous une pression plus élevée que l'eau ambiante, c'est ce que l'on peut aisément prouver à l'aide d'une expérience simple, établie par Nægeli (V, 16). Si dans un *Spirogyra* on ouvre une cellule par une section faite au rasoir, les parois transversales des deux cellules voisines se bombent vers la cavité de la cellule blessée. La pression dans les cellules non lésées doit donc être plus grande que dans la cellule sectionnée, où elle se trouve avoir la même valeur que dans l'eau ambiante, à cause de la lésion.

3° *Incorporation ou absorption des corps solides*

Les cellules qui ne sont pas délimitées par une membrane propre ou dont la membrane possède des orifices sont aussi en état d'incorporer des corps solides dans leur protoplasme et de les digérer. Des Rhizopodes saisissent d'autres petits organismes monocellulaires qui viennent au contact de leurs pseudopodes épanouis dans l'eau (Fig. 10 et 60). Les pseudopodes qui ont saisi le corps étranger, l'entourent, se raccourcissent et l'amènent peu à peu dans la masse principale du protoplasme, où les substances utilisables qu'il contient sont digérées, tandis que les restes, incapables d'être digérés, comme les formations squelettiques, etc., sont, après un certain temps, rejetées à l'extérieur. Ces organismes s'incorporent aussi des substances solides qui n'ont aucune valeur nutritive. Si, par exemple, on projette dans l'eau des grains de carmin ou de cinabre, les Rhizopodes s'en emparent avec une telle avidité qu'en quelques heures tout leur corps en est rempli.

Les Infusoires (Fig. 50) mangent des Flagellates, des Algues monocellulaires et des Bactéries : ils les font pénétrer dans leur protoplasme granuleux par un orifice de leur cuticule, que l'on appelle la bouche de la cellule. Il se forme autour de chaque corps étranger une vacuole remplie d'un liquide, dans lequel s'opère la digestion.

Diverses cellules des tissus des Métazoaires mangent, comme les organismes monocellulaires, les substances solides qu'on leur offre et les digèrent.

La *digestion intracellulaire*, comme l'appelle Metschnikoff (V, 12), est très répandue chez les animaux invertébrés. On peut la démontrer le plus aisément en leur fournissant comme nourriture des substances facilement

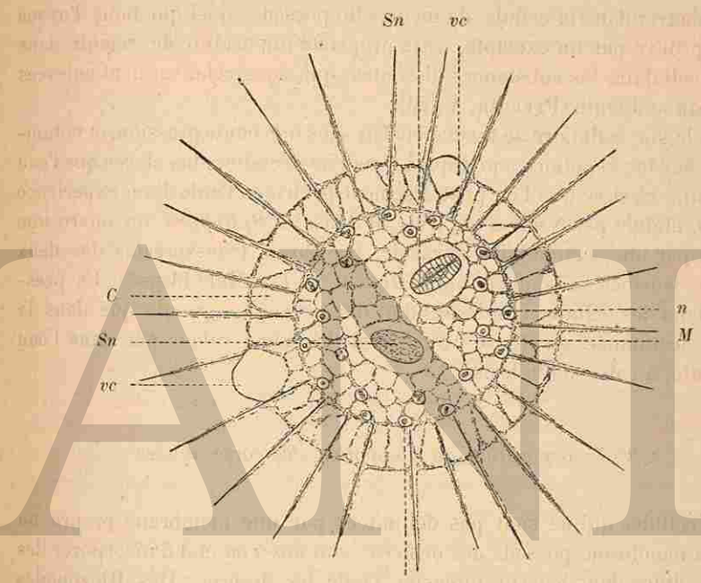


Fig. 60. — *Actinosphærium Eichhorni*. D'après R. Hertwig, Zool., fig. 117. *M*, substance médullaire avec noyau (*n*). *C*, substance corticale avec vacuoles contractiles (*vc*). *Sn*, substance nutritive.

reconnaissables, telles que des granulations de matières colorantes, des gouttelettes de lait, des spores de Champignons, etc. Chez certains Cœlentérés, les cellules de l'ectoderme aussi bien que les cellules de l'endoderme incorporent des corps étrangers. Les extrémités des tentacules des Actinies peuvent se charger de grains de carmin. Chez les larves des Actinies, ainsi nourries, on trouve de ces grains répartis dans tout l'endoderme.

Mais ce sont surtout les corpuscules blancs de sang, les cellules lymphatiques et les cellules migratrices du mésoderme des Invertébrés et des Vertébrés qui servent le mieux à prouver cette faculté d'absorber et de

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

digérer des corps solides. Ce fait important a été pour la première fois établi par Haeckel (V, 4 *a*). Ayant injecté de l'indigo dans un Mollusque (*Tethys*), Haeckel trouva, peu de temps après, des grains d'indigo à l'intérieur des corpuscules sanguins de l'animal.

Metschnikoff (V, 12) a poussé très loin l'étude de ces phénomènes. Dans une autre espèce de Mollusque, le *Phyllirhoe* transparent, chez lequel il avait fait une injection sous-cutanée de carmin pulvérisé, Metschnikoff constata que les petits granules de carmin avaient été mangés par des cellules migratrices. Autour des amas de carmin plus considérables se trouvaient toujours accumulées de nombreuses cellules migratrices, qui les enveloppaient et se fusionnaient en un *plasmodium* ou cellule géante multinucléée.

On peut aussi aisément se convaincre de ce phénomène chez les Vertébrés si l'on injecte un peu de carmin dans le sac lymphatique dorsal d'une Grenouille et que l'on examine, quelque temps après, au microscope, une goutte de lymphe qu'on en extrait. Sous le microscope on peut aussi directement suivre ce phénomène. Il faut pour cela ajouter avec certaines précautions un peu de carmin pulvérisé ou du lait à une goutte de lymphe ou de sang fraîchement recueillie. S'il s'agit d'une préparation d'un Mammifère ou de l'homme, on doit prudemment la tenir à une température de 30 à 35 degrés centigrades, sur une table chauffante de Max Schultze (V, 43). Lorsque les cellules blanches du sang commencent à exécuter des mouvements amœboïdes, elles saisissent, à l'aide de leurs pseudopodes, les granulations de carmin ou les gouttelettes de lait avec lesquelles elles viennent en contact et les amènent ensuite à l'intérieur de leur corps. Ces cellules, Metschnikoff les appelle des *phagocytes;* il donne à l'ensemble du phénomène le nom de *phagocytose*.

La propriété que possèdent les éléments amœboïdes des animaux d'incorporer des substances solides est d'une très grande importance physiologique. En effet, elle constitue pour l'organisme un moyen d'éloigner de ses tissus les éléments figurés qui lui sont étrangers et nuisibles. Il y a surtout trois états différents, en partie normaux, en partie pathologiques, du corps, dans lesquels les phagocytes développent leur activité.

En premier lieu, dans le cours du développement d'une foule d'Invertébrés et de Vertébrés, il arrive que certains organes larvaires perdent leur importance et disparaissent par dégénérescence graisseuse. C'est ainsi que disparaissent certains organes pendant la métamorphose des larves des Échinodermes et des Némertiens; c'est de cette façon que le têtard se transforme en une jeune Grenouille en perdant sa queue. Dans tous ces cas, les cellules des organes destinés à s'atrophier subissent une métamorphose graisseuse, meurent et se fragmentent. Pendant ce temps, de

nombreuses cellules migratrices ou phagocytes s'accumulent à leur voisinage, puis avalent les fragments de tissus et les digèrent, de la même façon qu'on peut l'observer pendant la vie chez des animaux marins transparents.

En second lieu, les phagocytes se chargent aussi, comme dans les phénomènes normaux du développement, de résorber les éléments morts et en voie de destruction, partout où ces éléments se forment soit sous l'action de causes normales, soit sous l'action de causes pathologiques. Les corpuscules rouges du sang se décomposent lorsqu'ils ont longtemps circulé dans le courant sanguin. Dans le sang de la rate on trouve leurs débris entourés de corpuscules blancs, qui débarrassent ainsi l'organisme d'éléments mortifiés. Si, à la suite d'une blessure, il se forme un épanchement sanguin dans les tissus et que des milliers de corpuscules du sang et de cellules meurent, alors encore les cellules migratrices interviennent pour amener une résorption et une cicatrisation.

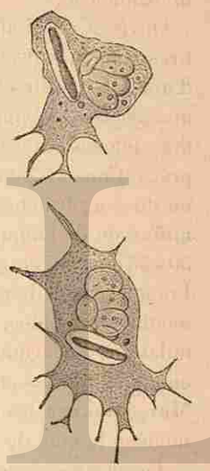


Fig. 61. — *Leucocyte de la Grenouille, contenant une bactérie en partie digérée. La bactérie est colorée par la vésuvine.* Les deux images représentent deux stades du mouvement d'une même cellule. D'après Metschnikoff, fig. 54.

En troisième lieu, enfin, dans les maladies infectieuses, les phagocytes constituent une armée défensive du corps, pour lutter contre la propagation des microorganismes dans le sang et les tissus.

C'est un grand mérite qui revient à Metschnikoff d'avoir attiré l'attention sur ce fait (V, 13 à 15 ; IV, 22). Il est parvenu à démontrer que les *Coccus* dans l'érysipèle, les *Spirilles* dans le typhus récidivé, les *Bacilles* dans le charbon, sont mangés par les cellules migratrices et mis ainsi dans l'impossibilité de nuire (Fig. 61). Les microorganismes avalés, et dont le nombre peut atteindre souvent dix à vingt dans une même cellule, montrent après un certain temps des indices manifestes de résorption. Lorsque les microorganismes siègent dans le sang, leur destruction a lieu surtout dans la rate, le foie et la moelle rouge des os. Lorsqu'ils se colonisent en un point déterminé d'un tissu, le corps cherche à se procurer l'énergie nécessaire pour les combattre en amenant, en ce point, de nombreuses cellules migratrices grâce à une réaction inflammatoire.

Entre les microorganismes et les phagocytes, ainsi s'exprime Metschnikoff, *s'opère une lutte énergique, qui devient décisive en faveur de l'une ou de l'autre des deux parties et qui occasionne, selon le cas, la guérison ou la mort de l'animal infesté.*

Le pouvoir que possèdent les cellules migratrices de détruire des espèces déterminées de microorganismes semble être très variable chez les différents animaux et dépendre, en outre, des circonstances les plus diverses. Les réactions aux excitants chimiques y jouent notamment un certain rôle, comme nous l'avons dit déjà (p. 115) (Chimiotropisme négatif et positif, Hertwig, IV, 13). Il semble, en outre, que ces réactions sont en relation avec l'immunité plus ou moins grande des organismes vis-à-vis de certaines maladies infectieuses. C'est un domaine qui ouvre de larges horizons sur la connaissance et la guérison des maladies infectieuses.

II. — Transformation chimique et activité formatrice de la cellule

Les gaz, les liquides et les substances solides, qui sont incorporés dans le protoplasme par la respiration et la nutrition, constituent les diverses matières brutes que consomme la cellule, ce laboratoire de chimie en miniature, et qu'elle transforme en des substances extraordinairement nombreuses. Parmi ces substances, les plus importantes pour la plante comme pour l'animal sont des hydrates de carbone, des graisses, des albuminates et leurs produits de transformation.

Leur rôle dans le processus de la vie de la cellule est aussi très variable. Les unes servent à remplacer les éléments qui se détruisent pendant la vie de la cellule : ce sont les matériaux que l'oxygène brûle pendant la respiration et qui fournissent la force vive nécessaire à l'accomplissement du travail physiologique. D'autres servent à l'accroissement et à la multiplication du protoplasme, ce qui est nécessaire pour la reproduction. D'autres encore deviennent des substances de réserve, c'est-à-dire des substances qui, engendrées dans le laboratoire cellulaire, se déposent sous une forme quelconque à l'intérieur du corps de la cellule pour être utilisées plus tard. Enfin, il en est qui peuvent être sécrétées soit en dedans, soit en dehors de la cellule, pour remplir une fonction déterminée dans le cours de la vie de la cellule.

C'est ainsi que se forment toutes ces substances, particulièrement nombreuses dans le règne animal et sur lesquelles repose la différenciation des tissus : produits de sécrétions glandulaires qui sont excrétés au dehors, membranes et substances intercellulaires de composition chimique très variable, fibrilles musculaires et nerveuses, qui, conformément à leur organisation propre, sont chargées de la contractilité et de la conduction des excitations. Dans ce dernier cas, le travail chimique de la cellule prend un caractère que Max Schultze a appelé l'*activité formatrice* de la

cellule. *Le protoplasme utilise la matière brute qu'il reçoit à engendrer des structures souvent très complexes, qui doivent lui servir à accomplir des fonctions spéciales. Dans cette activité la cellule nous apparaît en quelque sorte comme un architecte ou, selon l'expression de* Haeckel (V, 4 *b*), *comme une plastide, comme un sculpteur.*

L'activité formatrice de la cellule ou, plus exactement, le pouvoir qu'a le corps protoplasmique d'engendrer des structures différentes est d'une importance extraordinaire. En effet, ce n'est que grâce à ce pouvoir, que se produisent ces nombreuses formes des éléments cellulaires qui donnent, surtout au corps de l'animal, sa haute perfection morphologique ; c'est encore à lui que sont dues et la remarquable division du travail des cellules et l'extraordinaire activité fonctionnelle des associations cellulaires.

Le chapitre de la transformation chimique ou des échanges nutritifs de la cellule se divise donc en deux parties distinctes : l'une, d'ordre purement chimique, comprenant la formation des nombreuses substances engendrées avec l'intervention du protoplasme; l'autre, d'ordre plutôt morphologique, comprenant l'étude de la disposition spéciale que prennent les substances engendrées dans le protoplasme, l'étude de la forme et de la structure qu'elles possèdent ainsi que la connaissance des lois de leur développement.

La chimie biologique de l'avenir devra s'attacher spécialement à rendre accessibles à l'observation morphologique les diverses substances réparties dans le corps de la cellule ; pour cela elle doit trouver des combinaisons caractéristiques de ces substances avec des matières colorantes.

1° *Chimie des échanges nutritifs*

Les phénomènes chimiques qui s'accomplissent dans les cellules sont, pour la plupart, très mal connus encore. Nous ne pouvons ici nous occuper que de quelques questions fondamentales. L'une d'elles est la synthèse des hydrates de carbone, des graisses et des substances albuminoïdes, aux dépens de substances élémentaires plus simples.

Il existe un contraste en apparence très profond entre le travail chimique des cellules végétales et celui des cellules animales. Seul le protoplasme pourvu de chlorophylle des cellules végétales possède le pouvoir de former, à l'aide de l'anhydride carbonique et de l'eau, des combinaisons ternaires complexes ; tandis que le protoplasme dépourvu de chlorophylle des cellules animales et celui de certaines cellules végétales incolores ne peuvent entreprendre que des synthèses ayant pour point de départ ces composés ternaires ; alors parmi les produits de ces synthèses se trouvent aussi des combinaisons quaternaires.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Le pouvoir que possèdent les cellules migratrices de détruire des espèces déterminées de microorganismes semble être très variable chez les différents animaux et dépendre, en outre, des circonstances les plus diverses. Les réactions aux excitants chimiques y jouent notamment un certain rôle, comme nous l'avons dit déjà (p. 115) (Chimiotropisme négatif et positif, Hertwig, IV, 13). Il semble, en outre, que ces réactions sont en relation avec l'immunité plus ou moins grande des organismes vis-à-vis de certaines maladies infectieuses. C'est un domaine qui ouvre de larges horizons sur la connaissance et la guérison des maladies infectieuses.

II. — Transformation chimique et activité formatrice de la cellule

Les gaz, les liquides et les substances solides, qui sont incorporés dans le protoplasme par la respiration et la nutrition, constituent les diverses matières brutes que consomme la cellule, ce laboratoire de chimie en miniature, et qu'elle transforme en des substances extraordinairement nombreuses. Parmi ces substances, les plus importantes pour la plante comme pour l'animal sont des hydrates de carbone, des graisses, des albuminates et leurs produits de transformation.

Leur rôle dans le processus de la vie de la cellule est aussi très variable. Les unes servent à remplacer les éléments qui se détruisent pendant la vie de la cellule : ce sont les matériaux que l'oxygène brûle pendant la respiration et qui fournissent la force vive nécessaire à l'accomplissement du travail physiologique. D'autres servent à l'accroissement et à la multiplication du protoplasme, ce qui est nécessaire pour la reproduction. D'autres encore deviennent des substances de réserve, c'est-à-dire des substances qui, engendrées dans le laboratoire cellulaire, se déposent sous une forme quelconque à l'intérieur du corps de la cellule pour être utilisées plus tard. Enfin, il en est qui peuvent être sécrétées soit en dedans, soit en dehors de la cellule, pour remplir une fonction déterminée dans le cours de la vie de la cellule.

C'est ainsi que se forment toutes ces substances, particulièrement nombreuses dans le règne animal et sur lesquelles repose la différenciation des tissus : produits de sécrétions glandulaires qui sont excrétés au dehors, membranes et substances intercellulaires de composition chimique très variable, fibrilles musculaires et nerveuses, qui, conformément à leur organisation propre, sont chargées de la contractilité et de la conduction des excitations. Dans ce dernier cas, le travail chimique de la cellule prend un caractère que Max Schultze a appelé l'*activité formatrice* de la

cellule. *Le protoplasme utilise la matière brute qu'il reçoit à engendrer des structures souvent très complexes, qui doivent lui servir à accomplir des fonctions spéciales. Dans cette activité la cellule nous apparaît en quelque sorte comme un architecte ou, selon l'expression de* Haeckel (V, 4 *b*), *comme une plastide, comme un sculpteur.*

L'activité formatrice de la cellule ou, plus exactement, le pouvoir qu'a le corps protoplasmique d'engendrer des structures différentes est d'une importance extraordinaire. En effet, ce n'est que grâce à ce pouvoir, que se produisent ces nombreuses formes des éléments cellulaires qui donnent, surtout au corps de l'animal, sa haute perfection morphologique ; c'est encore à lui que sont dues et la remarquable division du travail des cellules et l'extraordinaire activité fonctionnelle des associations cellulaires.

Le chapitre de la transformation chimique ou des échanges nutritifs de la cellule se divise donc en deux parties distinctes : l'une, d'ordre purement chimique, comprenant la formation des nombreuses substances engendrées avec l'intervention du protoplasme; l'autre, d'ordre plutôt morphologique, comprenant l'étude de la disposition spéciale que prennent les substances engendrées dans le protoplasme, l'étude de la forme et de la structure qu'elles possèdent ainsi que la connaissance des lois de leur développement.

La chimie biologique de l'avenir devra s'attacher spécialement à rendre accessibles à l'observation morphologique les diverses substances réparties dans le corps de la cellule ; pour cela elle doit trouver des combinaisons caractéristiques de ces substances avec des matières colorantes.

1° *Chimie des échanges nutritifs*

Les phénomènes chimiques qui s'accomplissent dans les cellules sont, pour la plupart, très mal connus encore. Nous ne pouvons ici nous occuper que de quelques questions fondamentales. L'une d'elles est la synthèse des hydrates de carbone, des graisses et des substances albuminoïdes, aux dépens de substances élémentaires plus simples.

Il existe un contraste en apparence très profond entre le travail chimique des cellules végétales et celui des cellules animales. Seul le protoplasme pourvu de chlorophylle des cellules végétales possède le pouvoir de former, à l'aide de l'anhydride carbonique et de l'eau, des combinaisons ternaires complexes ; tandis que le protoplasme dépourvu de chlorophylle des cellules animales et celui de certaines cellules végétales incolores ne peuvent entreprendre que des synthèses ayant pour point de départ ces composés ternaires ; alors parmi les produits de ces synthèses se trouvent aussi des combinaisons quaternaires.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

On ne sait pas encore quels phénomènes chimiques s'accomplissent dans le protoplasme vert lorsque, sous l'action de la force vive du soleil, il absorbe de l'anhydride carbonique et de l'eau, en mettant en liberté de l'oxygène. Le premier produit visible de l'assimilation est l'amidon, et peut-être le sucre, qui est un antécédent de l'amidon. Il est difficile d'admettre que le sucre ou l'amidon se forme par synthèse directe du carbone et de l'eau. Il est probable qu'il se forme divers produits intermédiaires par un processus compliqué. « Il n'est même pas impossible, dit Sachs (IV, 32 *a*), que certains éléments *voisins* du protoplasme vert lui-même n'interviennent dans ce phénomène, qu'il s'accomplisse, par exemple, des décompositions et des substitutions dans les molécules du protoplasme vert. Cette hypothèse trouve certain appui dans ce fait qu'en beaucoup de cas (mais pas dans tous) la substance chlorophyllienne diminue toujours progressivement pour finir par disparaître complètement, au fur et à mesure que les grains d'amidon s'accroissent à son intérieur. »

Les hydrates de carbone (amidon), qui se forment dans les végétaux en vertu de la fonction chlorophyllienne, constituent la matière qui, en se transformant, donne naissance dans le protoplasme aux huiles fixes des plantes. Les composés organiques ternaires, non azotés, fournissent en outre la matière première pour la synthèse des substances albuminoïdes quaternaires et contribuent ainsi à compléter et à accroître le protoplasme. Cependant dans ces synthèses doivent encore intervenir des nitrates et des sulfates, que puisent dans le sol les racines des plantes.

Pasteur a démontré expérimentalement que la cellule vivante peut former des substances protéiniques à l'aide de ces éléments : c'est ce qu'il a établi en cultivant des Schizomycètes, tels que *Mycoderma aceti*, des levures, etc., dans des solutions nutritives artificielles. Il a prouvé que *Mycoderma aceti* peut se multiplier activement dans l'obscurité, même si l'on ne dépose qu'un petit nombre de cellules dans une solution nutritive composée d'alcool ou d'acide acétique étendu, additionné d'un sel ammonique, d'acide phosphorique, de potasse, de magnésie et d'eau. Les cellules de ce Champignon, en se multipliant un grand nombre de fois, doivent avoir formé, par décomposition chimique de ces substances, non seulement de la cellulose et des graisses, mais aussi des substances protéiniques.

En vertu de sa fonction chlorophyllienne, la plante engendre des hydrates de carbone et les transforme ensuite en graisse et en substances albuminoïdes; elle fournit donc ainsi les composés ternaires et quaternaires dont l'organisme animal se nourrit, mais qu'il est incapable de préparer lui-même, comme le fait la plante, à l'aide des éléments simples. *Il existe donc entre le règne végétal et le règne animal un véritable cycle vital*, cycle dans lequel les deux règnes organiques occupent l'un vis-à-vis de l'autre une position opposée, en même temps qu'ils se complètent mutuellement. C'est ce que l'on peut formuler de la manière suivante :

Dans la cellule verte du végétal se forme synthétiquement de la substance organique aux dépens d'anhydride carbonique et d'eau ; la force vive, l'énergie cinétique qui lui est fournie par la lumière solaire s'y transforme en énergie potentielle. Par contre, la cellule animale utilise comme matières nutritives les composés ternaires et quaternaires engendrés par le règne végétal et les consume en grande partie par oxydation ; elle retransforme les énergies potentielles accumulées dans ces composés complexes en énergie cinétique, en exécutant du travail et en engendrant de la chaleur. Pendant sa fonction chlorophyllienne la plante absorbe de l'anhydride carbonique et élimine de l'oxygène ; l'animal, lui, respire l'oxygène et élimine de l'anhydride carbonique. Dans les phénomènes chimiques qui s'accomplissent chez le végétal, la réduction et la synthèse prédominent ; chez l'animal, ce sont l'oxydation, la combustion et l'analyse.

De cette antithèse qui existe dans l'économie de la nature entre le règne végétal et le règne animal, il ne faut cependant pas conclure à l'existence d'une antithèse complète entre les phénomènes généraux de la vie de la cellule végétale et ceux de la cellule animale. Il n'en est rien. Quand on étudie les choses de près, on constate partout l'unité dans les processus fondamentaux de la vie du règne organique tout entier. Le contraste que nous avons signalé plus haut est simplement dû à ce que la cellule végétale a développé et perfectionné une fonction, qui fait défaut à la cellule animale, le pouvoir de décomposer l'anhydride carbonique à l'aide de la chlorophylle. *Abstraction faite de cette fonction chlorophyllienne, la plupart des phénomènes de nutrition, fondamentaux pour la vie, s'accomplissent de la même manière dans le protoplasme végétal et dans le protoplasme animal.*

Pour entretenir la vie, le protoplasme, aussi bien chez les végétaux que chez les animaux, doit respirer, absorber de l'oxygène, produire de la chaleur, éliminer de l'anhydride carbonique. De part et d'autre ont lieu côte à côte une destruction et une régénération de protoplasme ; de part et d'autre s'accomplissent simultanément des phénomènes complexes d'analyse et de synthèse chimiques.

Cette relation devient plus claire encore si l'on considère que les végétaux possèdent un grand nombre de cellules dépourvues de chlorophylle, qui se trouvent dans la même situation que les cellules animales ; certains végétaux sont même exclusivement formés de cellules sans chlorophylle. Ces végétaux, ne pouvant assimiler, doivent puiser dans les cellules vertes les matériaux nécessaires au maintien de leur vie, à l'accroissement et à la multiplication de leur propre substance. L'antithèse qui existe entre l'animal

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

et la plante dans l'économie de la nature existe donc aussi dans la plante elle-même entre les cellules incolores et les cellules pourvues de chlorophylle.

Claude Bernard (IV, 1 *a*, t. II, p. 513) a résumé cette relation de la manière suivante :

« Si, pour employer la comparaison des mécaniciens, les phénomènes de la vie doivent être assimilés à l'élévation ou à la chute d'un poids, nous dirons que l'élévation et la chute se font dans chaque élément organique vivant, animal ou végétal, avec cette particularité que l'élément animal trouvant son poids (potentiel) déjà monté à un certain niveau a moins à l'élever qu'à le laisser descendre. L'inverse a lieu pour la plante. En un mot, des deux versants, celui de la descente est prépondérant chez l'animal ; celui de la montée, chez le végétal. »

Maintenant que nous avons fait connaître dans ses justes limites l'importance de la fonction chlorophyllienne, il nous faut encore insister sur des concordances importantes qui existent entre le chimisme de la nutrition de la cellule animale et celui de la cellule végétale.

Nous dirons tout d'abord qu'un très grand nombre de produits de la métamorphose progressive et de la métamorphose régressive sont communs au règne animal et au règne végétal.

En outre, les moyens à l'aide desquels s'accomplissent certains phénomènes très importants semblent être les mêmes dans la cellule animale et dans la cellule végétale. Les hydrates de carbone, les graisses et les substances albuminoïdes ne sont pas toujours aptes à être directement consommés et transformés en d'autres combinaisons chimiques, dans le laboratoire de la cellule. Il faut au préalable qu'ils soient rendus solubles et facilement diffusibles. C'est ainsi, par exemple, que l'amidon et le glycogène doivent être d'abord transformés en sucre de raisin, en dextrose et lévulose, que les graisses doivent être décomposées en glycérine et acides gras, que les substances albuminoïdes doivent être peptonisées.

Sachs (IV, 32 *a*) *désigne ces modifications préalables des hydrates de carbone, des graisses et des matières albuminoïdes sous la dénomination* d'état actif *de ces substances, par opposition à leur* état passif, *sous lequel elles se trouvent accumulées dans les cellules comme substances fixes de réserve* (*amidon, huiles, graisses, cristaux d'albumine*), *ou sous lequel elles sont incorporées comme nourriture par l'animal*. Ce n'est qu'à l'état actif que les substances plastiques peuvent, tant chez les végétaux que chez les animaux, accomplir les migrations diverses qui leur permettent d'arriver dans les points où elles doivent provisoirement s'accumuler ou immédiatement être utilisées.

L'*amidon*, par exemple, qui s'accumule dans les parties souterraines comme les tubercules, ou dans les semences, n'y est pas assimilé. Il se

forme dans les cellules vertes, assimilatrices. De là il est transporté, par l'intermédiaire de tous les organes cellulaires interposés, et souvent à grande distance, dans les tubercules ou les semences. Comme les grains d'amidon ne peuvent traverser les membranes cellulaires, leur migration ne peut s'accomplir qu'à la condition *qu'ils soient dissous au préalable* (sucre) ; puis, quand cette solution est arrivée au point où doit se faire l'accumulation de réserve, la substance dissoute *se retransforme en substance insoluble* (amidon). Lorsque, plus tard, le tubercule ou la semence entre en germination, les substances passives de réserve redeviennent actives et, sous cet état actif, elles émigrent vers les points *où elles seront consommées*, c'est-à-dire dans les cellules du germe en voie de développement. De même, chez l'animal, les hydrates de carbone, les graisses et les substances albuminoïdes, introduites dans l'organisme sous forme de nourriture, doivent être d'abord rendues solubles avant de pouvoir arriver là où elles seront consommées, utilisées ; ou bien les graisses qui se sont accumulées comme substances de réserve dans le tissu adipeux doivent repasser à l'état actif, c'est-à-dire à l'état soluble avant de pouvoir être consommées en un point quelconque du corps.

Cette transformation si importante de l'état passif à l'état actif, les hydrates de carbone, les graisses et les substances albuminoïdes semblent la subir absolument de la même manière dans la cellule animale et dans la cellule végétale ; elle s'accomplit sous l'action de corps chimiques très singuliers que l'on appelle des ferments. Les ferments sont des substances voisines des albuminoïdes et qui se forment sans doute par transformation de matières albuminoïdes. Les ferments n'existent dans la cellule qu'en très minimes quantités et néanmoins ils déterminent une action chimique intense : pendant les phénomènes qu'ils provoquent, ils ne subissent eux-mêmes aucun changement essentiel. La *fermentation* est un phénomène tout à fait caractéristique du chimisme de la cellule. *Il existe des ferments spéciaux et distincts pour la transformation des hydrates de carbone, des substances albuminoïdes et des graisses.*

Partout où, dans les plantes, l'amidon devient soluble, il existe un ferment, la *diastase*, que l'on peut aisément extraire des graines en germination. Son action est si considérable qu'environ 1 partie, en poids, de diastase peut, en très peu de temps, transformer en sucre 2,000 parties d'amidon. Un autre ferment agissant sur des hydrates de carbone est l'*invertine* ou *ferment inversif*, qui existe dans les bactéries et les moisissures et qui décompose le sucre de canne en dextrose et lévulose.

A la diastase végétale correspond, chez l'animal, le *ferment salivaire*, la *ptyaline*, qui transforme l'amidon en dextrine et sucre de raisin. De même le glycogène non diffusible, que l'on désigne, d'après ses propriétés, sous

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

le nom d'amidon animal, est transformé en sucre, partout où il existe (foie, muscles), par un ferment saccharifiant.

Les corps albuminoïdes, pour être utilisés, doivent être peptonisés. Chez les animaux, cette transformation est déterminée principalement par un ferment, la *pepsine*, qui est fourni par les cellules des glandes de l'estomac. Une minime quantité de pepsine en présence d'acide chlorhydrique libre, dissout, dans l'estomac aussi bien que dans un tube à réaction, des quantités considérables d'albumine coagulée; l'albumine ainsi transformée est alors capable de diffuser à travers des membranes.

Certaines cellules végétales renferment aussi des ferments peptonisants. C'est ainsi, par exemple, que dans les plantes carnivores les organes qui sont disposés pour saisir les insectes excrètent un suc digestif renfermant un ferment peptonisant. C'est le cas pour les poils des glandes des *feuilles* fermées de *Drosera;* les cadavres des insectes capturés sont ainsi partiellement dissous et absorbés par les cellules de la plante. Un ferment de même nature a également été découvert dans l'embryon végétal, où il sert à peptoniser les corps protéiniques accumulés dans la graine comme substances de réserve. Le ferment peptonisant du latex de *Carica papaya* et d'autres espèces de *Carica* est bien connu à cause de son action énergique. Enfin, Krukenberg a découvert encore un ferment semblable chez les Myxomycètes.

Chez les animaux *la transformation chimique des graisses s'accomplit par décomposition en glycérine et acides gras.* Le pancréas notamment exerce cette action. Claude Bernard a cherché à ramener cette décomposition à l'action d'un *ferment saponifiant* sécrété par le pancréas. Lors de la germination des graines oléagineuses de certaines plantes, il doit aussi se produire, sous l'action de ferments, une décomposition de l'huile en glycérine et acides gras. (Schützenberger.)

Ces quelques faits prouvent déjà que les échanges matériels qui s'accomplissent dans la cellule, quoique nous ne les connaissions encore que très imparfaitement, se réalisent essentiellement de la même manière dans tout le règne organique.

Le rôle joué par le protoplasme dans ces échanges matériels est un des points les plus obscurs. Il en est ainsi notamment pour tous les phénomènes que nous avons désignés plus haut comme se rattachant à l'activité formatrice de la cellule. Quelles relations existent entre le protoplasme et ses produits organisés, tels que la membrane cellulaire, les substances intercellulaires, etc.?

Deux opinions tout à fait opposées sont soutenues, à ce sujet, dans la biologie animale et végétale. Dans l'une de ces opinions, *les substances organisées naissent par transformation du protoplasme lui-même*, c'est-à-dire par des transformations ou des décompositions chimiques de molécules de protoplasme. Dans l'autre opinion, au contraire, *les substances organisées se forment aux dépens des substances plastiques, hydrates de carbone, graisses, matières protéiniques peptonisées, etc.*, qui sont incorporées dans le protoplasme pendant la nutrition, sont transportées là où elles doivent être utilisées et séparées ensuite sous une forme organisée.

Un exemple permettra de bien saisir l'antithèse qui existe entre ces deux manières de voir : nous choisirons *la formation de la membrane cellulosique* dans les cellules végétales.

D'après une hypothèse, surtout défendue par Strasburger entre autres (V, 31 à 33), le protoplasme contenant des microsomes se transforme directement en lamelles de cellulose. La cellulose naît donc immédiatement du protoplasme, sous forme de substance solide, organisée.

D'après une autre hypothèse, ce sont des substances plastiques, non azotées, comme du glucose, de la dextrine ou tout autre hydrate de carbone soluble, qui constituent la matière servant à la formation de la membrane cellulaire. Cette matière est transportée par le protoplasme là où elle doit être utilisée et là elle est transformée en une substance insoluble, la cellulose. La cellulose prenant, dès son origine, une structure déterminée, il faut que le protoplasme intervienne, d'une manière à nous inconnue, dans le mode de formation de cette substance : c'est ce que l'on exprime par la dénomination « activité formatrice ».

Dans la première hypothèse, on peut se représenter brièvement la membrane cellulosique *comme un produit de transformation du protoplasme;* dans la seconde hypothèse, comme un *produit de séparation ou de sécrétion du protoplasme.*

Nous retrouvons la même controverse en ce qui concerne la formation des membranes chitineuses, de la substance fondamentale du cartilage et des os, de la substance muqueuse et gélatineuse. Elle s'élève même plus ou moins dans toutes les interprétations de la nutrition de la cellule.

Voici comment Claude Bernard (IV, 1 *a*, t. I, p. 221) a caractérisé cette relation : « Au point de vue physiologique, on serait fondé à imaginer qu'il n'y a dans l'organisme *qu'une seule synthèse*, celle du protoplasma, qui s'accroîtrait et se développerait au moyen de matériaux appropriés. De ce corps complexe, le plus complexe de tous les corps organisés, dériveraient par dédoublement ultérieur tous les composés ternaires et quaternaires dont nous attribuons l'apparition à une synthèse directe. » Sachs a aussi émis, à propos de l'assimilation de l'amidon, cette possibilité, qu'il tient pourtant pour peu vraisemblable, que dans ce phénomène chimique « se produiraient des dédoublements et des substitutions dans les molécules du protoplasme vert ».

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Ces controverses prouvent combien est difficile l'ensemble de la question des phénomènes chimiques de la nutrition.

S'il est permis de raisonner par analogies, je dois donner la préférence à la seconde hypothèse, en vertu de laquelle le protoplasme intervient d'une façon plus indirecte dans la formation de la plupart des substances intercellulaires. En effet, si beaucoup d'organismes se forment une membrane d'acide silicique ou de carbonate calcique, rien que la nature de ces substances rend inévitable cette conclusion qu'elles ne peuvent être issues immédiatement du protoplasme sous forme de substances organisées solides. Si l'on s'en réfère à la composition chimique générale du protoplasme, ce dernier ne peut jouer dans l'accomplissement du phénomène en question qu'un rôle médiateur, en choisissant dans le milieu ambiant l'acide silicique ou le carbonate calcique, en accumulant ces substances là où elles doivent être utilisées et en les y déposant sous une forme déterminée, à l'état de combinaisons solides, toujours unies d'ailleurs à un substratum organique.

Cette interprétation me paraît aussi s'appliquer à la formation des membranes cellulosiques, si l'on tient compte de la facilité avec laquelle les divers hydrates de carbone se transforment les uns en les autres et si l'on considère, d'autre part, quelle devrait être la complication du phénomène chimique qui déterminerait la transformation du protoplasme en cellulose. Même les substances intercellulaires qui, comme la chondrine, la gélatine, etc., ont une composition chimique voisine de celle du protoplasme, pourraient se former de la même manière. En effet, indépendamment des substances protéiniques organisées, comme le protoplasme et la nucléine, il existe encore dans toute cellule, comme matériaux de formation, et généralement à l'état de solution, des substances protéiniques inorganisées; c'est le cas, dans le suc cellulaire des cellules végétales, dans le suc nucléaire, dans le sang et dans la lymphe des animaux. Au lieu que le protoplasme de la cellule intervienne lui-même directement dans la formation des substances intercellulaires azotées, ici aussi les substances protéiniques inorganisées pourraient être employées, lors de l'activité formatrice de la cellule, d'une manière identique à celle que nous avons indiquée plus haut pour la formation de la membrane cellulosique.

Dans ces phénomènes, comment le protoplasme accomplit-il le rôle médiateur dont nous venons de parler? C'est ce que nous ignorons pour le moment, comme nous ignorons d'ailleurs la plupart des phénomènes biochimiques. *Le rôle médiateur du protoplasme pourrait consister peut-être en ceci que certaines molécules de sa propre substance* (plassome de Wiesner, V, 39) *s'uniraient, par addition moléculaire, à d'autres molécules de substances contenues dans les solutions nutritives, qui, de la sorte, se transformeraient en un produit organisé.* Ainsi des composés solubles de silice s'uniraient à des molécules de substances organiques pour constituer un squelette siliceux ; ainsi, sous l'influence de molécules du protoplasme, se formeraient, aux dépens d'hydrates de carbone solubles, des molécules de cellulose, qui s'uniraient moléculairement avec ces molécules du protoplasme (probablement d'une façon durable, mais peut-être aussi rien que transitoirement) et s'organiseraient de la sorte en une membrane cellulaire. Cette interprétation concorde très bien avec ce fait observé que souvent des couches de cellulose récemment formées se continuent insensiblement avec le protoplasme ambiant.

2° *Morphologie des échanges nutritifs. Activité formatrice de la cellule*

Les substances qui se forment lors de la nutrition de la cellule tombent dans le domaine de la morphologie, pour autant que notre œil les distingue du protoplasme. Elles peuvent constituer des éléments figurés ou non figurés, soit à l'intérieur, soit à la surface du protoplasme : dans le premier cas, ces éléments sont des produits internes du protoplasme; dans le second cas, des produits externes du protoplasme. Il n'existe cependant pas toujours de limite bien tranchée entre ces deux catégories de produits.

a) Produits internes du protoplasme

Les substances dissoutes dans l'eau peuvent se séparer dans le protoplasme en gouttelettes plus ou moins volumineuses et déterminer ainsi la formation de vacuoles. Les vacuoles jouent surtout un grand rôle dans la morphologie des végétaux. Comme nous l'avons dit déjà (p. 31), une cellule végétale (Fig. 62) peut, en peu de temps, centupler son volume primitif, par suite de la formation de suc cellulaire. C'est à l'action de nombreuses cellules de ce genre qu'est dû l'accroissement considérable que nous montrent au printemps les divers organes de la plante.

Dans une cellule végétale très riche en eau la teneur en substance solide peut n'atteindre que 5 0/0 ou même 2 0/0 seulement.

Cependant le suc cellulaire n'est pas exclusivement de l'eau ; c'est une solution nutritive complexe, contenant des acides végétaux et leurs sels, des nitrates et des phosphates, du sucre et même une petite quantité de substances protéiniques dissoutes, etc. Entre le protoplasme et le suc cellulaire a donc lieu un échange organique continuel : le protoplasme tantôt s'empare de substances contenues dans le suc cellulaire, tantôt lui aban-

donne d'autres substances. Le suc cellulaire représente donc une solution concentrée de substances diffusibles ; il exerce sur l'eau une puissante action attractive, et sur les enveloppes qui l'entourent une pression

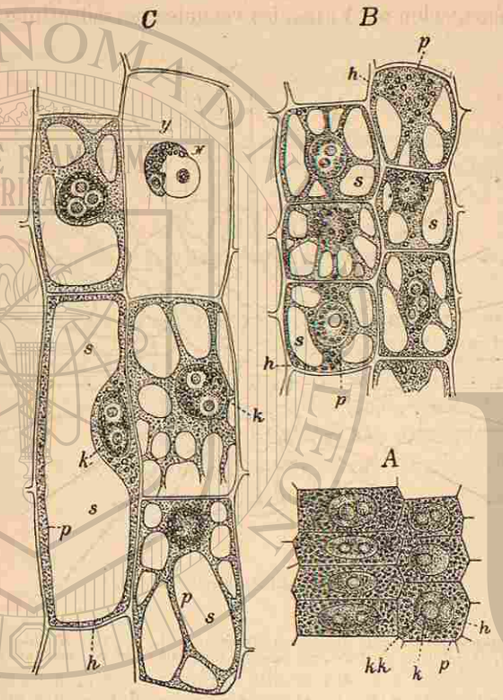


Fig. 62. — *Cellules prises dans la zone moyenne du parenchyme cortical de la racine du Fritillaria imperialis. Coupe longitudinale grossie cinq cent cinquante fois.* D'après Sachs (II, 33, fig. 75). *A*, très jeunes cellules, encore dépourvues de suc cellulaire et situées immédiatement au-dessus du sommet de la racine. *B*, les mêmes cellules à deux millimètres de la pointe de la racine : le suc cellulaire *s* forme dans le protoplasme *p* des gouttelettes isolées séparées par des parois de protoplasme. *C*, les mêmes cellules à environ 7 à 8 millimètres de la pointe ; les deux cellules inférieures de droite sont vues par leur face antérieure ; la grande cellule inférieure de gauche est vue en coupe optique ; la cellule supérieure de droite a été ouverte par le rasoir, et son noyau présente, sous l'influence de l'eau qui a pénétré par l'ouverture, un phénomène particulier de gonflement (*x*, *y*). *k*, noyau ; *kk*, nucléole ; *h*, membrane.

interne souvent considérable. Il en résulte un état de tension, une turgescence, dont nous avons parlé précédemment (p. 133).

Beaucoup de botanistes, et notamment de Vries (V, 35) et Went, considèrent les vacuoles comme des organes spéciaux de la cellule, qui ne se forment pas par hasard dans le corps de la cellule, mais qui ne peuvent se produire que par division. Déjà, dans les cellules les plus jeunes, il existerait, d'après ces auteurs, des vacuoles extraordinairement petites, qui se multiplieraient constamment par division et se répartiraient sur les cellules filles lors de la division de la cellule. Il en résulte que toutes les vacuoles de la plante adulte dériveraient des vacuoles du méristème. Cette manière de voir est combattue par d'autres auteurs. De même que le protoplasme est extérieurement délimité par une couche pariétale ectoplasmique, de même, selon de Vries, les vacuoles possèdent une paroi propre

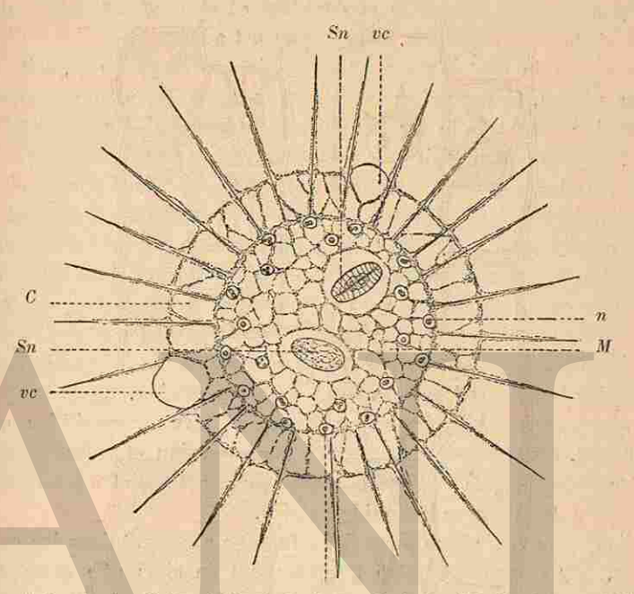


Fig. 63. — *Actinosphærium Eichhorni*. D'après R. Hertwig. Zool., fig. 117. *M*, substance médullaire avec noyau (*n*). *C*, substance corticale avec vacuoles contractiles (*vc*). *Sn*, substance nutritive.

(*tonoplaste*), qui règle l'élimination et l'accumulation des substances dissoutes dans le suc cellulaire.

Il se forme aussi très fréquemment des *vacuoles* chez les organismes inférieurs. Chez *Actinosphærium*, par exemple, le corps protoplasmique acquiert un aspect alvéolaire par suite de l'existence de nombreuses vacuoles plus ou moins volumineuses.

Des vacuoles peuvent aussi exister en nombre moindre et constant : c'est fréquemment le cas chez les Infusoires, où ces organes sont pourvus d'une paroi contractile et méritent alors le nom de *vacuoles contractiles* (p. 80).

Enfin, il se produit une accumulation de suc cellulaire dans des *vacuoles* spéciales que l'on observe, *dans maintes cellules animales* qui entrent dans la constitution d'organes de protection ou de soutien du corps. Les tentacules d'une foule de Cœlentérés, certains appendices du corps des

Annélides, la *corde dorsale des Vertébrés* possèdent dans leur axe des cellules vésiculeuses, relativement volumineuses, qui sont extérieurement délimitées par une épaisse membrane et dont l'intérieur ne contient guère que du suc cellulaire, le protoplasme étant extrêmement réduit. Le protoplasme de ces cellules s'étale, en effet, en une mince couche appliquée contre la membrane cellulaire et émettant çà et là de fins filaments qui parcourent l'espace cellulaire. Leur noyau est généralement logé dans un épaississement du protoplasme, soit dans la couche pariétale, soit en un point du réseau. Comme chez les végétaux, la membrane de ces cellules est distendue parce que le suc cellulaire renferme des substances très diffusibles. Bien que l'on n'ait pas encore entrepris des recherches expérimentales sur la turgescence des organes dont nous parlons, cependant ce n'est qu'en admettant l'existence de cette turgescence que l'on peut comprendre comment la corde dorsale constitue un axe de soutien du corps des Vertébrés. Les nombreuses petites cellules turgescentes de la corde sont réunies en un organe unique par une gaine élastique externe qui les enveloppe de toutes parts : il en résulte que toutes ces petites forces de turgescence s'unissent et exercent sur l'ensemble de la gaine élastique une pression interne qui la maintient à l'état de tension.

La substance nucléaire incorpore et élimine du suc, aussi bien que le protoplasme. Dans les deux cas, cette incorporation et cette élimination servent à augmenter la surface des substances actives et à les mettre en relation plus directe avec le liquide nutritif.

Tandis que la vacuolisation ne s'effectue que rarement dans les cellules animales, par contre il s'opère fréquemment en elles une sécrétion de substances molles ou solides : graisse, glycogène, mucus, albuminates et mélanges fixes de plusieurs substances.

La *graisse* peut, comme le suc cellulaire dans les jeunes cellules végétales, se former d'abord sous forme de petites gouttelettes, dans le corps protoplasmique. Comme les vacuoles des cellules végétales jeunes, ces gouttelettes s'accroissent ultérieurement, se fusionnent et constituent finalement une seule grosse goutte, qui remplit tout l'espace cellulaire et qui n'est alors délimitée que par une très mince couche de protoplasme avec noyau, tapissant une fine membrane cellulaire.

Le *glycogène* s'accumule en gouttelettes isolées dans les cellules hépatiques: ces gouttelettes prennent dans l'iodure de potassium une coloration brun acajou. qui les rend très apparentes.

La *substance mucigène* remplit l'intérieur des cellules chargées de son élaboration (Fig. 64), souvent en quantité telle qu eces cellules se renflent en vésicules ou prennent la forme d'une *coupe*. Le protoplasme, contenant le noyau, est souvent amassé à la base de la cellule ; il enveloppe, en outre, la substance mucigène d'une mince couche pariétale, d'où partent des filaments protoplasmiques réticulés, qui parcourent l'espace cellulaire. Par l'action de diverses couleurs d'aniline, la substance mucigène se distingue nettement du protoplasme par sa coloration.



Fig. 64. — *Cellule caliciforme de l'épithélium de la vessie de Squatina vulgaris, durcie par le liquide de Müller.* D'après List, pl. I, fig. 9.

Les produits internes du protoplasme acquièrent très souvent une solidité considérable dans les œufs qui se chargent de substances de réserve. D'après la forme qu'ils affectent, on les distingue sous les noms de *sphères vitellines* (Fig. 65), de *granulations vitellines*, de *plaques ou lamelles vitellines*. Tous ces éléments représentent généralement, au point de vue chimique, un mélange d'albuminates et de graisse. Plus sont nombreux, petits et serrés les éléments vitellins, plus le corps protoplasmique prend un aspect alvéolaire et réticulé.

Divers produits du protoplasme montrent une structure cristalline. C'est le cas pour les *cristaux de guanine*, qui donnent à la peau et au péritoine des Poissons leur brillant d'argent caractéristique ; c'est le cas encore pour les *granulations pigmentaires* des cellules pigmentées.

Certaines cellules végétales renferment des produits du protoplasme semblables à ceux que l'on rencontre dans des cellules animales; toutefois



Fig. 65. — Eléments vitellins de l'œuf de Poule. D'après Balfour. A, vitellus jaune ; B, vitellus blanc.

ils n'existent habituellement que dans certains organes particuliers, qui servent soit spécialement à l'accumulation des substances de réserve, soit à la reproduction comme les graines. Les cellules sont alors remplies de gouttelettes d'huile (graines oléagineuses) ou de granulations de diverses substances albuminoïdes (*vitelline*, *gluten*, *aleurone*), ou de cristalloïdes d'albumine, ou de grains d'amidon. Nous en reparlerons plus loin.

Tandis que les produits internes du protoplasme, dont nous venons de nous occuper, sont accumulés transitoirement pendant la nutrition pour être ensuite utilisés, et constituent, par conséquent, des formations très instables, il en est d'autres qui atteignent un *très haut degré d'organisation* et qui remplissent dans la cellule une fonction permanente. A cette catégorie appartiennent les *formations squelettiques internes* du corps

protoplasmique, les divers grains que l'on désigne d'une façon générale dans les cellules végétales, sous le nom de *trophoplastes*, les *capsules urticantes* des Cœlentérés ; enfin, les *fibrilles musculaires*, les *fibrilles nerveuses*, etc.

Il existe un *squelette interne* chez une foule de Protozoaires ; c'est chez les Radiolaires surtout qu'il affecte les formes les plus diverses et les plus élégantes. Ce squelette se compose tantôt de tigelles disposées régulièrement, tantôt d'élégantes sphères treillisées, perforées, tantôt de ces deux espèces de formations à la fois (Fig. 66). Dans certaines familles de Radiolaires, le squelette interne est formé d'une substance organique, soluble dans les acides et les alcalis ; mais le plus souvent il est formé d'acide silicique combiné à un substratum organique, comme dans les os des Vertébrés les phosphates sont combinés à l'osséine. Tous ces squelettes ont une forme caractéristique et constante pour chaque espèce ; ils montrent, en outre, dans leur mode de formation, des rapports absolument réguliers (R. Hertwig, V, 40).

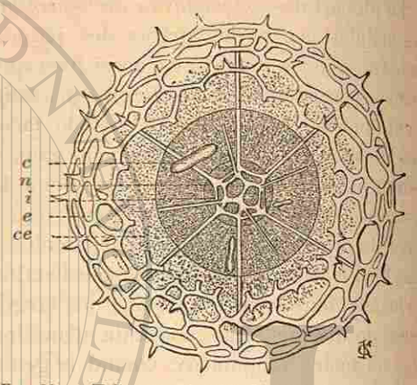


Fig. 66. — *Haliomma erinaceus*. D'après R. Hertwig, Zool., fig. 82. *e*, sphère treillissée externe. *i*, sphère treillissée interne. *c*, capsule centrale. *ce*, corps mou extracapsulaire. *n*, vésicule interne (noyau).

Sous le nom de *trophoplastes* on désigne des produits de différenciation, hautement organisés, du protoplasme végétal, dont la constance et l'indépendance fonctionnelle sont égales à celles du noyau cellulaire. Ces éléments jouent un rôle important dans la nutrition végétale, attendu que c'est en eux que s'accomplit tout le processus de l'assimilation et de la formation de l'amidon (Meyer, V, 9 à 11).

Les trophoplastes sont de petits grains, généralement sphériques ou ovalaires, d'une substance apparentée au protoplasme, mais cependant différente de lui. Ils se détruisent facilement dans l'eau et les réactifs, et, pour les fixer, il convient d'employer surtout la teinture d'iode ou l'acide picrique concentré. Dans la nigrosine ils se colorent aussitôt en bleu d'acier et apparaissent alors nettement dans le corps protoplasmique. Ils existent souvent en grand nombre dans la cellule et peuvent activement changer de forme. D'après les recherches de Schmitz (V, 29), de Schimper (V, 27 et 28) et de Meyer (V, 9 à 11), il semble que *dans le protoplasme ne s'effectue pas une néoformation directe de trophoplastes, mais qu'ils s'y*

multiplient à certains moments comme les noyaux. Les trophoplastes de toutes les générations de cellules dériveraient donc des trophoplastes que renferme déjà l'ovule végétal.

Les trophoplastes peuvent présenter diverses modifications et accomplir diverses fonctions : c'est pourquoi on les distingue en amyloplastes ou leucoplastes, en chloroplastes et en chromoplastes.

La plupart des *amyloplastes* ou *leucoplastes* (Fig. 67) se trouvent dans les cellules non assimilatrices des jeunes organes de la plante et de tous les organes souterrains, aussi bien que dans les tiges et les pétioles. Dans les pseudo-bubles de *Phajus grandifolius*, qui ont été particulièrement étudiés, ils constituent, vus de face, des disques ellipsoïdaux, finement granuleux ; vus de profil, ils apparaissent sous la forme de tigelles. Ils se distinguent nettement du protoplasme ambiant par la coloration bleu d'acier qu'ils prennent sous l'action de la picronigrosine. Contre une des larges faces du disque siège un grain d'amidon plus ou moins volumineux. Quand le grain d'amidon est petit, il est enveloppé d'un mince revêtement de la substance propre du leucoplaste ; quand, au contraire, il est volumineux, seule sa surface tournée vers l'amyloplaste présente ce revêtement. Dans ce dernier cas, on observe dans le grain d'amidon une striation concentrique telle que le noyau organique autour duquel les couches sont disposées se trouve au voisinage de la surface opposée au leucoplaste. Il en résulte qu'en ce point les couches sont très minces et vont en s'épaississant progressivement vers le leucoplaste. Il en résulte aussi que ces couches sont nourries par lui. Fréquemment, il existe encore dans la substance même de l'amyloplaste un cristal d'albumine, tigelliforme, appliqué contre la face opposée au grain d'amidon.

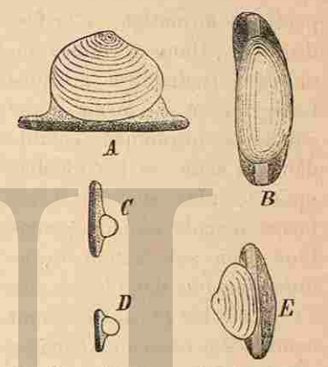


Fig. 67. — *Phajus grandifolius, amyloplastes du pseudobulbe*. D'après Strasburger, Bot. Prakt., fig. 30. *A*, *C*, *D*, *E*, vus de profil. *B*, vu d'en haut. *E*, coloré en vert. Grossissement : 540 diamètres.

L'amidon ne pouvant être engendré par synthèse que dans les parties vertes des plantes, *les amyloplastes blancs ne peuvent donc être considérés comme les véritables lieux d'origine de l'amidon*. Ils doivent plutôt recevoir cette substance sous une forme dissoute, peut-être à l'état de sucre (Sachs), des points où s'accomplit l'assimilation. Leur rôle consiste donc alors exclusivement à retransformer la substance dissoute en un produit solide et organisé.

Les *chloroplastes* ou *corps chlorophylliens* (Fig. 68) sont des éléments

apparentés aux amyloplastes. En effet, ces derniers peuvent se transformer directement en chloroplastes, lorsque, sous l'influence de la lumière, il se développe de la chlorophylle dans leur substance. Les amyloplastes verdissent alors, augmentent de volume et perdent leur grain d'amidon, qui se dissout. D'autre part, les corps chlorophylliens se développent aussi aux dépens de trophoplastes incolores, qui existent à l'état d'ébauches indifférentes aux points végétatifs. *Enfin, ils se multiplient par division* (Fig. 68) : leur substance s'accroît ; ils s'allongent, prennent la forme d'un biscuit et finalement s'étranglent en leur milieu.



Fig. 68. — *Corps chlorophylliens de la feuille de Funaria hygrometrica, au repos et en voie de division.* Grossissement : 540 diamètres. D'après Strasburger, Bot. Prakt., fig. 25.

Les corps chlorophylliens consistent en une substance fondamentale ou *stroma*, offrant les réactions de l'albumine, et en une matière colorante verte, la *chlorophylle*, qui imprègne, imbibe le stroma. La chlorophylle est extractible par l'alcool et montre dans la solution une fluorescence nette, en ce sens qu'elle est verte à la lumière directe et rouge sang à la lumière réfléchie.

Dans les corps chlorophylliens sont habituellement logés plusieurs petits grains d'amidon, qui y sont formés par assimilation. On en démontre aisément l'existence lorsqu'après avoir dissous la chlorophylle par l'alcool on ajoute de la teinture d'iode.

Ainsi que l'ont prouvé les recherches de Stahl, les corps chlorophylliens, abstraction faite des changements de position que leur fait subir la circulation protoplasmique (p. 98), peuvent aussi *changer activement de forme sous l'impression des rayons lumineux*. Tandis qu'à la lumière diffuse du jour ils constituent des disques polygonaux, dont la plus large face est dirigée vers la source lumineuse, ils se ramassent en de petits corps sphériques ou ellipsoïdaux quand ils se trouvent exposés à la lumière directe du soleil. Ils accomplissent ainsi un mouvement utile à la fonction chlorophyllienne et arrivent par là « à offrir à la lumière du soleil une petite surface, et à la lumière diffuse du jour, une grande surface de réception des rayons lumineux. Ils nous donnent ainsi un aperçu du haut degré de leur différenciation interne, aperçu que ne saurait nous fournir la simple étude de leur activité chimique ». (De Vries, V, 46.) De même que les noyaux, ces éléments, en raison de leur multiplication par division, en raison de leur grande motilité et de leur fonction dans le phénomène d'assimilation, apparaissent comme *des formations très autonomes et hautement individualisées du protoplasme*.

Enfin mentionnons encore une autre catégorie de trophoplastes, les *chromoplastes*, qui déterminent notamment la coloration jaune et rouge

orangé d'une foule de fleurs. Les chromoplastes consistent en un substratum protoplasmique, de forme généralement très irrégulière : fusiforme, falciforme, triangulaire ou trapézoïdal. Dans ce substratum sont déposés des cristaux de substance colorante. On peut aussi suivre, dans certains objets, le développement progressif des chromoplastes aux dépens des trophoplastes incolores. Weiss a observé que ces éléments peuvent manifester des mouvements spontanés et des changements de formes.

Nous terminerons la description des diverses espèces de trophoplastes en étudiant de plus près la *structure des grains d'amidon*, les recherches de Naegeli (V, 17, 20) et les conclusions qui en découlent ayant acquis une grande importance théorique.

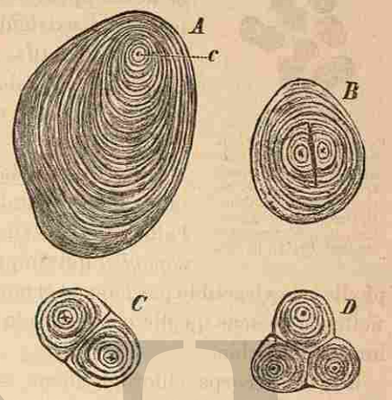


Fig. 69. — *Grains d'amidon d'un tubercule de pomme de terre.* D'après Strasburger, Bot. Prakt., fig. 7. *A*, grain d'amidon simple. *B*, grain d'amidon semi-composé. *C* et *D*, grains d'amidon composés. *c*, noyau organique. Grossissement : 540 diamètres.

Les grains d'amidon (Fig. 69) offrent dans la cellule végétale une taille extrêmement variable. Les uns sont si petits qu'ils n'apparaissent que comme des points quand on les examine à l'aide des plus forts grossissements; d'autres atteignent jusqu'à 0,02 de millimètre. Leur réaction vis-à-vis des solutions d'iode est caractéristique. Selon le degré de concentration de la solution, ils prennent une coloration variant entre le bleu clair et le bleu noirâtre. Ils gonflent considérablement dans l'eau chaude et se transforment en empois par la coction.

Les grains d'amidon sont tantôt ovoïdes, tantôt sphériques, tantôt plus irréguliers. Examinés sous un fort grossissement, ils montrent une stratification nette : à la coupe optique on observe des stries claires, plus larges, alternant avec des stries foncées, plus étroites. Naegeli explique ce phénomène en admettant que le grain d'amidon se compose alternativement de lamelles plus pauvres et de lamelles plus riches en eau. Strasburger pense, au contraire, que « les lignes plus foncées sont les faces d'adhésion particulièrement marquées de lamelles superposées et plus ou moins complètement semblables ».

Les lamelles (Fig. 69) sont disposées autour d'un noyau organique, qui occupe ou bien le centre du grain tout entier (B, C), ou bien, ce qui est plus souvent le cas, une position excentrique (A). Il n'est pas rare non plus de trouver des grains d'amidon présentant plusieurs systèmes de

lamelles disposés autour de deux (B, C) ou de trois (D) noyaux organiques. Il faut alors les appeler des grains *composés*, par opposition aux grains simples qui n'ont qu'un seul noyau organique. Lorsque le noyau organique est central, les lamelles d'amidon qui l'entourent ont partout sensiblement la même épaisseur. Lorsqu'il est excentrique, au contraire, seules les lamelles les plus internes, qui l'entourent immédiatement, ont une épaisseur égale dans toute leur étendue, tandis que les lamelles périphériques possèdent leur plus grande épaisseur au point opposé au noyau organique; elles s'amincissent alors progressivement au fur et à mesure qu'elles s'approchent du noyau organique et finissent par devenir si fines, au voisinage immédiat de ce noyau, que l'on ne peut plus les distinguer des lamelles voisines, ou bien qu'elles s'y terminent librement.

Dans tout grain d'amidon la teneur en eau augmente de la surface vers le centre. Le noyau organique est la partie la plus imprégnée d'eau, tandis que la couche la plus superficielle en relation directe avec le protoplasme montre la texture la plus dense. C'est à cela qu'il faut attribuer ce fait que, par la dessiccation des grains d'amidon, il se forme dans le noyau organique des fissures qui s'irradient ensuite vers la périphérie (Naegeli, V, 17).

Comme nous l'avons déjà mentionné, chez les plantes les grains d'amidon ne prennent généralement pas naissance directement dans le protoplasme, mais dans des produits de différenciation du protoplasme, dans les amyloplastes et dans les corps chlorophylliens. Selon que le grain se trouve situé à l'intérieur ou à la surface d'un de ces éléments, la stratification prend l'un ou l'autre des caractères que nous avons décrits plus haut. C'est ce qui résulte des observations de Schimper (V, 27). Dans le premier cas, les lamelles d'amidon se forment uniformément autour du noyau organique, parce qu'elles sont également nourries de toutes parts par la substance de l'amyloplaste. Dans le second cas, la partie du grain d'amidon plus rapprochée de la surface se trouve dans des conditions de croissance plus défavorables. Il se forme alors beaucoup plus de substance sur la face du grain tournée vers l'amyloplaste ; les lamelles y deviennent plus épaisses pour s'amincir vers la face opposée. Il en résulte que le noyau organique, autour duquel se déposent les lamelles, est repoussé de plus en plus à la surface de l'amyloplaste et occupe, par conséquent, une position de plus en plus excentrique dans le système des lamelles.

Une observation de Schimper (V, 27) prouve que les grains d'amidon s'accroissent par apposition de nouvelles lamelles à la surface des plus anciennes. Schimper a trouvé des grains d'amidon à la surface desquels avait eu lieu un phénomène de dissolution, qui avait ensuite été interrompu. Dans ce cas, des lamelles récentes s'étaient développées autour du grain corrodé.

D'après Strasbürger, dans certains cas, des grains d'amidon se forment aussi directement dans le protoplasme, sans coopération d'amyloplastes. Dans les cellules des rayons médullaires des Conifères, Strasbürger a trouvé leur première ébauche sous forme de granulations insignifiantes logées dans les cordons du réseau protoplasmique. Quand ces éléments sont devenus plus volumineux, ils sont nettement logés dans des poches protoplasmiques, dont la paroi interne est un peu plus réfringente et contient des microsomes.

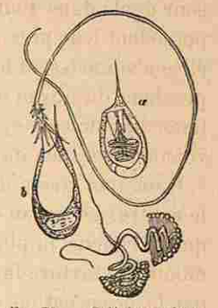


Fig. 70. — *Cellules urticantes des Cnidaires.* D'après Lang. R. Heatwin, Zool., fig. 161. *a*, cellule avec cnidocil et un filament urticant enroulé dans la capsule. *b*, le filament urticant est projeté hors de la capsule ; sa base est hérissée de crochets. *c*, cellules préhensiles d'un Cténophore.

Les capsules urticantes (Fig. 70) *constituent un produit interne du protoplasme admirablement organisé.* Elles se développent spécialement chez les Cœlentérés, dans les cellules urticantes, réparties à la surface de l'ectoderme, et servent d'armes offensives. Elles consistent en une capsule ovalaire (*a* et *b*), formée d'une substance réfringente et possédant un orifice à son extrémité tournée vers la surface de l'épiderme. Contre la face interne de la capsule est intimement appliquée une fine lamelle qui se continue, au bord de l'orifice, en un tube urticant de structure souvent complexe (comparer Fig. 70, *a* et *b*). Dans la figure, le tube urticant se compose d'une partie initiale, plus large et conique, et d'un tube très long et très fin. La partie initiale est invaginée à l'intérieur de la capsule et couverte de quelques crochets de longueurs différentes. Le tube terminal part du sommet du cône initial, autour duquel il est enroulé en de nombreux tours de spire. L'intérieur, libre, de la capsule est rempli par un produit de sécrétion urticant. Le protoplasme qui enveloppe la capsule urticante est différencié en une gaine contractile, perforée aussi d'un orifice externe (Schneider, V, 45).

Sur la surface libre de la cellule s'élève, au voisinage de l'orifice de la capsule, un fort prolongement piliforme et réfringent, le cnidocil. Lorsque le cnidocil est touché par un corps étranger quelconque, il transmet au protoplasme l'excitation reçue. Alors la gaine contractile se contracte violemment et subitement au pourtour de la capsule urticante, la comprime et expulse au dehors le tube renfermé à son intérieur, lequel s'évagine comme un doigt de gant (Fig. 70 *b*). C'est d'abord la partie initiale, conique, avec ses crochets, qui se trouve projetée au dehors; puis, le fin tube enroulé en spirale. Le produit de sécrétion est probablement éliminé par un orifice placé à l'extrémité libre du tube.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Le mode de développement de cet appareil si complexe nous fournit des éclaircissements sur son origine. Il se forme d'abord dans les jeunes cellules urticantes une cavité sécrétoire ovalaire, qui se délimite du protoplasme par une fine membrane. Ensuite un fin prolongement protoplasmique procédant de l'extrémité libre de la cellule pénètre à l'intérieur de la cavité sécrétoire, prend la position et la forme de l'appareil urticant interne et sécrète à sa surface la mince membrane du tube. Enfin se différencient encore la paroi externe, réfringente et plus résistante, de la capsule, ainsi que son orifice et la gaine contractile qui l'entoure.

b) Produits externes du protoplasme

Les produits externes du protoplasme peuvent être répartis en trois groupes : les membranes cellulaires, les formations cuticulaires et les substances intercellulaires.

Les membranes cellulaires sont des différenciations qui enveloppent le corps de la cellule sur toute sa surface. Elles constituent, surtout dans les cellules végétales, un élément très important et très visible, tandis que dans le règne animal elles font souvent défaut ou sont si peu développées qu'on ne les distingue que difficilement, même en s'aidant de forts grossissements.

Dans le règne végétal la membrane cellulaire consiste en un hydrate de carbone, la cellulose, *très proche parent de l'amidon.* On peut aisément, à l'aide d'une réaction très caractéristique, démontrer la présence de la cellulose. Si l'on imprègne une coupe d'un tissu végétal ou une cellule végétale isolée d'une solution étendue d'iodure de potassium, puis qu'après avoir enlevé la solution iodée, on ajoute de l'acide sulfurique (deux parties d'acide sulfurique pour une partie d'eau), les parois de la cellule prennent alors une coloration *bleu* clair ou bleu foncé. On obtient encore une *réaction de la cellulose* en employant une solution de chlorure de zinc iodé.

Les membranes des cellules végétales atteignent souvent une épaisseur et une dureté considérables : elles montrent alors, à la coupe, une stratification nette, due, comme dans le grain d'amidon, à l'alternance de lamelles moins réfringentes et de lamelles plus réfringentes concentriques (Fig. 71, 72, A et B). De plus, quand on examine de face une membrane cellulaire, on observe encore fréquemment une structure plus délicate. *La membrane cellulaire montre alors une fine striation, comme si elle était composée de deux systèmes de fibres, toutes les fibres d'un même système étant parallèles entre elles et croisant perpendiculairement ou obliquement les fibres de l'autre système.* Ou bien les fibres de l'un des systèmes courent dans le

sens longitudinal, et celles de l'autre système dans le sens transversal, c'est-à-dire circulairement autour de la cellule, ou bien elles sont, les unes et les autres, obliquement dirigées par rapport à l'axe longitudinal de la cellule. Sur les relations qui existent entre cette fine striation et les diverses lamelles de cellulose les vues de Naegeli sont opposées à celles de Strasbürger.

D'après Naegeli (V, 19), dans chaque lamelle existent les deux systèmes de stries ou de fibres. Les lamelles concentriques aussi bien que les stries croisées consistent alternativement en une substance plus pauvre et une substance plus riche en eau, et c'est à cette circonstance qu'il faut attribuer l'aspect alternativement clair et foncé de ces éléments. Chaque lamelle est donc divisée en champs parquetés, rectangulaires ou rhombiques. « Ces champs montrent trois aspects différents : ils consistent en une substance plus dense, une substance plus molle et une substance de consistance moyenne, selon qu'ils correspondent à l'entre-croisement de deux stries denses, de deux stries molles, ou bien d'une strie dense et d'une

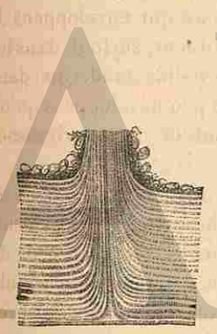


Fig. 71. — *Coupe transversale du rhizome de Caulerpa prolifera au point d'insertion d'une travée.* D'après Strasbürger, pl. I, fig. 1.

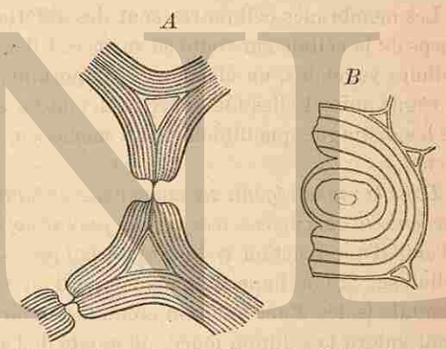


Fig. 72. — A, *Fragment d'une vieille cellule médullaire de Clematis vitalba.* D'après Strasbürger, pl. I, fig. 13. *B, Cellule semblable, gonflée par l'acide sulfurique.* D'après Strasbürger, pl. I, fig. 14.

molle. » Pour Naegeli la membrane cellulaire dans son ensemble « se compose donc, suivant les trois directions, de lamelles consistant alternativement en une substance plus molle et en une substance plus dense et s'entre-croisant comme les plans de clivage d'un cristal. Les lamelles d'une même direction constituent les couches ; celles des deux autres directions constituant les deux systèmes de stries. Ces dernières peuvent se couper à peu près sous un angle quelconque, tandis que généralement elles sont perpendiculaires aux lamelles stratifiées ».

Contrairement aux idées de Naegeli, Strasbürger (V, 31 à 33) et d'autres botanistes soutiennent que *les stries entrecroisées n'appartiennent jamais à une seule et même lamelle.* Pour ces auteurs, lorsqu'une lamelle

déterminée est striée longitudinalement, les voisines le sont transversalement. D'après Strasbürger, ni les différentes lamelles ni les différentes stries ne se distinguent par une densité différente. Les lamelles aussi bien que les stries sont séparées les unes des autres par des faces de contact, qui apparaissent comme des lignes plus foncées, soit quand on les examine à la coupe, soit quand on les examine de face. Leur disposition est donc, d'une façon générale, la même que dans le tissu propre de la cornée, qui est formé de lamelles concentriques, les fibres d'une même lamelle étant toutes parallèles entre elles, mais croisant les fibres des deux lamelles voisines.

Il n'est pas rare que les membranes de cellulose présentent des *sculptures* délicates, et cela généralement sur leur face interne. Il peut ainsi se former des crêtes, faisant saillie dans le corps cellulaire : elles sont disposées soit en une seule ligne hélicoïdale, soit en plusieurs lignes transversales par rapport au grand axe de la cellule, soit en un réseau irrégulier. Sur sa face externe, la membrane cellulaire peut rester mince en certains points où elle est en contact avec une cellule voisine : il en résulte alors la formation de *ponctuations* simples ou canaliculées (Fig. 72, A), par l'intermédiaire desquelles des cellules voisines peuvent échanger plus aisément les substances nutritives.

La membrane cellulaire peut aussi changer de caractère après s'être formée, soit par *incrustation*, soit par *lignification*, soit par *subérisation*.

Il n'est pas rare qu'il se dépose dans la cellulose des *sels calciques ou de l'acide silicique*, qui donnent aux membranes cellulaires une solidité et une dureté plus grandes. Lorsque l'on brûle de semblables cellules végétales, la cellulose se carbonise et il reste, à la place de la charpente de la membrane cellulaire, un squelette calcaire ou siliceux plus ou moins complet. La calcification s'observe chez les Algues calcaires, chez les Characées, les Cucurbitacées ; la silicification se rencontre chez les Diatomées, les Équisétacées, les Graminées, etc.

La *lignification* donne aussi aux membranes cellulaires une solidité beaucoup plus considérable. Ici à la cellulose se mêle une autre substance, la substance ligneuse (lignine et vanilline). Cette substance se dissout dans la potasse ou dans un mélange d'acide nitrique et de chlorate potassique et la charpente qui reste après ce traitement offre encore la réaction de la cellulose.

Dans le phénomène de *subérisation*, la cellulose s'unit avec une plus ou moins grande quantité de *subérine*. Alors les propriétés physiques de la membrane cellulaire sont modifiées de telle sorte qu'elle devient imperméable à l'eau. Les cellules subéreuses se développent à la surface d'une foule de végétaux pour les préserver contre l'évaporation de l'eau.

Dans la calcification ou la silicification, les molécules des sels calciques ou de silice sont créées sur place par l'intermédiaire du protoplasme et déposées entre les molécules de cellulose ; il s'agit donc de combinaisons moléculaires. Mais, en ce qui concerne la lignification et la subérisation il existe deux possibilités. Ou bien la substance ligneuse et la subérine naissent sous une forme soluble par l'intermédiaire du protoplasme et se déposent ensuite dans la membrane cellulosique, sous une forme insoluble, comme les molécules de sels calciques et de silice ; ou bien ces deux substances se forment sur place par transformation chimique de la cellulose. Cette question sera tranchée par la chimie physiologique plutôt que par les méthodes morphologiques (p. 145).

Une question très importante, fort controversée et difficile à résoudre, est *le mode d'accroissement de la membrane cellulaire*. Il faut distinguer ici l'accroissement en surface et l'accroissement en épaisseur. La fine membrane de cellulose, à peine mesurable à son origine, peut acquérir peu à peu une épaisseur très considérable et se composer d'un nombre de plus en plus grand de lamelles, proportionnel à cette épaisseur.

L'opinion la plus vraisemblable est que ces lamelles se déposent une à une contre la première lamelle formée, en procédant du protoplasme cellulaire. Ce processus, on l'appelle *accroissement par apposition*, et on l'oppose à une théorie émise par Naegeli (V, 19), en vertu de laquelle la membrane s'accroîtrait par *intussusception*, c'est-à-dire par intercalation de nouvelles molécules entre les molécules préexistantes.

Trois circonstances plaident en faveur de la théorie de l'apposition. Les voici : 1° Lorsqu'à la face interne d'une membrane cellulaire se forment des épaississements en forme de crêtes, ils sont déjà indiqués avant leur apparition, en ce sens que dans l'utricule primordiale le protoplasme s'accumule suivant des bandes épaissies correspondant aux crêtes futures, et dans lesquelles s'effectuent les phénomènes de la circulation ; 2° Lorsque par plasmolyse le corps protoplasmique d'une cellule se détache de la membrane cellulaire, il sécrète à sa surface nue une nouvelle membrane de cellulose (Klebs, IV, 14). Or, si l'on arrête la plasmolyse, le corps de la cellule s'accroît par absorption d'eau, sa nouvelle membrane s'applique ensuite contre l'ancienne et se soude avec elle ; 3° Lors de la division des cellules végétales, on observe très souvent que chacune des deux cellules filles s'entoure d'une nouvelle membrane propre, de sorte qu'à l'intérieur de l'ancienne membrane de la cellule mère se trouvent logées les deux nouvelles membranes des cellules filles.

Mais *l'explication de l'accroissement en surface de la membrane cellulaire offre de plus grandes difficultés*. Deux processus différents pourraient intervenir, soit isolément, soit simultanément. D'abord, la membrane pour-

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

rait s'agrandir par extension, à la façon d'une balle élastique que l'on gonfle. Mais elle pourrait aussi s'agrandir par intussusception, par intercalation de nouvelles molécules de cellulose entre les anciennes.

Diverses circonstances tendent à prouver qu'il se produit une extension de la membrane cellulaire. La turgescence de la cellule, dont nous avons parlé précédemment, en est une déjà. En effet, dès qu'une cellule est soumise à la plasmolyse, elle se rétracte d'abord légèrement par suite de l'élimination de l'eau, avant que l'utricule primordiale se détache, ce qui est un indice que la cellule était distendue par une pression interne. Chez beaucoup d'Algues on observe que les premières lamelles de cellulose formées finissent par se rompre par extension et se détachent (*Rivulariées*, *Glœocapsa*, *Schizochlamys gelatinosa*, etc.). Toute extension et tout raccourcissement doit dépendre d'un déplacement des particules les plus petites, qui, dans le premier cas, se disposent plus en surface, et, dans le second, en épaisseur.

Par là, l'accroissement d'une membrane par extension offre maints points de contact avec l'accroissement par intussusception. La différence entre ces deux modes d'accroissement dépend alors de ce que, dans le premier cas, ce sont des molécules préexistantes qui s'apposent, tandis que dans le second cas, ce sont des molécules de nouvelle formation.

Je ne puis pas, comme l'a fait Strasbürger (V, 31), contester absolument l'accroissement par intussusception ; mais je vois plutôt dans ce phénomène, à côté de l'apposition, un second facteur important de la formation de la membrane, et nullement le seul facteur, ainsi que Naegeli l'admet dogmatiquement dans sa théorie.

Une foule de circonstances de l'accroissement cellulaire s'expliquent aisément, comme le dit Naegeli (V, 17 et 19) par la théorie de l'intussusception, tandis qu'il est très difficile de les expliquer par la théorie de l'apposition.

Il est très rare d'observer des déchirures par extension des membranes cellulaires. Et cependant presque toutes les cellules s'accroissent dans le cours de leur existence à tel point que la limite d'extensibilité de leur membrane, qui ne peut être très grande, serait bientôt dépassée. Maintes cellules végétales finissent par atteindre une longueur 100 fois et même 2,000 fois (*Chara*) plus grande que leur taille primitive.

Maintes cellules montrent une forme très irrégulière, qui s'expliquerait très difficilement, si la membrane cellulaire ne s'accroissait en surface que par extension interne, à la façon d'une balle de caoutchouc. *Caulerpa*, *Acetabularia*, etc., quoique ne représentant qu'une seule cellule, se composent, comme une plante pluricellulaire, de racines, d'une tige et de feuilles, et la formation de chacune de ces parties est soumise à une loi d'accroissement

qui lui est propre. Une foule de cellules végétales ne s'accroissent qu'en des points déterminés, soit à leur extrémité, soit à leur base, ou bien émettent des prolongements latéraux. D'autres éprouvent pendant leur accroissement des torsions compliquées, comme les entrenœuds des Characées.

Enfin, Naegeli invoque en faveur de l'accroissement par intussusception ce fait que beaucoup de membranes se développent notablement en surface et en épaisseur, après que, par suite de la division du corps protoplasmique, elles se sont séparées de ce dernier et que des membranes spéciales se sont développées autour des cellules filles. « *Glœocapsa* et *Glœocystis* apparaissent d'abord comme de simples cellules pourvues d'une épaisse membrane gélatineuse. La cellule se divise en deux et chacune des deux cellules filles forme, à son tour, une membrane vésiculeuse semblable. Ce processus d'emboîtement continue de la sorte. » Or la membrane gélatineuse externe doit naturellement continuer à s'accroître. Son volume atteint peu à peu, chez une espèce, dans le cours des stades successifs du développement, d'après les calculs de Naegeli, en moyenne 830-2,442-5,615-10,209 micromillimètres cubes. Chez une autre espèce, l'épaisseur de la première membrane gélatineuse formée passe, dans le cours du développement de 10 à 60 micromillimètres, c'est-à-dire qu'elle devient six fois plus grande. « Chez *Apiocystis*, les colonies piriformes, qui sont formées de cellules réunies par une gelée très molle, sont entourées par une membrane très dense. Cette membrane augmente, avec l'âge, non seulement en diamètre, mais aussi en épaisseur. Tandis que dans les jeunes colonies son épaisseur n'est que de 3 micromillimètres, dans les grandes colonies elle atteint jusqu'à 45 micromillimètres ; là sa surface est d'environ 27,000 micromillimètres carrés, ici elle mesure environ 1,500,000 micromillimètres carrés. L'épaisseur de la membrane augmente donc dans la proportion de 1 à 15 ; sa surface, dans la proportion de 1 à 56, et son volume, dans la proportion de 1 à 833. Or il ne peut être question d'une apposition à la face interne de cette membrane, car sa face interne, lisse, n'est nullement en contact avec les petites cellules sphériques de la colonie, ou bien elle n'est en contact avec elles qu'en un très petit nombre de points. »

Dans tous les cas que je viens de signaler, je dois me rallier à l'opinion de Naegeli : nous nous heurtons là à des invraisemblances, si nous voulons expliquer l'accroissement en surface de la membrane cellulaire en admettant uniquement l'apposition de nouvelles couches, tandis que « *tous les faits que nous venons de mentionner (changement de formes et de direction, accroissement inégal des parties, torsion) s'expliquent de la façon la plus simple et la plus facile par l'intussusception. Tout cela se ramène à ce que*

les nouvelles molécules s'intercalent entre les molécules préexistantes en des points déterminés, en nombre déterminé et suivant des directions déterminées. »

Le processus de l'intussusception ne peut même être complètement contesté là où des sels calciques ou siliciques se déposent dans la membrane, car cela n'a lieu généralement qu'après coup et souvent exclusivement dans les couches superficielles. Il ne serait prouvé que des molécules de cellulose ne peuvent être intercalées par intussusception que s'il était démontré que la cellulose, en fait, ne peut se former que par transformation directe de couches de protoplasme. Or cela n'est rien moins que démontré et l'anatomie végétale ne pourra probablement pas l'établir par l'observation microscopique seule, mais bien en s'aidant des progrès futurs de la microchimie (p. 145). Ce que nous avons dit montre que, dans certaines conditions de la formation de la cellulose, il n'existe pas d'opposition tranchée entre l'apposition et l'intussusception, contrairement à ce que l'on a souvent soutenu.

Les *formations cuticulaires* sont des différenciations membraniformes qui, au lieu de revêtir la cellule de toutes parts, n'en revêtent que la surface dirigée vers l'extérieur. Dans le règne animal, les cellules qui tapissent la surface du corps ou la face interne du canal digestif sont fréquemment pourvues d'une *cuticule*, qui protège le protoplasme sous-jacent contre les influences nuisibles du milieu ambiant. La cuticule est habituellement formée de minces lamelles et traversée, en outre, par de fins pores parallèles les uns aux autres, dans lesquels s'engagent de très fins filaments du protoplasme sous-jacent. Comme formations cuticulaires d'espèce spéciale et montrant en même temps une stratification nette, nous devons citer les membres externes des cônes et des bâtonnets de la rétine.

Les formations cuticulaires des cellules disposées en une membrane se fusionnent très fréquemment et constituent alors une cuticule étendue (Fig. 73), qui chez les Vers et les Arthropodes notamment sert d'organe de protection à toute la surface du corps. Ces cuticules consistent généralement en une substance qui n'est soluble que dans l'acide sulfurique bouillant, la *chitine*. Dans leur structure intime elles montrent de grandes analogies avec les membranes cellulosiques. C'est ainsi notamment qu'elles sont stratifiées et s'accroissent par apposition de nouvelles lamelles contre la face interne de la première lamelle formée.

Parfois les vieilles cuticules chitineuses se rompent et sont éliminées, après qu'il s'est formé au-dessous d'elles une jeune cuticule de remplacement, plus molle : ce phénomène constitue la mue. Les cuticules chitineuses peuvent être consolidées par des sels calciques, qui s'y déposent par intussusception.

Enfin, il se forme des *substances intercellulaires*, lorsque de nombreuses cellules excrètent des substances fixes sur toute leur surface et que ces produits, au lieu de rester séparés comme les membranes cellulaires, se fusionnent en une masse commune, dans laquelle il n'est plus possible de distinguer ce qui dérive de chacune des cellules qui lui ont donné naissance (Fig. 74). Les tissus qui possèdent des substances intercellulaires ne sont donc plus décomposables en cellules distinctes, comme l'est un fragment de tissu végétal. Dans la substance fondamentale continue, qui peut consister en des substances chimiques très diverses (mucine, chondrine, gélatine, osséine, élastine, tunicine. chitine, etc.), et qui, en outre, est tantôt homogène, tantôt fibrillaire, sont creusées de petites cavités, dans lesquelles sont logés les corps protoplasmiques des cellules. Virchow (I, 33) a désigné sous le nom de *territoire cellulaire* le district de substance intercellulaire qui entoure une de ces cavités et qui se trouve généralement soumis à l'influence du corps protoplasmique logé dans cette cavité. Dans la nature cependant les territoires cellulaires voisins ne sont pas délimités.

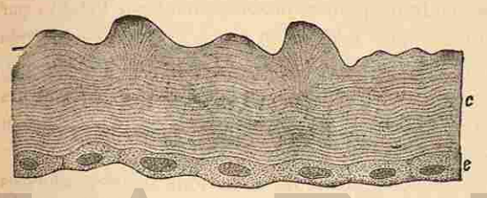


Fig. 73. — *Epithélium avec cuticule, du Cimbex coronatus.* D'après R. Heidwig, fig. 24 *f. c*, cuticule. *e*, épithélium.

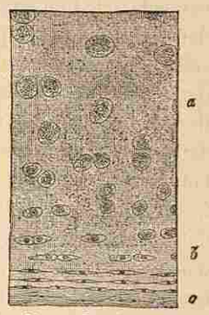


Fig. 74. — *Cartilage.* D'après Gegenbaur. *c*, lamelle périchondrale. *b*, transition au cartilage typique *a*.

Il faut encore ranger les *fibrilles musculaires* et les *fibrilles nerveuses* parmi les produits de la cellule que l'on peut, d'après leur situation, considérer tantôt comme étant plutôt des produits externes et tantôt comme étant des produits internes. Ces éléments, formés eux-mêmes de substances protéiniques, sont par leur nature chimique très voisins du protoplasme. Toutefois ils appartiennent aux formations que nous venons de décrire, parce qu'ils sont nettement distincts du protoplasme et qu'ils constituent des éléments propres capables d'exercer une fonction spécifique dans la vie des cellules. En raison de leur texture intime, nous nous occuperons des fibrilles musculaires et nerveuses dans le second livre de cet ouvrage, qui comprendra l'étude des tissus.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

BIBLIOGRAPHIE V

1 Baumann. *Ueber den von O. Löw und Th. Bokorny erbrachten Nachweis von der chemischen Ursache des Lebens. Pflüger's Archiv.* Bd. XXIX. 1882.
2 Bunge. *Lehrbuch der physiologischen und pathologischen Chemie.* Leipzig, 1889.
3 Engelmann. *Neue Methode zur Untersuchung der Sauerstoffausscheidung pflanzlicher und thierischer Organismen. Botan. Zeitung*, 1881.
4 Haeckel. *Die Radiolarien*, 1862.
Haeckel. *Generelle morphologie.*
5 Hess. *Untersuchungen zur Phagocytenlehre. Virchow's Archiv.* Bd. 109.
6 Langhans. *Beobachtungen über Resorption der Extravasate und Pigmentbildung in denselben. Virchow's Archiv*, 1870. Bd. 49.
7 Löw et Bokorny. *Die chemische Ursache des Lebens.* München, 1881.
8 Marchand. *Ueber Die Bildungsweise der Riesenzellen um Fremdkörper. Virchow's Archiv*, 1883. Bd. 93.
9 Arthur Meyer. *Ueber Die Structur der Stärkekörner. Botan. Zeitung*, 1881.
10 Arthur Meyer. *Ueber Krystalloide der Trophoplasten und über die Chromoplasten der Angiospermen. Botan. Zeitung*, 1883.
11 Arthur Meyer. *Das Chlorophyllkorn in chemischer, morphologischer und biologischer Beziehung.* Leipzig, 1883.
12 Metschnikoff. *Untersuchungen über die intracellulare Verdauung bei wirbellosen Thieren. Arbeiten des zoologischen Instituts in Wien.* Bd. V. Heft 2.
13 Metschnikoff. *Ueber die Beziehung der Phagocyten zu Milzbrandbacillen. Archiv für Pathologie, Anatomie u. Physiologie.* Bd 96 *et* 97. 1884.
14 Metschnikoff. *Ueber den Kampf der Zellen gegen Erysipelkokken. Ein Beitrag zur Phagocytenlehre. Archiv f. Patholog. Anatomie u. Physiologie.* Bd. 107.
15 Metschnikoff. *Ueber den Phagocytenkampf bei Rückfalltyphus. Virchow's Archiv.* Bd. 109.
16 Nägeli. 1) *Primordialschlauch.* 2) *Diosmose der Pflanzenzelle. Pflanzenphysiologische Untersuchungen*, 1855.
17 Nägeli. *Die Stärkekörner. Pflanzenphysiologische Untersuchungen.* 2 Heft, 1858.
18 — *Theorie der Gährung*, 1879.
19 Nägeli. *Ueber den inneren Bau der vegetabilischen Zellenmembran. Sitzungsber. der bairischen Akademie.* Bd. I *et* II, 1864.
20 Nägeli. *Das Waschsthum der Stärkekörner durch Intussusception. Botan. Zeitung*, 1881.
21 Nägeli. *Ernahrung der niederen Pilze durch Kohlenstoff- u. Stickstoffverbindungen. Untersuch. über niedere Pilze aus dem pflanzenphysiolog.* Institut in München, 1882.
22*a* W. Pfeffer. *Ueber intramoleculare Athmung. Untersuchungen aus dem botan. Institut* zu Tubingen. Bd. I.
22*b* W. Pfeffer. *Ueber Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Untersuchungen aus dem botan.* Institut zu Tübingen. Bd. II.
23 W. Pfeffer. *Pflanzenphysiologie*, 1881.
24 W. Pfeffer. 1) *Ueber Aufnahme und Ausgabe ungelöster Körper.* 2) *Zur Kenntniss der Plasmahaut und der Vacuolen nebst Bemerkungen über den Aggregatzustand des Protoplasmas u. über osmotische Vorgänge. Abhandl. der Mathemat. physik. Classe d. kgl. sächs. Gesellsch. d. Wissenschaft.* Bd. XVI, 1890.
25 Pflüger. *Ueber die physiolog. Verbrennung in den lebendigen Organismen. Archiv f. Physiologie.* Bd. X, 1875.
26 Pflüger. *Ueber Warme und Oxydation der lebendigen Materie. Pflüger's Archiv.* Bd. XVIII, 1878.
27 W. Schimper. *Untersuchungen über das Waschsthum der Stärkekörner. Botan. Zeitung*, 1881.

28 W. Schimper. *Ueber die Entwickelung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. Botan. Zeitung*, 1883.
29 Fr. Schmitz. *Die Chromatophoren der Algen. Vergleichende Untersuch. über Bau und Entwickelung der Chlorophyllkörper und der analogen Farbstoffkörper der Algen. Bonn.* 1882.
30 Schützenberger. *Die Gährungserscheinungen*, 1876.
31 Strasburger. *Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute.* Jena, 1882.
32 Strasburger. *Ueber das Wachsthum vegetabilischer Zellhäute. Histogische Beiträge* Heft 2, 1889.
33 Strasburger. *Das botanische Practicum.*
34 A. Weiss. *Ueber spontane Bewegungen und Formänderungen von Farbstoffkörpern Sitzungsber. d. kgl. Akademie d. Wissench. Wien.* Bd. XC, 1884.
35 Hugo de Vries. *Plasmolytische Studien über die Wand der Vacuolen. Pringsh. Jahrb. f. wissensch. Botanik.* Bd. 16, 1885.
36 Hugo de Vries. *Untersuch. über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung*, 1877.
37 Went. *Die Vermehrung der normalen Vacuolen durch Theilung. Jahrb. f. wissensch. Botanik.* Bd. 19, 1888.
38 Jul. Wortmann. *Ueber die Beziehungen der intramolecularen u. normalen Athmung der Pflanzen. Arbeiten des botanischen Instituts zu Würzburg.* Bd. II, 1879.
39 Wiesner. *Die Elementarstructur u. das Wachsthum der lebenden Substanz*, 1892.
40 Richard Hertwig. *Die Radiolarien.*
41 Ehrlich. *Ueber die Methylenblaureaction der lebenden Nervensubstanz. Biologisches Centralblatt.* Bd. VI, 1887.
42 R. Heidenhain. *Physiologie der Absonderungsvorgänge. Handbuch der Physiologie.* Bd. V.
43 Max Schultze. *Ein reizbarer Objecttisch u. seine Verwendung bei Untersuchungen des Blutes. Archiv f. mikrosk. Anatomie.* Bd. 1.
44 Oscar Schultze. *Die vitale Meihylenblaureaction der Zellgranula. Anat. Anzeiger*, 1887, p. 684.
45 Camillo Schneider. *Histologie von Hydra fusca mit besonderer Berücksichtigung des Nervensystems der Hydropolypen. Archiv f. mikrosk. Anatomie.* Bd. XXXV.
46 Hugo de Vries. *Intracellulare Pangenesis.* Jena, 1889.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

CHAPITRE VI

PROPRIÉTÉS VITALES DE LA CELLULE

IV. — Reproduction de la cellule par division

Une propriété des plus essentielles de la cellule, parce que c'est sur elle que repose principalement la conservation de la vie, est son pouvoir d'engendrer de nouveaux éléments semblables à elle-même et d'assurer ainsi la multiplication de la vie. Des observations innombrables ont établi avec une certitude de plus en plus grande que les nouveaux organismes élémentaires ne se forment que par autodivision de cellules mères en deux ou plusieurs cellules filles (*omnis cellula e cellula*). Ce principe fondamental n'a été établi que grâce à un travail laborieux, après des détours nombreux et des erreurs multiples.

I. — Histoire de la formation des cellules

Schleiden et Schwann (I, 28, 31), dans l'exposé de leurs théories, s'étaient naturellement posé la question : Comment naissent les cellules ? Leur réponse, basée sur des observations très insuffisantes et incomplètes, était erronée. Ils admettaient que les cellules, qu'ils comparaient volontiers à des cristaux, se forment comme les cristaux dans une eau mère. Le liquide occupant l'intérieur d'une cellule végétale, Schleiden l'appelait *cytoblastème* et le considérait comme une substance germinative, une sorte d'eau mère. Dans ce liquide devaient naître les jeunes cellules : il se formait d'abord une granulation solide, le nucléole du noyau, autour duquel se précipitait ensuite une couche de substance qui devenait la membrane nucléaire, après que du liquide s'était immiscé entre le nucléole et cette substance. Le noyau, à son tour, constituait le centre d'organisation de la cellule, c'est-à-dire un *cytoblaste*. Le processus qui s'était accompli autour du nucléole se reproduisait autour du noyau. Le cytoblaste s'entourait d'une membrane provenant, par précipitation, du suc cellulaire ; cette membrane entourait d'abord étroitement le cytoblaste, puis elle s'en écartait en même temps que du liquide pénétrait entre le cytoblaste et la membrane cellulaire.

Schwann (I, 31), tout en adoptant la théorie de Schleiden, tomba, en outre, dans une seconde erreur. Pour lui, les jeunes cellules ne se développaient pas seulement à l'intérieur de cellules mères, ainsi que l'admettait Schleiden, mais aussi en dehors de cellules mères, dans une substance organique intercellulaire qui existe chez les animaux dans diverses formes de tissus. Il désigna également cette substance intercellulaire sous le nom de cytoblastème. Schwann admettait donc la formation libre des cellules aussi bien en dedans qu'en dehors de cellules mères ; il admettait une véritable *génération primordiale des cellules aux dépens d'une substance germinative non figurée*.

C'étaient de graves erreurs fondamentales, dont les botanistes ne tardèrent pas à se débarrasser. Mohl (VI, 47), Unger et surtout Naegeli (VI, 48) parvinrent, dès 1846, à formuler une loi générale. D'après cette loi, les nouvelles cellules végétales se forment toujours exclusivement aux dépens de cellules préexistantes et cela de telle sorte que *les cellules mères donnent naissance à deux ou plusieurs cellules filles, par un processus de division observé pour la première fois par Mohl*.

La théorie de la génération primordiale des cellules aux dépens d'un cytoblastème dans les tissus animaux régna plus longtemps, surtout en anatomie pathologique, où on admettait ce mode de formation pour les tumeurs et pour le pus. Ce n'est qu'après bien des détours et grâce aux efforts d'une foule d'auteurs, parmi lesquels il faut spécialement citer Kolliker (VI, 44 et 45), Reichert (VI, 58 et 59) et Remak (VI, 60 et 61), que la question de la cytogenèse fut plus éclaircie et qu'enfin Virchow (I, 33) établit cet axiome : *Omnis cellula e cellula*. Pas plus que chez les plantes, chez les animaux il ne se forme jamais de cellules qu'aux dépens de cellules préexistantes. Les milliards de cellules qui constituent le corps d'un Vertébré adulte, par exemple, proviennent toutes de la division continue d'*une seule cellule* primitive, l'œuf, origine de la vie de tout animal.

Les anciens histologistes ne parvinrent cependant pas à mettre en lumière le rôle joué par le noyau dans la division cellulaire. Longtemps deux opinions contraires régnèrent dans la science et prédominèrent tour à tour. L'une d'elles, soutenue par la plupart des botanistes et par Reichert (VI, 58) et Auerbach (VI, 2 *a*, etc.), prétendait que *le noyau disparait et se résout lors de chaque division cellulaire*, de telle sorte que le noyau de chacune des cellules filles se régénère à nouveau. D'après l'autre opinion,

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

au contraire, soutenue par C.-E. von Baer, Joh. Muller, Remak (VI, 60), Leydig, Gegenbaur, Haeckel (V, 4 *b*), van Beneden, etc., le noyau devait prendre une part active au processus de la division : avant le début de la division, *il devait s'étirer, s'étrangler ensuite suivant le futur plan de division et finalement se diviser en deux moitiés*, qui s'écartaient l'une de l'autre. C'est alors que le corps de la cellule s'étranglait et se divisait à son tour en deux parties ayant les deux noyaux filles pour centres d'attraction.

L'une et l'autre de ces vues diamétralement opposées contenait une petite partie de la vérité ; mais ni l'une ni l'autre ne correspondait au processus réel, qui se dérobait aux anciens histologistes en partie à cause des méthodes de recherches qu'ils employaient. C'est dans ces vingt dernières années seulement que l'on parvint à connaître ce moment important de la vie de la cellule, grâce à l'étude des structures et des métamorphoses intéressantes que subit le noyau lors de la division cellulaire, étude qui fut poursuivie efficacement par Schneider (VI, 66) Fol (VI, 18 et 19), Auerbach (VI, 2 *a*), Bütschli (VI, 81), Strasburger (VI, 71 à 73), O. et R. Hertwig (VI, 30 à 38), Flemming (VI, 13 à 17), van Beneden (VI, 4 *a* et 4 *b*), Rabl (VI, 53) et Boveri (VI, 6 et 7). Les recherches de ces auteurs, que j'exposerai plus loin, ont conduit à ce résultat général que le noyau est un organe permanent de la cellule, qui accomplit un rôle très important dans la vie de la cellule et particulièrement dans la division cellulaire. *De même que toute cellule ne se forme pas par génération libre, mais naît directement d'une autre cellule par voie de division, de même tout nouveau noyau ne se forme jamais librement, mais dérive toujours des éléments constitutifs d'un noyau préexistant.* L'axiome : *Omnis cellula e cellula* se complète par cet autre axiome : *Omnis nucleus e nucleo* (Flemming, VI, 12).

Après avoir ainsi exposé cette introduction historique, nous nous occuperons d'abord des modifications que subit le noyau lors de la division, et ensuite des différents modes de multiplication de la cellule.

II. — Processus de la division du noyau et différents modes de division de cet élément

Dans toute multiplication cellulaire le noyau joue un rôle essentiel. C'est lui qui captive, en toute première ligne, l'attention de l'observateur. Selon les transformations que subit le noyau, on distingue trois modes de multiplication nucléaire : la segmentation nucléaire ou division indirecte ; la division nucléaire directe ou par étranglement et la multiplication nucléaire endogène.

1° *Segmentation nucléaire*

Mitose (Flemming). — Karyokinèse (Schleicher)

Ce mode de division du noyau s'accomplit à la suite de phénomènes très complexes et réguliers, qui se passent d'une façon remarquablement concordante chez les animaux, chez les végétaux et même chez une foule de Protozoaires.

L'essence de ce processus consiste en ce que les diverses substances chimiques qui existent dans le noyau au repos (p. 39) se séparent nettement les unes des autres, acquièrent des dispositions typiques et entrent en relation plus directe avec le corps protoplasmique, à la suite de la disparition de la membrane nucléaire. Ce qui frappe surtout ici, c'est la disposition régulière que prend la nucléine. C'est elle aussi qui a été jusqu'ici le mieux étudiée dans ses détails, tandis que ce qui concerne le sort des autres substances du noyau est encore, à maints points de vue, entouré d'obscurité.

Toute la masse de nucléine du noyau se transforme, lors de la division, en un certain nombre de segments filamenteux délicats, constant pour chaque espèce animale. Ces segments ont sensiblement la même longueur, dans le même noyau ; ils sont généralement recourbés et leur forme ainsi que leur taille sont variables d'une espèce animale ou végétale à une autre espèce. Tantôt ils constituent des anses, des crochets ou des bâtonnets ; tantôt ils sont très petits et affectent la forme de grains. Waldeyer (VI, 76) a proposé d'adopter, pour désigner les segments filamenteux de nucléine, l'expression généralement admise de *chromosomes*. J'emploierai habituellement la dénomination *segments nucléaires*, qui est commode et qui s'applique à tous les cas. *Ce mot exprime en même temps ce qu'il y a d'essentiel dans la division indirecte, à savoir la division de la nucléine en segments.* C'est aussi pour le même motif que l'expression *segmentation nucléaire* me paraît préférable, d'une part, à « division indirecte du noyau », périphrase trop longue et caractérisant peu le phénomène en question, et, d'autre part, à « mitose » et « karyokinèse », mots d'étymologie étrangère et incompréhensibles pour les hommes qui ne sont pas spécialistes.

Au cours de la division chacun des segments nucléaires se divise, par une *scission longitudinale*, en deux *segments nucléaires filles*, qui restent longtemps parallèles et étroitement unis. Les segments filles s'écartent ensuite et se répartissent en deux groupes, comprenant chacun le même nombre de segments. Chacun de ces groupes passe dans l'une des deux cellules filles et constitue la base fondamentale de son noyau vésiculeux.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

au contraire, soutenue par C.-E. von Baer, Joh. Muller, Remak (VI, 60), Leydig, Gegenbaur, Haeckel (V, 4 *b*), van Beneden, etc., le noyau devait prendre une part active au processus de la division : avant le début de la division, *il devait s'étirer, s'étrangler ensuite suivant le futur plan de division et finalement se diviser en deux moitiés*, qui s'écartaient l'une de l'autre. C'est alors que le corps de la cellule s'étranglait et se divisait à son tour en deux parties ayant les deux noyaux filles pour centres d'attraction.

L'une et l'autre de ces vues diamétralement opposées contenait une petite partie de la vérité ; mais ni l'une ni l'autre ne correspondait au processus réel, qui se dérobait aux anciens histologistes en partie à cause des méthodes de recherches qu'ils employaient. C'est dans ces vingt dernières années seulement que l'on parvint à connaître ce moment important de la vie de la cellule, grâce à l'étude des structures et des métamorphoses intéressantes que subit le noyau lors de la division cellulaire, étude qui fut poursuivie efficacement par Schneider (VI, 66) Fol (VI, 18 et 19), Auerbach (VI, 2 *a*), Bütschli (VI, 81), Strasburger (VI, 71 à 73), O. et R. Hertwig (VI, 30 à 38), Flemming (VI, 13 à 17), van Beneden (VI, 4 *a* et 4 *b*), Rabl (VI, 53) et Boveri (VI, 6 et 7). Les recherches de ces auteurs, que j'exposerai plus loin, ont conduit à ce résultat général que le noyau est un organe permanent de la cellule, qui accomplit un rôle très important dans la vie de la cellule et particulièrement dans la division cellulaire. *De même que toute cellule ne se forme pas par génération libre, mais naît directement d'une autre cellule par voie de division, de même tout nouveau noyau ne se forme jamais librement, mais dérive toujours des éléments constitutifs d'un noyau préexistant.* L'axiome : *Omnis cellula e cellula* se complète par cet autre axiome : *Omnis nucleus e nucleo* (Flemming, VI, 12).

Après avoir ainsi exposé cette introduction historique, nous nous occuperons d'abord des modifications que subit le noyau lors de la division, et ensuite des différents modes de multiplication de la cellule.

II. — Processus de la division du noyau et différents modes de division de cet élément

Dans toute multiplication cellulaire le noyau joue un rôle essentiel. C'est lui qui captive, en toute première ligne, l'attention de l'observateur. Selon les transformations que subit le noyau, on distingue trois modes de multiplication nucléaire : la segmentation nucléaire ou division indirecte ; la division nucléaire directe ou par étranglement et la multiplication nucléaire endogène.

1° *Segmentation nucléaire*

Mitose (Flemming). — Karyokinèse (Schleicher)

Ce mode de division du noyau s'accomplit à la suite de phénomènes très complexes et réguliers, qui se passent d'une façon remarquablement concordante chez les animaux, chez les végétaux et même chez une foule de Protozoaires.

L'essence de ce processus consiste en ce que les diverses substances chimiques qui existent dans le noyau au repos (p. 39) se séparent nettement les unes des autres, acquièrent des dispositions typiques et entrent en relation plus directe avec le corps protoplasmique, à la suite de la disparition de la membrane nucléaire. Ce qui frappe surtout ici, c'est la disposition régulière que prend la nucléine. C'est elle aussi qui a été jusqu'ici le mieux étudiée dans ses détails, tandis que ce qui concerne le sort des autres substances du noyau est encore, à maints points de vue, entouré d'obscurité.

Toute la masse de nucléine du noyau se transforme, lors de la division, en un certain nombre de segments filamenteux délicats, constant pour chaque espèce animale. Ces segments ont sensiblement la même longueur, dans le même noyau ; ils sont généralement recourbés et leur forme ainsi que leur taille sont variables d'une espèce animale ou végétale à une autre espèce. Tantôt ils constituent des anses, des crochets ou des bâtonnets ; tantôt ils sont très petits et affectent la forme de grains. Waldeyer (VI, 76) a proposé d'adopter, pour désigner les segments filamenteux de nucléine, l'expression généralement admise de *chromosomes*. J'emploierai habituellement la dénomination *segments nucléaires*, qui est commode et qui s'applique à tous les cas. *Ce mot exprime en même temps ce qu'il y a d'essentiel dans la division indirecte, à savoir la division de la nucléine en segments.* C'est aussi pour le même motif que l'expression *segmentation nucléaire* me paraît préférable, d'une part, à « division indirecte du noyau », périphrase trop longue et caractérisant peu le phénomène en question, et, d'autre part, à « mitose » et « karyokinèse », mots d'étymologie étrangère et incompréhensibles pour les hommes qui ne sont pas spécialistes.

Au cours de la division chacun des segments nucléaires se divise, par une *scission longitudinale*, en deux *segments nucléaires filles*, qui restent longtemps parallèles et étroitement unis. Les segments filles s'écartent ensuite et se répartissent en deux groupes, comprenant chacun le même nombre de segments. Chacun de ces groupes passe dans l'une des deux cellules filles et constitue la base fondamentale de son noyau vésiculeux.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Le processus de la segmentation nucléaire est encore caractérisé par : 1° l'apparition de *deux pôles*, qui servent de centres d'orientation pour toutes les parties constitutives de la cellule ; 2° la formation d'un *fuseau nucléaire ;* 3° la *disposition rayonnante du protoplasme* autour des deux pôles.

Les deux *pôles de division* apparaissent déjà contre le noyau vésiculeux, à un moment où la membrane du noyau n'a pas encore disparu, et cela dans le protoplasme avoisinant immédiatement la membrane nucléaire. En ce moment, ils sont au contact l'un de l'autre et consistent en deux sphères extraordinairement petites formées par une substance difficilement colorable, qui dérive peut-être de certaines parties du nucléole. Ces sphères, nous les avons déjà précédemment appelées *corpuscules polaires ou centraux* (centrosomes). Plus tard, elles s'écartent progressivement l'une de l'autre, en décrivant un demi-cercle autour de la surface du noyau, et elles finissent par occuper les extrémités opposées d'un même diamètre du noyau.

Entre les deux corpuscules polaires se forme le *fuseau nucléaire*. Il consiste en de nombreuses fibrilles, très fines et parallèles, qui dérivent probablement de la charpente de linine du noyau au repos. Au milieu du fuseau, elles sont un peu plus écartées les unes des autres, tandis que par leurs extrémités elles convergent vers les pôles, ce qui donne au faisceau de fibrilles la forme plus ou moins accusée d'un fuseau. Le fuseau nucléaire est très petit à son origine, lorsque les corpuscules polaires commencent à s'écarter, et alors il se présente sous la forme d'une ligne unissant les deux corpuscules et difficile à mettre en évidence. Quand les corpuscules polaires se sont écartés davantage, le fuseau s'est accrû et se distingue alors plus nettement.

Le corps protoplasmique de la cellule commence aussi à se disposer autour des pôles de la figure nucléaire, comme si ces pôles exerçaient sur lui une action attractive. Il en résulte la formation d'une figure rappelant celle que prennent les limailles de fer autour des extrémités d'un aimant. Le protoplasme forme de nombreux filaments délicats, groupés radiairement autour des corpuscules polaires comme centres (centres attractifs). Au début, ces filaments sont très courts et limités au voisinage immédiat des centres attractifs. Mais, dans le cours du processus de la division, ils deviennent de plus en plus longs, jusqu'à ce que finalement ils s'étendent à travers le corps tout entier de la cellule. La figure formée par le protoplasme autour des pôles est connue sous les noms de *radiation protoplasmique*, *figure radiée*, *étoile*, *soleil*, *sphère attractive*, etc., les filaments étant comparés aux rayons lumineux qui émanent d'un corps céleste.

Tels sont, en résumé, les différents éléments dont se composent les

figures de division du noyau. Les corpuscules polaires, le fuseau et les deux radiations protoplasmiques sont réunis, par Flemming, sous la dénomination commune de *partie achromatique de la figure de division*, par opposition aux divers éléments provenant des transformations de la nucléine et qui forment la *partie chromatique de la figure de division*.

Toutes ces parties constitutives de l'ensemble de la figure de division subissent, dans leur groupement, des changements réguliers pendant la durée du processus. Pour mieux s'orienter, il convient de distinguer *quatre phases différentes*, qui se succèdent toujours régulièrement.

La première phase comprend les phénomènes préparatoires à la division : elle conduit à la formation des segments nucléaires, des pôles nucléaires et de la première ébauche du fuseau. Pendant la deuxième phase, les segments nucléaires, après la disparition de la membrane du noyau, se groupent en une figure régulière à mi-distance entre les deux pôles, c'est-à-dire suivant l'équateur du fuseau. Pendant la troisième phase, les segments filles, qui se sont formés par scission longitudinale des segments mères à l'une des phases précédentes, se répartissent en deux groupes, qui s'éloignent, en sens inverse, de l'équateur et viennent se placer au voisinage des deux pôles du noyau. La quatrième phase aboutit à la reconstruction des noyaux filles, vésiculeux, au repos, aux dépens des deux groupes de segments filles, ainsi qu'à la division du corps de la cellule en deux cellules filles.

Maintenant que nous avons fait connaître cette orientation générale, nous décrirons dans ses détails la division nucléaire en choisissant plusieurs exemples ; puis nous nous occuperons de quelques points encore discutés.

Dans le règne animal, les objets les plus convenables pour cette étude et le plus souvent observés sont les cellules des tissus des jeunes larves de *Salamandra maculata* et du Triton, les cellules spermatiques d'animaux à maturation sexuelle, et enfin les sphères de segmentation (blastomères) de petits œufs transparents, notamment des Nématodes (*Ascaris megalocephala*) et des Échinodermes (*Toxopneustes lividus*). Dans le règne végétal, les objets les plus favorables sont la couche protoplasmique pariétale du sac embryonnaire, surtout du *Fritillaria imperialis*, le développement des grains de pollen des Liliacées, etc.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

a) Division cellulaire chez Salamandra maculata, basée sur la division des spermatomères

(Flemming, VI, 13)

Première phase : Préparation du noyau à la division

Chez *Salamandra maculata*, longtemps déjà avant le début de la division, le noyau au repos subit des modifications. Les granulations nucléiniennes (Fig. 75, A), réparties partout sur la charpente de linine, se resserrent en certains points et se disposent en de fins filaments onduleux,

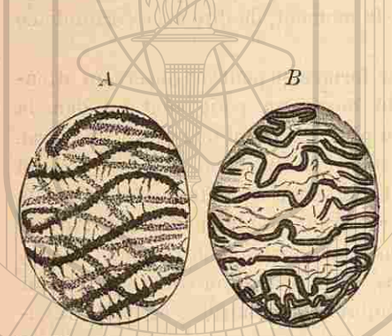


Fig. 75. — *A*, noyau au repos d'une spermatomère de *Salamandra maculata*. D'après Flemming, pl. 23, fig. 1. Figure empruntée à Hatschek. *B*, noyau d'une spermatomère de *Salamandra maculata*. Stade du peloton. Le filament nucléaire montre déjà la scission longitudinale. Schéma d'après Flemming, pl. 26, fig. 1. Figure empruntée à Hatschek.

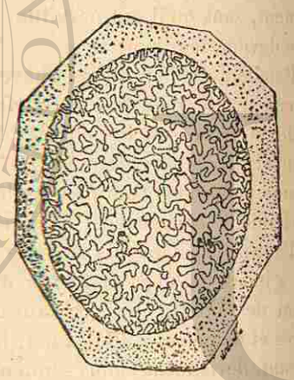


Fig. 76. — *Noyau, au début de la division, d'une cellule épithéliale de l'appareil branchial d'une larve de Salamandre. Peloton serré.* Il persiste encore deux restes de nucléoles. D'après Flemming.

couverts de petites dentelures et de gibbosités. De ces dernières partent à angles droits de nombreuses fibrilles très délicates, qui sont des parties de la charpente de linine devenues visibles parce qu'elles ne sont plus masquées par la nucléine. Plus tard les filaments nucléiniens deviennent encore plus nettement marqués et leur surface devient absolument lisse (Fig. 75, B), les dentelures et les gibbosités ayant disparu. Comme ces filaments sillonnent en tous sens l'espace nucléaire, en décrivant des sinuosités, il se forme une figure, que Flemming appelle le *peloton* (*spirem*). Le peloton est plus épais dans les cellules spermatiques que dans les cellules épithéliales de *Salamandra*, où les filaments sont en même temps beaucoup plus fins et plus longs (Fig. 76).

On discute sur la question de savoir si, au début, le peloton consiste en un seul long filament ou en un plus grand nombre de filaments. Cette dernière alternative, conforme à l'opinion de Rabl (VI, 53), me semble la plus vraisemblable.

La colorabilité du peloton par rapport à ce qu'elle était précédemment offre une différence frappante. Plus sont nets et distincts les filaments, plus ils se colorent et plus ils conservent énergiquement aussi la matière colorante, ce qui n'est pas le cas pour la charpente du noyau au repos. En employant la méthode de Graham surtout, les noyaux au repos finissent par se dépouiller de toute la matière colorante, tandis que les noyaux qui se préparent à se diviser et qui sont en voie de division attirent l'attention de l'observateur par leur coloration énergique.

Au début de la formation du peloton, les nucléoles existent encore ; mais ils se rapetissent progressivement et ne tardent pas à disparaître complètement, sans qu'il soit possible, pour le moment, de dire avec certitude ce que devient leur substance.

Pendant que le peloton achève de se former on peut, en observant attentivement, distinguer à la surface du noyau un petit point qui, dans la suite du processus, devient de plus en plus nettement marqué, et que Rabl a appelé le *champ polaire* (Fig. 77). La surface du noyau située vis-à-vis du champ polaire est l'antipode polaire. C'est vers ces points que les filaments nucléiniens commencent à s'orienter de plus en plus nettement. Partant de l'antipode polaire, ils se dirigent jusqu'au voisinage du champ polaire, et « s'incurvent alors en forme d'anses, pour revenir au voisinage de leur point de départ, en décrivant de nombreuses sinuosités, petites, irrégulières et dentelées ». Plus tard, les filaments se raccourcissent en s'épaississant, deviennent moins sinueux et s'écartent un peu plus les uns des autres, de telle sorte qu'alors tout le peloton est devenu beaucoup plus lâche. Leur forme en anse apparaît de plus en plus nettement. Le nombre total des anses ou segments nucléaires est de vingt-quatre, nombre qui est la règle pour les cellules des tissus et pour les cellules spermatiques primordiales de *Salamandra* et du Triton.

En même temps, il s'est formé dans le champ polaire des organes importants de la figure nucléaire, les deux corpuscules polaires et le fuseau. En raison de leur faible colorabilité, de leur petitesse et de leur délicatesse, ces organes sont difficiles à mettre en évidence à ce stade, attendu qu'ils sont plus ou moins masqués par les granulations qui s'accumulent déjà autour d'eux dans le protoplasme. D'après Flemming et Hermann, les préparations réussies montrent deux corpuscules polaires à peu près contigus, provenant probablement de la division d'une seule sphérule primitive. Entre eux apparaît, sous forme de filaments unissants, la première ébauche du futur fuseau.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Deuxième phase de la division

Il convient le mieux de considérer comme le début de la deuxième phase le moment où la membrane nucléaire devient indistincte et se résorbe. Le suc nucléaire se répartissant régulièrement dans le corps de la cellule, les segments nucléaires viennent alors se placer au milieu, dans le protoplasme (Fig. 78). A leur voisinage se trouvent les deux corpuscules polaires, qui

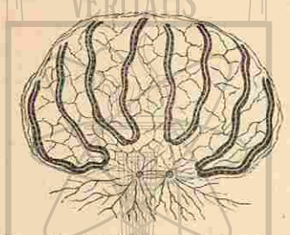


Fig. 77. — *Représentation schématique d'un noyau avec champ polaire dans lequel naissent deux corpuscules polaires et le fuseau.* D'après Flemming, pl. 39, fig. 37.



Fig. 78. — *Noyau d'une spermatomère de Salamandra maculata se préparant à se diviser. Ebauché du fuseau entre les deux corpuscules polaires.* D'après Hermann (VI, 29), pl. 31, fig. 7

sont maintenant plus écartés l'un de l'autre. L'étendue et la netteté de l'*ébauche du fuseau* qui les unit augmente proportionnellement à leur écartement. Le fuseau se montre composé de nombreuses fibrilles très délicates, tendues d'une façon continue d'un corpuscule polaire à l'autre, ainsi que le montrent bien les préparations figurées par Hermann. Maintenant aussi commence à se manifester l'influence des pôles de la figure sur le protoplasme environnant. De nombreux filaments protoplasmiques se groupent radiairement autour de chaque corpuscule polaire, et cela, de telle sorte qu'ils s'irradient surtout vers la région où siègent les segments nucléaires, à la surface desquels ils semblent se fixer. A partir de ce moment le fuseau s'agrandit rapidement, jusqu'à ce qu'il ait atteint les dimensions considérables que nous montre la figure 79.

Pendant ce temps la figure chromatique se modifie beaucoup (Fig. 79). Les segments nucléaires deviennent encore notablement plus courts et plus épais; ils se disposent autour du centre du fuseau en un anneau complet et fermé et présentent alors la disposition régulière décrite par Flemming sous le nom d'*étoile mère*. Les segments nucléaires sont nettement ansiformes. Sans exception ils sont orientés de telle sorte que l'angle de chaque anse est dirigé vers l'axe du fuseau, tandis que ses branches sont tournées vers la surface de la cellule. Les vingt-quatre anses sont situées sensiblement dans le même plan, coupant perpendiculairement le milieu de l'axe du fuseau, et désigné sous le nom de plan équatorial. Ce plan correspond au plan de division futur. Vue de l'un des deux pôles, la figure chromatique a « la forme d'une étoile, dont les rayons sont formés par les branches des anses et dont le centre est traversé par le faisceau de filaments achromatiques constituant le fuseau nucléaire ». C'est de cette façon qu'il est le plus aisé de compter les segments nucléaires : il y en a vingt-quatre.

La deuxième phase comprend encore un phénomène important. Si l'on étudie minutieusement les segments nucléaires (Fig. 79) sur des préparations bien conservées et à l'aide d'un fort grossissement, on constate suivant leur longueur une fente délicate. Chaque filament mère se trouve donc divisé en deux filaments filles parallèles et étroitement unis. Généralement la scission longitudinale s'accomplit déjà au stade du peloton lâche (Fig. 75, B); toujours elle est achevée et très nette à la deuxième phase (étoile mère). Tout ce phénomène, que Flemming a découvert pour la première fois chez *Salamandra*, a été constaté ensuite, tant sur cet objet que sur d'autres, par Van Beneden (VI, 4 *a*), Heuser (VI, 39), Guignard (VI, 23), Rabl (VI, 53) et autres. Il semble s'accomplir partout dans la division indirecte du noyau et est de la plus haute importance pour la compréhension du processus de la division. C'est ce que nous montrerons quand nous nous occuperons de l'interprétation théorique de ce processus.

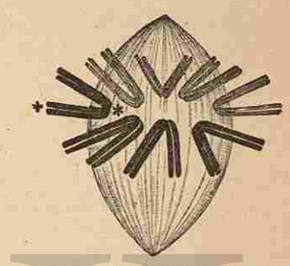


Fig. 79. — *Représentation schématique de la segmentation nucléaire*, d'après Flemming. Stade pendant lequel les segments nucléaires sont disposés à l'équateur du fuseau. Figure empruntée à Hatschek.

Troisième phase de la division

La troisième phase de la division est caractérisée par ce fait que le groupe unique, équatorial, de segments mères se sépare en deux groupes de segments filles, qui s'écartent l'un de l'autre, en sens inverse et viennent se placer au voisinage des deux pôles de la figure nucléaire (Fig. 80, A, B, C). Aux dépens de l'étoile mère, comme s'exprime Flemming, se forment les deux étoiles filles. Ce phénomène difficile à observer s'accomplit de la manière suivante :

Les segments filles issus, par scission longitudinale, d'un même segment mère primitif se séparent l'un de l'autre au niveau de l'angle de l'anse tourné vers le fuseau, et se rapprochent des corpuscules polaires, pendant

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

qu'ils restent encore longtemps unis aux extrémités des branches de l'anse. Finalement ils se séparent aussi en ces points. Il en résulte qu'aux dépens des vingt-quatre anses mères se sont formés deux groupes de vingt-quatre anses filles, qui s'arrêtent à une certaine distance des corpus-

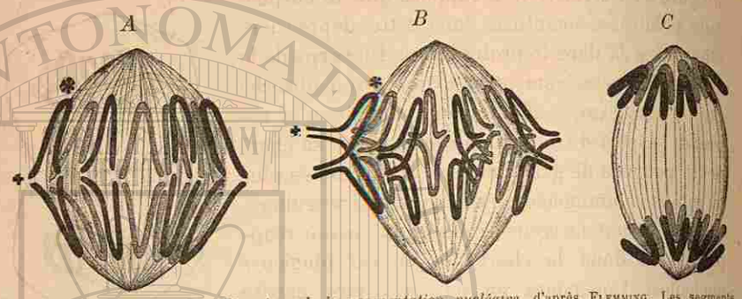


Fig. 80. — *Représentation schématique de la segmentation nucléaire*, d'après Flemming. Les segments s'écartent en deux groupes vers les deux pôles. Figure empruntée à Hatschek.

cules polaires. Jamais ils n'atteignent le pôle même. Entre les deux groupes sont tendus de fins *filaments unissants*, qui procèdent très probablement des fibrilles du fuseau.

Les différentes anses ont « leur angle tourné vers les pôles, tandis que leurs branches sont dirigées en partie obliquement, en partie perpendiculairement, vers le plan équatorial ». Elles sont naturellement beaucoup plus minces que les segments mères ; mais elles se raccourcissent plus tard et, par conséquent, s'épaississent. Au moment de la formation des étoiles filles, elles sont assez écartées les unes des autres. Plus tard elles deviennent plus serrées et alors leur nombre et leur trajet sont de nouveau très difficiles à établir.

Quatrième phase de la division

Pendant la quatrième phase de la division chaque groupe de segments filles se retransforme progressivement en un noyau vésiculeux, au repos (Fig. 81). Les filaments se rapprochent encore plus étroitement, se recourbent fortement et s'épaississent. Leur surface redevient rugueuse et dentelée : ils émettent de petits prolongements externes. Autour du groupe tout entier se forme une membrane nucléaire délicate. La radiation protoplasmique autour du corpuscule polaire s'atténue de plus en plus et bientôt disparaît complètement. Finalement, le corpuscule polaire lui-même et les fibrilles du fuseau ne se distinguent plus. Que se forme-t-il à leurs dépens ? C'est ce que l'on ne sait pas encore avec toute certitude. De même que leur origine, de même leur disparition est encore entourée d'obscurité. Dans la région où se trouvait précédemment le corpuscule polaire, le noyau fille en voie de reconstruction montre une dépression. Rabl la considère comme le début du champ polaire du noyau qui se prépare à se diviser, et il suppose que le corpuscule polaire se maintient dans cette dépression, étant logé là dans le protoplasme du corps de la cellule. Progressivement le noyau, qui a absorbé du suc nucléaire, gonfle, devient sphérique et reprend l'aspect du noyau au repos, avec sa charpente pourvue de granulations nucléiniennes plus ou moins volumineuses et disséminées irrégulièrement. Pendant la reconstruction du noyau réapparaissent dans la charpente un ou plusieurs nucléoles. Cependant on ne sait pas encore avec certitude quelle est l'origine de ces nucléoles.

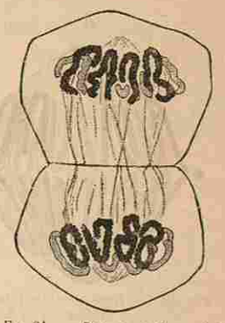


Fig. 81. — *Représentation schématique de la segmentation nucléaire*, d'après Flemming. Aux dépens des segments filles commence à se former le noyau au repos. Figure empruntée à Hatschek.

Quand, au début de la quatrième phase, les deux étoiles filles sont écartées au maximum l'une de l'autre et que s'opère leur transformation en noyaux filles, alors s'accomplit la *division du corps cellulaire* lui-même. Les radiations autour des corpuscules polaires ont atteint leur plus grande extension. On observe un léger sillon à la surface du corps de la cellule. Il correspond à un plan coupant perpendiculairement le milieu de l'axe unissant les deux corpuscules polaires ; nous l'avons désigné plus haut sous le nom de plan de division. « Le sillon commence à se montrer d'un côté seulement, il entoure ensuite peu à peu l'équateur tout entier, mais il reste plus profond du côté où il a débuté que du côté opposé. » (Flemming.) Cet étranglement annulaire s'engage bientôt très profondément à l'intérieur du corps de la cellule, qu'il finit par diviser complètement en deux moitiés sensiblement égales, chacune d'elles contenant un noyau fille en voie de reconstruction. Lorsque l'étranglement est complet, la radiation protoplasmique commence à disparaître.

Beaucoup d'objets permettent de distinguer jusqu'à la fin de la division les fibres unissantes, dont nous avons parlé plus haut et qui sont tendues entre les deux noyaux filles. Lorsque le corps de la cellule est divisé, elles se rompent aussi en leur milieu. Alors on peut parfois distinguer en leur milieu un petit nombre de granulations nettement colorables, que Flemming (VI, 13, 11) appelle *corpuscules intermédiaires* et qu'il considère comme *l'équivalent probable de la plaque cellulaire, qui est mieux développée chez les végétaux*.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

b) Division ou segmentation de l'œuf d'Ascaris megalocephala et de Toxopneustes lividus

Les noyaux des œufs de l'Ascaris se distinguent par la taille et la netteté des corpuscules polaires et par le petit nombre des segments nucléaires: chez une espèce il existe quatre segments nucléaires; chez une autre espèce, deux seulement. On peut y observer surtout nettement un phénomène très important, la multiplication des corpuscules polaires par division. Le moment le plus favorable pour étudier cette division est celui où l'œuf s'est segmenté en deux blastomères et où, de chaque côté du plan de division, il s'est reconstitué aux dépens des quatre anses nucléaires un noyau vésiculeux, à contour irrégulier (Fig. 82). Le noyau présente alors, sur sa face opposée au pôle, plusieurs prolongements lobuliformes: la nucléine est étalée en une charpente lâche. Dans la région de l'ancien pôle de la figure de division on distingue encore le corpuscule polaire, logé dans du protoplasme granuleux, qui contraste avec la masse vitelline de l'œuf: van Beneden appelle ce protoplasme la *sphère attractive;* Boveri lui donne le nom d'*archoplasme*.

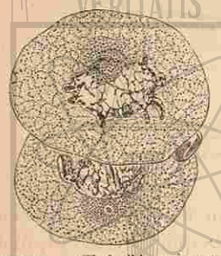


Fig. 82. — *Œuf d'Ascaris megalocephala segmenté en deux. Les noyaux sont au repos et les corpuscules polaires sont encore simples.* D'après Boveri, pl. IV, fig. 74.

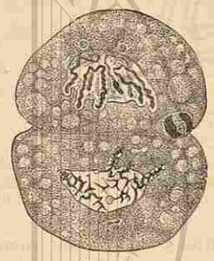


Fig. 83. — *Œuf d'Ascaris megalocephala segmenté en deux. Les noyaux se préparent à la division; les corpuscules polaires sont divisés.* D'après Boveri, pl. IV, fig. 75 et 76.

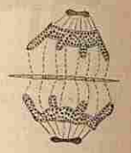


Fig. 84. — *Deux noyaux filles au début de la reconstruction, avec prolongements lobulés. Les corpuscules polaires se multiplient par division.* D'après van Beneden et Neyt, pl. VI, fig. 13.

Généralement avant que le noyau soit rentré au repos complet, parfois même avant que la première segmentation soit achevée, commencent déjà à se manifester les phénomènes préparatoires à une deuxième division. Ces préparatifs débutent par des modifications du corpuscule polaire (Fig. 84). Il s'étire parallèlement au premier plan de segmentation, prend la forme d'un biscuit et se divise par étranglement en deux corpuscules polaires filles, ainsi que van Beneden (VI, 4 *b*) et Boveri (VI, 6, 1888) l'ont découvert. Les deux corpuscules ainsi formés restent longtemps encore

logés dans une sphère granuleuse commune. Ensuite ils s'écartent l'un de l'autre (Fig. 83), ce qui entraîne la division de leur sphère radiée commune en deux sphères distinctes.

La division du corpuscule polaire est le signal du début d'une nouvelle division du noyau, avant même qu'il soit complètement rentré au repos (Fig. 83). La nucléine se ramasse en quatre anses allongées, d'abord garnies de dentelures à leur surface, mais qui redeviennent ensuite lisses. Les quatre anses sont orientées de la même manière que l'étaient les segments nucléaires filles après la première division, de sorte que Boveri (VI, 6) est porté à admettre, ainsi que Rabl (VI, 53) l'avait soutenu avant lui, que les anses dérivent directement des segments nucléaires filles de la division précédente et qu'elles conservent une *individualité propre*, même quand le noyau est au repos. Les angles des anses sont dirigés vers le pôle primitif (champ polaire chez Salamandra), et les extrémités renflées de leurs branches sont tournées vers l'antipode polaire.

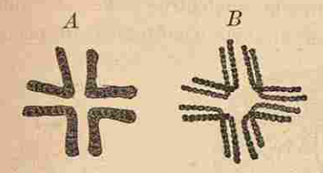


Fig. 85. — A. *Quatre segments nucléaires mères vus par le pôle de la figure nucléaire.* D'après van Beneden et Neyt, pl. VI, fig. 16. *B. Scission longitudinale des quatre segments nucléaires mères en huit segments nucléaires filles.* D'après van Beneden et Neyt, pl. VI, fig. 17.

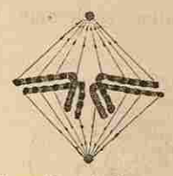


Fig. 86. — Composition du fuseau en deux demi-fuseaux, dont les fibres se fixent sur les segments nucléaires filles. D'après van Beneden et Neyt, pl. VI, fig. 8.

C'est alors que commence la deuxième phase de la division. Les corpuscules polaires avec leurs sphères s'écartent et prennent une position telle que l'axe qui les unit vient se placer soit un peu obliquement, soit parallèlement au premier plan de segmentation. La membrane nucléaire se résorbe. Les quatre segments nucléaires se disposent dans le plan équatorial entre les deux corpuscules polaires, comme nous l'avons indiqué. En même temps le protoplasme s'est nettement irradié autour des corpuscules polaires. Vus par le pôle, les segments nucléaires donnent l'image représentée par la figure 85, A. Ensuite ils se scindent longitudinalement et alors commence la troisième phase de la division (Fig. 85, B). Les segments nucléaires filles ainsi formés se séparent et s'écartent vers les deux pôles opposés. E. van Beneden (VI, 4 *b*) et Boveri (VI, 6) attribuent aux fibres du fuseau un rôle actif dans l'accomplissement de ce phénomène (Fig. 86). Dans leur opinion, le fuseau chez Ascaris se compose de deux demi-fuseaux indépendants l'un de l'autre; chacun d'eux se compose de nombreuses fibres protoplasmiques, qui convergent vers le corpuscule polaire

et s'y fixent par une de leurs extrémités, tandis que leurs extrémités opposées divergent, se rapprochent des anses nucléaires et se fixent en différents points des segments filles dirigés de leur côté. Les quatre segments



Fig. 87. — *A. Un groupe de quatre segments nucléaires filles, vu du pôle ; les renflements terminaux des anses sont très nettement marqués.* D'après van Beneden et Neyt, pl. VI, fig. 19. *B. Reconstruction du noyau aux dépens des quatre segments nucléaires filles.* Figure schématique d'après van Beneden et Neyt, pl. VI, fig. 20. *C. Stade de repos du noyau, vu du pôle.* D'après van Beneden et Neyt, pl. VI, fig. 21.

filles s'écartent du plan équatorial et sont attirés vers le corpuscule polaire, grâce au raccourcissement de ces fibres déterminé par une contraction.

Pendant la quatrième phase le corps de la cellule s'étrangle et les noyaux filles se reconstituent. D'après van Beneden, la reconstruction de chaque noyau fille a lieu (Fig. 87) à la suite de l'absorption par les quatre anses chromatiques (A) d'un liquide émanant du protoplasme et qui devient le suc nucléaire. Les quatre anses chromatiques s'imbibent de ce liquide à la façon d'une éponge et se renflent en des tubes épais (B). La nucléine se répartit en granulations, réunies par de fins filaments et placées surtout à la surface des tubes. Ces derniers finissent par se fusionner par leurs parties moyennes. Il en résulte la formation d'un noyau vésiculeux, lobulé, imprégné de suc nucléaire (Fig. 87, C, qui se sépare du protoplasme par l'intermédiaire d'une membrane : la substance chromatique se montre alors de nouveau répartie sur une fine charpente.

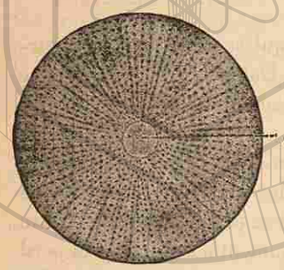


Fig. 88. — *Œuf d'un Echinoderme au moment où la fécondation vient de s'achever.* D'après O. Hertwig, Embryologie, fig. 20. Le noyau ovulaire et le noyau spermatique se sont fusionnés pour former le noyau de segmentation (*ns*), situé au centre d'une radiation protoplasmique.

Tandis que les œufs d'Ascaris se prêtent particulièrement bien à l'étude des corpuscules polaires et des segments nucléaires, les petits œufs des Échinodermes (Hertwig, VI, 30*a* ; Fol., VI, 19 *a*) et de quelques autres Invertébrés offrent d'autres avantages. C'est ainsi qu'ils nous montrent surtout bien, sur le vivant, les *radiations du protoplasme*. Etudions-les d'un peu plus près.

Quelques minutes après la fécondation (Fig. 88), on voit, dans l'œuf vivant

des Échinodermes, le petit noyau de segmentation apparaître comme une vésicule sphérique, claire, au milieu du vitellus : il est entouré par des radiations protoplasmiques, disposées comme les rayons lumineux émanant du soleil. La radiation se montre aussi clairement pendant la vie, dans ces œufs, parce que les nombreuses petites granulations logées dans le vitellus sont aussi disposées passivement en séries rayonnantes. Peu de temps après, ce système radié, qui trouve son explication dans les phénomènes de la fécondation, commence à pâlir et à se transformer peu à peu en deux systèmes rayonnants qui apparaissent en des points opposés du noyau. D'abord petits, ils deviennent de plus en plus nets de minute en minute, en même temps qu'ils s'agrandissent : finalement ils s'étendent de nouveau dans toute la sphère, qu'ils divisent en deux masses radiairement disposées autour d'un centre d'attraction (Fig. 89).

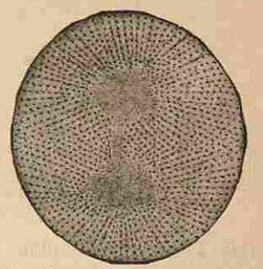


Fig. 89. — *Œuf d'un Echinoderme qui se prépare à la division. Dessiné d'après l'objet vivant.* D'après O. Hertwig, Embryologie, fig. 27. Le noyau n'est plus visible sur le frais ; à sa place s'est formée une figure en forme d'haltère.

Au milieu des deux radiations on distingue, dès leur apparition, une petite tache homogène, qui se serre contre la surface du noyau et est dépourvue de granulations. Dans cette tache se trouve logé le corpuscule polaire, qui échappe complètement à l'observation sur l'objet vivant.

Plus les radiations deviennent nettes et prennent d'extension, plus augmentent autour des corpuscules polaires les amas de protoplasme dépourvus de granulations, en même temps qu'ils s'écartent l'un de l'autre progressivement avec les pôles. Comme en ce moment aussi le noyau perd sa forme vésiculeuse et prend la structure fusiforme si bien décrite ailleurs, mais qui échappe complètement à l'observation, sur le vivant, en raison de sa délicatesse, il apparaît alors dans le vitellus granuleux l'image caractéristique représentée par la figure 89, image que l'on peut comparer à une *haltère*. Les deux amas de protoplasme homogène, au centre desquels sont situés les pôles de la figure de division, correspondent aux deux extrémités renflées de l'haltère. La bande homogène qui les unit représente la place où se trouvait aux stades précédents le noyau maintenant invisible, qui s'est transformé en un fuseau, dont les deux extrémités atteignent les corpuscules polaires. Autour de l'haltère homogène, la masse de vitellus granuleux est disposée en deux systèmes radiés, que Fol a appelés *amphiaster* (*étoile double*).

Alors l'œuf, au début sphérique, commence à s'allonger dans le sens de l'axe de l'haltère et rapidement il passe par la dernière phase de la divi-

sion (Fig. 90, A). Un sillon annulaire se forme à la surface de l'œuf, suivant un plan coupant perpendiculairement le milieu du grand axe de l'haltère.

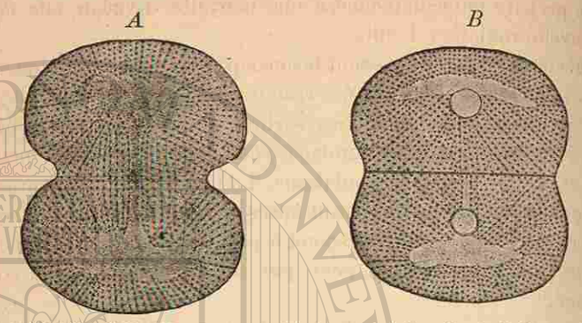


Fig. 90. — *A. Œuf d'un Echinoderme au moment de la segmentation.* D'après O. Hertwig, Embryologie, fig. 29. Un sillon annulaire s'engage dans le vitellus et le divise en deux parties égales suivant un plan coupant perpendiculairement le milieu de l'axe du noyau et de l'axe longitudinal de l'haltère. *B. Œuf d'un Echinoderme après la segmentation en deux.* D'après O. Hertwig, Embryologie, fig. 29. Dans chacun des deux produits de division s'est formé un noyau fille vésiculeux. La disposition radiée du protoplasme commence à devenir moins nette. Les deux figures ont été dessinées d'après l'objet vivant.

Ce sillon s'approfondit rapidement et divise la substance de l'œuf en deux moitiés égales, chacune d'elles contenant la moitié du fuseau avec un groupe de segments nucléaires filles, la moitié de l'haltère et un système radié protoplasmique.



Fig. 91. — *Figure nucléaire d'un œuf de Strongylocentrotus, une heure vingt minutes après la fécondation. Œuf traité par les réactifs.*



Fig. 92. — *Fragment de l'hémisphère supérieur d'un œuf de Rana temporaria un quart d'heure après l'apparition du premier sillon de division, au moment où le sillon frangé est le plus net et le plus beau.* D'après Max Schultze, pl. I, fig. 2.

Lorsque le processus d'étranglement est près d'être achevé, les deux moitiés de l'œuf ne se touchent plus que par un point de leur surface, au voisinage du manche de l'haltère. Mais après que la segmentation est terminée, elles se remettent en contact intime par toute l'étendue du plan de division ; elles s'aplatissent donc l'une contre l'autre et chacune d'elles prend à peu près la forme d'un hémisphère (Fig. 90, B).

Pendant ce temps le noyau redevient visible dans l'objet vivant. Vers le point de continuité entre le manche et l'extrémité renflée de l'haltère, c'est-à-dire à quelque distance du corpuscule polaire, apparaissent, dans chaque blastomère, quelques petites vacuoles, dont la formation est due à ce que les segments nucléaires filles s'imbibent de suc nucléaire. Ces vacuoles se fusionnent en-

suite rapidement en un vésicule sphérique, le noyau-fille (Fig. 90, B). La radiation protoplasmique devient de plus en plus indistincte, et, si la cellule se prépare immédiatement à une nouvelle division, elle fait place à une nouvelle radiation double.

Les œufs des Échinodermes sont beaucoup moins favorables que ceux de l'Ascaris à une étude au moyen des réactifs et surtout à l'étude des figures chromatiques. Les anses nucléaires surtout sont très petites et très nombreuses, de sorte que, même examinées sous de forts grossissements, elles offrent l'aspect de petites granulations. La figure 91 nous représente un fuseau de division, tel qu'il apparaît après le traitement par les réactifs et les matières colorantes. Il correspond à peu près à l'état de l'œuf vivant représenté par la figure 89 et peut, par conséquent, servir à compléter cette image.

Dans les très gros œufs, renfermant beaucoup de vitellus, comme par exemple les œufs de la Grenouille, le processus de l'étranglement du vitellus exige beaucoup de temps : il en résulte que la seconde division peut déjà commencer avant que la première soit entièrement achevée. Dans les œufs de la Grenouille on peut observer encore un phénomène intéressant, qui a été décrit (VI, 68) sous le nom de *sillon frangé* (Fig. 92). Le premier sillon commence à apparaître sur une petite étendue de l'hémisphère pigmenté (en noir) de l'œuf et dirigé vers le haut. Il s'allonge en même temps qu'il s'approfondit et, en une demi-heure, il s'étend sur toute la périphérie de l'œuf : il se montre donc en dernier lieu sur l'hémisphère clair, inférieur de l'œuf, et c'est là aussi qu'il est le moins profond. Au moment de son apparition, ce premier sillon n'est pas lisse, mais il est pourvu lui-même de nombreux petits sillons, au nombre de 60 à 100 de chaque côté et disposés généralement à angle droit sur ses deux faces (Fig. 92). Cette disposition est surtout très nette au moment où le sillon de division atteint le tiers de la circonférence de l'œuf. Il naît ainsi une figure très intéressante, comparable à une longue vallée creusée entre deux montagnes et dans laquelle déboucheraient de part et d'autre de nombreuses vallées latérales. Plus la segmentation avance et plus s'approfondit le sillon principal, plus aussi diminue le nombre des franges latérales, qui finissent même par disparaître complètement.

Le sillon frangé est un phénomène qui est en connexion avec la contraction du protoplasme lors de l'étranglement.

c) Division des cellules végétales

Pour se convaincre de la grande concordance qui existe en ce qui concerne la division nucléaire entre les cellules animales et les cellules végé-

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

tales, il faut étudier la *couche protoplasmique pariétale du sac embryonnaire de Fritillaria imperialis*. Cet objet, de même d'ailleurs que le sac embryonnaire d'autres Liliacées, convient particulièrement bien à l'étude des figures nucléaires, parce que la couche protoplasmique est très mince et qu'à certains moments elle renferme de nombreux noyaux aux diverses phases de la division (Strasbürger, VI, 71 à 73 ; Guignard, VI, 23).

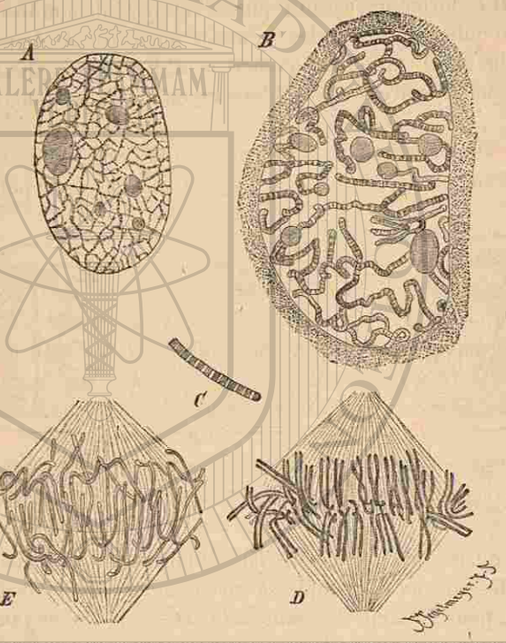


Fig. 93. — *Fritillaria imperialis. Noyaux au repos et à diverses phases de la division, examinés dans la couche protoplasmique pariétale de la figure* 123. D'après Strasbürger, Bot. Prakt., fig. 191. *A*, noyau au repos ; *B*, filament épais, pelotonné et non segmenté ; *C*, fragment du même filament, plus fortement grossi ; *D*, fuseau nucléaire avec segments scindés longitudinalement ; *E*, séparation et écartement des segments nucléaires filles. *A*, *B*, *D* et *E*, grossis 800 fois ; *C*, grossi 1100 fois.

Le grand noyau au repos possède une charpente de linine à mailles étroites (Fig. 93, A), à la surface de laquelle sont réparties assez uniformément de nombreuses granulations nucléiniennes délicates. Il existe plusieurs nucléoles, de diverses tailles, situés entre les mailles de la charpente et appliqués contre elle. D'après Strasbürger, pendant que le noyau se prépare à se diviser, toute la charpente se transforme en un seul filament assez épais et sinueux, qui présente une striation transversale (C) semblable à celle que Balbiani (II, 3) a observée dans les noyaux des larves de *Chironomus* (Fig. 27). Strasbürger explique cette striation en admettant

que le filament se compose d'une quantité de disques nucléiniens disposés les uns derrière les autres et séparés par de minces cloisons de linine intercalées.

Plus tard, la membrane nucléaire se résorbe, les nucléoles se fragmentent en petits corpuscules et disparaissent ; les filaments nucléiniens se raccourcissent, s'épaississent et fournissent vingt-quatre segments nucléaires. Il se forme un fuseau typique, composé de nombreuses fibrilles délicates ; au milieu du fuseau les segments nucléaires se disposent en une couronne (Fig. 93, D). Guignard a récemment démontré la présence de deux corpuscules polaires avec leurs sphères rayonnantes, aux deux extrémités du fuseau.

Les segments nucléaires se scindent ensuite longitudinalement. Puis, les segments filles se séparent et se dirigent vers les deux pôles, au nombre de vingt-quatre de chaque côté (E) et fournissent ainsi les bases fondamentales des noyaux filles, qui se reconstituent de la façon que nous avons décrite pour *Salamandra maculata*. Dès que les noyaux filles ont repris l'aspect vésiculeux, il réapparaît plusieurs nucléoles.

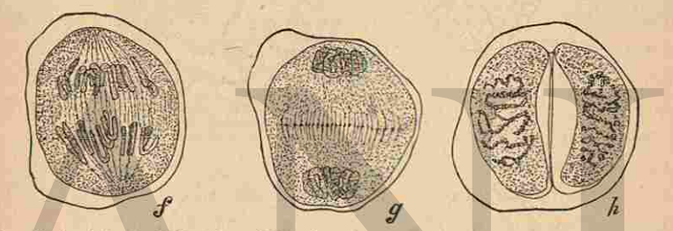


Fig. 94. — *Trois stades de division des cellules mères des grains de pollen. Fritallaria persica.* D'après Strasbürger, fig. 188. *f*, écartement des segments nucléaires filles ; *g*, formation du peloton fille et de la plaque cellulaire ; *h*, trajet du filament nucléaire dans les noyaux filles et membrane cellulosique complètement formée. Grossissement : 800 diamètres.

S'il est vrai que jusqu'ici il existe une concordance complète avec ce qui se passe dans les cellules animales, cependant, à la fin du processus, nous voyons se manifester une différence importante et intéressante : *il se forme une plaque cellulaire*. Pour étudier cette formation *les stades de division des cellules mères des grains de pollen* et quelques autres objets encore conviennent mieux que le sac embryonnaire de *Fritillaria*, parce que dans le sac embryonnaire la division nucléaire n'est pas immédiatement suivie de la division cellulaire.

La description que nous allons donner se rapporte aux *cellules mères des grains de pollen de Fritillaria persica* (Fig. 94). Lorsque les segments nucléaires filles se sont écartés en deux groupes, entre eux sont tendus de fins *filaments unissants*, que Strasbürger (VI, 73) fait dériver de la por-

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

tion moyenne des fibrilles du fuseau (Fig. 94 *f*). Au milieu des filaments unissants naissent, après peu de temps, de petits renflements, ayant l'aspect de granulations réfringentes (Fig. 94 *g*). Ces granulations sont très régulièrement disposées, de telle sorte qu'elles se montrent, sur une coupe optique côte à côte, en une série. Dans leur ensemble elles constituent donc un disque, formé de granulations et situé dans le plan de division à mi-distance entre les deux noyaux filles. Strasbürger a donné à ce disque le nom de *plaque cellulaire*. Flemming (VI, 13, II) pense avoir trouvé dans des cellules animales un rudiment de plaque cellulaire représenté par les *corpuscules intermédiaires*, que nous avons fait connaître page 179.

Chez les végétaux la plaque cellulaire est en connexion intime avec la formation de la membrane cellulosique, qui est le dernier terme du processus de la division (Fig. 94 *h*). « Elle s'étend finalement, dit Strasbürger, dans toute l'étendue du diamètre de la cellule; ses éléments se fusionnent et forment une cloison, qui divise la cellule mère en deux cellules filles. » Bientôt il apparaît une mince membrane de cellulose à l'intérieur de la plaque cellulaire. Pendant ce temps les filaments unissants disparaissent, d'abord au voisinage des noyaux filles, puis au voisinage de la membrane cellulosique.

Les petits corpuscules de substance spécifique, qui s'accumulent sous forme de granulations au milieu des filaments unissants, pour constituer la plaque cellulaire peuvent, d'après ce que nous avons dit, être désignés sous le nom de *formateurs de la membrane cellulaire*. Nous y reviendrons plus loin.

a) Remarques historiques et questions controversées relatives a la segmentation nucléaire

Dès le début de 1870, les travaux de Butschli (VII, 6), de Strasbürger (VI, 71), de Hertwig (VI, 30 *a*) et de Fol (VI, 19 *a*) firent connaître dans leurs grandes lignes les modifications que subit le noyau lors de la division. On découvrit le fuseau nucléaire, l'accumulation de granulations réfringentes, colorables par le carmin, au milieu du fuseau (plaque nucléaire de Strasbürger), la répartition consécutive des granulations en deux groupes ou plaques nucléaires filles et la formation des noyaux filles vésiculeux aux dépens de ces dernières. De même on connut les figures radiées (étoiles, amphiaster de Fol) aux extrémités du fuseau, et Fol et moi nous décrivîmes dans ces figures des corpuscules très réfringents, les corpuscules polaires, que nous figurâmes nettement et que nous considérâmes comme des centres d'attraction. Il fut enfin définitivement établi

que, lors de la division cellulaire, le noyau ne disparaît pas (karyolyse, Auerbach, VI, 2 *a*), mais se métamorphose. Ayant ensuite démontré par mes recherches sur la maturation de l'œuf, notamment chez *Asteracanthion* et *Nephelis*, et par la découverte des phénomènes intimes de la fécondation, que le noyau ovulaire n'est pas une néoformation, mais dérive d'éléments figurés de la vésicule germinative, et qu'il s'unit, pour former le noyau de segmentation, avec le noyau spermatique dérivant de la tête du spermatozoïde, c'est-à-dire du noyau transformé de la cellule spermatique, il en résultait cette loi importante que, de même que toutes les cellules de l'organisme animal proviennent de l'œuf fécondé, de même aussi tous les noyaux dérivent du noyau de segmentation. (*Omnis nucleus e nucleo*. Flemming, VI.)

Le schéma de la division nucléaire et de la division cellulaire, tel qu'il fut établi dans les mémoires que nous venons de citer, a été reconnu exact dans ce qu'il a d'essentiel; mais en même temps cette découverte provoqua d'autres découvertes et souleva d'autres questions nombreuses, qui attendent encore partiellement leur solution. Ces questions, nous pouvons brièvement les résumer de la manière suivante : Il s'agissait de poursuivre, dans tous leurs détails, les mouvements qu'exécutent, lors de la division, les diverses parties du noyau et des figures de division, c'est-à-dire les transformations des granulations nucléiniennes, de la charpente linienne, des fibres du fuseau, des corpuscules polaires, des nucléoles, etc. Abstraction faite de la découverte d'objets de recherches favorables, tels que les noyaux des larves de Salamandre (Flemming) et les œufs d'*Ascaris megalocephala* (Van Beneden), des progrès ont pu s'accomplir dans cette voie, grâce à l'emploi des nouveaux objectifs à immersion homogène et apochromatiques et grâce à l'application plus heureuse de divers réactifs et des matières colorantes.

Les principaux progrès se rapportent pour le moment à l'étude des figures produites par les transformations de la nucléine. Nous les devons, avant tout, aux recherches importantes de Flemming (VI, 12 à 17) et aux travaux classiques de van Beneden (VI, 4), de Rabl (VI, 53), de Boveri VI, 6), de Strasbürger (VI, 71 à 73) et de Guignard (VI, 23).

Flemming, qui s'est occupé spécialement de la division nucléaire dans les tissus des larves de Salamandre, a distingué avec grande netteté, dans la figure nucléaire, la partie achromatique et la partie chromatique : les fibres du fuseau et les radiations protoplasmiques qui ne se colorent pas, et les anses ou segments nucléaires qui se colorent et qui sont appliqués à la surface des éléments achromatiques. Il a découvert ce fait important que les segments nucléaires se divisent longitudinalement. Heuser, Guignard, van Beneden et Rabl ont démontré ensuite, d'une façon indépen-

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

dante et en étudiant des objets différents, que les moitiés des filaments divisés s'écartent les unes des autres vers les pôles du noyau et fournissent les éléments fondamentaux des noyaux filles.

Quant aux changements matériels en rapport avec la formation du fuseau et des corpuscules polaires ainsi qu'avec la disparition des nucléoles, ils ont été beaucoup moins explorés.

En ce qui concerne le *fuseau*, les vues des auteurs diffèrent essentiellement, non seulement sur son origine, mais même sur sa structure. Tandis que les premiers auteurs étaient d'avis que le fuseau se compose de



Fig. 95. — Composition du fuseau en deux demi-fuseaux, dont les fibres se fixent sur les segments nucléaires filles. D'après van Beneden et Neyt, pl. VI, fig. 8.

Fig. 96. — *Noyau d'une spermatomère de Salamandra maculata se préparant à se diviser. Ebauche du fuseau entre les deux corpuscules polaires.* D'après Hermann (VI, 29), pl. 31, fig. 7.

fibrilles très fines, tendues d'un pôle à l'autre, d'une façon continue, van Beneden (VI, 4 *b*) et Boveri (VI, 6) admettent qu'elles sont interrompues à l'équateur; ils opposent à l'ancienne manière de voir cette idée nouvelle que le *fuseau se compose en réalité de deux demi-fuseaux distincts* (Fig. 95). Selon ces auteurs, les demi-fuseaux se fixent directement aux segments nucléaires par une des extrémités de leurs fibres. Ils fondent sur ce fait un mécanisme de la division du noyau; ils admettent qu'après la division des segments nucléaires en segments filles, ces derniers sont attirés vers les pôles opposés, grâce à un raccourcissement ou une contraction des fibres du fuseau, qu'ils comparent à des fibrilles musculaires.

Contrairement à cette manière de voir, Flemming (VI, 14), pour les cellules de la Salamandre, et Strasbürger (VI, 72), pour les cellules végétales, soutiennent encore leur ancienne opinion, savoir qu'il y a des fibres du fuseau qui sont tendues sans interruption d'un pôle à l'autre pôle. Mais particulièrement probantes en faveur de l'existence d'une ébauche unique du fuseau sont les observations de Hermann, que j'ai relatées plus haut et qui rappellent ma description et mes figures de la formation du fuseau aux dépens de la vésicule germinative chez *Asteracanthion* (VI, 30 *a*, pl. VIII, Fig. 3 et 4). Dans l'un et l'autre cas, il se

forme entre les pôles encore rapprochés (Fig. 96) un très petit fuseau unique, à un moment où les segments nucléaires sont encore éloignés de lui et ne le cachent nullement; ce n'est que peu à peu que ce fuseau s'accroît jusqu'à atteindre son volume définitif et cela, grâce à l'allongement considérable de ses fibres.

Ces opinions contraires s'expliquent, ainsi que l'a déjà fait observer Hermann, par ceci que ce que van Beneden et Boveri appellent des demi-fuseaux est tout autre chose que le fuseau des auteurs plus anciens. Van Beneden et Boveri comprennent sous ce nom une partie de la figure radiée protoplasmique qui part des pôles comme centres, et notamment tous ces filaments protoplasmiques qui gagnent l'équateur au voisinage des segments nucléaires. Le vrai fuseau siège seulement en dedans de ces filaments protoplasmiques et des segments nucléaires. Hermann lui donne donc, pour le distinguer du fuseau de van Beneden, le nom de *fuseau central*. Le qualificatif « central » me paraît absolument superflu, d'abord parce que le nom de fuseau est donné à cette partie de la figure nucléaire, ce qui fait que les radiations protoplasmiques qui se rendent du pôle aux segments nucléaires et que Van Beneden et Boveri ont décrites comme demi-fuseaux devraient recevoir un autre nom, en supposant que ce nom fût nécessaire. En second lieu, le terme fuseau ne conviendrait plus pour désigner cette formation.

Une autre question controversée, c'est l'*origine matérielle des fibres du fuseau*. Beaucoup d'auteurs ont une tendance à les dériver du protoplasme, qui pénétrerait entre les filaments nucléiniens après la résorption de la membrane nucléaire (Strasbürger, VI, 72; Hermann, VI, 29, etc.). J'ai soutenu naguère et je soutiens encore aujourd'hui que, abstraction faite des radiations polaires, qui appartiennent au corps protoplasmique de la cellule, les différentes parties structurales de la figure nucléaire dérivent des différentes substances du noyau au repos. Je cherche dans la charpente de linine les éléments matériels du fuseau et des filaments unissants qui en proviennent plus tard. Flemming aussi a défendu la même opinion, que ne contestent pas non plus les études microchimiques de Zacharias. Toutefois, voici des faits qui me semblent plaider surtout en faveur de cette manière de voir.

Chez une foule d'organismes monocellulaires, chez *Euglypha* (Schewiakoff, VI, 65 *b*), pendant la division nucléaire des Infusoires et des Actinosphères (R. Hertwig, VI, 82 et 83), les noyaux restent séparés du corps protoplasmique par une fine membrane, pendant les différentes phases de la division. Il n'est donc pas douteux qu'ici les fibres du fuseau se sont formées aux dépens de la substance achromatique du noyau. D'autres cas semblables se rencontrent encore çà et là dans le règne animal. Chez certains

Mollusques (*Pterotrachea*, *Phyllirhoë*), Fol (VI, 19 *a*) et moi (VI, 30 *a*), nous avons observé que le fuseau polaire se forme à l'intérieur de la vésicule germinative (Fig. 97, A et B), qui est d'ailleurs ici peu volumineuse, alors que la membrane nucléaire existe encore. Admettre que dans ce cas du protoplasme pénètre à l'intérieur du noyau me paraît plus que risqué. Il n'est, en outre, pas douteux pour moi que les filaments unissants, qui dans les spermatomères de l'*Ascaris* sont tendus entre les segments nucléaires écartés, ne dérivent de la charpente de linine. Il est vrai que sur cet objet je n'ai pu observer la formation d'un fuseau typique.



Fig. 97. — *A. Œuf fraîchement pondu de Phyllirhoë : vésicule germinative en voie de transformation en fuseau.* Préparation à l'acide acétique. Hertwig, pl. XI, fig. 2. *B. Œuf fraîchement pondu de Phyllirhoë : vésicule germinative dans laquelle le fuseau est vu à la coupe optique transversale.* Préparation à l'acide acétique. Hertwig, pl. XI, fig. 6.

L'*origine des corpuscules polaires* doit encore être rangée au nombre des questions controversées. Décrits et figurés dès le début de 1870, les corpuscules polaires ont été considérés pour la première fois, par van Beneden (VI, 4 *a*), comme des parties constitutives spéciales de la figure de division nucléaire. Cet auteur est parvenu à les différencier nettement des parties voisines, en se servant d'une solution de couleurs d'aniline dans la glycérine au tiers. Peu de temps après, van Beneden et Boveri (VI, 4 *b* et 6) faisaient simultanément et indépendamment l'un de l'autre, cette importante découverte que les *corpuscules polaires se multiplient par division*, fait que j'ai pu confirmer plus tard pour les cellules spermatiques de l'*Ascaris* (VI, 34). Van Beneden avait conclu de ses observations, que les *corpuscules polaires sont, au même titre que les noyaux, des organes permanents de la cellule* et qu'ils devaient en tout temps se trouver dans le protoplasme comme organes distincts. Cette manière de voir a trouvé un certain appui dans les découvertes faites par Flemming (VI, 17), Solger (VI, 70) et Heidenhain (II, 16), à savoir que dans beaucoup de cellules, comme les corpuscules lymphatiques, les cellules pigmentées, il existe un corpuscule polaire avec une sphère rayonnante, dans le protoplasme, même à un moment où le noyau se trouve au repos complet (p. 54, Fig. 34 à 36).

La connaissance des corpuscules polaires a fait, dans une autre direction, des progrès importants grâce à l'étude du phénomène de la fécondation. Déjà en 1884, j'ai exprimé l'idée (VI, 85) que lors de la fécondation un corpuscule polaire est amené dans l'œuf par le spermatozoïde et que, selon toute apparence, c'est la pièce intermédiaire ou col du spermatozoïde qui fournit le centre attractif de la radiation qui précède le noyau spermatique. Je le comparais « à cette minime quantité de substance peu colorable, mais distincte du protoplasme, qui existe aux extrémités du fuseau de division (substance polaire et corpuscule polaire) », et j'arrivais à conclure que, « si cette comparaison est exacte, *les radiations protoplasmiques qui apparaissent lors de la fécondation et de la division cellulaire ont une cause commune dans la présence d'une seule et même substance* ».

R. Hertwig (VI, 84) s'exprima aussi sur l'identité de la substance polaire, de la pièce intermédiaire du spermatozoïde et de la substance des nucléoles vrais. Boveri (VI, 7) admit également que le spermatozoïde introduit dans l'œuf un corpuscule polaire ou centrosome. Les importantes découvertes de Fol (VII, 14), que je décrirai plus loin, et celles de Guignard (VI, 23 *b*) ont établi définitivement que le noyau ovulaire, aussi bien que le noyau spermatique, possède un corpuscule polaire propre. Pendant que ces noyaux se fusionnent, les corpuscules polaires se divisent ; puis leurs moitiés se fusionnent deux à deux, de façon à former deux corpuscules polaires nouveaux, qui occupent les extrémités du fuseau de division.

En dépit de ces découvertes, il est une question qui n'est pas encore éclaircie. *Les corpuscules polaires sont-ils des organes permanents se rattachant au protoplasme*, sont-ils pendant la période de repos constamment logés dans le protoplasme et ne se mettent-ils en relation avec le noyau que pendant la division, *ou bien doivent-ils être considérés comme des éléments spéciaux du noyau*, au même titre que les segments nucléaires, les fibres du fuseau, les nucléoles, etc. ? Dans ce dernier cas, pendant la période de repos, ils devraient être logés dans le noyau lui-même et ne se mettre en relation avec le protoplasme que pendant la division.

Les matériaux étudiés jusqu'à ce jour sont encore insuffisants pour permettre de répondre à cette question. Il est difficile de suivre les mouvements de la substance polaire avant, pendant et après la division nucléaire, comme on a pu le faire pour la nucléine, parce que les corpuscules polaires sont extraordinairement petits et parce que l'on n'est pas encore parvenu à les mettre en évidence, en toutes circonstances, au moyen des matières colorantes. Même pendant la division nous distinguons les corpuscules polaires surtout à cause des radiations protoplasmiques qui les entourent. Or, au stade de repos, ces radiations ne s'observent pas.

Diverses circonstances tendent à prouver que le *corpuscule polaire dérive du noyau*. En premier lieu, abstraction faite d'un petit nombre de cas, on ne peut parvenir à trouver dans le protoplasme rien qui corresponde à cet élément. En second lieu, au début de la division, le corpuscule polaire apparaît tout à fait contre la surface de la membrane nucléaire (Fig. 98) et ce n'est que plus tard qu'il s'écarte davantage du noyau à l'intérieur du protoplasme. En troisième lieu, au moment de l'apparition du

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

corpuscule polaire, la membrane nucléaire est fréquemment affaissée, déprimée, comme si du suc nucléaire était sorti par un petit orifice de la membrane. En quatrième lieu, dans beaucoup de cellules, l'apparition du corpuscule polaire coïncide avec la disparition des nucléoles.

La question de l'origine du corpuscule polaire m'a souvent occupé et j'y ai consacré une bonne somme de travail inutile, tout récemment encore dans mes recherches sur l'ovogenèse et la spermatogenèse chez les Nématodes. Je n'ai pu me former une opinion certaine à cet égard. Bien que pour le moment la plupart des auteurs considèrent les corpuscules polaires



Fig. 98. — *Noyau d'une spermatomère d'Ascaris megalocephala bivalent.* La nucléine est disposée en filaments répartis en deux groupes. Première apparition du corpuscule polaire ; atrophie du nucléole, pl. III, fig. 7.

Fig. 99. — *A. Nucléoles avec granulations en voie de résorption*, pl. III, fig. 4. *B, noyau d'une spermatomère d'Ascaris megalocephala bivalent, pris à l'extrémité de la zone d'accroissement.* Mélange chromo-osmique faible de Flemming. Coloration à la fuchsine acide, pl. III, fig. 5. *C, noyau d'une spermatomère d'Ascaris megalocephala bivalent, prise au milieu de la zone de division.* Même traitement, pl. III, fig. 9.

comme appartenant au protoplasme, cependant il faut se garder de bannir complètement la possibilité de leur origine nucléaire.

Un dernier point encore peu éclairci, c'est *le sort des nucléoles*, leur disparition au début de la division nucléaire et leur réapparition dans les noyaux filles. Quelles transformations matérielles s'accomplissent alors? La question est d'autant plus difficile à résoudre que dans beaucoup de cas les nucléoles sont formés de deux substances chimiques distinctes (p. 50).

Abstraction faite de leurs relations, signalées plus haut, avec les corpuscules polaires, il me semble que *les nucléoles se fragmentent en petites particules lorsque le noyau se prépare à la division et que ces petits fragments se répartissent sur les segments nucléaires.*

Dans les spermatomères de l'*Ascaris* durcies par le liquide de Flemming étendu, la nucléine perd sa colorabilité, tandis que les nucléoles se teintent en rouge foncé par la fuchsine acide (Fig. 99, A et B). J'ai constaté alors que, dans les stades préparatoires à la division, le nucléole se fragmente en plusieurs pièces, dont les plus petites se résolvent, en même temps que des fragments semblables colorés en rouge foncé se trouvent appliqués sur les filaments nucléaires. Lorsque plus tard les segments

nucléaires sont complètement formés et le nucléole entièrement disparu (Fig. 99, C), alors apparaissent les corpuscules polaires à la surface du noyau et en même temps chaque segment nucléaire renferme un corpuscule rouge foncé, qui se comporte vis-à-vis des matières colorantes comme la substance du nucléole.

Quelques autres réactions intéressantes des matières colorantes plaident encore en faveur de l'incorporation de la substance nucléolaire dans les segments nucléaires, mais probablement à l'état de fragments beaucoup plus réduits. Ainsi que Wendt l'a observé chez les végétaux, la charpente nucléinienne des noyaux du sac embryonnaire de diverses Liliacées se teinte en *bleu verdâtre* par le mélange de fuchsine et de vert d'iode, tandis que les nucléoles prennent une coloration *rouge*. Au contraire, pendant les stades de la division dans lesquels les nucléoles n'existent plus, les segments nucléaires se colorent en *violet*. Lorsque plus tard les nucléoles réapparaissent dans les noyaux filles, les filaments nucléaires reprennent la coloration bleu verdâtre. Wendt explique ces changements de coloration en admettant que pendant la division la substance nucléolaire est absorbée par les segments nucléaires et qu'après la division elle en sort pour former les nucléoles des noyaux filles.

Flemming (VI, 13, 1891) et Hermann ont constaté dans des cellules animales un changement de coloration des segments nucléaires marchant parallèlement avec la résorption et la réapparition des nucléoles : ce changement, ils l'ont observé en employant des doubles colorations, safranine et hématoxyline, safranine et mauvéine, safranine et gentiane, etc. « Il me paraît remarquable, dit à ce propos Flemming, qu'aux stades où les nucléoles existent, ou bien vont disparaître, ou bien viennent de réapparaître, la figure chromatique a une tendance à se colorer en bleu, tandis que quand les nucléoles sont complètement disparus, la figure chromatique est safranophile, comme le sont les nucléoles eux-mêmes. »

2° *Division nucléaire par étranglement* (*division directe du noyau, fragmentation, amitose, division amitosique*)

On peut opposer aux phénomènes compliqués qui caractérisent la segmentation nucléaire un mode de division nucléaire en apparence très simple, qui s'accomplit dans un petit nombre d'espèces de cellules et que l'on appelle fragmentation ou étranglement nucléaire. Ici il ne se forme ni fibres de fuseau, ni segments nucléaires, ni radiations protoplasmiques. L'étranglement nucléaire se passe plutôt conformément au schéma que

donnaient les anciens histologistes de la division du noyau. On l'observe le plus facilement dans les corpuscules lymphatiques, aussi bien sur l'objet vivant que fixé par les réactifs.

On peut obtenir de la manière suivante des préparations convenables. Ou bien on soutire, à l'aide d'un fin tube capillaire, une goutte de lymphe du sac lymphatique dorsal de la Grenouille ; on la dépose ensuite sur un porte-objet et on la couvre d'une lamelle à recouvrir dont les bords sont garnis de paraffine afin d'éviter l'évaporation. Ou bien on se sert, selon la méthode de Ziegler, de deux petits couvre-objets unis par leurs angles ou par deux de leurs bords de façon à réserver entre eux une fine fente capillaire. On dépose alors cette chambrette de verre, pendant un ou plusieurs jours, dans le sac lymphatique dorsal de la Grenouille : pendant ce temps, de nombreuses cellules lymphatiques émigrent entre les deux couvre-objets et y subissent des modifications. Enfin, on peut encore se servir de la méthode d'Arnold, qui consiste à placer dans le sac lymphatique un mince disque transparent de moelle de sureau. Après quelques heures, de nombreux leucocytes se sont fixés à sa surface et sont aptes à être étudiés. Quand on prolonge la durée du séjour de la moelle de sureau dans le sac lymphatique, il se forme par coagulation, autour de la moelle de sureau, de minces lamelles de fibrine, que l'on peut détacher et qui permettent d'étudier les éléments cellulaires qui y adhèrent.

En opérant à une température variant entre 16 degrés et 18 degrés, Ranvier (VI, 54) a constaté que tous les phénomènes de la division d'une cellule lymphatique s'accomplissent dans l'espace de trois heures. Arnold (VI, 1) et autres ont confirmé les résultats de Ranvier et les ont complétés. Le noyau vésiculeux peut activement changer de forme et se couvrir de dépressions et de gibbosités. De semblables noyaux montrent fréquemment des étranglements et ils se fragmentent en deux, trois ou plusieurs pièces (Fig. 100, A et B). Les fragments de noyau s'écartent les uns des autres et souvent ils restent longtemps réunis par de fins filaments unissants. Fréquemment la division de la cellule suit de près la division du noyau, comme le montrent les figures 100, A et B. Le corps protoplasmique s'étrangle au niveau du filament unissant tendu entre les deux moitiés écartées du noyau. Ses deux moitiés se meuvent en sens inverse en émettant de nombreux prolongements amœboïdes. Alors le pont d'union tendu entre elles peut parfois s'étirer en un long filament grêle, après que les noyaux filles se sont déjà complètement séparés.

« Le temps qui s'écoule entre les divers stades de la division n'est très souvent pas régulier dans la fragmentation ; mais plutôt noyaux et cellules peuvent rester très longtemps à l'un ou à l'autre stade. » (Arnold.)

Lorsque la fragmentation du noyau n'est pas suivie de la division de la

cellule, il peut se former des cellules multinucléées. Dans les phénomènes inflammatoires, ces cellules atteignent parfois une taille considérable et on les décrit sous le nom de *cellules géantes* (Fig. 101). Les petits noyaux affectent les formes et les dispositions les plus variables. Tantôt ils consti-

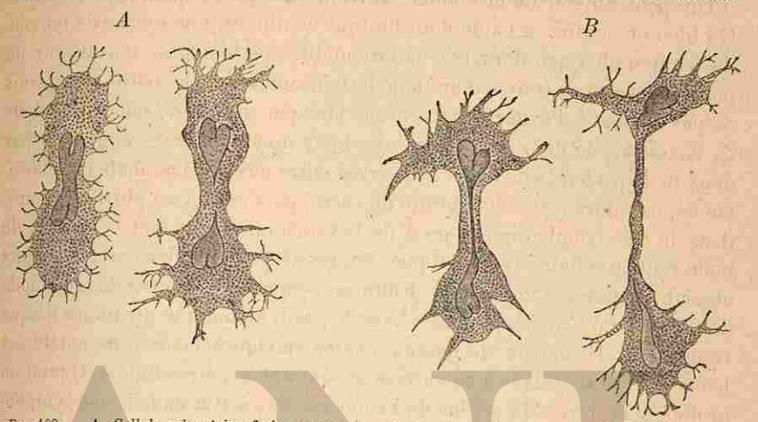


Fig. 100. — *A. Cellule migratrice fixée sur une lamelle de moelle de sureau ayant séjourné dix jours dans le sac lymphatique d'une Grenouille.* Au début de l'observation le noyau était légèrement étranglé en son milieu et présentait un sillon à ses extrémités ; cinq minutes plus tard la division du noyau était déjà achevée. D'après Arnold, pl. XII, fig. 1. *B. Cellule migratrice en division.* En trente minutes la figure A s'est transformée en la figure B. D'après Arnold, pl. XII, fig. 3.

tuent des corps sphériques, ovalaires, vermiformes ou lobulés ; tantôt ils sont répartis uniformément et isolément dans le protoplasme ; tantôt ils sont rangés en chaînes ou en couronnes ; tantôt ils sont disposés isolément les uns à côté des autres. D'après les observations d'Arnold, les cellules géantes peuvent se résoudre en de nombreuses petites cellules. Ce phénomène s'accomplit de deux façons. « Ou bien la cellule géante montre des renflements contenant un noyau, renflements qui, après s'être retirés et reformés plusieurs fois de suite, s'étranglent plus ou moins vite ; ou bien la séparation s'accomplit sous l'action d'un mouvement moins énergique ou même sans mouvement du corps de la cellule. »



Fig. 101. — *Grande cellule multinucléée montrant la formation de cellules uninucléées par étranglements marginaux.* D'après Arnold, pl. XIV, fig. 13.

Ce mode de division par étranglement s'observe non seulement dans les corpuscules lymphatiques, mais aussi dans certaines cellules épithéliales, notamment chez les Arthropodes. Johnson (VII, 41) et Blochmann (VI, 86) l'ont constaté dans les cellules embryonnaires du Scorpion ; Platner (VI, 52), dans les cellules des tubes de Malpighi, et d'autres auteurs, sur d'autres éléments cellulaires.

Un mode particulier d'étranglement nucléaire a été décrit par Göppert (VI, 22), Flemming (VI, 16), Kostaneki (VI, 46) et d'autres. L'objet de recherche le plus favorable pour cette étude semble être le tissu lymphoïde qui revêt le foie des Amphibiens. D'après la description de Göppert, le noyau d'une cellule lymphatique acquiert une invagination infundibuliforme, qui s'approfondit jusqu'à atteindre la surface opposée de la membrane nucléaire, où elle vient s'ouvrir par un fin orifice (Fig. 102, A et B).

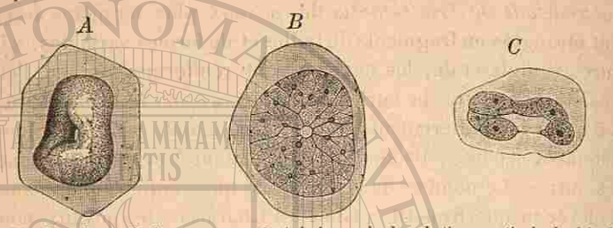


Fig. 102. — *A. Vue de profil d'un noyau perforé de la couche lymphatique corticale du foie du Triton alpestris.* Le noyau est aplati dans le sens de la perforation. D'après Göppert, pl. XX, fig. 4. *B. Noyau perforé montrant nettement la disposition radiée de la charpente nucléinienne.* D'après Göppert, pl. XX, fig. 3. *C. Noyau annulaire et divisé, par étranglement, en plusieurs pièces. Cellule lymphatique.* D'après Göppert, pl. XX, fig. 10.

Il se forme ainsi un *noyau annulaire*, perforé d'un canal étroit. Cet anneau s'étrangle d'abord en un point, puis se coupe et se transforme ainsi en un demi-anneau, qui souvent se sépare en plusieurs parties par formation d'étranglements superficiels (Fig. 102, C). Cette fragmentation se continuant, le noyau peut se diviser en un grand nombre de petits noyaux, qui parfois restent encore réunis longtemps par de fins ponts unissants. On a observé ailleurs encore de semblables *noyaux perforés*, par exemple dans l'épithélium de la vessie de la Grenouille (Flemming, VI, 16). Cependant il semble que, dans ces cas signalés, le corps de la cellule ne se divise pas.

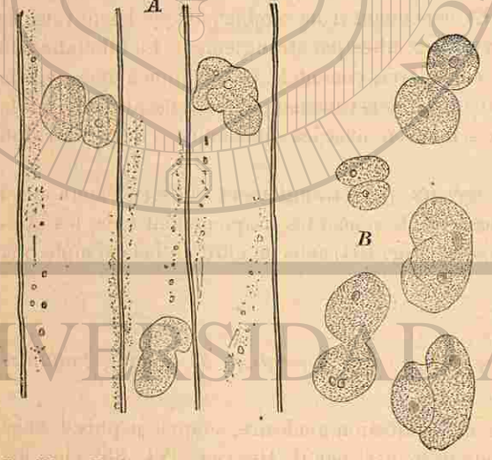


Fig. 103. — *Tradescantia virginica. Noyaux de vieux entrenœuds en division directe.* D'après Strasburger, fig. 193. *A.* D'après le vivant ; *B*, après traitement par le vert de méthyle acétique.

L'étranglement nucléaire s'observe aussi çà et là dans le règne végétal. A cette étude se prêtent bien certains objets, comme les longues *cellules des entrenœuds des Characées* ou des cellules très âgées de végétaux plus hautement organisés. C'est ainsi que Strasburger (II, 41) décrit dans les *vieux entrenœuds de Tradescantia* des noyaux plus ou moins irréguliers, qui sont étranglés en fragments de tailles et de formes variables. « Lorsque l'incisure est unilatérale, les noyaux sont réniformes ; quand l'étranglement existe sur toute la surface, les noyaux ont la forme de biscuit ou même ils sont irrégulièrement lobulés. Dans maints cas les fragments sont complètement séparés : ils se touchent ou sont écartés plus ou moins les uns des autres. Le nombre de ces noyaux que contient une même cellule peut s'élever jusqu'à 8 ou 10. » Chez les Characées les noyaux pourvus de plusieurs étranglements affectent par moments un aspect moniliforme et les grains de ce chapelet peuvent se séparer très lentement.

La présence d'étranglements n'implique nullement qu'il s'agit d'un commencement de division directe. Il faut, pour arriver à cette conclusion, que l'on ait observé sur un objet déterminé toutes les phases de cette division. C'est ainsi que l'on trouve fréquemment dans les ovules primordiaux et dans les cellules spermatiques primordiales des noyaux muriformes ou irrégulièrement lobulés. Et cependant il ne semble pas que les noyaux de ces cellules se divisent en noyaux filles par étranglement. La lobulation du noyau ne peut donc être considérée comme la préparation à une division directe. Dans les derniers cas que nous venons de citer, il est probable que la lobulation du noyau est en relation avec les phénomènes de la nutrition (voir chap. VIII).

La multiplication des noyaux par étranglement s'observe enfin aussi dans le règne des Protistes. On le rencontre fréquemment chez les Acinètes : *Podophrya gemmipara* (Fig. 104) nous en offre un bel exemple que nous décrirons plus loin.

3° *Multiplication nucléaire endogène ou formation de noyaux multiples*

Un troisième mode de multiplication nucléaire, auquel je puis donner les noms sus-indiqués, a été découvert par R. Hertwig (VI, 36), chez les Thalassicoles, sous-groupe des Radiolaires. C. Brandt (VI, 8) a confirmé cette découverte et en a poussé plus loin encore l'étude.

Les Thalassicoles, qui sont les plus grandes formes connues de Radiolaires et dont la capsule centrale atteint à peu près le diamètre d'un œuf de Grenouille, possèdent pendant la majeure partie de leur vie *un noyau unique, géant et hautement différencié*, dont le diamètre est d'environ

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

1/2 millimètre et qui est délimité par une épaisse membrane nucléaire poreuse ; on l'appelle *vésicule interne*. La vésicule interne offre beaucoup d'analogie avec la vésicule germinative multinucléolaire d'un œuf d'Amphibien. Dans son contenu se trouvent de nombreux corps nucléiniens de formes variables, généralement réunis en un amas au centre (Fig. 103). Au

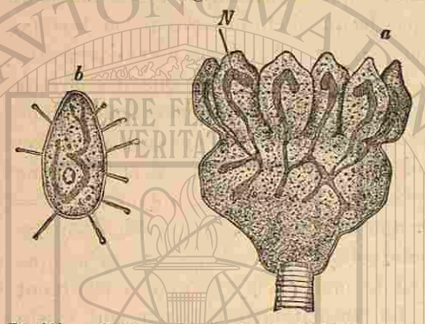


Fig. 104. — *Bourgeonnement cellulaire. Podophrya gemmipara avec bourgeons.* R. Hertwig, Zool., fig. 21, *a*, bourgeons qui se détacheront et se transformeront en jeunes individus libres *b*. N, noyau.

milieu de ces éléments existe très fréquemment un corpuscule central clair, entouré d'une sphère rayonnante, que R. Hertwig a vue et figurée et que Brandt a récemment étudiée avec soin. Brandt a pu constater que, *au moment de la reproduction, le corpuscule central, qui semble correspondre à l'organe de même nom, connu dans la cellule végétale et animale, se transporte à la surface de la vésicule interne, en entraînant la sphère rayonnante après elle. Il sort en traversant la membrane nucléaire, dans le protoplasme de la capsule interne*, où Brandt n'a pu s'assurer de ce qu'il devient ultérieurement.

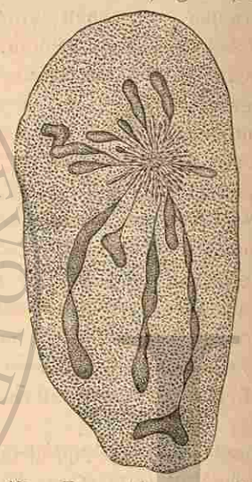


Fig. 105. — *Fragment d'une coupe pratiquée à travers le grand noyau vésiculeux ou vésicule interne du Thalassicolla nucleata ; les corps internes, corps nucléaires ou nucléoles, en forme de cordons, s'irradient d'un point central.* R. Hertwig, pl. V, fig. 7.

Vers ce même moment, de nombreux petits noyaux apparaissent aussi dans le protoplasme de la capsule centrale, qui primitivement est dépourvu de noyaux, abstraction faite de la vésicule interne. Ces petits noyaux servent de centres pour la formation des spores nucléées, dont le nombre finit par atteindre une centaine de mille. Sur ces entrefaites, la vésicule interne commence à se ratatiner et le nombre de ses nucléoles diminue progressivement au fur et à mesure que le nombre des petits noyaux augmente dans le protoplasme. Finalement elle disparaît complètement. Brandt établit des différences dans la multiplication nucléaire, selon qu'il se forme des isospores ou des anisospores.

De l'ensemble de ce processus R. Hertwig et Brandt tirent cette conclusion certaine que les noyaux qui servent à former les spores et qui apparaissent de plus en plus nombreux dans la capsule centrale dérivent des nucléoles de la vésicule interne. « Il s'agit donc là, dit R. Hertwig, d'un mode de multiplication nucléaire qui se distingue essentiellement de ce que l'on connaît et qui n'a pas jusqu'ici été observé ni en histologie animale ni en histologie végétale. Si nous cherchons à expliquer histologiquement ce processus, nous arrivons à ce résultat que des noyaux non seulement peuvent se multiplier, par division ou par bourgeonnement, mais qu'ils peuvent aussi se former par suite d'une multiplication par division des nucléoles d'un même noyau, qui émigrent ensuite dans le protoplasme de la cellule et deviennent des noyaux autonomes. » — « Nous pourrions aussi considérer une semblable cellule multinucléolaire comme constituant en puissance une cellule multinucléée, de même que nous pourrions considérer une cellule multinucléée comme constituant en puissance plusieurs cellules. La transition progressive qui existe entre l'organisme unicellulaire et l'amas de cellules provenant par division d'une même cellule serait ainsi plus ménagée encore qu'elle ne l'est déjà, par des stades intermédiaires. »

A cette occasion je rappellerai aussi les phénomènes particuliers de multiplication nucléaire observés par Fol (VI, 20), Sabatier, Davidoff (VI, 87) et autres auteurs sur les œufs immatures et encore assez jeunes des Ascidiens, phénomènes qui sont en relation avec la formation des cellules folliculeuses. Il faut comparer aussi les phénomènes semblables observés par Schafer (VI, 65 *a*) dans l'œuf jeune des mammifères.

III. — Différents modes de multiplication cellulaire

1° *Lois générales*

Abstraction faite des phénomènes de segmentation, d'étranglement et de formation endogène du noyau, phénomènes que nous venons de faire connaître, la multiplication cellulaire peut encore prendre un aspect très différent, selon la façon dont le corps protoplasmique se comporte lors de la division. Avant d'exposer les différents modes de multiplication cellulaire, il est nécessaire de faire connaître quelques relations générales qui existent entre le noyau et le protoplasme, relations sur lesquelles j'ai attiré l'attention dans mon opuscule intitulé : « Quelle influence exerce la pesanteur sur la division des cellules? » (VI, 31.)

Dans la cellule au repos le noyau peut prendre telle ou telle autre posi-

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

1/2 millimètre et qui est délimité par une épaisse membrane nucléaire poreuse ; on l'appelle *vésicule interne*. La vésicule interne offre beaucoup d'analogie avec la vésicule germinative multinucléolaire d'un œuf d'Amphibien. Dans son contenu se trouvent de nombreux corps nucléiniens de formes variables, généralement réunis en un amas au centre (Fig. 103). Au

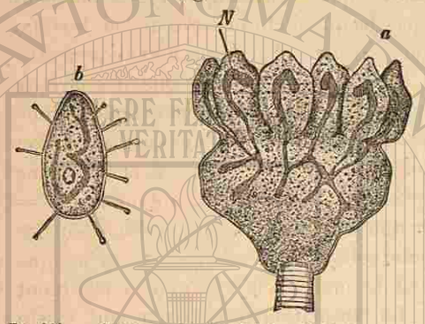


Fig. 104. — *Bourgeonnement cellulaire. Podophrya gemmipara avec bourgeons.* R. Hertwig, Zool., fig. 21, *a*, bourgeons qui se détacheront et se transformeront en jeunes individus libres *b*. N, noyau.

milieu de ces éléments existe très fréquemment un corpuscule central clair, entouré d'une sphère rayonnante, que R. Hertwig a vue et figurée et que Brandt a récemment étudiée avec soin. Brandt a pu constater que, *au moment de la reproduction, le corpuscule central, qui semble correspondre à l'organe de même nom, connu dans la cellule végétale et animale, se transporte à la surface de la vésicule interne, en entraînant la sphère rayonnante après elle. Il sort en traversant la membrane nucléaire, dans le protoplasme de la capsule interne*, où Brandt n'a pu s'assurer de ce qu'il devient ultérieurement.

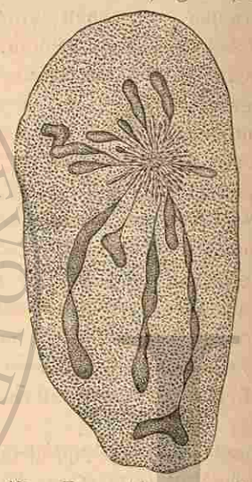


Fig. 105. — *Fragment d'une coupe pratiquée à travers le grand noyau vésiculeux ou vésicule interne du Thalassicolla nucleata ; les corps internes, corps nucléaires ou nucléoles, en forme de cordons, s'irradient d'un point central.* R. Hertwig, pl. V, fig. 7.

Vers ce même moment, de nombreux petits noyaux apparaissent aussi dans le protoplasme de la capsule centrale, qui primitivement est dépourvu de noyaux, abstraction faite de la vésicule interne. Ces petits noyaux servent de centres pour la formation des spores nucléées, dont le nombre finit par atteindre une centaine de mille. Sur ces entrefaites, la vésicule interne commence à se ratatiner et le nombre de ses nucléoles diminue progressivement au fur et à mesure que le nombre des petits noyaux augmente dans le protoplasme. Finalement elle disparaît complètement. Brandt établit des différences dans la multiplication nucléaire, selon qu'il se forme des isospores ou des anisospores.

De l'ensemble de ce processus R. Hertwig et Brandt tirent cette conclusion certaine que les noyaux qui servent à former les spores et qui apparaissent de plus en plus nombreux dans la capsule centrale dérivent des nucléoles de la vésicule interne. « Il s'agit donc là, dit R. Hertwig, d'un mode de multiplication nucléaire qui se distingue essentiellement de ce que l'on connaît et qui n'a pas jusqu'ici été observé ni en histologie animale ni en histologie végétale. Si nous cherchons à expliquer histologiquement ce processus, nous arrivons à ce résultat que des noyaux non seulement peuvent se multiplier, par division ou par bourgeonnement, mais qu'ils peuvent aussi se former par suite d'une multiplication par division des nucléoles d'un même noyau, qui émigrent ensuite dans le protoplasme de la cellule et deviennent des noyaux autonomes. » — « Nous pourrions aussi considérer une semblable cellule multinucléolaire comme constituant en puissance une cellule multinucléée, de même que nous pourrions considérer une cellule multinucléée comme constituant en puissance plusieurs cellules. La transition progressive qui existe entre l'organisme unicellulaire et l'amas de cellules provenant par division d'une même cellule serait ainsi plus ménagée encore qu'elle ne l'est déjà, par des stades intermédiaires. »

A cette occasion je rappellerai aussi les phénomènes particuliers de multiplication nucléaire observés par Fol (VI, 20), Sabatier, Davidoff (VI, 87) et autres auteurs sur les œufs immatures et encore assez jeunes des Ascidiens, phénomènes qui sont en relation avec la formation des cellules folliculeuses. Il faut comparer aussi les phénomènes semblables observés par Schafer (VI, 65 *a*) dans l'œuf jeune des mammifères.

III. — Différents modes de multiplication cellulaire

1° *Lois générales*

Abstraction faite des phénomènes de segmentation, d'étranglement et de formation endogène du noyau, phénomènes que nous venons de faire connaître, la multiplication cellulaire peut encore prendre un aspect très différent, selon la façon dont le corps protoplasmique se comporte lors de la division. Avant d'exposer les différents modes de multiplication cellulaire, il est nécessaire de faire connaître quelques relations générales qui existent entre le noyau et le protoplasme, relations sur lesquelles j'ai attiré l'attention dans mon opuscule intitulé : « Quelle influence exerce la pesanteur sur la division des cellules? » (VI, 31.)

Dans la cellule au repos le noyau peut prendre telle ou telle autre posi-

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

tion et même changer de place comme nous l'avons vu, par exemple dans les cellules végétales, sous l'action de la circulation du protoplasme. Mais il existe entre le noyau et le corps protoplasmique des rapports de position bien déterminés et réguliers. Nous ne nous occuperons ici que de ce qui a trait à la division cellulaire, nous réservant de parler d'autres relations dans le chapitre VIII.

Pour me servir d'une métaphore, je dirai que, pendant la division, des actions réciproques ont lieu entre le protoplasme et le noyau, comme il en

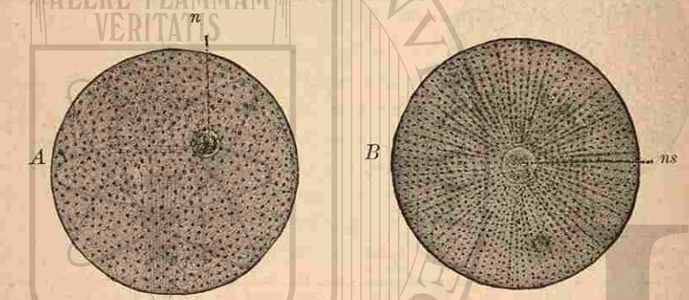


Fig. 106. — *A. Œuf mûr d'un Echinoderme.* Dans le vitellus se trouve le noyau ovulaire (*n*) très petit. O. Hertwig, Embryologie, fig. 14. *B. Œuf d'un Echinoderme au moment où la fécondation vient de s'achever.* D'après O. Hertwig, Embryologie, fig. 20. Le noyau ovulaire et le noyau spermatique se sont fusionnés pour former le noyau de segmentation (*ns*), situé au centre d'une radiation protoplasmique.

existe entre les limailles de fer et un aimant. Grâce à la force magnétique, les limailles de fer deviennent polarisées et capables de se grouper radiairement autour des pôles de l'aimant. D'autre part, la répartition du fer exerce aussi sur la position de l'aimant une influence dirigeante. Dans la cellule, les actions réciproques entre protoplasme et noyau s'expriment d'une façon significative par la formation des centres polaires et des figures radiées que nous avons décrites. *La conséquence de ces actions réciproques est que le noyau cherche toujours à occuper le centre de sa sphère d'action.*

Aucun objet n'est plus favorable, pour démontrer cette loi, que les cellules-œufs animales, qui nous offrent des différences très nombreuses et intéressantes sous le rapport de leur volume, de leur forme et de leur organisation intime.

Dans la plupart des petits œufs, dont le protoplasme et les éléments vitellins sont répartis plus ou moins uniformément, le noyau ovulaire n'occupe *avant la fécondation* (Fig. 106, A) aucune position absolument fixe. Par contre, lorsque, *après la fécondation*, il commence à entrer en activité comme noyau de segmentation (Fig. 106, B), il se place au *centre géométrique* de l'œuf: quand l'œuf est sphérique, il en occupe le centre; quand il est ellipsoïdal (Fig. 110), il est situé au milieu de l'axe longitu-

dinal passant par les deux pôles. On voit le noyau entouré de sa sphère radiée cheminer dans le protoplasme vers ce point prédestiné.

Lorsque le protoplasme et les éléments vitellins, qui ont généralement un poids spécifique plus élevé que le protoplasme, sont inégalement répartis dans l'espace ovulaire, le noyau de segmentation n'occupe plus le centre géométrique de l'œuf. Très fréquemment alors les œufs présentent une *différenciation polaire*, qui est partiellement une conséquence directe

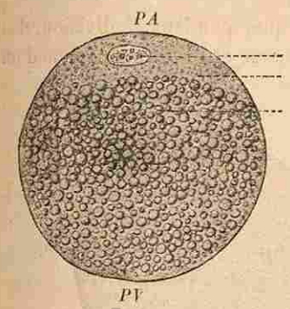


Fig. 107. — *Schéma d'un œuf à vitellus de nutrition polarisé.* O. Hertwig, Embryologie, fig. 3. Le vitellus de formation constitue au pôle animal (*PA*) un disque germinatif (*dg*), renfermant la vésicule germinative (*vg*). Le vitellus de nutrition (*vn*) se trouve accumulé dans le restant de l'œuf, vers le pôle végétatif (*PV*).

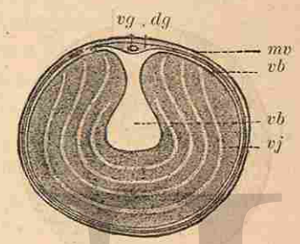


Fig. 108. — *Œuf ovarien de la Poule.* O. Hertwig, Embryologie, fig. 6 *a*. *dg*, disque germinatif; *vg*, vésicule germinative; *vb*, vitellus blanc; *vj*, vitellus jaune; *mv*, membrane vitelline.

de la pesanteur, sous l'influence de laquelle s'accomplit une séparation des diverses substances selon leur densité, mais qui est partiellement aussi déterminée par d'autres phénomènes, tels que les phénomènes de la maturation et de la fécondation.

La différenciation polaire (Fig. 107 et 108) consiste en ce que le protoplasme, moins dense, s'accumule à l'un des pôles de l'œuf, tandis qu'à l'autre pôle s'accumule la matière vitelline, qui est plus dense. Cette séparation peut être plus ou moins nettement marquée. Dans les œufs des Amphibiens par exemple, elle est peu frappante sur les coupes de l'œuf, parce que dans l'un des hémisphères les lamelles vitellines sont seulement un peu plus petites et séparées les unes des autres par une plus grande quantité de protoplasme, tandis que dans l'autre hémisphère elles sont plus grandes et plus serrées les unes contre les autres.

Dans d'autres cas une petite quantité de protoplasme plus ou moins dépourvu de vitellus s'est séparée de la portion riche en vitellus de l'œuf et elle prend la forme d'un disque, comme chez les reptiles et les oiseaux (Fig. 108 *dg*).

On distingue les deux pôles de l'œuf sous les noms de pôle animal et de pôle végétatif. Au pôle animal est surtout accumulé le protoplasme; au pôle végétatif, surtout le vitellus. Le premier est plus léger que le second.

Il en résulte que les œufs à pôles différenciés doivent toujours chercher à occuper une seule et même position d'équilibre. Tandis que, dans les petits œufs dont le vitellus est uniformément réparti, le centre de gravité coïncide avec le centre géométrique de la sphère, et que, par conséquent, la position de l'œuf est variable, *dans les œufs à pôles différenciés le centre de gravité est excentrique* et plus ou moins rapproché du pôle végétatif. Ces œufs occuperont donc toujours dans l'espace une orientation telle que leur pôle végétatif est dirigé vers le bas, et leur pôle animal, vers le haut. La ligne unissant les deux pôles, c'est-à-dire l'*axe de l'œuf*, doit toujours tendre à se placer *verticalement*, si aucun obstacle ne s'oppose au mouvement libre de la sphère ovulaire.



Fig. 109. — *Œuf de Fabricia.* D'après Hæckel. *A*, partie animale; *B*, partie végétative.

L'œuf de la Grenouille et celui de la Poule nous offrent à ce sujet des exemples très instructifs. Dans l'œuf de la Grenouille (Fig. 113) les hémisphères sont déjà facilement reconnaissables par leurs caractères extérieurs; l'hémisphère animal est pigmenté en noir, tandis que l'hémisphère végétatif est blanc jaunâtre. Si un œuf de Grenouille est déposé dans l'eau après la fécondation, il prend en quelques secondes une position d'équilibre : son hémisphère noir est toujours dirigé vers le haut; son hémisphère clair, qui est plus lourd, est tourné vers le bas.

De même on peut faire tourner comme on veut un œuf de Poule (Fig. 108) : toujours on verra le disque germinatif (*dg*) occuper le point le plus élevé de la sphère de vitellus, parce que cette dernière tourne dans la couche d'albumine, à chaque mouvement, et se place de telle sorte que son pôle végétatif soit dirigé vers le bas.

La différenciation polaire existe aussi bien dans les œufs ellipsoïdaux que dans les œufs sphériques. Nous prendrons pour exemple l'œuf d'un Ver, du *Fabricia* (Fig. 109). A l'un des pôles de l'œuf se trouve accumulé surtout le protoplasme; au pôle opposé, surtout le vitellus.

C'est en vain que dans les œufs à pôles différenciés on chercherait le noyau de segmentation là où il se trouve logé dans les œufs pauvres en vitellus. Seule une observation superficielle verrait dans ce fait une exception à la loi exprimée plus haut. Au contraire, en y réfléchissant, on constate que ces cas sont une confirmation de la loi d'après laquelle le noyau tend toujours à occuper le centre de sa sphère d'action. *Des actions réciproques s'exercent entre le noyau et le protoplasme, mais nullement entre le noyau et le vitellus qui, dans tous les phénomènes de division, se comporte comme une masse passive. Des inégalités dans la répartition du protoplasme doivent donc,*

conformément à la loi précitée, correspondre à des changements de position du noyau, lequel doit se rapprocher des points où se trouve accumulée la plus grande masse de protoplasme et se déplacer, par conséquent, en sens inverse du centre de gravité. Plus ce dernier se rapprochera du pôle végétatif de l'œuf, plus le noyau de segmentation se rapprochera du pôle animal.

Et c'est là, en fait, ce que nous observons. Dans l'œuf de la Grenouille (Fig. 113) le noyau de segmentation se trouve dans l'hémisphère animal, un peu au-dessus du plan équatorial de la sphère. Dans les œufs, dont le protoplasme est encore plus nettement séparé du vitellus sous la forme d'un disque germinatif (Fig. 108), le noyau de segmentation se trouve au voisinage immédiat du pôle animal, dans le disque germinatif lui-même (Reptiles, Oiseaux, Poissons, etc.). De même dans l'œuf de *Fabricia* (Fig. 109) le noyau de segmentation est situé dans la moitié plus riche en protoplasme du corps ellipsoïdal.

L'action réciproque entre protoplasme et noyau, action qui détermine la position de ce dernier, apparaît plus nettement encore pendant la segmentation même, à partir du moment où se forment les deux pôles. C'est ici que l'on peut établir *la deuxième loi générale, à savoir que les deux pôles de la figure de division viennent se placer dans la direction de la plus grande masse de protoplasme*, à peu près de la même manière que la position des pôles d'un aimant est influencée par les particules de fer qui l'environnent.

Conformément à cette deuxième loi, dans un œuf sphérique, dont le protoplasme et le vitellus sont uniformément répartis, l'axe du fuseau nucléaire situé au centre de l'œuf peut coïncider avec la direction d'un diamètre quelconque, tandis que dans un corps protoplasmique ovoïde il ne peut coïncider qu'avec le diamètre le plus long de ce corps. Dans un disque protoplasmique, l'axe du fuseau est situé parallèlement à la surface; si le disque est circulaire, l'axe du fuseau correspond à un diamètre quelconque du cercle; par contre, si le disque est ovalaire, il ne peut correspondre qu'au diamètre le plus long de l'ovale.

Les phénomènes que l'on observe lors de la division cellulaire et, plus spécialement, lors de la segmentation de l'œuf concordent presque sans exception avec ces lois. Mais deux faits tendent surtout à établir toute la valeur de la deuxième loi : c'est, d'une part, une observation faite par Auerbach (VI, 2) sur les œufs d'*Ascaris nigrovenosa* et de *Strongylus auricularis*, et, d'autre part, une expérience de Pflüger.

Les œufs des deux Nématodes étudiés par Auerbach (Fig. 110) ont une forme ellipsoïdale : il y a lieu d'y distinguer deux pôles, qui jouent un rôle différent lors de la fécondation. A l'un des pôles, qui est dirigé vers la zone germinative du tube ovarien, se forment les cellules polaires et le noyau

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

ovulaire. A l'autre pôle, au contraire, dirigé vers l'utérus, s'accomplissent la pénétration du spermatozoïde et la fécondation : c'est ici qu'apparaît le noyau spermatique (voir chapitre VII).

Les deux noyaux sexuels, tout en augmentant de volume, cheminent en ligne droite, l'un vers l'autre, suivant l'axe de l'œuf ; ils se rencontrent au milieu de cet axe, s'accolent intimement et s'aplatissent suivant leur face de contact (Fig. 110, A).

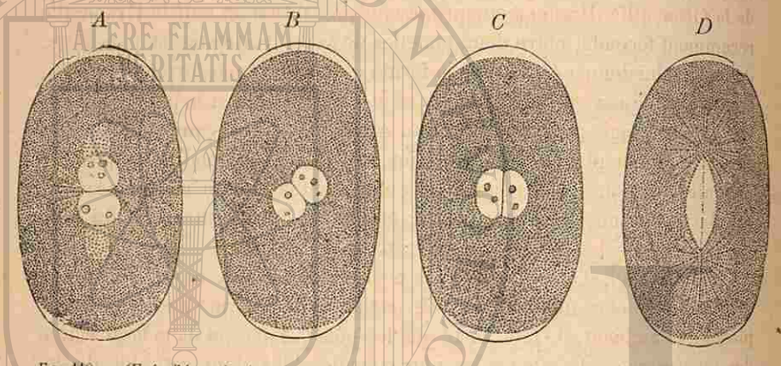


FIG. 110. — *Œufs d'Ascaris nigrovenosa fortement comprimés et montrant quatre stades différents de la fécondation.* D'après AUERBACH, pl. IV, fig. 8 à 11.

Or, lors de la copulation des noyaux sexuels, l'axe du fuseau en voie de formation, aux extrémités duquel siègent les corpuscules polaires, coïncide toujours avec le plan de copulation, c'est-à-dire avec le plan de contact des deux noyaux sexuels. Il en résulte que, dans le cas qui nous occupe, s'il ne se produisait aucun changement, l'axe du fuseau, contrairement à la loi précitée, couperait à angle droit l'axe longitudinal de l'œuf, les corpuscules polaires seraient placés dans la direction des plus petites masses de protoplasme et, enfin, le premier plan de segmentation devrait diviser l'œuf en deux suivant sa longueur.

Mais cette exception à la loi générale ne se réalise pas : *le protoplasme et le noyau, réagissant l'un sur l'autre, changent ultérieurement leur rapport mutuel de position.* La position primitive des deux noyaux sexuels, position déterminée par les conditions dans lesquelles s'effectue la fécondation, se modifie avant la segmentation et les deux noyaux changent de place. Ils exécutent l'un et l'autre une rotation de 90 degrés (Fig. 110, B), jusqu'à ce que le plan de copulation coïncide avec l'axe longitudinal de l'œuf (Fig. 110, C).

« La direction suivant laquelle s'effectue cette rotation sous le microscope

est tantôt celle de la marche des aiguilles d'une montre, tantôt elle est inverse. » (AUERBACH.)

A la suite de cet intéressant phénomène de rotation, les deux pôles de la figure de division se trouvent amenés dans la direction des plus grandes masses de protoplasme, tandis que la masse protoplasmique la plus petite se trouve dans la région du futur plan de segmentation (Fig. 110, D).

Une seconde preuve en faveur de l'exactitude de notre loi nous est fournie par les expériences que PFLÜGER (VI, 49 et 50) a entreprises sur l'œuf de la Grenouille. PFLÜGER comprime avec précaution un œuf de Grenouille récemment fécondé, entre deux lamelles de verre verticales et parallèles, de façon à lui donner à peu près la forme « d'un ellipsoïde fortement aplati, dont le grand axe est horizontal, l'axe moyen, vertical, et le petit axe, horizontal aussi, mais perpendiculaire au grand axe ». Dans presque tous les cas, le premier plan de segmentation est, dans ces conditions, perpendiculaire à la surface des lamelles comprimantes et en même temps vertical. Le fuseau nucléaire devait donc être placé dans la direction du plus grand diamètre de l'œuf, ce qui est conforme à notre loi.

Dans cette loi, d'après laquelle la position de l'axe du noyau, lors de la division, est déterminée par la différenciation et la forme du corps protoplasmique ambiant, de telle sorte que les pôles se placent dans la direction des masses protoplasmiques les plus considérables, dans cette loi, dis-je, réside, selon moi, *la cause d'une troisième loi, que* SACHS (VI, 64) *a établie par l'étude de l'anatomie végétale et qu'il a appelée le principe de l'intersection perpendiculaire des plans de division dans la division en deux.* En effet, si nous connaissons les causes qui déterminent la position des axes des fuseaux de division, nous pouvons alors déterminer à l'avance comment doivent se placer les plans de division eux-mêmes, attendu qu'ils doivent couper à angle droit les axes des fuseaux.

En général, lors de la division d'une cellule mère quelconque, si cette cellule n'est pas très allongée dans un sens déterminé, il arrive que dans les cellules filles l'axe qui se trouve dans la direction de l'axe principal de la cellule mère devient le plus court. L'axe du second fuseau de division ne se trouvera donc jamais, dans ce cas, situé dans la direction du fuseau de division précédent ; mais il sera plutôt perpendiculaire à cette direction, conformément à la forme du corps protoplasmique. Le second plan de division coupera donc le premier à angle droit.

En général, les plans de division consécutifs d'une cellule mère, qui se divise par bipartitions successives en 2, 4, 8, etc., cellules filles, *se produisent alternativement dans les trois directions de l'espace, et cela plus ou moins perpendiculairement les uns aux autres.*

C'est ce que l'on reconnaît souvent très nettement dans les tissus végé-

taux, parce qu'il se forme rapidement une membrane cellulaire solide correspondant aux plans de division des cellules, qu'elle fixe ainsi, jusqu'à un certain point, d'une façon permanente. Dans les cellules animales c'est beaucoup moins le cas, parce que, en raison de l'absence de membrane résistante, leur forme se modifie fréquemment entre les divisions consécutives ; la situation réciproque des cellules animales est ainsi soumise à des variations. Il se produit des *déplacements* des cellules primitives provenant d'une cellule mère : l'étude des phénomènes de la segmentation de l'œuf nous en fournit des exemples, sur lesquels nous aurons à revenir page 212.

En botanique on désigne sous les noms de tangentielle ou péricline, de transversale ou anticline et de radiale les directions des cloisons qui se coupent dans les trois dimensions de l'espace (Fig. 111 et 112). Les cloisons périclines ou tangentielles sont dirigées dans le même sens que la surface de l'organe. Les cloisons anticlines ou transversales coupent à angle droit les périclines et en même temps l'axe d'accroissement de l'organe. Les cloisons radiales enfin sont celles qui sont également perpendiculaires aux périclines, mais qui passent par l'axe d'accroissement.

Pour rendre ces relations plus claires à l'aide d'un exemple, examinons un objet déjà assez compliqué, tel que le point végétatif d'un bourgeon. Voici comment Sachs démontre la validité de son principe dans ses *Leçons sur la Physiologie végétale* (II, 33) :

« Les points végétatifs des racines et des bourgeons montrent sur des coupes longitudinales et transversales un réseau de cloisons cellulaires caractéristique ou des dispositions de cellules qui concordent typiquement dans les espèces végétales les plus diverses, ce qui dépend essentiellement de ce que la substance embryonnaire des points végétatifs, en augmentant partout de volume, est divisée par des cloisons cellulaires qui se coupent à angle droit. La coupe longitudinale d'un point végétatif montre en tout temps un système de périclines, qui est coupé par des anticlines représentant de leur côté les trajectoires orthogonales des périclines. Si les points végétatifs sont des organes plans, il n'existe que ces deux systèmes de cloisons cellulaires ; mais si, au contraire, le point végétatif est hémisphérique ou conique, c'est-à-dire un corps à trois dimensions, il existe encore un troisième système de cloisons cellulaires, un système de cloisons longitudinales, dirigées radiairement, de l'axe longitudinal du point végétatif vers le dehors. »

« Nous faciliterons la compréhension de cette disposition et des considérations que nous ferons valoir plus loin, en construisant un schéma d'après les principes que nous venons de mentionner et en nous bornant tout d'abord à la projection d'une coupe longitudinale passant par un point

végétatif (Fig. 111). Tenons-nous-en à notre figure, dont le contour EE correspond à la coupe longitudinale d'un point végétatif conique, et supposons que ce contour, comme cela arrive fréquemment dans la nature, a la forme d'une parabole et que la division de l'espace rempli par la substance embryonnaire du point végétatif a lieu de telle sorte que les

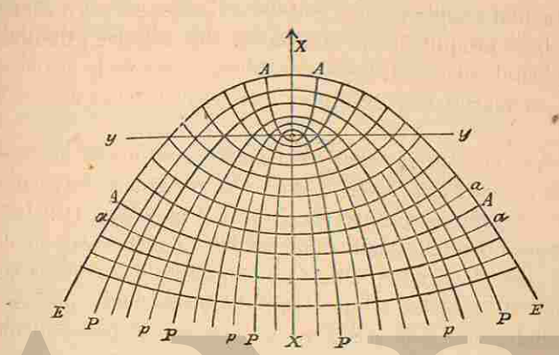


Fig. 111. — *Disposition des cellules dans un point végétatif.* D'après Sachs, fig. 284.

cloisons anticlines et périclines se coupent à angle droit. Dans cette hypothèse, on peut maintenant construire le réseau cellulaire d'après une loi bien connue de la géométrie. En supposant que XX et *yy* représentent respectivement l'axe et la direction du paramètre, tous les périclines P*p* constituent une foule de paraboles confocales. De même tous les anticlines A*a* constituent une foule de paraboles confocales, dont le foyer et l'axe sont communs avec ceux des paraboles précédentes, mais courent en sens inverse. Deux pareils systèmes de paraboles confocales se coupent partout à angle droit. »

« Voyons maintenant si une coupe longitudinale et médiane d'un point végétatif convexe, à peu près parabolique, offre un réseau cellulaire correspondant, dans ses caractères essentiels, à notre schéma construit géométriquement. C'est ce que nous trouvons par exemple au point végétatif du Sapin pectiné (Fig. 112), si nous observons seulement que les deux saillies *bb* de notre figure troublent l'image dans une certaine mesure. Ces saillies sont les jeunes ébauches de feuilles qui bourgeonnent du point végétatif. Au reste, on reconnaît immédiatement les deux systèmes d'anticlines et de périclines, dont les courbures sont telles qu'il n'est pas douteux qu'ils se coupent à angle droit, comme dans notre schéma, c'est-à-dire que les anticlines sont les trajectoires orthogonales des périclines. Comme dans notre schéma, il n'y a aussi qu'un petit nombre de périclines qui contournent sous le sommet S le foyer commun de toutes les paraboles ; les autres,

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

dirigés de bas en haut, n'atteignent que le voisinage du foyer. En d'autres termes : lorsque les périclines se sont suffisamment écartés les uns des autres au-dessous du centre de courbure, les divisions cellulaires correspondantes ont toujours lieu de telle sorte que les nouveaux périclines doivent s'intercaler entre eux. Il en est de même pour les anticlines A*a*. On remarque facilement dans notre schéma (Fig. 111) qu'autour du foyer commun de tous les anticlines et périclines les courbures des lignes de construction sont particulièrement fortes. »

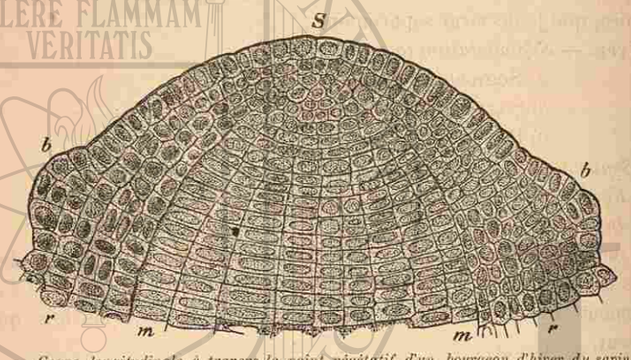


Fig. 112. — *Coupe longitudinale à travers le point végétatif d'un bourgeon d'hiver du sapin pectiné* (*Abies pectinata*). Grossissement : environ 200 diamètres. D'après Sachs, fig. 285. *S*, sommet du point végétatif ; *b*, *b*, jeunes feuilles ; *r*, *r*, écorce ; *m*, *m*, moelle.

« Les centaines de coupes longitudinales et médianes passant par les points végétatifs de bourgeons et de racines, coupes qu'ont figurées les différents auteurs sans qu'ils aient reconnu, même d'une façon éloignée, le principe en question, correspondent à la construction que je viens de faire connaître et démontrent l'exactitude de son principe. »

Enfin, une *quatrième loi* que Balfour (VI, 3) a formulée est celle-ci : *La rapidité avec laquelle une cellule se divise est proportionnelle à la concentration du protoplasme qu'elle contient. Les cellules riches en protoplasme se divisent plus rapidement que les cellules qui ont peu de protoplasme tout en ayant plus de vitellus.* Cette loi s'explique par ce fait que dans le processus de la division seul le protoplasme est actif ; le vitellus est une substance passive dont la force d'inertie doit être vaincue par la substance active. Le travail que doit exécuter le protoplasme dans la division est donc d'autant plus grand que la cellule renferme plus de vitellus ; dans certains cas même, il peut être si grand que la division ne peut être conduite jusqu'au bout. C'est ce qui arrive fréquemment dans les œufs à pôles différenciés, lorsque la majeure partie du protoplasme est concentrée au pôle animal. Alors la division se restreint à cette partie de la cellule, tandis

que l'hémisphère végétatif ne se divise pas en cellules. La segmentation totale se trouve alors transformée en une segmentation incomplète ou partielle. Dans la nature, ces deux formes extrêmes sont reliées par des transitions.

2° *Aperçu des différents modes de division cellulaire*

On peut résumer de la manière suivante les *différentes modes* de division cellulaire, que je décrirai séparément :

I. Type. — *Segmentation totale ;*
- *a*) Segmentation égale ;
- *b*) Segmentation inégale ;
- *c*) Bourgeonnement ;

II. *Segmentation partielle ;*

III. *Formation simultanée de plusieurs cellules ;*

IV. *Division de réduction.*

Les œufs des animaux nous offrent les plus nombreux exemples des différents modes de division, parce que, dans les œufs, les divisions se suivent rapidement et nous laissent reconnaître avec netteté les lois qui les régissent.

I *a*. — Segmentation égale

Dans la segmentation égale, l'œuf, quand il possède une forme sphérique comme c'est habituellement le cas, se segmente d'abord en deux hémisphères. Lors de la seconde division, le fuseau nucléaire doit, conformément aux lois que nous avons fait connaître, se placer parallèlement à la surface de contact des hémisphères, de sorte que chacun de ceux-ci se divise en deux quarts de sphère ou quadrants. A la troisième division, l'axe du fuseau doit coïncider avec l'axe de chaque quadrant, ce qui amène la division de ce dernier en deux octants. Il en résulte que, lors du deuxième et du troisième stade de la segmentation, la position occupée par le deuxième et le troisième plan de division, l'un par rapport à l'autre et par rapport au premier plan de division, est absolument régulière. *Le deuxième plan de division coupe toujours le premier en deux moitiés égales et à angles droits ; mais le troisième plan est perpendiculaire aux deux premiers et passe par le milieu de l'axe suivant lequel ils se coupent.* Si l'on désigne les extrémités de cet axe sous le nom de pôles de l'œuf, alors les deux premiers plans de division sont méridiens, et le troisième équatorial.

Après la deuxième division déjà, on observe dans beaucoup de cas des

déplacements des quatre blastomères, déplacements dont la conséquence est que les sillons provenant de la deuxième division ne se coupent plus en un point aux pôles de l'œuf, mais qu'ils tombent à quelque distance du pôle sur le premier sillon méridien formé (Fig. 113). Il en résulte la formation d'une ligne plus ou moins longue, que l'on appelle *ligne de scission*. C'est ce que j'ai observé (VI, 30 *b*) de la façon la plus nette dans les œufs de *Sagitta* (Fig. 113).

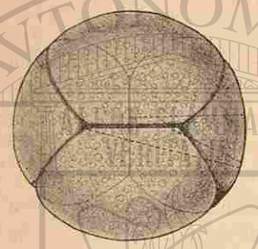


Fig. 113. — *Œuf de Sagitta segmenté en quatre et vu par le pôle animal.* Grossissement : 160 diamètres. Hertwig, pl. V, fig. 5.

Peu de temps après que la deuxième segmentation est achevée dans l'œuf de *Sagitta*, les quatre cellules ou blastomères sont disposées (Fig. 113) de telle sorte que deux d'entre elles seulement se touchent au pôle animal suivant un sillon transversal court, qui est la *ligne de scission du pôle animal ;* les deux autres blastomères touchent aux deux extrémités de cette ligne par une extrémité effilée qui n'arrive pas jusqu'au pôle animal. Les mêmes dispositions existent au pôle végétatif, mais ici ce sont les deux blastomères qui n'atteignent pas le pôle animal qui se touchent suivant une *ligne de scission du pôle végétatif*. Cette ligne est toujours orientée par rapport à la ligne de scission du pôle animal, de telle sorte que, projetées dans un même plan, ces deux lignes se croiseraient à angles droits. Les quatre cellules provenant de la segmentation en quatre ne constituent donc pas des quarts de sphère réguliers. Chacune d'elles possède une extrémité tronquée et une extrémité effilée ou aiguë, dirigées vers les pôles de l'œuf. Les deux cellules, dérivant d'un même hémisphère, sont donc groupées de telle sorte qu'elles regardent par leurs extrémités tronquées ou par leurs extrémités aiguës vers des directions opposées.

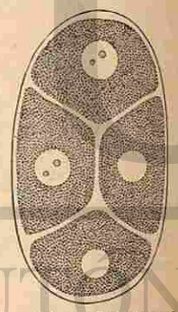


Fig. 114. — *Œuf d'Ascaris nigrovenosa segmenté en quatre.* D'après Auerbach, pl. IV, fig. 19.

Une disposition semblable des quatre premiers blastomères se rencontre dans d'autres œufs : Rabl l'a observée dans les œufs de *Planorbis ;* Rauber (VI, 56) l'a décrite dans les œufs de la Grenouille, où il l'a étudiée d'une façon détaillée.

Dans les œufs ellipsoïdaux, chez lesquels, conformément à notre loi, le premier plan de segmentation est transversal par rapport au grand axe de l'œuf, il s'accomplit, pendant la deuxième segmentation qui a lieu perpendiculairement à la première, des déplacements importants : il en résulte

la production de lignes de scission que l'on comprendra aisément sans plus ample explication en examinant la figure 114.

I *b*. — Segmentation inégale

On peut facilement dériver la segmentation inégale de la segmentation égale. Le plus souvent, elle est due à cette circonstance que dans la cellule le protoplasme et les éléments vitellins ne sont pas uniformément répartis. Je prendrai pour exemple l'œuf de Grenouille à pôles différenciés. Dans cet œuf, comme nous l'avons vu déjà, le noyau est situé dans l'hémisphère animal dirigé vers le haut (p. 205). Lorsqu'il se prépare à se diviser, son axe ne peut plus coïncider avec un diamètre quelconque. En raison de la répartition inégale du protoplasme dans l'œuf, il se trouve soumis à l'influence de la partie plus riche en protoplasme et pigmentée de l'œuf, laquelle repose comme une calotte sur la partie plus riche en deutoplasme. La première, à cause de son moindre poids spécifique, est dirigée horizontalement et vers le haut (Fig. 115, A). Or, dans un disque protoplasmique

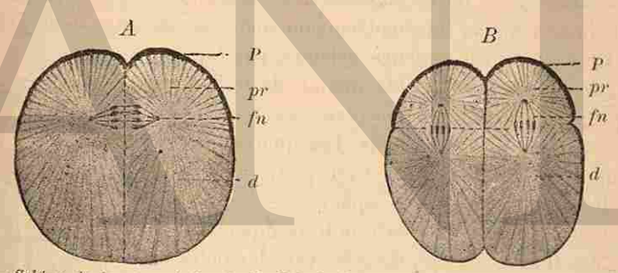


Fig. 115. — *Schéma de la segmentation de l'œuf de la Grenouille.* O. Hertwig. Embryologie, fig. 31. *A*, premier stade de la segmentation. *B*, troisième stade de la segmentation. Les quatre blastomères provenant du deuxième stade de la segmentation commencent à se diviser en huit blastomères, par un sillon équatorial. *P*, surface pigmentée de l'œuf, au pôle animal ; *pr*, hémisphère riche en protoplasme ; *d*, l'autre hémisphère riche en deutoplasme ; *fn*, fuseau nucléaire.

horizontal, le fuseau nucléaire se place horizontalement : le plan de segmentation doit donc être vertical. Il commence d'abord à se montrer un léger sillon au pôle animal, parce que ce pôle est plus soumis à l'influence du fuseau nucléaire qui l'avoisine et qu'il renferme plus de protoplasme, dont procèdent les phénomènes de mouvement lors de la division. Ce sillon s'approfondit lentement de haut en bas et gagne le pôle végétatif.

Les deux hémisphères provenant de la première segmentation se composent d'un quart de sphère plus riche en protoplasme, dirigé vers le haut, et d'un quart de sphère dirigé vers le bas et plus pauvre en protoplasme. C'est ce qui détermine d'abord la position et ensuite l'axe du noyau dans

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

la deuxième segmentation. D'après la loi que nous avons mentionnée plus haut, il faut chercher les noyaux dans les quarts de sphère plus riches en protoplasme; l'axe du fuseau doit être parallèle au grand axe de ce quart de sphère; il doit donc être horizontal. Le deuxième plan de division est donc vertical comme le premier, qu'il coupe à angle droit.

Lorsque la deuxième segmentation est achevée, l'œuf de Grenouille se compose donc de quatre quarts de sphère séparés par deux plans de segmentation verticaux et possédant deux pôles d'inégale valeur, dont l'un, plus riche en protoplasme et plus léger, est dirigé vers le haut, tandis que l'autre, plus riche en vitellus et plus lourd, est dirigé vers le bas. Dans l'œuf à segmentation égale, nous avons vu que les axes des fuseaux nucléaires, lors de la troisième division, se placent parallèlement à l'axe longitudinal des quatre premiers blastomères. C'est aussi le cas ici, mais avec une légère modification (Fig. 115, B). La moitié supérieure de chaque

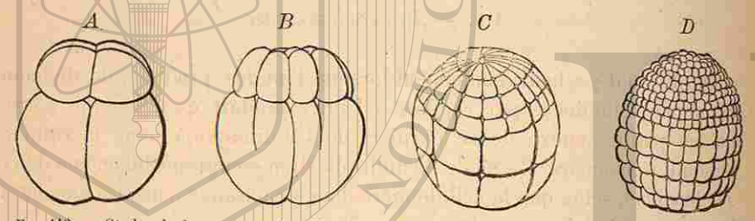


Fig. 116. — *Stades de la segmentation de l'œuf de Petromyzon.* Figure empruntée à Hatschek (fig. 72); *A* et *B*, d'après Shipley; *C* et *D*, d'après M. Schultze.

blastomère étant plus riche en protoplasme, le fuseau nucléaire ne peut pas, comme dans l'œuf à segmentation égale, occuper le milieu du blastomère, mais il doit être plus rapproché du pôle animal de l'œuf. En outre, il se place à peu près verticalement, parce que les quatre blastomères de l'œuf de la Grenouille, à cause de l'inégale densité de leurs deux moitiés, sont orientés d'une façon plus fixe dans l'espace. Il en résulte que le troisième plan de segmentation doit être horizontal (Fig. 116, A) et doit, en outre, être situé au-dessus de l'équateur de l'œuf, plus ou moins près du pôle animal. *Les produits de cette division ont donc une taille et une constitution très différentes et c'est pour ce motif que l'on désigne sous le nom d'*INÉGALE *cette forme de la segmentation.* Les quatre segments ou blastomères dirigés vers le haut sont plus petits et plus dépourvus de vitellus que les quatre segments inférieurs, qui sont plus volumineux et plus riches en vitellus. On désigne les premiers sous le nom de cellules

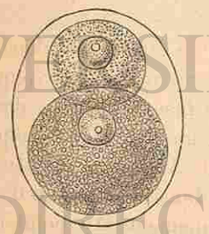


Fig. 117. — *Œuf de Fabricia segmenté en deux.* D'après Hæckel.

animales, et les seconds, sous le nom de cellules végétatives, parce que ces éléments sont dirigés respectivement vers le pôle animal et vers le pôle végétatif de l'œuf.

Dans la suite du développement (Fig. 116, B, C, D), la distinction entre les cellules animales et les cellules végétatives devient de plus en plus grande, les cellules plus riches en protoplasme se divisent plus rapidement et plus fréquemment, ainsi que nous l'avons fait ressortir plus haut.

Les œufs ellipsoïdaux peuvent aussi présenter la segmentation inégale. C'est ainsi que l'œuf de *Fabricia* (Fig. 117), à cause de l'accumulation du vitellus à l'un de ses pôles (Fig. 109), se divise en une cellule plus petite et plus riche en protoplasme et en une cellule plus volumineuse et plus riche en vitellus. Ces deux cellules ne se divisent pas aussi rapidement l'une que l'autre, dans la suite du développement.

I *c.* — Bourgeonnement

On dit qu'il y a bourgeonnement lorsque l'un des produits de division est si peu volumineux par rapport à l'autre produit qu'il semble n'être qu'une petite annexe de ce dernier, dont il diminue à peine le volume lorsqu'il s'en sépare. Ce mode de multiplication comprend lui-même deux subdivisions, selon que la cellule mère donne naissance à un ou à plusieurs bourgeons à la fois.

Dans le règne animal le bourgeonnement joue un rôle dans la maturation de l'œuf et conduit à la formation des *corpuscules de direction ou cellules polaires.* Sous ce nom on désigne deux ou trois sphérules, composées de protoplasme et de substance nucléaire et ayant, par conséquent, la valeur de petites cellules : elles siègent fréquemment en dedans de la membrane vitelline au pôle animal de l'œuf. Voici quelle est la marche de ce processus de bourgeonnement.

Pendant que la vésicule germinative se résout, il se forme aux dépens des parties constitutives de son contenu un fuseau nucléaire typique avec deux radiations polaires à ses extrémités. Ce fuseau chemine dans le vitellus (Fig. 118, I) et gagne peu à peu le pôle animal jusqu'à ce que l'une de ses extrémités touche à la surface de l'œuf. Arrivé là, le fuseau se place de telle sorte que son grand axe se trouve dans la direction d'un des rayons de l'œuf. Bientôt commence le bourgeonnement. Au point où l'un des pôles de la figure nucléaire touche à la surface, le vitellus se soulève en petit mamelon, dans lequel s'engage la moitié du fuseau (Fig. 118, II).

Le mamelon s'étrangle ensuite à sa base et se sépare du vitellus en entraînant la moitié du fuseau : il se forme donc ainsi une très petite cellule

(Fig. 118, III). Le même phénomène se répète une seconde fois (Fig. 118, IV à VI), après que la moitié du fuseau restée dans l'œuf s'est retransformée en un fuseau complet, sans cependant avoir repassé au préalable par un stade de repos, vésiculeux, du noyau. Nous reviendrons plus loin, sur les détails de ce processus, en ce qui concerne le fuseau nucléaire.

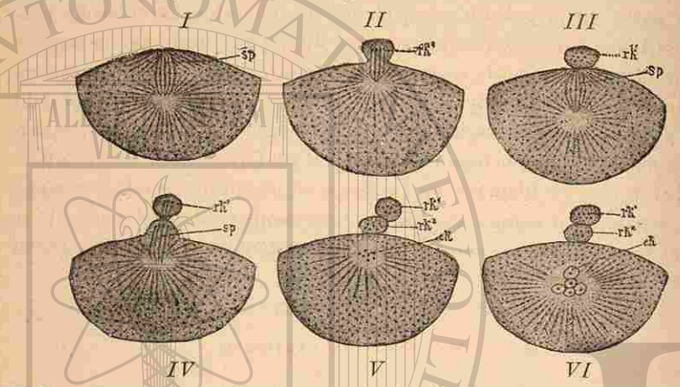


Fig. 118. — *Formation des cellules polaires chez Asterias glacialis.* O. Hertwig, Embryol., fig. 13. Dans la figure I, le fuseau nucléaire (*sp*) a atteint la surface de l'œuf. Dans la figure II, il s'est formé à la surface de l'œuf un petit mamelon (*rk'*) renfermant la moitié du fuseau. Dans la figure III, ce mamelon s'est séparé par étranglement et constitue une cellule polaire (*rk'*). Aux dépens de la moitié interne du fuseau nucléaire primitif s'est formé un nouveau fuseau complet (*sp*). Dans la figure IV, nous voyons la première cellule polaire soulevée par un second mamelon qui, dans la figure V, s'est à son tour séparé de l'œuf par étranglement et constitue la seconde cellule polaire (*rk²*). Le restant du second fuseau s'est transformé, dans la figure VI, en le noyau ovulaire (*ek*).

On observe fréquemment des phénomènes de bourgeonnement dans certains groupes d'organismes monocellulaires. Je prendrai comme second exemple la *Podophrya gemmipara*, Acinète marine qui a été étudiée par R. Hertwig (VI, 35), et qui se fixe à d'autres objets par un pédicule situé à l'extrémité postérieure de son corps. A son extrémité antérieure, libre, qui porte des filaments préhensiles et des tubes suceurs, il se forme souvent huit à douze bourgeons, disposés en une couronne qui ne laisse libre que le centre de l'extrémité libre de l'organisme. Le noyau est ici particulièrement intéressant. Aussi longtemps que la *Podophrya* est jeune et

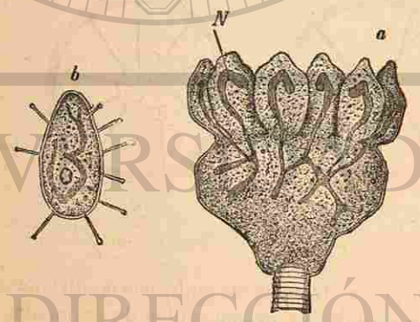


Fig. 119. — *Bourgeonnement cellulaire. Podophrya gemmipara avec bourgeons.* R. Hertwig, Zool., fig. 21. *a*, bourgeons qui se détacheront et se transformeront en jeunes individus libres *b*. N, noyau.

n'a pas encore commencé à bourgeonner, le noyau a, comme chez une foule d'Infusoires, la forme d'une bandelette contournée en fer à cheval (Fig. 119 *b*). Plus tard il émet de nombreux prolongements qui se dirigent verticalement vers l'extrémité libre du corps de l'organisme. Ces prolongements ne tardent pas à se renfler en massue à leur extrémité, pendant que leur union avec la partie principale du noyau s'amincit généralement en un fin filament. Partout où les extrémités renflées du noyau atteignent la surface libre, se forment de petits mamelons qui finissent par renfermer chacun une extrémité renflée du noyau. Chaque bourgeon ainsi formé s'agrandit encore un peu, puis s'étrangle à son point d'origine, à son union avec l'organisme maternel. La portion de noyau qu'il renferme prend la forme d'un fer à cheval, et le fin filament qui l'unissait au noyau maternel se rompt : il s'en sépare donc complètement. Les bourgeons sont alors mûrs ; ils se séparent de l'organisme maternel et se meuvent longtemps, librement dans l'eau de la mer.

II. — Segmentation partielle

Sauf chez quelques Protozoaires (*Noctiluca*), la segmentation partielle ne se présente que dans les œufs. On peut la dériver de la segmentation inégale. Elle a lieu lorsque la quantité de vitellus est devenue très considérable et qu'une partie du protoplasme s'en est nettement séparée et s'est accumulée au pôle animal en un disque germinatif (Fig. 108). Le noyau doit



Fig. 120. — *Les premiers stades de la segmentation de l'œuf de la Poule vus à la surface.* D'après Coste. *a*, bord du disque germinatif. *b*, sillon vertical. *c*, petit segment central. *d*, grand segment périphérique.

siéger au milieu du disque et, lorsqu'il se transforme en fuseau de division, ce dernier prend une position horizontale. Le premier plan de segmentation est donc vertical et apparaît d'abord, comme dans l'œuf à segmentation inégale (Fig. 92), au pôle animal et au milieu du disque (Fig. 120, A ; 121, A). Mais, tandis que dans l'œuf à segmentation inégale le sillon s'approfondit et finit par atteindre le pôle végétatif, ici il ne divise que le

disque germinatif en deux segments égaux, qui reposent par une large base sur la masse vitelline indivise, dont ils semblent n'être que deux bourgeons : ils sont donc encore réunis l'un à l'autre par l'intermédiaire de la masse vitelline. Bientôt après apparaît un deuxième sillon vertical, croisant le premier à angles droits et qui reste aussi limité au disque germinatif. Le disque germinatif est donc alors divisé en quatre segments (Fig. 120, B ; 121, B).

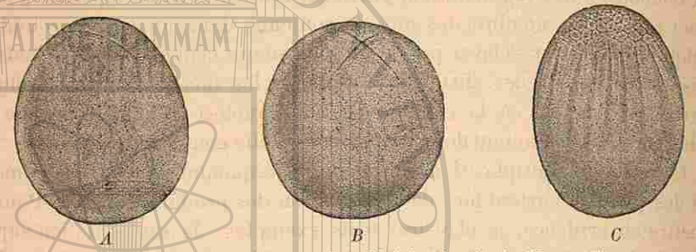


Fig. 121. — *Segmentation discoïdale de l'œuf d'un Céphalopode.* D'après Watase. Figure empruntée à R. Hertwig (fig. 99).

Chacun des quatre segments se divise à son tour par un sillon radié. Les segments ainsi formés correspondent donc à des secteurs, en contact, par leurs extrémités aiguës, au centre du disque germinatif, leurs larges extrémités étant dirigées vers la périphérie. La pointe de chacun de ces segments se sépare ensuite par un sillon transversal ou parallèle à l'équateur de la sphère ovulaire. Il en résulte qu'actuellement ces segments centraux, plus petits, sont complètement séparés du vitellus, tandis que les segments périphériques, plus volumineux, sont encore unis au vitellus (Fig. 120, C). Comme à partir de ce moment il se forme alternativement des sillons radiés et des sillons parallèles à l'équateur, le disque germinatif se divise en segments de plus en plus nombreux, disposés de telle sorte que les plus petits occupent le centre du disque, et les plus grands, sa périphérie (Fig. 121, C).

Maints segments unis au vitellus s'étranglent de telle sorte que leur fuseau nucléaire se place obliquement ou verticalement, ce qui a pour conséquence qu'après la division un des deux noyaux filles se trouve logé dans la masse vitelline. C'est ainsi que naissent, dans la segmentation partielle, les noyaux vitellins, qui ont fait l'objet de tant d'études et qui sont logés en grand nombre dans les couches superficielles du vitellus, surtout à la périphérie du disque germinatif segmenté. Comparer aussi les intéressantes observations de Ruckert (VII, 36) et d'Oppel (VII, 34), d'où il résulte que chez les Sélaciens et les Reptiles des noyaux vitellins prennent naissance à la suite d'une surfécondation (polyspermie).

III. — Formation simultanée de plusieurs cellules

La particularité de ce mode de multiplication cellulaire consiste en ce que le noyau se divise plusieurs fois de suite dans une même cellule, tandis que le corps protoplasmique reste longtemps indivis, sans montrer la tendance à une segmentation partielle. Par suite d'une bipartition souvent répétée, le nombre des noyaux contenus dans un corps protoplasmique unique peut s'élever peu à peu à plusieurs centaines. Ces noyaux se disposent alors à des distances régulières les uns des autres. Enfin, il arrive un moment où la cellule mère multinucléée se divise, en une ou plusieurs fois, en autant de cellules filles qu'elle contient de noyaux.

Ce mode de multiplication se rencontre fréquemment chez des animaux et des plantes, surtout lors de la formation des produits sexuels. Pour la mettre en évidence, je choisirai trois exemples : la segmentation superficielle des œufs centrolécithes des Arthropodes ; la formation de l'endosperme dans le sac embryonnaire des ovaires des Phanérogames et, enfin, la sporulation dans les sporanges des Saprolégniées.

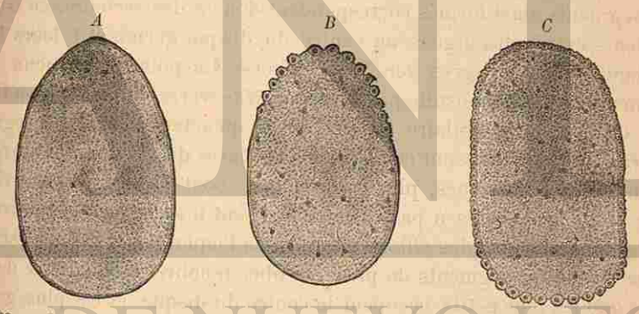


Fig. 122. — *Segmentation superficielle de l'œuf d'un Insecte* (*Pieris crataegi*). D'après Bobretzky. Figure empruntée à R. Hertwig, fig. 100. *A*, division du noyau de segmentation. *B*, un certain nombre de noyaux ont émigré à la surface de la partie supérieure de l'œuf, pour contribuer à former la membrane germinative ou blastoderme. *C*, la membrane germinative recouvre toute la surface de l'œuf.

Dans les *œufs des Arthropodes* la masse vitelline est habituellement accumulée au centre de l'œuf et revêtue par une mince couche corticale de protoplasme. On donne à ces œufs le nom d'*œufs centrolécithes*, c'est-à-dire à vitellus central, par opposition aux *œufs télolécithes*, c'est-à-dire à vitellus polarisé (Balfour, VI, 3). Le noyau de segmentation, entouré d'une couche de protoplasme, siège habituellement au centre du vitellus de nutrition. Là il se divise en deux noyaux filles, sans que cette division soit suivie de la segmentation de l'œuf. Les noyaux filles (Fig. 122, A) se

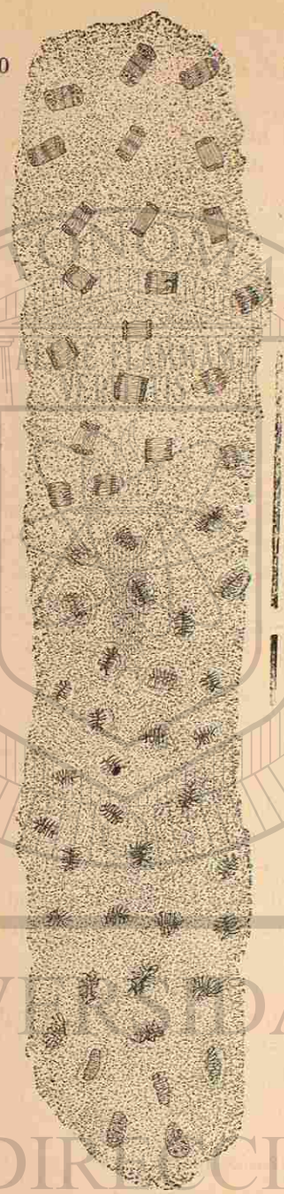


Fig. 123. — *Fritillaria imperialis. Couche protoplasmique pariétale du sac embryonnaire, montrant des noyaux à toutes les phases de la segmentation nucléaire.* Grossissement : 90 diamètres. D'après Strasburger, Botan. Prakticum, fig. 190.

divisent à leur tour en 4, ceux-ci en 8, 16, 32 noyaux, et ainsi de suite, pendant que l'œuf reste complètement indivis. Plus tard les noyaux s'écartent les uns des autres, émigrent, pour la plupart progressivement à la surface de l'œuf (Fig. 122, B) et pénètrent dans la couche protoplasmique corticale, où ils se disposent à des distances égales. C'est alors seulement que l'œuf lui-même se segmente : la couche corticale se divise en autant de cellules qu'elle renferme de noyaux, tandis que le vitellus central reste indivis ou ne se segmente que beaucoup plus tard. Ce dernier cas se présente lorsque, comme chez les Insectes, le vitellus central contient des noyaux vitellins ou mérocytes (Fig. 122, C), ainsi que cela existe dans les œufs à vitellus polarisé.

Le *sac embryonnaire des Phanérogames* est revêtu d'une couche protoplasmique pariétale qui contient, à un certain moment du développement, plusieurs centaines de noyaux régulièrement distribués. On admettait naguère que ces noyaux naissent par formation libre, comme les cristaux dans une eau mère. Nous savons aujourd'hui qu'ils dérivent d'un noyau mère par bipartition fréquemment répétée, comme dans l'œuf des Arthropodes (Fig. 123). Ces divisions s'accomplissent assez simultanément dans un district du sac embryonnaire. Il en résulte que, si la préparation est faite à un moment favorable, on peut avoir sous les yeux, en un petit espace, des centaines de stades de division nucléaire (Fig. 123).

Lorsque les noyaux sont suffisamment nombreux, il arrive un moment

où il se forme des cellules dans la couche pariétale. Entre les noyaux répartis à égales distances les uns des autres, le protoplasme se différencie en filaments radiés. Il se forme en tous sens des filaments unissants, qui s'épaississent en leur milieu et donnent naissance à une *plaque cellulaire*. Dans les plaques cellulaires se forment, comme nous l'avons dit plus haut, des *cloisons de cellulose* qui se gonflent facilement et qui délimitent des cellules possédant chacune un noyau ainsi qu'une partie de la couche protoplasmique pariétale. Parfois deux noyaux sont logés dans la même cellule et, dans ce cas, ou bien ils sont ultérieurement séparés par une cloison, ou bien ils se fusionnent immédiatement en un seul noyau, comme on l'observe chez *Corydalis cava*.

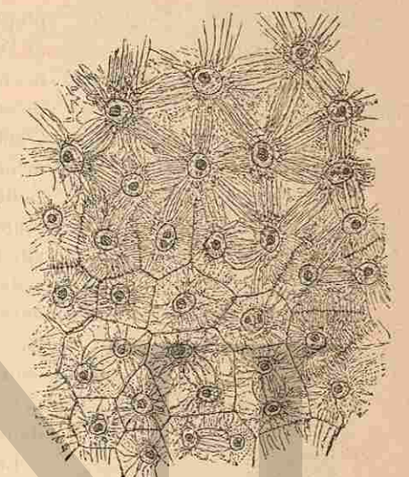


Fig. 124. — *Reseda odorata. Couche protoplasmique pariétale du sac embryonnaire au début de la formation libre des cellules.* Grossissement : 240 diamètres. D'après Strasburger, Botan. Prakticum, fig. 192.

Le *sporange des Saprolégniées* est, au début, une longue cellule remplie de protoplasme. Les noyaux se multiplient considérablement par division en deux. Ces divisions ont généralement lieu simultanément. Plus tard les noyaux se distribuent régulièrement dans l'espace cellulaire. La partie du protoplasme qui environne chaque noyau se sépare en une petite masse, qui s'entoure d'une membrane solide, réfringente. De cette façon le contenu de la cellule se divise simultanément en autant de petites *spores* qu'il y avait de noyaux précédemment. Ces spores sortent plus tard, après la rupture de la membrane de la cellule mère (sporange).

La *formation des spores des Radiolaires*, que nous avons fait connaître précédemment (p. 200), doit être considérée aussi comme un cas particulier de formation simultanée de plusieurs cellules.

IV. — Division de réduction

Au dernier moment du développement des œufs et des cellules spermatiques s'accomplissent des phénomènes de division tout particuliers, qui ont pour but de préparer les cellules sexuelles à leur destination spéciale.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

L'essence de ces phénomènes consiste en ce que deux divisions étroitement unies ont lieu immédiatement l'une après l'autre et que le noyau ne revient pas au stade de repos entre la première et la seconde division. Il en résulte que les groupes de segments nucléaires provenant de la première division se séparent aussitôt en deux groupes filles sans que les segments nucléaires se scindent longitudinalement, au préalable. A la fin de la seconde division, l'œuf et la cellule spermatique mûrs renferment donc un nombre de segments nucléaires et une quantité de nucléine moitié moindre que le nombre des segments nucléaires et la quantité de nucléine que renferme, chez le même animal, un noyau ordinaire sortant de division mitosique (Hertwig, IV, 34). *C'est cette relation que l'on exprime en donnant à ce processus le nom de division de réduction* (Weismann, VI, 77).

La division de réduction des cellules spermatiques et des œufs s'étudie le plus nettement chez *Ascaris megalocephala*.

Dans le tube testiculaire existent une série de cellules spéciales, appelées spermatomères. Dans leur grand noyau vésiculeux (Fig. 125, I) se

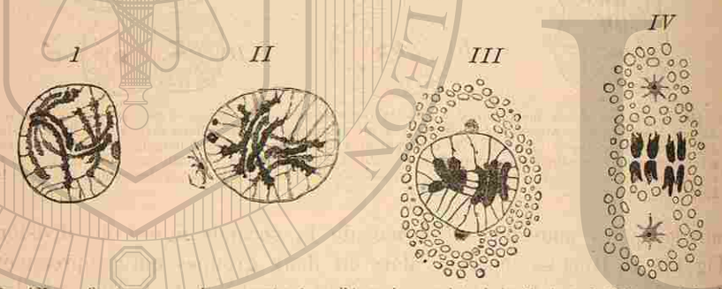


Fig. 125. — *Quatre noyaux de spermatomères d'Ascaris megalocephala bivalent, à différents stades de la préparation à la division.*

forment, aux dépens de la substance chromatique (je fonde cette description sur *Ascaris megalocephala bivalent*), huit longs filaments nucléaires, disposés en deux faisceaux et réunis à la membrane nucléaire par des filaments de linine tendus en tous sens. Pendant que le nucléole se fragmente en plusieurs pièces, apparaissent, tout contre la surface externe de la membrane nucléaire, deux corpuscules polaires, rapprochés l'un de l'autre dans le protoplasme et entourés d'une petite sphère (Fig. 125, II). Les segments nucléaires se raccourcissent et s'épaississent (Fig. 125, II, III). Les corpuscules polaires s'écartent l'un de l'autre et se placent finalement aux deux extrémités d'un même axe du noyau vésiculeux, à quelque distance de ce dernier. En ce moment, les restes du nucléole ont disparu ; la membrane nucléaire se résout ; les deux faisceaux, de quatre segments nucléaires chacun, se disposent à l'équateur entre les deux corpuscules

polaires et chacun d'eux se sépare ensuite en deux faisceaux filles, qui comprennent chacun deux segments nucléaires qui s'écartent l'un de l'autre vers les pôles (Fig. 125, IV ; 126, I). La spermatomère se divise ensuite, par étranglement, en deux cellules filles de même taille (Fig. 126, II). Pendant que cet étranglement est en train de se produire, commencent déjà à s'accomplir les modifications qui conduisent à la seconde division (Fig. 126, I). Le corpuscule polaire de chaque cellule fille se scinde en deux moitiés qui, entourées de leurs sphères spéciales, s'écartent en sens inverse, l'une de l'autre, parallèlement au premier plan de division (Fig. 126, II, A et B). Les segments nucléaires provenant de la première division fournissent immédiatement, sans repasser par le stade de repos, les matériaux de la seconde division. Ils viennent, en pivotant, se placer

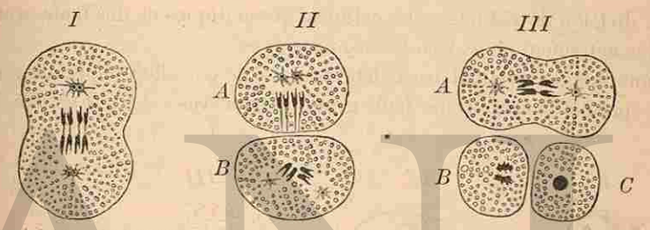


Fig. 126. — *Schéma de la formation des cellules spermatiques aux dépens d'une spermatomère, chez Ascaris megalocephala bivalent. I*, division de la spermatomère en deux cellules spermatiques filles. *II*, les deux cellules spermatiques filles (*A* et *B*) se préparent à une seconde division, immédiatement après la première division. *III*, la cellule spermatique fille *A* se divise en deux cellules spermatiques petites-filles. *B* et *C* sont des cellules spermatiques petites-filles, provenant de la division de la cellule spermatique fille *B* de la figure *II*.

entre les pôles nouvellement formés de la seconde figure de division (Fig. 126, II, B) et se séparent alors en deux groupes qui comprennent chacun deux segments nucléaires et qui s'écartent l'un de l'autre vers les pôles. Alors commence à se produire le second étranglement (Fig. 126, III, A). Tandis que lors de la première division chaque cellule fille contient quatre des huit segments nucléaires qui existaient déjà dans le noyau au repos de la spermatomère, maintenant chaque cellule petite-fille n'en contient que deux. En effet, dans le cours des deux divisions qui se sont suivies sans stade de repos intermédiaire, il ne s'est produit ni multiplication de la substance nucléaire, ni augmentation du nombre des segments nucléaires par scission longitudinale. Il en résulte qu'après la seconde division le nombre des segments nucléaires se trouve réduit à la moitié du nombre typique.

Il s'accomplit à peu près de la même manière une *division de réduction pendant la maturation de l'œuf* chez *Ascaris megalocephala*.

A la spermatomère correspond l'œuf immature ou l'ovulomère. Dans la vésicule germinative naissent aussi huit segments nucléaires groupés en deux faisceaux (Fig. 127, I). Après la disparition de la membrane

nucléaire, ils se disposent à l'équateur du premier fuseau de direction, qui se place à la surface du vitellus (Fig. 127, II) et forme la première cellule polaire, comme nous l'avons dit plus haut (p. 216). Ce processus est comparable à la division de la spermatomère en ses deux cellules filles. Comme dans la spermatogenèse (Fig. 126, I), chacun des deux produits de division de l'ovulomère renferme un faisceau de quatre segments nucléaires (Fig. 127, II). Ces deux produits de division de l'ovulomère, qui ici sont de volumes très inégaux, la cellule-œuf fille et la cellule polaire, contiennent, en effet, l'une et l'autre, deux faisceaux filles de deux segments nucléaires chacun. De même aussi il s'accomplit immédiatement,

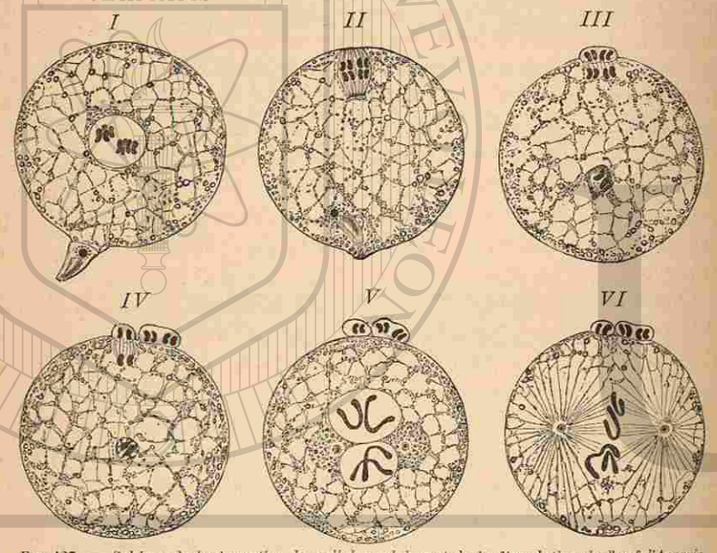


Fig. 127. — *Schéma de la formation des cellules polaires et de la fécondation de l'œuf d'Ascaris megalocephala bivalent.*

comme dans la spermatogenèse, une seconde division, sans stade de repos intermédiaire. Aux dépens des éléments du demi-fuseau restant dans la cellule-œuf fille se reconstitue directement un second fuseau complet comprenant seulement quatre segments nucléaires réunis par paires. Le second bourgeonnement donne naissance à la seconde cellule polaire (Fig. 127, IV) et à la *cellule-œuf petite-fille ou œuf mûr*, chacun de ces produits de division contenant deux segments nucléaires seulement.

Abstraction faite de cette circonstance que les produits de division, dans la maturation de l'œuf, sont de volumes très inégaux (bourgeonnement), les phénomènes ressemblent si complètement aux processus de division

qui s'accomplissent dans la spermatogenèse et que nous avons décrits plus haut, qu'ils nous permettent de comprendre la signification des cellules polaires. Tandis qu'aux dépens d'une spermatomère (Fig. 126, I) se forment quatre cellules spermatiques (Fig. 126, III, A, B, C), aux dépens d'une ovulomère (Fig. 127, I) se forment un œuf apte à être fécondé (Fig. 127, V) et trois œufs abortifs. Ces derniers se sont maintenus à l'état rudimentaire, parce qu'ils jouent un rôle dans la division de réduction, importante au point de vue physiologique.

Ces faits observés chez l'*Ascaris* démontrent que le nombre des segments nucléaires que contiennent les produits sexuels mûrs n'est égal qu'à la moitié du nombre des segments nucléaires que contiennent, chez le même organisme, les cellules des différents tissus. Des faits semblables ont été signalés chez une foule d'autres organismes : par Boveri (VI, 6) pour les œufs mûrs d'animaux appartenant aux classes les plus diverses du règne ; par Flemming (VI, 13, II), Platner (VI, 52), Henking (VI, 27), Ishikawa (VI, 40), Haecker (VI, 24), von Rath (VI, 55), pour les cellules spermatiques mûres de *Salamandra*, *Gryllotalpa*, *Pyrrhocoris*, *Cyclops*, etc. ; par Guignard (VI, 23 *b*), pour les noyaux des cellules polliniques qui interviennent dans la fécondation et pour le noyau de l'oosphère (cellule-œuf mûre) des Phanérogames.

Chez les *Infusoires* il se fait aussi avant la fécondation une réduction de la substance nucléaire. C'est ce qui résulte des études de Maupas (VII, 30) et de R. Hertwig (VII, 21), dont nous aurons l'occasion de nous occuper dans le chapitre VII.

Dans tous les cas que nous venons de décrire, *la réduction de la substance nucléaire a lieu avant la fécondation de l'œuf par la cellule spermatique*. Mais il semble aussi qu'elle puisse dans certains cas ne s'effectuer qu'*après* la fécondation, lors des premières divisions du noyau. C'est de cette façon du moins que je puis interpréter les faits si intéressants constatés par Klebahn (VI, 43) chez deux espèces d'Algues inférieures de la famille des Desmidiacées, *Closterium* et *Cosmarium*. J'y reviendrai d'une façon détaillée dans le chapitre suivant.

IV. — Influence exercée sur la division cellulaire par certains facteurs extérieurs. Figures de division nucléaire anormales. Dégénérescences du noyau.

Ce jeu d'énergies si complexes qui se manifeste dans toute division cellulaire peut être influencé d'une manière surprenante par des facteurs extérieurs, comme nous l'avons vu pour les mouvements du protoplasme. Toutefois ici les modifications éprouvées sont plus difficiles à débrouiller

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

nucléaire, ils se disposent à l'équateur du premier fuseau de direction, qui se place à la surface du vitellus (Fig. 127, II) et forme la première cellule polaire, comme nous l'avons dit plus haut (p. 216). Ce processus est comparable à la division de la spermatomère en ses deux cellules filles. Comme dans la spermatogenèse (Fig. 126, I), chacun des deux produits de division de l'ovulomère renferme un faisceau de quatre segments nucléaires (Fig. 127, II). Ces deux produits de division de l'ovulomère, qui ici sont de volumes très inégaux, la cellule-œuf fille et la cellule polaire, contiennent, en effet, l'une et l'autre, deux faisceaux filles de deux segments nucléaires chacun. De même aussi il s'accomplit immédiatement,

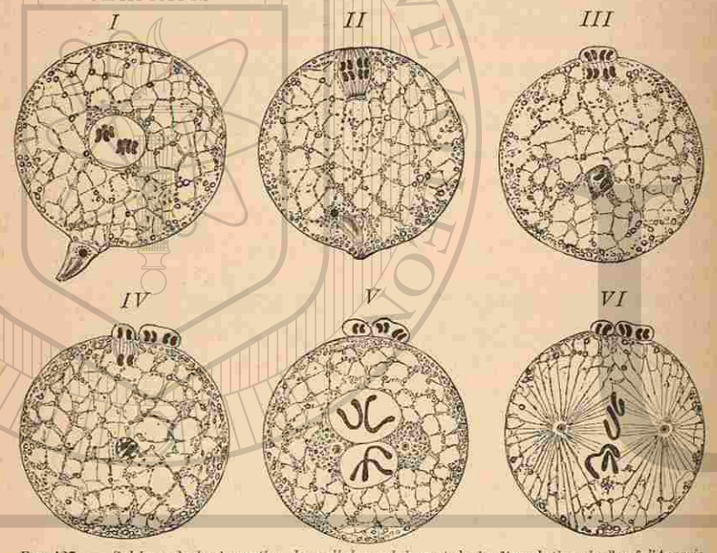


Fig. 127. — *Schéma de la formation des cellules polaires et de la fécondation de l'œuf d'Ascaris megalocephala bivalent.*

comme dans la spermatogenèse, une seconde division, sans stade de repos intermédiaire. Aux dépens des éléments du demi-fuseau restant dans la cellule-œuf fille se reconstitue directement un second fuseau complet comprenant seulement quatre segments nucléaires réunis par paires. Le second bourgeonnement donne naissance à la seconde cellule polaire (Fig. 127, IV) et à la *cellule-œuf petite-fille ou œuf mûr*, chacun de ces produits de division contenant deux segments nucléaires seulement.

Abstraction faite de cette circonstance que les produits de division, dans la maturation de l'œuf, sont de volumes très inégaux (bourgeonnement), les phénomènes ressemblent si complètement aux processus de division

qui s'accomplissent dans la spermatogenèse et que nous avons décrits plus haut, qu'ils nous permettent de comprendre la signification des cellules polaires. Tandis qu'aux dépens d'une spermatomère (Fig. 126, I) se forment quatre cellules spermatiques (Fig. 126, III, A, B, C), aux dépens d'une ovulomère (Fig. 127, I) se forment un œuf apte à être fécondé (Fig. 127, V) et trois œufs abortifs. Ces derniers se sont maintenus à l'état rudimentaire, parce qu'ils jouent un rôle dans la division de réduction, importante au point de vue physiologique.

Ces faits observés chez l'*Ascaris* démontrent que le nombre des segments nucléaires que contiennent les produits sexuels mûrs n'est égal qu'à la moitié du nombre des segments nucléaires que contiennent, chez le même organisme, les cellules des différents tissus. Des faits semblables ont été signalés chez une foule d'autres organismes : par Boveri (VI, 6) pour les œufs mûrs d'animaux appartenant aux classes les plus diverses du règne ; par Flemming (VI, 13, II), Platner (VI, 52), Henking (VI, 27), Ishikawa (VI, 40), Haecker (VI, 24), von Rath (VI, 55), pour les cellules spermatiques mûres de *Salamandra*, *Gryllotalpa*, *Pyrrhocoris*, *Cyclops*, etc. ; par Guignard (VI, 23 *b*), pour les noyaux des cellules polliniques qui interviennent dans la fécondation et pour le noyau de l'oosphère (cellule-œuf mûre) des Phanérogames.

Chez les *Infusoires* il se fait aussi avant la fécondation une réduction de la substance nucléaire. C'est ce qui résulte des études de Maupas (VII, 30) et de R. Hertwig (VII, 21), dont nous aurons l'occasion de nous occuper dans le chapitre VII.

Dans tous les cas que nous venons de décrire, *la réduction de la substance nucléaire a lieu avant la fécondation de l'œuf par la cellule spermatique*. Mais il semble aussi qu'elle puisse dans certains cas ne s'effectuer qu'*après* la fécondation, lors des premières divisions du noyau. C'est de cette façon du moins que je puis interpréter les faits si intéressants constatés par Klebahn (VI, 43) chez deux espèces d'Algues inférieures de la famille des Desmidiacées, *Closterium* et *Cosmarium*. J'y reviendrai d'une façon détaillée dans le chapitre suivant.

IV. — Influence exercée sur la division cellulaire par certains facteurs extérieurs. Figures de division nucléaire anormales. Dégénérescences du noyau.

Ce jeu d'énergies si complexes qui se manifeste dans toute division cellulaire peut être influencé d'une manière surprenante par des facteurs extérieurs, comme nous l'avons vu pour les mouvements du protoplasme. Toutefois ici les modifications éprouvées sont plus difficiles à débrouiller

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

parce que des éléments de nature chimique différente, tels que protoplasme, segments nucléaires, fibres du fuseau, corpuscules polaires, peuvent être influencés et modifiés d'une façon très différente. Toute cette question a jusqu'ici été peu étudiée encore par la voie expérimentale. Nous ne connaissons que bien peu de choses sur la manière dont se comportent les divers stades de la division nucléaire vis-à-vis des excitants thermiques, mécaniques, électriques et chimiques. Les recherches expérimentales les plus complètes qui ont été faites jusqu'ici concernent *la manière d'être des œufs des Échinodermes pendant la segmentation, vis-à-vis des excitants thermiques et chimiques*.

D'abord en ce qui concerne les influences thermiques, on sait généralement que, selon le degré de la température, la division cellulaire se ralentit ou s'accélère. Mais où est l'optimum de température, où est le minimum, quelles actions exercent sur les figures nucléaires les températures dépassant l'optimum ? Ce sont toutes questions qui doivent être résolues par la voie expérimentale. J'ai moi-même (VI, 32 et 33) entrepris des expériences sur l'influence exercée par des froids de 1 à 4 degrés centigrades.

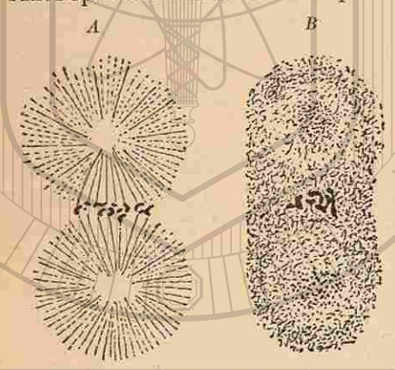


Fig. 128. — *A, figure nucléaire d'un œuf de Strongylocentrotus une heure vingt minutes après la fécondation. B. figure nucléaire d'un œuf de Strongylocentrotus qui, une heure et demie après la fécondation a été placé pendant deux heures quinze minutes dans un mélange réfrigérant à 2 degrés centigrades sous zéro et a ensuite été tué.*

Lorsque des œufs d'Échinodermes en voie de segmentation sont soumis pendant quinze à trente minutes à des températures de 1 à 4 degrés sous zéro, toute la partie achromatique de la figure de division s'atrophie en quelques minutes, tandis que la partie chromatique, c'est-à-dire les segments nucléaires, ne subit aucun changement ou seulement des changements insignifiants. Les plus instructifs sont les stades où les segments nucléaires sont disposés à l'équateur (Fig. 128, A) ou déjà répartis vers les deux pôles. Ainsi que nous l'apprend la figure 128, B, les radiations protoplasmiques et les fibres du fuseau ont disparu sans laisser de trace; les sphères entourant les corpuscules polaires sont encore indiquées dans le vitellus par deux taches plus claires. Seuls les segments nucléaires ont conservé leur aspect et leur situation.

Pendant toute la durée de l'action du froid la figure nucléaire reste dans le même état ; mais elle se modifie très rapidement lorsque l'œuf est déposé dans une goutte d'eau sur le porte-objet et soumis peu à peu à l'influence de la température de la chambre. Déjà après cinq à dix minutes les deux radiations polaires réapparaissent, d'abord peu marquées, puis de plus en plus nettement, aux mêmes points où elles existaient. Entre les deux pôles se montrent à nouveau les fibres du fuseau et bientôt la division continue son cours normal. *Dans ces cas, le froid n'a donc fait qu'arrêter, suspendre la division. Le processus de la division reprend ensuite au point même où il avait été arrêté.*

Les perturbations sont plus intenses lorsque l'action d'une température de 2 à 3 degrés sous zéro se prolonge deux ou trois heures. Toute la figure nucléaire est complètement modifiée et, si la période de rigidité est dépassée, il faut beaucoup de temps pour que la figure se reconstitue comme au début. Ou bien les segments nucléaires se fusionnent en un corps irrégulier, dentelé, ou bien il se reforme même à leurs dépens un petit noyau vésiculeux, comme cela se passe lors de la reconstruction du noyau après la division. Alors recommencent des transformations qui conduisent à la formation de radiations polaires et de figures de division souvent plus ou moins anormales. La division du corps de l'œuf s'effectue non seulement très tardivement, mais souvent aussi sous une forme pathologique.

Certaines substances chimiques (sulfate de quinine en solution à 0,05 0/0 et hydrate de chloral à 0,5 0/0) exercent sur le processus de division une action surprenante, analogue à celle du froid. Lorsque des œufs montrant le fuseau nucléaire et la disposition équatoriale des segments nucléaires sont exposés pendant cinq à dix minutes à l'action de ces substances, les radiations polaires commencent à disparaître complètement. Si on arrête l'action de l'excitant, les choses se rétablissent normalement, après un certain temps de repos. Quand l'action de ces substances a duré dix à vingt minutes, les perturbations sont plus profondes et, dans beaucoup de cas, le processus de la division s'accomplit d'une façon très spéciale et caractéristique. Non seulement les radiations polaires et les fibres du fuseau s'atrophient complètement, mais il se reforme lentement aux dépens des segments nucléaires un noyau vésiculeux au repos (Fig. 129, A). Ce noyau constitue bientôt le point de départ d'une nouvelle division, mais essentiellement modifiée (O. et R. Hertwig, VI, 38).

Au lieu de se former deux radiations protoplasmiques à la surface du noyau vésiculeux, il s'en forme spontanément quatre (Fig. 129, B, une des radiations est cachée). Ces radiations sont très nettement marquées après l'action de la quinine ; par contre, après l'action du chloral, elles ne sont que faiblement indiquées et sont restreintes au voisinage immédiat du noyau. Plus tard la membrane nucléaire se résout ; entre les quatre pôles se forment quatre fuseaux, à l'équateur desquels se répartissent les segments

nucléaires, ce qui engendre une figure caractéristique (Fig. 129, C). Alors les segments nucléaires s'écartent vers les quatre pôles et donnent lieu à la formation de quatre noyaux vésiculeux, qui s'écartent les uns des autres et se portent à la surface du vitellus. L'œuf commence ensuite à montrer deux sillons croisés correspondant aux noyaux. En général, la division en quatre ne s'accomplit pas jusqu'au bout, mais avant qu'elle soit achevée les quatre noyaux se préparent à une nouvelle division, en se transformant

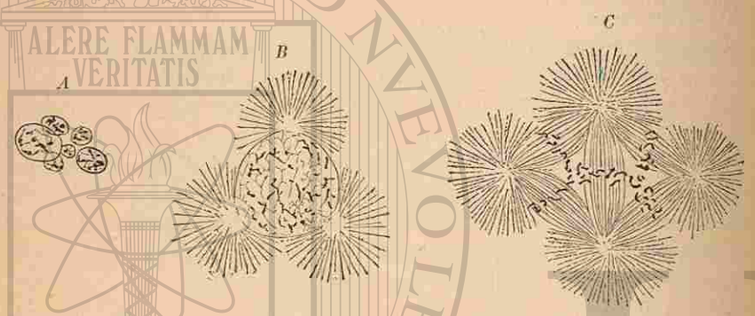


Fig. 129. — *Noyaux d'œufs de Strongylocentrotus qui, une heure et demie après la fécondation, ont été déposés pendant vingt minutes dans une solution de sulfate de quinine à* 0,025 0/0. *A*, figure nucléaire d'un œuf qui a été tué une heure après avoir été enlevé de la solution. *B*, figure nucléaire d'un œuf qui a été tué un peu plus d'une heure après avoir été enlevé de la solution. *C*, figure nucléaire d'un œuf qui a été tué deux heures après avoir été enlevé de la solution.

en fuseaux pourvus de deux radiations polaires. Alors les deux sillons croisés dont nous venons de parler s'approfondissent lentement et chaque fuseau vient se placer dans un mamelon ou un bourgeon. Ou bien la séparation est en ce moment assez complète, ou bien les quatre fuseaux se divisent, c'est-à-dire que leurs segments nucléaires s'écartent les uns des autres, avant que les plans de division soient complets. Dans ce dernier cas, les quatre premiers mamelons commencent à s'étrangler avant d'être séparés les uns des autres (segmentation par bourgeons).

Ce qu'il y a de plus remarquable dans les phénomènes que nous venons de décrire, c'est l'apparition subite de quatre radiations polaires, auxquelles doivent correspondre autant de corpuscules polaires, si nous nous en référons à tout ce que nous connaissons. On trouve une explication de ce fait dans les phénomènes qui accompagnent la fécondation de l'œuf chez les Échinodermes : nous en parlerons plus loin.

Au lieu de la transformation du noyau représentée par la figure 129, C, il n'est pas rare de rencontrer celle que nous montre la figure 130, où l'une des radiations est un peu plus éloignée des trois autres. Dans ce cas, seules les trois radiations les plus rapprochées sont réunies par trois fuseaux, en un triaster. Les trois plaques nucléaires se touchent au centre du triangle

équilatéral ainsi formé. La quatrième radiation est unie par un seul fuseau à la radiation du triaster la plus rapprochée d'elle.

L'image donnée par la figure 131 est une transition entre les figures 129 et 130. De la radiation x, située plus isolément, partent deux fuseaux vers le restant de la figure nucléaire représentant un triaster. De ces deux fuseaux, l'un est incomplet et se caractérise par le nombre moindre de ses segments nucléaires. Il est vraisemblable qu'il ne se serait même pas formé si la radiation x avait été encore un peu plus éloignée de la radiation y.

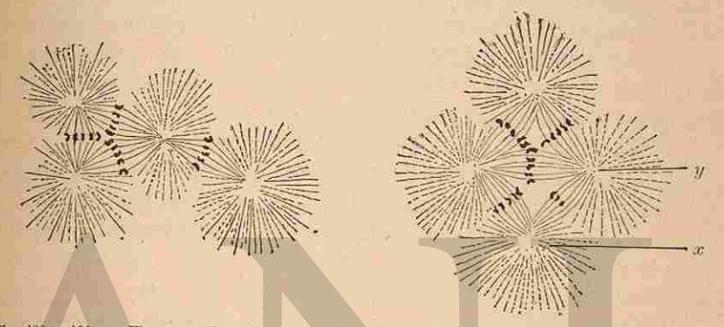


Fig. 130 et 131. — *Figures nucléaires pluripolaires d'œufs de Strongylocentrotus qui, une heure et demie après la fécondation, ont été déposés pendant vingt minutes dans une solution de sulfate de quinine à* 0,05 0/0 *et qui ont ensuite été tués deux heures après avoir été enlevés de cette solution.*

Arnold, Hansemann, Schottlænder, Cornil, Denys, etc. (VI, 1, 10, 11, 25, 67) ont souvent observé *des figures de division nucléaire à trois, quatre et plusieurs pôles* (*triaster*, *tétraster*, *polyaster*, *mitoses pluripolaires*) *dans des tissus pathologiques* et spécialement dans des tumeurs malignes telles que les carcinomes. Ces figures ressemblent d'une façon étonnante à celles que nous montrent les figures 129 à 131 et que nous avons obtenues dans des œufs, par la voie expérimentale. Il est probable que la cause de ces figures anormales doit être aussi recherchée dans des excitants chimiques. Ainsi Schottlænder (VI, 67) a pu provoquer la formation de divisions nucléaires pathologiques dans l'endothélium de la membrane de Descemet, en cautérisant la cornée de la grenouille avec une solution concentrée de chlorure de zinc, et en produisant ainsi une inflammation. Bien remarquables sont les variations que l'on constate en ce qui concerne le nombre des segments nucléaires des différents fuseaux. En effet, tandis que certains fuseaux possèdent douze segments nucléaires, d'autres n'en ont que six ou même trois seulement, d'après les observations de Schottlænder. Le même fait a été observé dans les œufs d'Échinodermes.

Il est probable, d'ailleurs, que d'autres causes encore peuvent déterminer la formation des figures de division pluripolaires. Une cause fréquente,

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

par exemple, est *la présence de plusieurs noyaux dans la même cellule*. On peut aisément provoquer à son gré cet état par la voie expérimentale en faisant féconder des œufs soumis, au préalable, à l'action de certaines substances (Fol, VI, 19 *b* ; Hertwig, VI, 30 *a*, 32, 33 et 38). Au lieu d'un seul spermatozoïde, comme c'est la règle dans la fécondation normale, deux ou plusieurs spermatozoïdes pénètrent alors dans le vitellus. La conséquence de cette surfécondation ou polyspermie est la formation d'autant de *noyaux spermatiques* qu'il a pénétré de spermatozoïdes dans l'œuf. Ces noyaux spermatiques se rapprochent du noyau ovulaire, et, comme chacun d'eux a introduit dans l'œuf un corpuscule polaire, il se forme autour du noyau ovulaire plusieurs radiations protoplasmiques. La figure nucléaire constitue alors un triaster, un tétraster ou un polyaster, selon le nombre des spermatozoïdes qui ont pénétré dans l'œuf.

Très souvent aussi il se forme des figures nucléaires multipolaires aux dépens des noyaux spermatiques qui, au lieu de s'unir au noyau ovulaire, sont restés isolés dans le vitellus lors de la polyspermie. Tout d'abord, ils deviennent de petits fuseaux spermatiques. Puis, souvent les petits fuseaux voisins se réunissent de telle sorte que deux radiations polaires avec leurs corpuscules centraux se fusionnent en une seule. De cette manière, par fusionnements consécutifs, il peut se former des agrégats de fuseaux très divers, surtout quand la surfécondation a été très élevée. La figure pluripolaire provenant du noyau ovulaire surfécondé peut ensuite se compliquer encore par adjonction de fuseaux spermatiques.

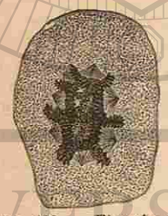


Fig. 132. — *Figure nucléaire multipolaire, montrant de nombreux groupes de segments nucléaires mères. Cellule géante du foie d'un embryon de Mammifère.* Daprès Kostanecki.



Fig. 133. — *Figure nucléaire d'une cellule géante du foie d'un embryon de mammifère. Les segments nucléaires filles forment de nombreux groupes, écartés les uns des autres vers les nombreux pôles de la figure.* D'après Kostanecki.

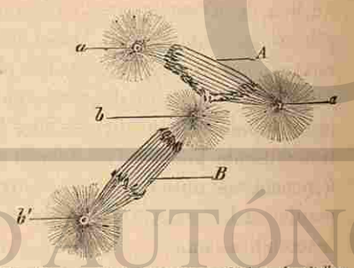


Fig. 134. — *Deux fuseaux nucléaires du vitellus d'un disque germinatif de Truite. Le corpuscule polaire b de l'un des fuseaux exerce une influence perturbatrice sur la disposition et la répartition des segments nucléaires filles de l'autre fuseau.* D'après Henneguy.

C'est de la même manière que je m'explique les faits observés par Denys sur les *cellules géantes de la moelle osseuse*, et par Kostanecki (VI, 46) sur les cellules géantes du foie embryonnaire des Mammifères. En raison des nombreux noyaux que renferme la cellule, les corpuscules polaires sont aussi nombreux. Lorsque tout l'agrégat nucléaire entre en division, il doit

nécessairement se former de nombreuses radiations polaires, entre lesquelles se disposent, en plaques nucléaires d'aspect spécial, tous les segments nucléaires dont le nombre peut atteindre plusieurs centaines, selon les circonstances. C'est une disposition de ce genre que nous montre la figure 132, empruntée à Kostanecki. Lorsque plus tard les segments mères se scindent en segments filles, ces derniers se portent par groupes vers les différents pôles de la figure nucléaire complexe, où ils forment de nombreuses petites couronnes (Fig. 133). Chaque couronne devient plus tard un noyau ; finalement la cellule géante se divise en autant de fragments qu'elle contenait de couronnes de segments filles, c'est-à-dire de noyaux.

C'est ici aussi qu'il faut ranger les faits observés par Henneguy (VI, 28) sur l'œuf de la Truite. On sait que les œufs à segmentation partielle renferment de nombreux noyaux, les mérocytes, disséminés dans la couche de vitellus sous-jacente aux cellules germinatives. Il arrive parfois que quelques noyaux voisins se rapprochent et, en se divisant simultanément, se réunissent en de petits agrégats de fuseaux nucléaires. Le cas suivant, relaté par Henneguy (Fig. 134), est très instructif parce qu'il tend bien à montrer que les pôles agissent comme centres d'attraction. Deux mérocytes en voie de division se trouvent l'un à côté de l'autre dans le vitellus commun, de telle sorte que le prolongement de l'axe du fuseau de B couperait le fuseau de A selon l'équateur et que l'un de ses corpuscules polaires *b* se trouve au voisinage immédiat du fuseau de A. Cette circonstance a amené une perturbation remarquable dans la répartition des segments filles de A. Au lieu de s'écarter en deux groupes vers les pôles *a*, *a*, comme c'est le cas normalement, un certain nombre d'entre eux, les plus rapprochés de la sphère d'action du corpuscule polaire *b* du fuseau voisin, se sont dirigés vers lui. En un mot, le corpuscule polaire d'un fuseau a exercé manifestement une influence perturbatrice sur la disposition et la répartition des segments filles dans le second fuseau.

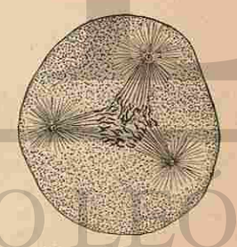


Fig. 135. — *Cellule du germe de la Truite montrant une figure nucléaire tripolaire.* D'après Henneguy.

Dans des cellules germinatives, qui se séparent plus tard de la couche des mérocytes, Henneguy a aussi observé des triaster (Fig. 135) et des tétraster.

Je terminerai ce chapitre en signalant des *phénomènes de dégénérescence, que subissent parfois les noyaux de cellules*, probablement sous l'action d'influences nuisibles. C'est surtout dans les organes sexuels qu'on les rencontre : il arrive souvent que des cellules germinatives isolées ou des groupes de cellules germinatives semblent s'atrophier avant d'avoir atteint leur complète maturité. Flemming et Hermann en ont fait l'observation

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

chez *Salamandra maculata ;* moi-même je l'ai observé chez *Ascaris megalocephala.* La nucléine s'amasse en un grumeau compact, qui se caractérise par sa colorabilité intense dans les matières tinctoriales les plus diverses. La quantité de protoplasme est beaucoup plus minime que dans les cellules germinatives normales. La figure 136 nous montre deux de ces cellules étiolées avec noyaux désorganisés. La figure A est l'image d'une cellule spermatique provenant d'un follicule testiculaire de *Salamandra ;* la figure B représente une cellule germinative d'*Ascaris*, comme on en trouve tant dans le testicule que dans l'ovaire, et constituant ce que l'on a appelé un corps résiduel ou corpuscule intermédiaire. En injectant de la térébenthine dans le testicule des mammifères, Wasielewski a pu provoquer expérimentalement une dégénérescence semblable des noyaux des cellules germinatives.



Fig. 136. — *A. Cellule spermatique de Salamandra maculata, trouvée dans le testicule et montrant un noyau dégénéré.* D'après Flemming, pl. 25, fig. 5t *a. B, Corpuscule intermédiaire (corps résiduel) provenant du testicule d'Ascaris megalocephala. Dégénérescence du noyau.*

Pour ce qui concerne la *signification physiologique du processus de la division nucléaire*, je me borne à renvoyer au § 3 du chapitre IX, intitulé : « Répartition égale de la substance héréditaire sur les cellules provenant de l'œuf fécondé. »

BIBLIOGRAPHIE VI

1 Julius Arnold. *Ueber die Theilungsvorgänge an den Wanderzellen. Archiv für mikroskop. Anatomie.* Bd. XXX. En outre, d'autres communications dans *Virchow's Archiv.* Bd. XCIII, XCVIII, CIII.

2*a* Auerbach. *Organologische Studien. Zweites Heft. Ueber Neubildung und Vermehrung der Zellkerne.*

2*b* Auerbach. *Zur Kenntniss der thierischen Zellen. Sitzungsber. d. kgl. preuss. Akademie der Wissenschaften zu* Berlin, 1890.

3 Balfour. Traité d'Embryologie et d'Organogénie comparées. Paris, 1883.

4*a* Van Beneden. Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire. Archives de biologie. Vol. IV, 1883.

4*b* Van Beneden et Neyt. Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale. Leipzig, 1887.

5 Born. *Ueber den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Archiv für mikroskop. Anatomie.* Bd. XXIV.

6 Boveri. *Zellenstudien. Jenaische Zeitschrift*, 1887, 1888, 1890.

7 Boveri. *Ueber den Antheil des Spermatozoons an der Theilung der Eier. Sitzungsber. der Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. in München*, 1887.

8 Brandt. *Neue Radiolarienstudien. Mittheil. des Vereins Schleswig-Holstein. Aerzte.* Januar, 1890.

9 Carnoy. Voir Bibliographie IV.

10 Cornil. Sur la multiplication des cellules de la moelle des os par division indirecte dans l'inflammation. Arch. de phys. norm. et patholog., 1887.

11 Cornil. Sur le procédé de division indirecte des noyaux et des cellules épithéliales dans les tumeurs. Arch. de phys. norm. et path., 3. sér., t. VIII.

12 W. Flemming. *Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung.* Leipzig, 1882.

13 W. Flemming. *Neue Beiträge sur Kenntniss der Zelle.* I. Theil. *Archiv für mikrosk. Anatomie.* Bd. XXIX. 1887. II Theil : *Idem.* Bd. XXXVII, 1891.

14 W. Flemming. *Ueber Zelltheilung. Verhandl. der anat. Gesellschaft zu München*, 1891, p. 125.

15 W. Flemming. *Ueber Theilung und Kernformen bei Leukocyten u. über deren Attractionssphären. Archiv f. mikrosk. Anatomie.* Bd. XXXVII, 1891, p. 249.

16 W. Flemming. *Amitotische Kerntheilung im Blasenepithel des Salamanders. Archiv für mikrosk. Anatomie.* Bd. XXXIV.

17 W. Flemming. *Attractionssphäre u. Centralkörper in Gewebszellen u. Wanderzellen. Anat. Anzeiger*, 1891.

18 Fol. *Die erste Entwicklung des Geryonideneies. Jenaische Zeitschr.* Vol. VII, 1873.

19*a* Fol. Sur le commencement de l'hénogénie. Archives des sciences phys. et natur. Genève, 1877.

19*b* Fol. Archives des sciences physiques et naturelles. Genève, 15 oct. 1883.

20 Fol. Sur l'œuf et ses enveloppes chez les Tuniciers. Recueil zoologique suisse.

21 Frenzel. *Die nucleoläre Kernhalbirung, etc. Archiv für mikroskop. Anatomie.* Bd. XXXIX, 1892.

22 Göppert. *Kerntheilung durch indirecte Fragmentirung in der lymphatischen Randschicht der Salamanderleber. Archiv f. mikrosk. Anatomie.* Bd. XXXVII., 1891.

23*a* Guignard. Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire. Annales des scienc. nat., 6. sér., t. XVII, 1884.

23*b* Guignard. Nouvelles études sur la fécondation, comparaison, etc. Annales des scienc. nat., t. XIV. Botanique, 1891.

24 V. Häcker. *Die Eibildung bei Cyclops u. Canthocamptus. Zool. Jahrbücher. Abth. f. Anatomie u. Ontogenie.* Bd. V.

25 David Hansemann. *Ueber pathologische Mitosen. Virchow's Archiv.* Bd. CXXIII. 1891.

26 David Hansemann. *Ueber asymmetrische Zelltheilung in Epithelkrebsen und deren biologische Bedeutung. Virchow's Archiv.* Bd. CXIX.

27 Henking. *Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insecten.* Theil 1-3. *Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie.* Bd. XLIX, LI, LIV.

28 Henneguy. Nouvelles recherches sur la division cellulaire indirecte. Journal de l'anatomie. Bd. XXVII, 1891.

29 F. Hermann. *Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Archiv f. mikrosk. Anatomie.* Bd. XXXVII, p. 569.

30*a* O. Hertwig. *Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morphol. Jahrbücher.* Bd. I, III et IV. 1875, 1877, 1878.

30*b* O. Hertwig. *Die Chaetognathen, eine Monographie.* 1880.

31 O. Hertwig. *Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen ?* Jena, 1884.

32 O. Hertwig. *Experimentelle Studien am thierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung.*

33 O. Hertwig. *Ueber pathologische Veränderung des Kerntheilungsprocesses in Folge experimenteller Eingriffe. Internationale Beiträge zur wissenschaftl. Medicin.*

34 O. Hertwig. *Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für cellulâre Streitfragen. Archiv f. mikroskop. Anatomie* Bd. XXXVI, 1890.

35 R. Hertwig. *Beiträge zur Kenntniss des Acineten. Morphol. Jahrbücher.* Bd. I, 1875.

36 — *Zur Histologie der Radiolarien.* Leipzig, 1876.

37 R. Hertwig. *Ueber den Bau und die Entwicklung der Spirogona gemmipara. Jenaische Zeitschrift.* Bd. XI, 1877.

38 O. et R. Hertwig. *Ueber den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien.* Jena, 1887.

39 E. Heuser. *Beobachtungen über Zelltheilung. Botanisches Centralblatt*, 1884.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

40 Ishikawa. *Studies of reproductive elements.* 1. *Spermatogenesis, ovogenesis and fertilization in Diaptomus. Journal of the college of science. Imperial university. Japan.* Vol. V, 1891.

41 Johnson. *Amitosis in the embryonal envelopes of the Scorpion*, 1892. *Bulletin of the Museum of comparative Zoology at Harvard College.* Vol. XXII, 1892.

42 Johow. *Die Zellkerne von Chara foetida. Botanische Zeitung*, 1881.

43 Klebahn. *Die Keimung von Closterium und Cosmarinum. Pringsheims Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik.* Bd. XXII.

44 Kölliker. *Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden*, 1844.

45 Kölliker. *Die Lehre von der thierischen Zelle. In Schleiden u. Nägeli's wissenschaftl. Botanik.* Heft. 2.

46 v. Kostanecki. *Ueber Kerntheilung bei Riesenzellen nach Beobachtungen aus der embryonalen Säugethierleber. Anatomische Hefte.* 1892.

47 H. v. Mohl. *Ueber die Vermehrung der Pflanzenzellen durch Theilung. Dissertation.* Tübingen, 1835. Flora, 1837.

48 Nägeli. *Zellkern, Zellbildung und Zellenwachsthum bei den Pflanzen. In Schleiden und Nägeli's Zeitschr. f. wissenschaftl. Botanik.* Bd. II et III.

49 Pflüger. *Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen. Archiv f. die gesammte Physiologie.* Bd. XXXI et XXXII, 1883.

50 Pflüger. *Ueber die Einwirkung der Schwerkraft u. anderer Bedingungen auf die Richtung der Zelltheilung.* 3 Abh. *Archiv f. d. gesammte Physiologie.* Bd. XXXIV, 1884.

51 Platner. *Die Karyokinese bei den Lepidopteren als Grundlage für eine Theorie der Zelltheilung. Internationale Monatsschrift.* Bd. III, 1885.

52 Platner. *Beiträge zur Kenntniss der Zelle u. ihrer Theilungserscheinungen. Archiv f. mikroskop. Anatomie.* Bd. XXXIII, 1889.

53 Rabl. *Ueber Zelltheilung. Morpholog. Jahrb.* Bd. X. 1885 et *Anatom. Anzeiger.* Bd. IV. 1889.

54 Ranvier. Traité technique d'histologie. Paris, 1887.

55 O. Vom Rath. *Zur Kenntniss der Spermatogenese von Gryllotalpa vulg. Mit besonderer Berücksichtigung der Frage nach der Reductionstheilung. Archiv f. mikrosk. Anatomie.* Bd. XL, 1892.

56 Rauber. *Formbildung u. Cellularmechanik. Morpholog. Jahrbüch.* Bd. VI.

57 — *Thier u. Pflanze. Akademisches Programm. Zoolog. Anzeiger*, 1881.

58 Reichert. *Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Samenkörperchen bei den Nematoden. Müller's Archiv f. Anatomie u. Physiol. etc.*, 1847.

59 Reichert. *Der Furchungsprocess u. die sogenannte Zellenbildung um Inhaltsportionen. Müller's Archiv.*, 1846.

60 Remak. *Ueber extracellulare Entstehung thierischer Zellen u. über Vermehrung derselben durch Theilung. Müller's Archiv*, 1852.

61 Remak. *Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere.* 1855.

62 Retzius. *Studien über die Zellentheilung. Biolog. Untersuchungen.* Jahrgang, 1881.

63 Roux. *Ueber die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren.* Leipzig, 1883.

64 Sachs. *Die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen. Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg.* Bd. II.

65*a* Schäfer. *On the structure of the immature ovarian ovum in the common fowl and in the rabbit. Proceedings of the royal society.* London, 1880.

65*b* Schewiakoff. *Ueber die karyokinetische Kerntheilung der Euglypha alveolata. Morpholog. Jahrbuch.* Bd. XIII, 1888.

66 Schneider. *Untersuchungen uber Plathelminthen. Jahrb. d. oberhessischen Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde*, 1873.

67 Schottländer. *Ueber Kern- und Zelltheilungsvorgänge in dem Endothel der entzündeten Hornhaut. Archiv f. mikroskop. Anatomie.* Bd. XXXI, 1888.

68 Max Schultze. *De ovorum ranarum segmentatione, quæ Furchungsprocess dicitur.* Bonn, 1863.

69 Max Schultze. *Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie.* Bd. XLV, 1887.

70 Solger. *Zur Kenntniss der Pigmentzellen. Anatom. Anzeiger.* 1891, p. 162.

71 Ed. Strasbürger. *Zellbildung u. Zelltheilung.* 3. Aufl, 1880.

72 Ed. Strasbürger. *Die Controversen der indirecten Kerntheilung. Archiv für mikroskop Anatomie.* Bd. XXIII, Bonn, 1884.

73 Ed. Strasbürger. *Histologische Beiträge.* Heft I : *Ueber Kern-u. Zelltheilung im Pflanzenreiche, etc.* Jena, 1888.

74 Vejdovsky. *Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen.* Prag, 1888.

75 Vialleton. Recherches sur les premières phases du développement de la Seiche. Paris, 1888.

76 Waldeyer. *Ueber Karyokinese und ihre Beziehungen zu den Befruchtungsvorgängen. Archiv f. mikroskop. Anatomie.* Bd. XXXII, 1888.

77 Weismann. *Ueber die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung.* Jena, 1887.

78 R. Zander. *Ueber den gegenwärtigen Stand der Lehre von der Zelltheilung. Biolog. Centralblatt.* Bd. XII, 1892.

79 H.-E. Ziegler. *Die biologische Bedeutung der amitotischen Kerntheilung im Thierreich. Biolog. Centralblatt.* Bd. XI, 1861.

80 Ziegler et vom Rath. *Die amitotische Kerntheilung bei den Arthropoden. Biolog. Centralblatt.* Bd. XI, 1891.

81 Bütschli. *Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, Zelltheilung und Conjugation der Infusorien. Abhandl. d. Senkenberg. naturf. Gesellsch.* 1876.

82 Rich. Hertwig. *Ueber die Kerntheilung bei Actinosphärium. Jenaische Zeitschr. f. Naturw*, 1884,

83 Rich. Hertwig. *Ueber die Gleichwerthigkeit der Geschlechtskerne bei den Seeigeln. Sitzungsberichte d. Gesellsch. f. Morph. u. Phys. in München.* Bd. IV, 1888.

84 Rich. Hertwig. *Ueber Kernstructur und ihre Bedeutung für Zelltheilung u. Befruchtung. Idem.* Bd. IV, 1888.

85 Oscar Hertwig. *Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jenaische Zeitschrift*, 1884.

86 Blochmann. *Ueber directe Kerntheilung in der Embryonalhülle der Skorpione. Morphol. Jahrb.* Bd. X, 1885.

87 V. Davidoff. *Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Distaplia magnilarva, einer zusammengesetzten Ascidie. Mitheil. aus d. zoolog. Station zu Neapel.* Bd. IX.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

CHAPITRE VII

PROPRIÉTÉS VITALES DE LA CELLULE

V. — Phénomènes et essence de la fécondation

La reproduction des cellules par voie de division ne semble pas illimitée, du moins pour la plupart des organismes. Le processus de la multiplication s'arrête après un temps plus ou moins long, à moins qu'il ne soit remis en activité grâce à l'intervention de phénomènes particuliers, que l'on peut réunir sous le nom de fécondation. Seuls les organismes les plus inférieurs, comme les Schizomycètes, semblent pouvoir se multiplier d'une façon illimitée par simple division continue. Au contraire, en ce qui concerne la plupart des végétaux et des animaux, on peut établir cette loi générale, savoir : qu'après une certaine période de multiplications cellulaires par division, il apparaît une période dans laquelle deux cellules d'origine différente doivent se fusionner ; le produit de ce fusionnement constitue alors, à son tour, un organisme élémentaire qui forme le point de départ d'une nouvelle période de multiplication par division.

La multiplication des organismes élémentaires et, par conséquent, la vie elle-même se présente donc sous la forme d'un processus cyclique. Après qu'un certain nombre de générations de cellules se sont formées par division, le cycle de la vie revient toujours au même point de départ, en ce sens que deux cellules s'unissent dans l'acte de la fécondation et constituent le début d'une nouvelle série de générations. Ces cycles on les appelle cycles de génération. Dans l'ensemble du règne organique, ils se présentent sous les formes les plus variables.

Chez les organismes monocellulaires par exemple, le cycle de génération comprend de nombreux individus monocellulaires, vivant séparément et se comptant parfois par milliers. L'organisme élémentaire fécondé se multiplie par divisions successives et fournit une série de descendants qui n'ont pas besoin de fécondation, jusqu'à ce qu'il arrive un moment où a lieu un acte de fécondation interposé entre les générations nées par voie agame.

Ces relations, on les a le mieux étudiées jusqu'ici chez les Infusoires. Ainsi Maupas (VII, 30, p. 407) a établi par de nombreuses expériences que chez *Leucophrys patula*, après qu'il s'est formé par division 300 générations d'individus aux dépens d'un individu fécondé, le cycle de génération est fermé, c'est-à-dire que les descendants manifestent de nouveau la nécessité et le pouvoir de se conjuguer sexuellement. Chez *Onychodromus grandis*, cette nécessité se fait sentir déjà vers la 140e génération asexuelle et chez *Stylonichia pustulata*, vers la 130e génération agame.

Chez les organismes pluricellulaires, les cellules engendrées par divisions successives de l'œuf fécondé restent réunies et constituent dans leur ensemble un agrégat cellulaire, c'est-à-dire un individu d'ordre plus élevé. Au point de vue général dont nous envisageons ici la question, on peut comparer un agrégat semblable à l'ensemble des individus-cellules issus par voie asexuelle, par divisions successives, d'un Infusoire mère sortant de conjugaison. Le cycle de génération est de nouveau fermé lorsque dans l'organisme pluricellulaire se sont formées des cellules sexuelles et qu'en s'unissant dans l'acte de la fécondation ces cellules constituent le point de départ de nouvelles générations de cellules qui se multiplient par division. Les cycles de génération peuvent alors se présenter sous des formes très diverses et affecter une forme parfois très complexe.

Le cas le plus simple nous est offert par de nombreuses Algues pluricellulaires, telles que *Eudorina* et *Pandorina*. A la suite de la division, plusieurs fois répétée, de la cellule fécondée, naît une colonie ou famille de cellules (Fig. 137). Après avoir vécu un certain temps ensemble, toutes les cellules d'une même colonie deviennent des cellules sexuelles, qui se séparent au moment de la reproduction, pour constituer à leur tour le point de départ de nouveaux cycles de génération.

Le pouvoir que possède ici chaque cellule de la colonie de reproduire une nouvelle colonie, c'est-à-dire un organisme pluricellulaire, cesse d'exister chez les organismes pluricellulaires plus hautement organisés. Chez eux, les cellules provenant par divisions successives et nombreuses d'un même œuf fécondé se répartissent en deux groupes : l'un de ces groupes comprend les cellules somatiques qui servent à former les tissus et les organes de la plante ou de l'animal ; l'autre groupe, les cellules sexuelles, destinées à la reproduction. A la suite de cette différenciation, l'organisme persiste habituellement comme tel, même lorsqu'il a atteint l'époque de la maturité sexuelle. Les cellules sexuelles seules se séparent de l'organisme pour constituer la souche de nouveaux cycles de génération, jusqu'à ce qu'enfin l'organisme lui-même meure, soit à la suite de la désorganisation de ses cellules somatiques, soit pour une autre cause quelconque. (Nussbaum, VII, 33 ; Weismann, VII, 48.)

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Il n'existe de cycle fermé dans sa forme la plus pure que chez les animaux supérieurs qui ne peuvent se reproduire que par génération sexuelle. Mais divers groupes du règne animal et du règne végétal se reproduisent à la fois *par voie sexuelle et par voie asexuelle*. Il se sépare alors de l'organisme non seulement des cellules qui doivent être fécondées pour devenir la souche de nouveaux organismes, mais aussi des cellules (spores, œufs parthénogénétiques) qui n'ont pas besoin d'être fécondées

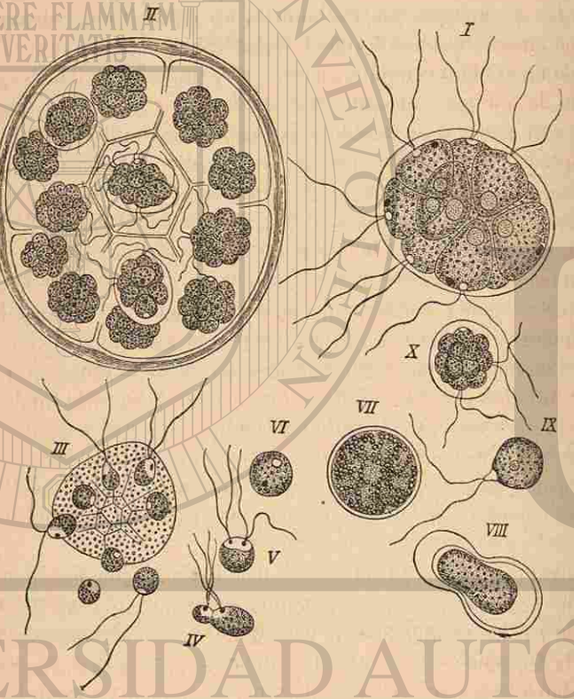


Fig. 137. — *Développement de Pandorina morum*, d'après Pringsheim. Figure empruntée à Sachs (fig. 411). *I*, une famille mobile ; *II*, une famille mobile divisée en seize familles filles ; *III*, une famille sexuée, dont les diverses cellules sortent de l'enveloppe gélatineuse ; *IV*, *V*, conjugaison des zoospores ; *VI*, une zygote qui vient de se former ; *VII*, zygote complètement développée ; *VIII*, transformation du contenu d'une zygote en une grande zoospore ; *IX*, grande zoospore libre ; *X*, jeune famille issue d'une grande zoospore.

ou même des groupes de cellules (bourgeons, pousses) qui, par voie asexuelle, par divisions successives, engendrent de nouveaux organismes (*multiplication asexuée ou végétative*). *C'est ce que l'on peut exprimer d'une façon générale en disant qu'entre deux actes de fécondation consécutifs, s'intercalent de nombreuses séries de divisions cellulaires qui n'appartien-*

nent pas à un même individu physiologique d'ordre élevé, mais qui se répartissent sur de nombreux individus. Deux cas peuvent alors se présenter.

Dans un cas, l'organisme issu de l'œuf fécondé n'est pas lui-même en état de former des cellules sexuelles: il se multiplie exclusivement par voie asexuelle, par bourgeons, spores ou œufs parthénogénétiques. C'est alors seulement ceux-ci ou même leurs descendants encore plus éloignés, engendrés eux-mêmes par voie asexuelle, qui ont le pouvoir de former des œufs et des spermatozoïdes. On appelle un tel cycle de génération une *génération alternante régulière* (Hydroïdes, Trématodes, Cestodes, parthénogenèse des Aphides, Daphnides, etc., Cryptogames supérieurs).

Dans le second cas, l'organisme issu de l'œuf fécondé se multiplie *à la fois par voie sexuelle et par voie asexuelle*. Il en résulte que chez une même espèce animale ou végétale les divers cycles de génération doivent acquérir un aspect et une étendue différents. Entre deux fécondations consécutives peuvent ne se produire que des séries de cellules appartenant à un seul individu : c'est le cas si l'œuf fécondé dérive de cet individu ; ou bien entre deux fécondations consécutives s'intercalent des séries de cellules qui se répartissent sur plusieurs et même sur de nombreux individus distincts ; c'est le cas lorsque les œufs qui sont fécondés ne proviennent que d'un individu engendré lui-même par bourgeonnement. La fécondation prend alors le caractère d'un processus facultatif, non indispensable à la conservation de l'espèce, aussi longtemps du moins qu'il n'est pas prouvé que la multiplication asexuée est restreinte entre certaines limites. Cette preuve nous manque actuellement pour certaines plantes qui se multiplient d'une façon en apparence illimitée par drageons, tubercules, etc.

S'il est vrai qu'en nous basant sur ces derniers cas nous devions admettre que la vie peut se prolonger indéfiniment, sans acte de fécondation, simplement par division cellulaire, cependant, en considérant combien est répandue la fécondation dans tout le règne organique, nous devons conclure que la fécondation est une condition fondamentale de la vie et une propriété fondamentale de la vie des cellules. *La fécondation est donc un problème cellulaire*.

Le sujet de notre chapitre septième présente donc les connexions les plus étroites avec l'étude de la cellule et, plus spécialement, avec ses propriétés d'irritabilité et de divisibilité. Nous le diviserons en deux parties : la morphologie et la physiologie de la fécondation.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

I. — Morphologie de la fécondation

Le processus de la fécondation a été jusqu'ici étudié dans ses menus détails dans l'œuf des animaux, dans le sac embryonnaire des Phanérogames et chez les Infusoires. Bien que ces trois objets appartiennent aux différents règnes du monde organique, ils nous montrent une concordance remarquable dans tous les phénomènes de la fécondation. Il convient donc de commencer l'exposé de ce chapitre par l'étude de ces phénomènes. Nous aurons ensuite à nous occuper de questions plus générales de morphologie comparée:

1° Nous nous occuperons de la diversité de formes des cellules sexuelles, de l'équivalence des substances qui participent à l'acte de la reproduction, et de la définition de la cellule sexuelle mâle et de la cellule sexuelle femelle ;

2° Nous parlerons ensuite des formes primitives et fondamentales de la reproduction sexuelle et de l'origine des différences sexuelles dans le règne animal et dans le règne végétal.

1° *Fécondation de l'œuf des animaux*

Les objets classiques pour l'étude des phénomènes de la fécondation sont les œufs des Échinodermes (Hertwig, VI, 30; Fol, VI, 19 et VII, 14) et les œufs de l'*Ascaris megalocephala* (van Beneden, VI, 4 *a* et 4 *b* ; Boveri, VI, 6, etc.). Ces études se complètent mutuellement en ce sens que certaines phases du processus se saisissent plus facilement sur l'un de ces objets et certaines autres phases, sur l'autre objet.

a) œufs de échinodermes

Chez la plupart des *Échinodermes* les œufs, très petits et transparents sont pondus dans l'eau de la mer, lorsqu'ils sont à maturité complète, lorsqu'ils ont déjà formé les cellules polaires (p. 216) et qu'ils renferment un petit noyau ovulaire. Ils ne sont entourés alors que d'une mince enveloppe gélatineuse, molle, que peuvent aisément traverser les filaments spermatiques (Fig. 138, A).

Les filaments spermatiques sont extraordinairement petits et consistent comme chez la plupart des animaux : 1° en une tête ressemblant à une

sphère effilée ; 2° en une petite pièce intermédiaire ou col, sphérique, qui fait suite à la tête, et 3° en un fin filament contractile. La tête contient de la nucléine, la pièce intermédiaire, de la paranucléine, et le filament est du protoplasme transformé, comparable à un fouet vibratile.

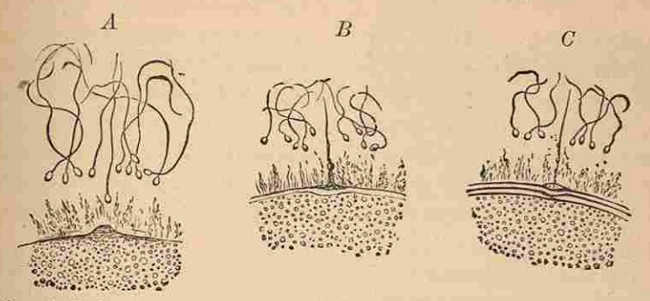


Fig. 138. — *A, B, C. Fragments d'œufs d'Asterias glacialis*, d'après Fol. Les spermatozoïdes sont déjà engagés dans l'enveloppe muqueuse qui revêt la surface de l'œuf. En *A*, l'œuf commence à émettre une saillie à la rencontre du spermatozoïde le plus profondément engagé. En *B*, cette saillie est au contact du spermatozoïde. En *C*, le spermatozoïde a pénétré dans l'œuf. Il s'est maintenant formé une membrane vitelline avec un orifice cratériforme.

Lorsque l'on mélange dans de l'eau de mer les deux produits sexuels, aussitôt une foule de spermatozoïdes se fixent sur l'enveloppe gélatineuse d'un même œuf. *Parmi ces spermatozoïdes un seul normalement féconde l'œuf ;* c'est celui qui est parvenu, grâce aux mouvements pendulaires de son filament, à se rapprocher le premier de la surface de l'œuf (Fig. 138, A à C). Là où il touche l'œuf avec l'extrémité de sa tête, le protoplasme hyalin qui forme la couche corticale de l'œuf se soulève en un petit mamelon, le *mamelon de conception* ou *cône d'attraction*. Là, poussée par les mouvements pendulaires du filament, la tête du spermatozoïde pénètre à l'intérieur de l'œuf, qui, en ce moment stimulé par cette excitation, sécrète à sa surface une fine membrane, la membrane vitelline (Fig. 138, C) et expulse ensuite un peu de liquide hors de son vitellus, probablement à la suite d'une contraction de son contenu. Il en résulte qu'il se forme, à partir du mamelon de conception, entre le vitellus et la membrane vitelline, un espace qui s'agrandit peu à peu. *La pénétration d'un second spermatozoïde est par là rendue impossible.*

La copulation externe des deux cellules est suivie de phénomènes qui s'accomplissent à l'intérieur du vitellus et que l'on peut appeler l'*acte de fécondation interne*.

Le filament cesse de se mouvoir et échappe bientôt à l'observation ; mais la tête du spermatozoïde pénètre lentement dans le vitellus (Fig. 139, A) et gonfle ensuite en absorbant un liquide (Fig. 139, B). Elle se transforme ainsi en une petite vésicule que l'on peut appeler *noyau sperma-*

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

tique, parce qu'elle est essentiellement formée par la nucléine de la tête du spermatozoïde. Le noyau spermatique prend une coloration intense dans le carmin, etc. Immédiatement en avant de lui, contre sa face dirigée vers le centre de l'œuf (Fig. 139, A et B), Fol a récemment observé la présence d'un corpuscule beaucoup plus petit, autour duquel le vitellus commence à prendre une disposition radiée (Fig. 140, A) pour former peu à peu une figure rayonnante (une étoile) qui devient de plus en plus nette en même temps qu'elle prend de plus en plus d'extension. Il est probable que ce corpuscule dérive de la pièce intermédiaire du filament spermatique. Fol lui a donné le nom de *spermocentre* (corpuscule central mâle). Un corpuscule semblable, l'*ovocentre* de Fol (corpuscule central femelle), se distingue aussi contre la surface du noyau ovulaire opposée au noyau spermatique.



Fig. 139. — *A* et *B*. *Fragments de coupes pratiquées à travers des œufs fécondés d'Asteracanthion. Le noyau spermatique est précédé d'un corpuscule central (spermocentre).* D'après Fol.

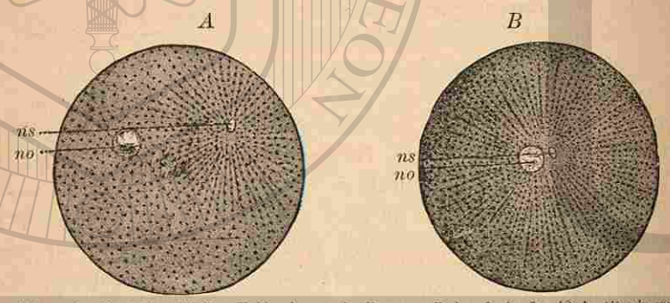


Fig. 140. — *A. Œuf fécondé d'un Echinoderme.* O. Hertwig, Embryologie, fig. 18. La tête du spermatozoïde qui a pénétré dans l'œuf s'est transformée en un noyau spermatique (*ns*), autour duquel existe une radiation protoplasmique. Le noyau spermatique se trouve encore à quelque distance du noyau ovulaire (*no*). *B. Œuf fécondé d'un Echinoderme.* O. Hertwig, Embryologie, fig. 19. Le noyau spermatique (*ns*) et le noyau ovulaire (*no*) sont au voisinage l'un de l'autre et sont entourés d'une radiation protoplasmique.

Alors se manifeste un phénomène intéressant (Fig. 140, A et B). Le noyau ovulaire et le noyau spermatique s'approchent simultanément l'un de l'autre et cheminent l'un vers l'autre à travers le vitellus avec une rapidité croissante. Le noyau spermatique, toujours précédé de sa radiation dont le centre est occupé par le corpuscule central, change plus rapidement de place que le noyau ovulaire avec son ovocentre. Les deux noyaux se mettent en contact au centre de l'œuf, où ils sont immédiatement entourés par une auréole de protoplasme homogène, d'où partent les rayons d'une radiation commune (stade soleil et auréole de Fol).

Dans l'espace de vingt minutes le noyau ovulaire et le noyau spermatique se fusionnent ensuite en un *noyau de segmentation* unique (Fig. 141, I à IV). Ils s'appliquent d'abord étroitement l'un contre l'autre, s'aplatissent mutuellement selon leurs faces en contact (Fig. 141, II) et perdent ensuite

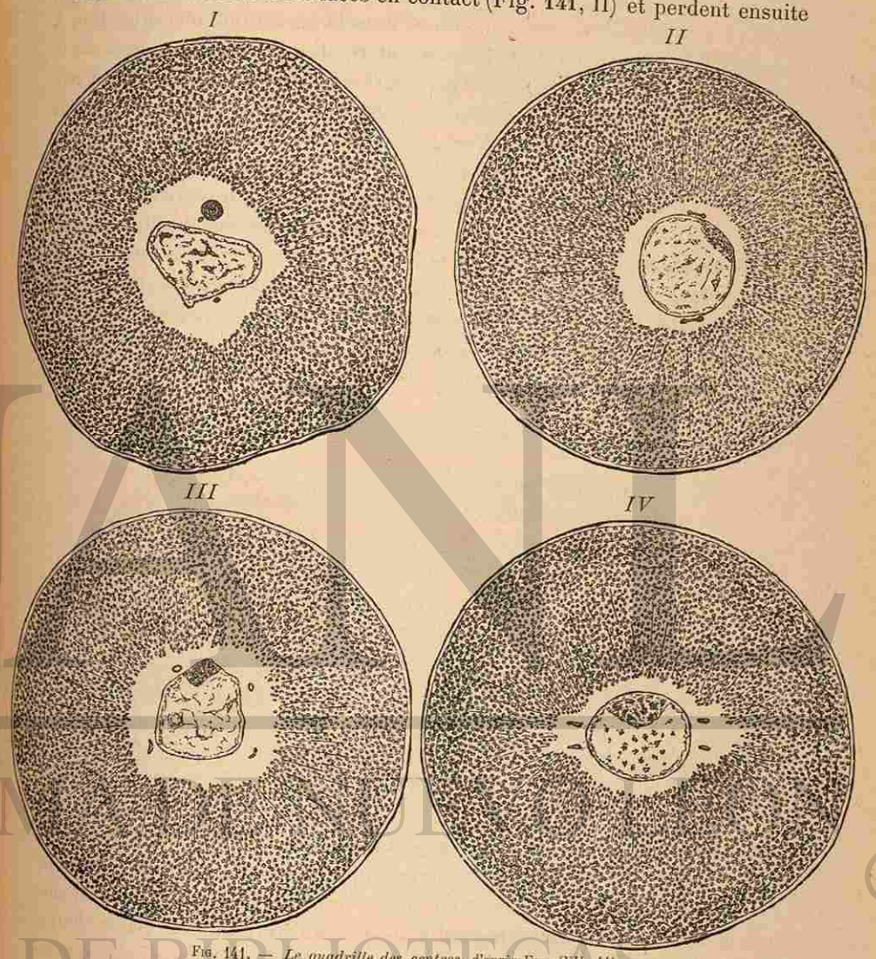


Fig. 141. — *Le quadrille des centres*, d'après Fol (VII, 14).

leur limite nette en formant un espace nucléaire commun. Dans cet espace la substance provenant du spermatozoïde se distingue longtemps encore sous la forme d'une masse granuleuse de nucléine, qui absorbe vivement les matières colorantes.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

L'union du noyau ovulaire et du noyau spermatique est bientôt suivie du *fusionnement des corpuscules centraux* (Fig. 141). Ces corpuscules sont logés dans l'auréole de protoplasme homogène, en des points de la surface du noyau de segmentation opposés l'un à l'autre (Fig. 141, II). Ils s'étirent aussitôt suivant une direction tangentielle à la surface du noyau, prennent l'un et l'autre la forme d'une haltère et finalement se divisent en deux moitiés qui s'écartent en sens inverse (Fig. 141, III) et contournent un quart de la circonférence du noyau de segmentation. En accomplissant ce mouvement (quadrille de Fol, VII, 14) les deux moitiés du spermocentre se rapprochent des deux moitiés correspondantes de l'ovocentre et les rencontrent suivant un plan du noyau coupant à angle droit le plan dans lequel elles se trouvaient primitivement (Fig. 141, IV). Là, *chaque moitié du spermocentre se fusionne avec une moitié de l'ovocentre : il en résulte la formation des deux corpuscules polaires de la première figure de division.* On peut alors considérer la fécondation comme achevée, car tous les changements ultérieurs sont en connexion immédiate avec la division nucléaire.

b) Ascaris megalocephala

L'*œuf de l'Ascaris megalocephala* nous fournit d'autres renseignements sur la fécondation. Déjà avant la formation des cellules polaires le spermatozoïde pénètre à l'intérieur de l'œuf (Fig. 127 et texte p. 223) : il vient finalement se placer au centre de l'œuf (Fig. 142, I) pendant que la vésicule germinative se transforme en le fuseau polaire que nous avons décrit précédemment, gagne la surface du vitellus et donne naissance à plusieurs cellules polaires. Aux dépens de la substance du noyau du spermatozoïde, de même qu'aux dépens de la moitié interne du second fuseau polaire (Fig. 142, I) se développe un noyau vésiculeux. Ces deux noyaux, noyau spermatique et noyau ovulaire, cheminent ensuite l'un vers l'autre ; mais,

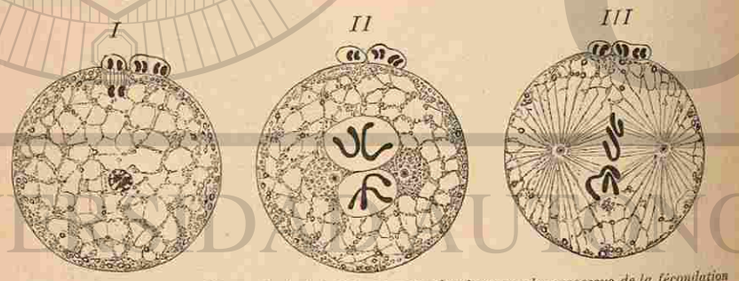


Fig. 142 (*I* à *III*). — *Trois schémas destinés à faire comprendre le cours du processus de la fécondation chez Ascaris megalocephala bivalent.*

à l'inverse de ce qui se passe chez les Échinodermes, le noyau situé au centre de l'œuf est le noyau spermatique, tandis que le noyau ovulaire marche à sa rencontre en venant de la périphérie. Les deux noyaux sont sensiblement de même taille ; ils s'appliquent étroitement l'un contre l'autre, mais restent longtemps séparés et entrent en une courte phase de repos. Même lorsque plus tard ils se préparent à former le premier fuseau de segmentation, ils ne se fusionnent pas encore. De ce fait et de cette autre circonstance que chez *Ascaris megalocephala* il ne se forme pendant la segmentation du noyau qu'un très petit nombre de segments nucléaires très grands et faciles à compter, van Beneden (VI, 4 *a* et 4 *b*) a pu compléter nos données sur la fécondation par la découverte fondamentale suivante :

Pendant les phénomènes préparatoires à la formation du premier fuseau de segmentation, la nucléine, dans le noyau ovulaire et dans le noyau spermatique encore séparés l'un de l'autre, se transforme en un fin filament qui décrit plusieurs sinuosités dans l'espace nucléaire. Ce filament se divise ensuite en deux anses ou segments nucléaires, contournés et de même taille (Fig. 142, II). Aux deux côtés de cette paire de noyaux apparaissent deux corpuscules polaires, dont l'origine n'a pu encore être observée chez l'*Ascaris*. Alors les deux noyaux vésiculeux cessent d'être nettement séparés du vitellus ambiant.

Entre les deux corpuscules polaires (Fig. 142, III), qui sont entourés d'un système radié d'abord faible, mais qui devient ensuite plus net, se forment les fibres du fuseau ; en même temps les quatre segments nucléaires, devenus libres grâce à la disparition des contours des deux noyaux, se disposent à l'équateur et en dehors du fuseau.

Dans l'œuf de l'Ascaris du cheval, la réunion des deux noyaux sexuels, qui est le dernier terme de la fécondation, n'a donc lieu que lors de la formation du premier fuseau de segmentation, à laquelle ils contribuent dans la même mesure. La loi fondamentale établie par van Beneden peut donc s'énoncer ainsi : *Les segments nucléaires du premier fuseau de segmentation dérivent, pour une moitié, du noyau ovulaire et, pour l'autre moitié, du noyau spermatique. Ils peuvent donc être distingués en mâles et femelles. Or, comme, lors de la segmentation du noyau, les quatre segments nucléaires se scindent longitudinalement pour s'écarter ensuite vers les deux corpuscules polaires, il se forme deux groupes de quatre anses filles, dont deux sont d'origine mâle et deux d'origine femelle. Chaque groupe se transforme ensuite en le noyau au repos de la cellule fille. Ceci prouve d'une façon irréfutable que chacun des deux noyaux des deux premiers blastomères reçoit la même quantité de nucléine du noyau ovulaire que du noyau spermatique.*

2° *Fécondation des Phanérogames*

Les découvertes relatives au processus de la fécondation chez les Phanérogames, découvertes que nous devons en toute première ligne aux travaux de Strasbürger (VII, 38) et de Guignard (VII, 15), sont en parfaite harmonie avec les résultats obtenus dans le règne animal. Les objets les plus favorables à cette étude nous sont fournis par les Liliacées et, principalement, par *Lilium Martagon* et *Fritillaria imperialis*. Au filament spermatique correspond le grain de pollen chez les Phanérogames ; à l'œuf des animaux correspond la cellule-œuf végétale qui est logée dans l'ovaire du pistil et qui constitue la partie la plus importante du sac embryonnaire.

Lorsque le grain de pollen est arrivé sur le stigmate, son contenu commence à sortir par un point ramolli de la membrane et à se développer en un long tube (Fig. 143), qui se fraye de haut en bas un chemin à travers le style jusqu'à ce qu'il ait atteint un sac embryonnaire. Là, il se rapproche encore de la cellule-œuf en passant

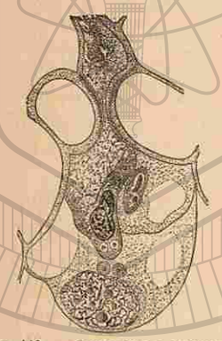


Fig. 143. — *Coupe du sac embryonnaire de Lilium Martagon.* D'après Guignard, XV, fig. 75. A l'extrémité du tube pollinique, dont la paroi ramollie laisse sortir le contenu, on voit le noyau sexué mâle avec ses deux corpuscules centraux. Le noyau sexué femelle (noyau ovulaire) est également pourvu de ses deux corpuscules centraux. A droite, à l'extrémité du tube pollinique on remarque une synergide qui commence à se décomposer.

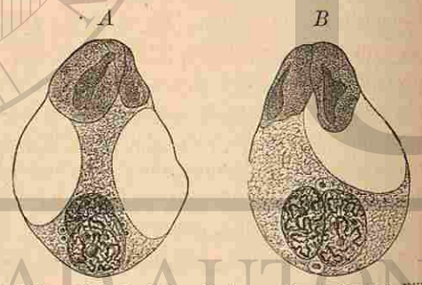


Fig. 144. — *Œuf de Lilium Martagon.* D'après Guignard, XVI, fig. 80 et 81. *A.* Peu de temps après l'union du noyau sexué femelle et du noyau sexué mâle. *B.* Stade ultérieur. Le fusionnement des corpuscules centraux est à peu près complet.

entre les deux synergides. Le grain de pollen et le tube pollinique renferment deux noyaux : un noyau végétatif, qui ne joue aucun rôle dans la fécondation, et un noyau sexué. Le noyau sexué mâle vient se placer à l'extrémité du tube pollinique, quand ce dernier a pénétré jusqu'à la cellule-œuf. De là il pénètre, à travers la membrane cellulosique ramollie, dans le protoplasme de l'œuf, précédé toujours par une paire de corpuscules centraux étroitement unis, dont la découverte a été faite par le botaniste français Guignard (Fig. 143). Il rencontre bientôt le noyau ovulaire

ou noyau sexué femelle, à la surface duquel on distingue aussi une paire de corpuscules centraux.

Les deux noyaux sexués copulent ensuite (Fig. 144) de même que les quatre corpuscules centraux. La copulation des corpuscules centraux a lieu de telle sorte qu'il se forme à leurs dépens deux nouvelles paires de corpuscules, dont chacun se compose d'un élément d'origine mâle et d'un élément d'origine femelle. Les nouvelles paires de corpuscules se placent aux faces opposées du noyau de copulation ou de segmentation et deviennent aussitôt les deux corpuscules polaires du premier fuseau nucléaire (Fig. 145).

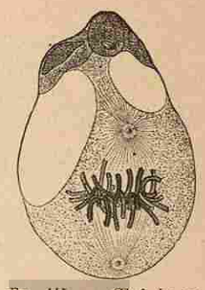


Fig. 145. — *Œuf du sac embryonnaire de Lilium Martagon avec son noyau en division.* La plaque nucléaire se compose de vingt-quatre segments nucléaires. D'après Guignard, XVI, fig. 83.

Comme dans les cellules sexuelles des animaux, lors de la formation du pollen et de la cellule-œuf des Phanérogames, la nucléine et le nombre des segments nucléaires qui en dérivent se réduisent à la moitié de ce qu'ils sont dans un noyau normal. Ainsi, tandis que chez *Lilium Martagon* les noyaux ordinaires forment, lors de la division, vingt-quatre segments nucléaires qui se scindent longitudinalement en deux groupes de vingt-quatre segments nucléaires filles, le noyau sexué mâle et le noyau sexué femelle ne renferment, l'un et l'autre, que douze segments nucléaires. Ce n'est que par leur réunion qu'il se forme de nouveau un noyau complet, le premier fuseau de division, avec vingt-quatre segments nucléaires mères, dont douze sont d'origine paternelle et douze d'origine maternelle.

En ce qui concerne les corpuscules centraux il existe entre les Échinodermes et les Phanérogames une différence d'ordre secondaire. Chez les premiers, au début l'ovocentre et le spermocentre sont simples et ne se dédoublent par division que plus tard ; chez les Phanérogames, au contraire, ce dédoublement a lieu d'une façon précoce dans le tube pollinique et dans la cellule-œuf.

Si maintenant nous comparons les résultats que nous venons de faire connaître (p. 240 à 247), nous pouvons établir les lois fondamentales suivantes, en ce qui concerne le processus de la fécondation chez les animaux et les plantes phanérogames :

Lors de la fécondation s'accomplissent des phénomènes morphologiques manifestes. Parmi ces phénomènes, l'essentiel, le plus important, est l'union de deux noyaux de cellules provenant de deux cellules sexuelles différentes :

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

l'un est le noyau ovulaire ou noyau sexué femelle ; l'autre, le noyau spermatique ou noyau sexué mâle.

Pendant l'acte de la fécondation se fusionnent :

1° Des quantités équivalentes de substance nucléaire colorable (nucléine) mâle et femelle ;

2° Les deux moitiés d'un corpuscule central mâle avec les moitiés correspondantes d'un corpuscule central femelle. De ce fusionnement naissent les deux corpuscules polaires de la première figure de division nucléaire.

La substance nucléaire colorable mâle et la substance nucléaire colorable femelle sont, en ce qui concerne leur masse et le nombre des segments nucléaires qu'elles engendrent, réduites à la moitié de ce qu'elles sont dans un noyau normal. Ce n'est que par suite de leur fusionnement que se reconstituent et la masse complète de substance nucléaire et le nombre complet des segments nucléaires d'un noyau normal.

3° *Fécondation des Infusoires*

Les Infusoires constituent un objet extraordinairement important pour l'étude générale de la fécondation. Les phénomènes de reproduction sexuelle ont été découverts chez eux grâce aux recherches intéressantes de Balbiani et de Bütschli (VII, 6). Les travaux classiques récents de Maupas (VII, 30) et de R. Hertwig (VII, 21) nous ont fourni sur ce sujet les données les plus complètes.

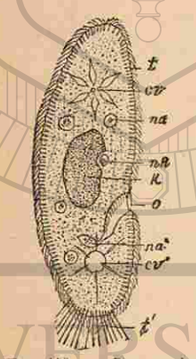


Fig. 146. — *Paramæcium caudatum*. Figure demi-schématique, empruntée à R. Hertwig, Zool., fig. 139. *k*, macronucleus ; *nk*, micronucleus ; *o*, orifice buccal (cytostome) ; *na'*, vacuole nutritive en voie de formation, *na*, vacuole nutritive ; *cv*, vacuole contractile à l'état de contraction ; *cv'*, vacuole contractile à l'état de réplétion ; *t*, trichocystes qui en *t'* sont projetés au dehors.

On sait que les Infusoires se distinguent des autres organismes inférieurs par ce caractère très curieux, que leur appareil nucléaire s'est différencié en deux noyaux de valeur physiologique inégale : un macronucléus ou noyau principal (Fig. 146 *k*) et un ou plusieurs micronucléus encore appelés noyaux accessoires ou sexuels (*nk*). Quand ils sont bien nourris, les Infusoires (que l'on peut élever dans une goutte d'eau pour les étudier) se multiplient par division transversale (Fig. 147). Lors de la division, le macronucléus et le ou les micronucléus s'allongent simultanément et se divisent en deux.

Lorsque les conditions sont favorables, la multiplication agame est si active qu'un même individu peut se diviser environ 13 fois dans l'espace de six jours et produire, par conséquent, 7,000 à 8,000 rejetons, dans ce laps de temps.

Les essais de culture de Maupas et de R. Hertwig semblent établir que les Infusoires ne peuvent perpétuer longtemps leur espèce par la seule nutrition et la multiplication par division. Dans ces conditions, après un certain nombre de générations agames, il se produit des transformations de l'appareil nucléaire, qui peuvent aller jusqu'à sa disparition complète ; la multiplication devient alors impossible. Ce sont ces modifications que Maupas a appelées la *dégénérescence sénile* et qui déterminent la mort de ces organismes. Pour que l'espèce se conserve, il semble absolument nécessaire qu'après un nombre déterminé de multiplications par division deux individus s'unissent en un acte sexuel, entrent en conjugaison. Chez les individus appartenant à une même culture les conjugaisons ont lieu presque simultanément : c'est ce phénomène que l'on connaît sous le nom d'*épidémie de conjugaisons*.

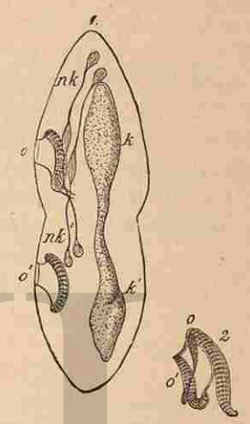


Fig. 147. — *Paramæcium aurelia en voie de division fissipare. La figure 2 montre la façon dont se forme, à un stade précédent, le cytostome de l'animal postérieur, par étranglement du cytostome de l'animal antérieur.* R. Hertwig, Zool., fig. 140. *k*, macronucleus, *nk*, micronucleus ; *o*, orifice buccal du futur animal antérieur ; *nk'*, *k'*, *o'*, mêmes éléments du futur animal postérieur.

Pendant une épidémie de conjugaisons, qui dure plusieurs jours, on constate, dans le cristallisoir où on les cultive, que les Infusoires, au lieu d'être isolés, sont presque tous *accouplés*. Maupas a observé que *Leucophrys patula* entre en conjugaison après 300 générations agames environ, tandis que *Onychodromus* le fait après 140 générations agames, et *Stylonichia*, après 120 générations seulement. On peut provoquer, dans une culture, une épidémie de conjugaisons en affamant les Infusoires, comme on peut la retarder en fournissant à ces organismes une nourriture abondante. On peut même, dans ce dernier cas, empêcher complètement la conjugaison et alors les individus meurent par dégénérescence sénile.

Ces considérations générales étant connues, occupons-nous du processus de la fécondation lui-même et étudions les transformations qui s'accomplissent chez les Infusoires conjugués, transformations qui s'effectuent dans l'espace de plusieurs jours. Nous prendrons comme base de notre description *Paramæcium caudatum*, parce que cette espèce nous offre les caractères les plus simples, son appareil nucléaire ne consistant qu'en un macronucléus et un seul micronucléus (Fig. 148).

Lorsque se manifeste la tendance à la copulation, on voit « deux Paramécies s'accoler d'abord par leurs extrémités antérieures, puis par toute l'étendue de leur face ventrale, de telle sorte que l'orifice buccal de l'une

s'applique contre l'orifice buccal de l'autre » (Fig. 148 I *o*). Lorsque la copulation a déjà duré un certain temps, il se forme au voisinage des orifices buccaux un fusionnement intime et restreint entre les deux conju-

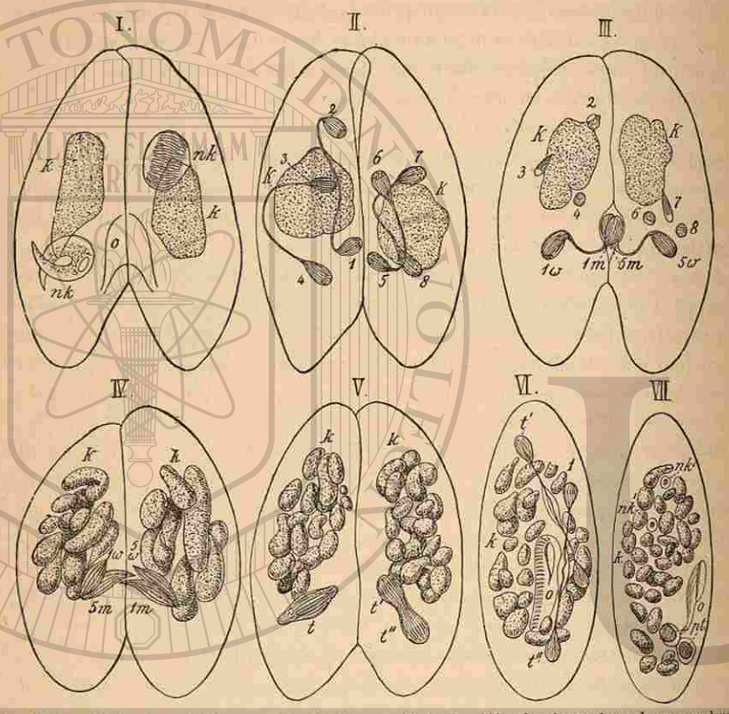


Fig. 148. — *Conjugaison de Paramæcium.* R. Hertwig, Zool., fig. 141. *nk*, micronucleus ; *k*, macronucleus des deux conjugués. — *I.* Le micronucleus se transforme en un fuseau ; dans le conjugué de gauche, il est au stade croissant ; dans le conjugué de droite, au stade fuseau. — *II.* Seconde division du micronucleus et formation du fuseau principal (à gauche, marqué 1, à droite, 5) et des fuseaux accessoires (à gauche, 2, 3 et 4, à droite, 6, 7 et 8). — *III.* Les fuseaux accessoires sont en voie d'atrophie (à gauche, 2, 3 et 4 ; à droite, 6, 7 et 8) ; les fuseaux principaux 1 et 5 se sont divisés, l'un et l'autre, en un fuseau mâle et un fuseau femelle (à gauche 1*m* et 1*w*, à droite 5*m* et 5*w*). — *IV.* L'échange des fuseaux mâles est à peu près accompli (fécondation) ; ils sont cependant encore rattachés l'un et l'autre par une de leurs extrémités avec le conjugué dont ils dérivent ; leur autre extrémité est unie avec le fuseau femelle de l'autre conjugué : 1*m* avec 5*w* et 5*m* avec 1*w*. Le macronucleus est fragmenté. — *V.* Le noyau de division primaire, issu de l'union d'un noyau mâle et d'un noyau femelle, se divise en les fuseaux de division secondaires *t'* et *t''* (à droite). — *VI* et *VII.* La conjugaison est achevée. Les fuseaux de division secondaires se divisent de façon à former les ébauches des nouveaux micronucleus (*nk'*) et celles du nouveau macronucleus (*pt*). L'ancien macronucleus fragmenté commence à s'atrophier. — *Paramæcium caudatum* présentant des rapports plus faciles à comprendre, pour les premiers stades de la conjugaison, et *P. aurelia*, pour les derniers stades de la conjugaison, les figures *I* à *III* se rapportent à *P. caudatum* et les figures *IV* à *VII* à *P. aurelia*. La différence qui existe entre ces deux espèces consiste en ce que *P. caudatum* n'a qu'un micronucleus, tandis que *P. aurelia* en a deux ; de plus, chez cette dernière espèce, le fractionnement du macronucleus commence déjà à se faire au stade *I*.

gués. Sur ces entrefaites l'appareil nucléaire (le macronucléus aussi bien que le micronucléus) a subi des transformations profondes.

Le *macronucléus* s'accroît un peu et sa surface devient d'abord irrégulière, présente des saillies et des dépressions (Fig. 148, II à IV, *k*). Les saillies s'accroissent sous la forme de longs prolongements, qui s'étranglent plus tard et se divisent peu à peu en petits fragments (V, VI, *k*). Tout le macronucléus se décompose de la sorte en de nombreux petits fragments qui se répartissent partout dans le corps de l'Infusoire (VII) et qui finissent par se résorber, par être digérés par le protoplasme. En un mot : *le macronucléus disparaît complètement pendant et après la conjugaison, comme un organe qui a terminé son rôle.*

Pendant la métamorphose régressive du macronucléus, le micronucléus subit des transformations importantes et bien déterminées, qui sont comparables aux phénomènes de la maturation et de la fécondation de l'œuf des animaux. Il s'accroît en absorbant du liquide puisé dans le protoplasme : son contenu prend une structure fibrillaire et se transforme en un petit fuseau (Fig. 148, I, *nk*). Ce fuseau se divise ; ses deux moitiés se retransforment bientôt en deux fuseaux complets, qui s'étranglent à leur tour et se divisent de telle sorte que, finalement, il existe, à côté du macronucléus en voie de transformation, quatre fuseaux provenant du micronucléus (Fig. 148, II, 1 à 4, 5 à 8).

Des quatre fuseaux, trois s'atrophient dans la suite du processus : ce sont les *fuseaux accessoires* (III, 2, 3, 4, 6, 7 et 8). Ils se transforment en de petits corpuscules sphériques, que l'on finit par ne plus pouvoir distinguer parmi les fragments du macronucléus dont ils partagent le sort. *Ces fuseaux accessoires rappellent la formation des cellules polaires dans la maturation de l'œuf des Métazoaires.* Divers auteurs ont établi un rapprochement entre ces éléments.

Seul le quatrième fuseau ou fuseau principal (II, 1 et 5) *persiste ; c'est lui qui intervient dans la fécondation et qui sert alors à régénérer tout l'appareil nucléaire de l'Infusoire.* Quel est celui des quatre fuseaux provenant du micronucléus qui devient le fuseau principal ? Maupas est d'avis que le sort futur des fuseaux dépend uniquement de la position que le hasard leur donne dans la cellule. Ils sont au début tous les quatre absolument identiques. Celui qui est le plus rapproché du point d'adhésion ou de fusionnement que nous avons mentionné plus haut devient le fuseau principal (II, 1 et 5). Il se place perpendiculairement à la surface du corps de l'Infusoire, s'allonge et se divise encore une fois en deux moitiés (III, 1 *w* et 1 *m*, 5 *w* et 5 *m*).

Il est probable que chacune de ces deux moitiés renferme la moitié des fibres du fuseau et la moitié des éléments chromatiques que contenait le fuseau principal. D'après les observations de R. Hertwig, *il s'accomplit ainsi lors de la division du fuseau principal une réduction de moitié des fibres du fuseau*, c'est-à-dire une relation semblable à celle qui s'effectue

dans les noyaux des cellules sexuelles chez les animaux et les végétaux. Les noyaux ainsi caractérisés jouent alors le même rôle que le noyau ovulaire et le noyau spermatique et *se distinguent l'un de l'autre respectivement comme noyau femelle ou stationnaire et comme noyau mâle ou migrateur.*

Lequel des deux noyaux provenant de la division du fuseau principal devient le noyau migrateur et lequel devient le noyau stationnaire ? Ni par leur structure ni par leur constitution matérielle ils ne diffèrent l'un de l'autre. Leur sort futur dépend uniquement de leur situation et de leur rôle dans la fécondation, rôle qui lui-même est déterminé par leur situation. C'est ainsi que les éléments les plus rapprochés du pont de fusionnement deviennent les noyaux migrateurs (III, 1 *m* et 5 *m*). Les deux Infusoires conjugués *échangent* mutuellement leur noyau migrateur. Les deux noyaux migrateurs glissent l'un contre l'autre dans le pont de fusionnement, lequel ne s'est formé que pour permettre cet échange. Pendant qu'a lieu l'échange des noyaux migrateurs ou mâles, ces derniers ont la structure d'un fuseau (IV, 5 *m* et 1 *m*). Lorsque l'échange est effectué, chacun d'eux se fusionne avec le noyau stationnaire ou femelle, également fusiforme, de l'autre conjugué (IV, 1 *w* et 5 *w*). Il en résulte qu'en ce moment, abstraction faite des fragments du macronucléus et des fuseaux accessoires qui s'atrophient progressivement, chaque Infusoire conjugué ne possède plus qu'un fuseau, le *fuseau de division* (V, *t*) ou *noyau conjugué.*

La concordance de ce processus avec les phénomènes de la fécondation des animaux et des Phanérogames est frappante. De même que chez ces derniers le noyau de segmentation se forme par l'union du noyau ovulaire et du noyau spermatique, de même chez les Infusoires le fuseau de division résulte de l'union du noyau stationnaire et du noyau migrateur. Le fuseau de division sert à remplacer l'ancien appareil nucléaire en voie de résorption. Le fuseau de division s'agrandit considérablement (Fig. 148, V, *t*). Les éléments chromatiques se disposent, en son milieu, en une plaque nucléaire ; ils se divisent et s'écartent vers les extrémités opposées du fuseau pour former à quelque distance des pôles les plaques nucléaires filles (V, à droite, *t'* et *t''*). Les deux moitiés du fuseau restent longtemps encore unies par un filament unissant. Elles se transforment alors généralement, d'une façon détournée, en macronucléus et micronucléus. Chez *Paramœcium aurelia*, par exemple (Fig. 148, VI), les fuseaux filles (*t'* et *t''*) provenant du fuseau de division primaire se divisent encore une fois et fournissent ainsi quatre noyaux (VI), dont deux deviennent des micronucléus (*nk'*, *nk'*), tandis que les deux autres se fusionnent en un macronucléus (*pt*). Chez les Infusoires « la fécondation a donc pour résultat de régénérer complètement l'appareil nucléaire et de réorganiser ainsi l'organisme ». (R. Hertwig.)

Lorsque l'échange des noyaux migrateurs s'est accompli depuis un temps plus ou moins long, les deux conjugués se séparent (Fig. 148, VI et VII). La résorption des fragments de noyau devenus inutiles et leur remplacement par le nouvel appareil nucléaire exigent encore un certain laps de temps. Les individus ainsi *rajeunis* ont de nouveau la propriété de se multiplier rapidement par divisions successives, jusqu'à ce que se fasse de nouveau sentir la nécessité d'une nouvelle « épidémie de conjugaisons ».

La période de fécondation représente dans la vie des Infusoires un très long arrêt de leur multiplication, ainsi que Maupas l'a prouvé par un exemple frappant. Chez *Onychodromus grandis*, il s'écoule six jours et demi, à la température de 17 à 18 degrés centigrades, entre le début de la conjugaison et la première division fissipare des ex-conjugués. Or, pendant ce laps de temps, chaque individu, s'il n'était pas entré en conjugaison, aurait pu, dans de bonnes conditions de nutrition, se diviser treize fois de suite et donner ainsi naissance à sept ou huit mille descendants.

Chez la plupart des Infusoires, *les individus qui entrent en conjugaison ont l'un et l'autre la même valeur, et chacun d'eux se comporte vis-à-vis de l'autre à la fois comme mâle et comme femelle, c'est-à-dire comme organisme fécondant et comme organisme concevant.* Cependant les Infusoires sédentaires, comme les Vorticelles, etc., nous montrent une modification intéressante de cette relation primordiale.

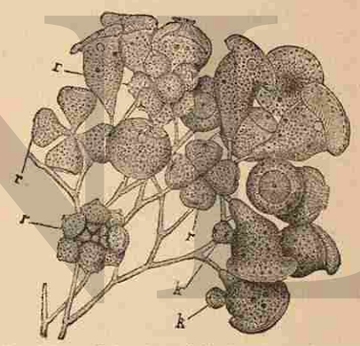


Fig. 149. — *Epistylis umbellaria*, d'après Graeff. — R. Hertwig, Zool., fig. 142. Fragment d'une colonie en conjugaison. *r*, microgamètes nées par division ; *k*, microgamètes en conjugaison avec les macrogamètes.

Nous prendrons comme exemple *Epistylis umbellaria* (Fig. 149). A l'approche d'une période de conjugaison, divers individus de la colonie se divisent rapidement plusieurs fois de suite et donnent ainsi naissance à des descendants (*r*) beaucoup plus petits que l'organisme maternel. D'autres individus de la colonie restent, au contraire, indivis et conservent leur taille normale. On appelle les premiers microgamètes, et les autres, macrogamètes. Ces deux catégories d'individus sont maintenant de sexualité contraire.

Les microgamètes se détachent de leurs pédicules, nagent librement dans l'eau et se fixent, après un certain temps, sur une macrogamète pour copuler avec elle (Fig. 149 *k*). Il s'accomplit alors dans l'appareil

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

nucléaire des deux conjugués des transformations semblables à celles que nous avons décrites pour *Paramœcium*. Les noyaux migrateurs sont aussi échangés. Mais ensuite la macrogamète seule continue à se développer : le noyau migrateur qu'elle a reçu de la microgamète se fusionne avec son noyau stationnaire pour constituer le premier fuseau de division, tandis que dans la microgamète les noyaux sont pour ainsi dire paralysés et, au lieu de se fusionner et de continuer à se développer, ils s'atrophient et disparaissent comme les fragments du macronucléus et les fuseaux accessoires.

A la suite de ces phénomènes, la microgamète perd son individualité propre et est peu à peu incorporée dans la macrogamète, qu'elle contribue à agrandir.

Ainsi s'est formé chez les Vorticelles un *dimorphisme sexuel* spécial, à la suite du mode de vie sédentaire de ces organismes. Ce dimorphisme a pour conséquence la mort du plus petit des deux individus en conjugaison, après qu'il a fécondé la macrogamète pour ainsi dire à la façon d'un élément mâle. Cependant la comparaison avec l'œuf et le spermatozoïde n'est que partielle, attendu que chez les Vorticelles, comme chez les Paramécies, la fécondation commence par un échange mutuel d'éléments nucléaires ; toutefois, contrairement à ce qui se passe chez les Paramécies, le résultat actif de cet échange ne se réalise que chez l'un des deux conjugués.

4° Diversité de formes des cellules sexuelles ; équivalence des substances qui participent à l'acte de la reproduction ; définition de la « cellule sexuelle mâle » et de la « cellule sexuelle femelle ».

Maintenant que nous avons prouvé par différents exemples que le processus de la fécondation et spécialement les relations des noyaux offrent une concordance principielle chez les Animaux, les Végétaux et les Protozoaires, nous devons nous occuper plus particulièrement d'une différence que l'on constate entre les deux cellules qui chez la plupart des organismes s'unissent lors de la fécondation, et chercher à établir sa signification. Cette différence porte sur l'inégalité de taille et la diversité de forme des cellules sexuelles mâles et femelles. On donne le nom de femelle à toute cellule qui est plus volumineuse, immobile et qui conçoit. Au contraire, la cellule mâle est beaucoup plus petite, souvent même extrêmement petite ; ou bien elle est motile de sorte qu'elle s'approche de la cellule-œuf pour la féconder, soit à l'aide de mouvements amœboïdes, soit à l'aide de mouvements vibratiles, ou bien, en raison de son exiguïté, elle est amenée sur la cellule-œuf d'une façon passive, par l'eau ou par l'air.

Quelle est la signification de cette différence ? Est-elle en connexion

intime avec l'essence même de la fécondation ou bien a-t-elle été déterminée par des causes d'ordre accessoire ou secondaire ? Pour résoudre cette question, il est de première importance que nous établissions exactement sur quelle substance et sur quels éléments figurés porte la différence entre les deux espèces de cellules sexuelles.

Toute cellule est formée de protoplasme et de substances nucléaires. Le protoplasme existe parfois en quantités extrêmement inégales dans les deux espèces de cellules sexuelles : les spermatozoïdes possèdent souvent cent mille fois moins de protoplasme que l'œuf. Ainsi, d'après une évaluation de Thuret, l'œuf de *Fucus* est trente à soixante mille fois plus volumineux que l'anthérozoïde de même espèce. Mais entre les produits sexuels des animaux les différences sont habituellement beaucoup plus grandes encore, surtout lorsque les œufs sont abondamment fournis de substances de réserve : gouttelettes de graisse, lamelles vitellines, etc. On peut même douter qu'en général il existe du protoplasme dans les filaments spermatiques typiquement développés. En effet, la queue fixée à la pièce intermédiaire est une substance contractile qui, comme les fibrilles musculaires, est un produit de différenciation du protoplasme de la cellule spermatique. Dans le filament spermatique immature le protoplasme se présente encore sous la forme d'une gouttelette plus ou moins volumineuse que le spermatozoïde utilise pendant qu'il mûrit et dont il se débarrasse même éventuellement.

Par contre, les substances nucléaires sont le contre-pied du protoplasme. *Quelle que soit la différence de taille existant entre l'œuf et le filament spermatique, ces éléments renferment toujours des quantités équivalentes de substance nucléaire active.* Si l'exactitude de cette opinion ne ressort pas directement d'une simple comparaison des deux espèces de cellules sexuelles, cependant elle ressort à l'évidence de l'étude des phénomènes intimes de la fécondation et de l'histoire de la formation de l'œuf mûr et du spermatozoïde. En effet, le noyau ovulaire et le noyau spermatique renferment la même quantité de nucléine et se forment, lors de la maturation, aux dépens d'un même nombre de segments nucléaires. Le noyau spermatique de l'*Ascaris megalocephala* bivalent, par exemple, se forme, comme le noyau ovulaire, aux dépens de deux segments nucléaires de la cellule mère. Chacun de ces noyaux contribue en outre dans la même mesure à la formation du noyau de segmentation, lors de la fécondation (Fig. 142, II). De même les deux noyaux fournissent des quantités égales de substance polaire, le spermocentre et l'ovocentre, qui tous deux participent à la fécondation, comme nous l'avons décrit page 244 (Fig. 141).

On pourrait objecter à notre argumentation que les éléments nucléaires de la cellule-œuf et de la cellule spermatique, avant de s'unir, ont habi-

tuellement un aspect différent et une taille plus ou moins différente. Mais cela s'explique très simplement par ce fait qu'à la substance nucléaire active peut être mélangée une quantité plus ou moins considérable d'une substance fluide, inactive. La petite tête du filament spermatique est formée par de la nucléine assez compacte et par cela même fortement colorable. Dans le noyau ovulaire, beaucoup plus volumineux, la même quantité de nucléine est imprégnée de suc nucléaire et répartie dans l'espace nucléaire sous la forme de fines granulations et de filaments, de telle sorte que le noyau ovulaire ne se colore que très peu dans son ensemble et possède une consistance moindre.

La différence de taille et de consistance qui existe entre le noyau ovulaire et le noyau spermatique disparaît habituellement quand les phénomènes internes de la fécondation sont achevés. En effet, le noyau spermatique, petit au début, gonfle en absorbant du liquide qu'il puise dans le vitellus, et prend rapidement le même volume que le noyau ovulaire, pendant qu'il chemine vers ce dernier (Fig. 142, II). C'est ce que nous observons chez la plupart des Vers, des Mollusques et des Vertébrés. Il est plus rare qu'au moment de leur union les deux noyaux soient de tailles différentes, comme c'est le cas chez les Échinodermes (Fig. 141). C'est qu'alors le noyau spermatique a absorbé moins de suc nucléaire qu'il ne le fait d'habitude et qu'il consiste en une substance plus dense, de telle sorte qu'en dépit de cette diversité de taille il existe néanmoins une équivalence de la partie fixe, active, des deux éléments nucléaires.

Sur des objets convenables on peut prouver que la différence de volume entre le noyau ovulaire et le noyau spermatique est due à l'époque où a lieu la fécondation de la cellule-œuf, selon qu'elle a lieu avant, pendant ou après la formation des cellules polaires. Lorsque, par exemple, on ajoute du sperme à l'œuf d'*Asteracanthion* pendant la formation des cellules polaires, le noyau spermatique doit séjourner longtemps dans le vitellus avant de se fusionner avec le noyau ovulaire; dans ce cas, il gonfle en attendant, par absorption de suc nucléaire, et il atteint le même volume que le noyau ovulaire qui se forme après l'élimination de la seconde cellule polaire. Si, au contraire, la fécondation n'a lieu que plus tard, à un moment où la cellule-œuf est pourvue de son noyau ovulaire et où les cellules polaires sont déjà formées, alors le noyau spermatique ne séjourne comme corps autonome que quelques minutes dans le vitellus et se fusionne avec le noyau ovulaire presque immédiatement après avoir pénétré dans le vitellus. Dans ce cas, il reste petit, parce qu'il n'a pu s'imprégner d'autant de suc nucléaire.

Nous pouvons donc considérer comme démontrée cette loi importante, à savoir que les deux cellules sexuelles, quoique différant beaucoup et par

leur forme et par la quantité de protoplasme qu'elles contiennent, fournissent cependant à la fécondation des quantités sensiblement équivalentes de substance nucléaire (nucléine divisée en un nombre déterminé de segments nucléaires, paranucléine de l'ovocentre et du spermocentre) et sont, par conséquent, sensiblement équivalentes.

A cette loi je rattache aussi cette thèse : *les substances nucléaires qui dérivent en quantités équivalentes des deux individus de sexes différents appartenant à une même espèce sont, d'une façon générale, les seules substances actives sur l'union desquelles repose l'acte de la fécondation ; ce sont les substances propres de la fécondation.* Toutes les autres substances (protoplasme, vitellus, suc nucléaire, etc.) n'ont rien à faire comme telles avec la fécondation.

Cette thèse s'appuie sur deux faits importants.

D'abord, les processus si compliqués de la maturation, qui préparent les cellules sexuelles à la fécondation (p. 221), démontrent qu'ils ont uniquement pour but d'empêcher que par la fécondation la quantité de substance nucléaire n'augmente ; leur but est de maintenir dans l'œuf fécondé la masse de substance nucléaire propre à l'espèce animale ou végétale en question.

En second lieu, les phénomènes de la fécondation tels qu'ils s'accomplissent chez les Infusoires plaident encore en faveur de cette thèse. Comme Maupas et R. Hertwig l'ont établi, deux individus équivalents s'accolent passagèrement pour échanger la moitié d'un noyau équivalent. La fécondation est achevée lorsque l'échange des noyaux migrateurs s'est réalisé. Alors les conjugués se séparent. Le résultat définitif de ces phénomènes complexes consiste manifestement ici en ce que, après le fusionnement d'un noyau migrateur et d'un noyau stationnaire, *l'appareil nucléaire de chaque individu fécondé se compose de substance nucléaire de double origine.*

Si les noyaux renferment la substance active de la fécondation, alors on doit se demander si la substance nucléaire du spermatozoïde est différente de la substance nucléaire de la cellule-œuf. A cette question il a été fait des réponses très diverses. Dans ces dernières années notamment, l'opinion qui a prévalu consistait à admettre que le spermatozoïde, suivant l'expression de Sachs, introduirait dans la cellule-œuf une substance qu'elle ne renferme plus. Une hypothèse qui a eu quelque succès, c'est ce que l'on peut appeler la *théorie de l'hermaphroditisme des noyaux et la théorie du remplacement.*

Divers auteurs admettent que les cellules du corps possèdent un noyau hermaphrodite, c'est-à-dire ayant à la fois les caractères mâles et les caractères femelles. D'après cette hypothèse que van Beneden a le plus net-

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

tement exprimée, les œufs et les cellules spermatiques immatures sont hermaphrodites ; les œufs n'acquièrent leur caractère sexuel femelle qu'après s'être débarrassés des parties mâles de leur appareil nucléaire hermaphrodite, et les cellules spermatiques n'acquièrent leur caractère sexuel mâle qu'après s'être débarrassées des parties femelles de leur appareil nucléaire hermaphrodite. L'œuf rejette les parties mâles de son noyau dans les segments nucléaires des cellules polaires. De même les cellules spermatiques rejettent les parties femelles de leur noyau par un processus correspondant à la formation des cellules polaires. Le noyau ovulaire et le noyau spermatique sont donc des demi-noyaux (pronucléus) de caractère sexuel contraire.

Ainsi envisagée, l'essence de la fécondation consiste en un remplacement des éléments mâles expulsés de l'œuf par un nombre égal de nouveaux éléments mâles, qui sont amenés dans l'œuf par le spermatozoïde.

La théorie de l'hermaphroditisme du noyau et la théorie du remplacement, qui en est la conséquence, ne résiste pas à un examen sérieux. En effet, le principe empirique sur lequel elles s'appuyaient est inexact, attendu qu'il est prouvé que les cellules polaires ne sont, au point de vue morphologique, que des cellules-œufs devenues rudimentaires. C'est ce qui résulte de la comparaison de l'ovogenèse et de la spermatogenèse chez les Nématodes. Les segments nucléaires éliminés de l'œuf dans les cellules polaires ne peuvent donc être considérés comme les parties mâles expulsées de la vésicule germinative, ainsi que le supposait la théorie du remplacement.

En outre, nos moyens d'investigation ne nous permettent pas de découvrir la moindre différence entre la substance nucléaire de la cellule sexuelle mâle et celle de la cellule sexuelle femelle. Leur nucléine et leur substance polaire sont équivalentes non seulement par leur masse, mais aussi par leur composition matérielle. *Il n'existe ni substance fécondante spécifiquement femelle, ni substance fécondante spécifiquement mâle. Les deux substances nucléaires qui s'unissent lors de la fécondation ne diffèrent l'une de l'autre qu'en ce qu'elles dérivent de deux individus différents.*

Mais, s'il faut nier qu'il existe entre le noyau ovulaire et le noyau spermatique une antithèse sexuelle dans le sens voulu par la théorie du remplacement, quelle signification doit-on donner aux mots mâle et femelle? Qu'entendons-nous par les expressions cellule sexuelle mâle, cellule sexuelle femelle, noyau mâle et noyau femelle?

Ces expressions ne touchent nullement à l'essence propre de la fécondation et ne désignent aucune antithèse fondée dans l'essence de la génération. Elles se rapportent plutôt à des différences d'ordre subordonné, nées secondairement, différences qui se sont établies entre les individus qui s'unissent dans la fécondation, entre les cellules sexuelles et leurs

noyaux, et que l'on peut réunir sous la dénomination de caractères sexuels secondaires. En effet, nous prouverons plus loin que *la formation de deux sexes différents n'est nullement la cause de la reproduction sexuelle*, comme on est tenté de l'admettre à première vue ; le rapport de causalité est précisément l'inverse. Toutes les différences sexuelles, si nous remontons à leurs origines, se sont formées parce que l'union de deux individus d'une même espèce, primitivement équivalents et par conséquent sans sexe, offre des avantages pour la conservation de la vie. Elles n'ont d'autre but que de rendre possible l'union de deux cellules et c'est uniquement dans ce but que se sont établies les antithèses que l'on qualifie de mâle et de femelle.

La manière de voir développée par Weismann, Strasbürger, Maupas, R. Hertwig et moi-même, peut s'exprimer de la manière suivante. Dans la fécondation il faut considérer deux circonstances, qui luttent l'une contre l'autre et qui sont opposées l'une à l'autre. D'une part, il est utile que les substances nucléaires de deux cellules se mêlent : pour cela, elles doivent être à même de se rechercher et de s'unir. Mais, d'autre part, la fécondation est aussi le point de départ d'un nouveau processus de développement et d'un nouveau cycle de divisions cellulaires; il en résulte qu'il n'est pas moins nécessaire que, dès le début, l'œuf fécondé possède une grande quantité de substance capable de se développer et n'ayant pas besoin d'y être amenée par la voie très lente de la nutrition.

Pour satisfaire au premier but, les cellules doivent être mobiles et, par conséquent, actives. Pour satisfaire au second but, au contraire, elles doivent accumuler de la substance capable de se développer; elles doivent donc augmenter de volume, ce qui nécessairement cause préjudice à leur motilité.

Deux circonstances entrent donc en lutte : l'une d'elles cherche à rendre la cellule motile et active; l'autre, au contraire, tend à la rendre immobile et passive. La nature a atteint ces deux buts *en répartissant, selon le principe de la division du travail, sur les deux cellules qui s'unissent dans l'acte de la fécondation*, ces propriétés inconciliables dans un même élément parce qu'elles sont opposées. *Elle a rendu l'une des deux cellules active et capable de féconder : c'est celle que nous appelons mâle ; elle a rendu l'autre passive et capable de concevoir : c'est celle que nous appelons femelle.* La cellule femelle, l'œuf, a eu pour mission d'accumuler les substances qui sont nécessaires à la nutrition et à la multiplication du protoplasme cellulaire pour obtenir l'achèvement rapide du développement. Elle a donc amassé des matières vitellines dans le cours de son développement à l'ovaire et est devenue d'autant plus volumineuse et plus immobile. Par contre, la cellule mâle a eu pour mission d'occa-

sionner l'union avec la cellule-œuf au repos. Elle s'est donc transformée, pour devenir motile, en un filament spermatique contractile et, en s'adaptant de plus en plus à son rôle, elle s'est débarrassée de plus en plus de toutes les substances qui, comme le vitellus ou le protoplasme lui-même, mettent obstacle à ce but principal. En même temps elle a pris une forme qui lui permet de traverser les enveloppes dont l'œuf s'entoure pour se protéger et de pénétrer dans le vitellus.

Nous pouvons appliquer les expressions « mâle et femelle » aux noyaux que contiennent les éléments cellulaires ainsi différenciés sexuellement, bien que ces noyaux soient équivalents par la masse et par la qualité de leur substance. Seulement les dénominations « noyau mâle » et « noyau femelle », nous ne devons les considérer que comme synonymes de « noyau provenant d'une cellule mâle » et de « noyau provenant d'une cellule femelle ». Chez les Infusoires aussi on peut appeler mâle le noyau migrateur, et femelle, le noyau stationnaire, dans le sens de la définition que nous venons de donner, c'est-à-dire que le premier va à la recherche du second pour s'unir avec lui.

L'antithèse qui s'est établie entre les cellules sexuelles par la division du travail et l'adaptation à des rôles opposés existe dans tout le règne organique partout où les individus dans lesquels se développent les cellules sexuelles mâles et les cellules sexuelles femelles, se distinguent par des caractères sexuels. Toutes les dispositions anatomiques qui concernent le sexe ne sont que des variations d'un seul et même thème : d'une part, permettre aux cellules sexuelles de se réunir et, d'autre part, permettre à l'œuf de se bien nourrir et de se protéger. Les dispositions anatomiques qui favorisent le premier de ces deux points, nous les appelons organisation mâle ou caractères sexuels mâles ; celles qui favorisent le second point, nous les appelons organisation femelle ou caractères sexuels femelles.

La fécondation est l'union de deux cellules et, plus spécialement, le fusionnement de deux substances nucléaires équivalentes dérivant de deux cellules ; mais elle n'est nullement la neutralisation de deux antithèses sexuelles, car ses antithèses ne reposent que sur des caractères d'ordre secondaire.

L'exactitude de ce principe se démontre mieux encore que nous ne l'avons fait jusqu'ici, si nous comparons les processus de la reproduction dans tout le règne organique et que nous cherchions alors à établir comment se sont progressivement développées les différences entre les cellules qui s'unissent lors de la fécondation. Le règne des protistes et le règne végétal nous fournissent de nombreux exemples intéressants des formes primordiales et fondamentales de la reproduction sexuelle ainsi que de l'origine des différences sexuelles dans le règne animal et le règne végétal.

5° *Formes primordiales et fondamentales de la reproduction sexuelle et première manifestation des différences sexuelles*

L'étude des organismes inférieurs, des Noctiluques, des Diatomées, des Grégarines, des Conjuguées et autres Algues inférieures nous apprend que chez une foule de ces organismes apparaissent, en cycles réguliers, des fusionnements de deux individus, que nous ne pouvons considérer autrement que comme un phénomène de fécondation.

Chez les *Noctiluques* la conjugaison débute de la manière suivante. Deux individus de même taille et ne se distinguant l'un de l'autre par aucun caractère s'unissent par leurs orifices buccaux et se fusionnent ensuite par résorption de leur membrane cellulaire. Il se forme entre eux un pont d'union qui s'élargit de plus en plus. Les masses protoplasmiques se confondent de toutes parts jusqu'à ce que les deux individus aient donné naissance à une grande vésicule cellulaire. Les deux noyaux, chacun accompagné d'un corpuscule central, se rapprochent et s'accolent, mais ne se fusionnent pas, ainsi que l'ont prouvé les études d'Ishikawa (VII, 25). Après un certain temps, le couple de Noctiluques conjuguées se divise en deux cellules par suite de la formation d'une cloison intermédiaire. Au début de cette division, les deux noyaux accolés en un couple s'étirent, s'étranglent en leur milieu et se divisent en deux moitiés qui s'écartent l'une de l'autre, de telle sorte que des deux moitiés de chaque noyau l'une passe dans un des deux produits de division, et l'autre, dans l'autre produit. De ce processus de copulation naissent donc deux nouveaux individus, la substance nucléaire de chacun d'entre eux possédant une double origine. La fécondation est ensuite suivie, de plus ou moins près, d'une multiplication active par bourgeonnement et d'une formation de zoospores.

L'ordre des Conjuguées (VII, 11) qui comprend trois familles, les *Desmidiacées*, les *Mésocarpées* et les *Zygnémacées*, est particulièrement important pour l'étude des formes fondamentales de la fécondation.

Klebahn (VII, 27) a étudié dans ses détails le phénomène de la fécondation chez deux espèces de *Desmidiacées*, *Closterium* et *Cosmarium*.

Deux cellules de *Closterium*, comparables dans leur forme à un fuseau recourbé, s'accolent suivant leur longueur, et sont ensuite réunies par une sécrétion gélatineuse. Elles émettent alors une saillie en leur milieu. Les deux saillies se juxtaposent sur une grande étendue et, à la suite de la résorption de la cloison qui les séparait, elles se fusionnent en un *canal de copulation* commun. Dans ce canal s'accumule peu à peu tout le proto-

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

plasme des deux cellules conjuguées : pour cela il se sépare de l'ancienne membrane cellulaire et se fusionne ensuite en un corps sphérique unique, qui finalement s'entoure lui-même d'une membrane propre.

La *spore de copulation ou zygote* provenant de ce fusionnement de deux individus équivalents reste plusieurs mois au stade de repos (Fig. 150). Elle possède deux noyaux, qui sont les noyaux des cellules conjuguées, mais qui restent séparés pendant toute la durée du stade de repos. Ce n'est qu'au printemps, lorsque recommence une nouvelle période de végétation, que les deux noyaux s'accolent intimement et se fusionnent complètement en un noyau unique, le noyau conjugué ou noyau de segmentation.

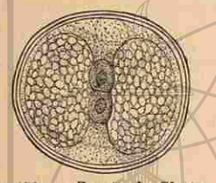


Fig. 150. — *Zygote de Closterium peu de temps avant la germination.* D'après Klebahn, pl. XIII, fig. 3.

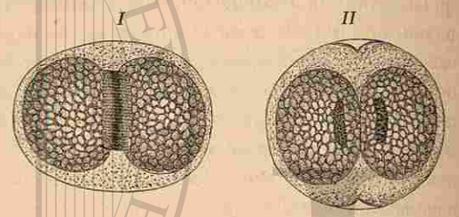




Fig. 151. — *Différents stades de la germination du Closterium.* D'après Klebahn, pl. XIII, fig. 6 *b*, 8, 9, 11 et 13.

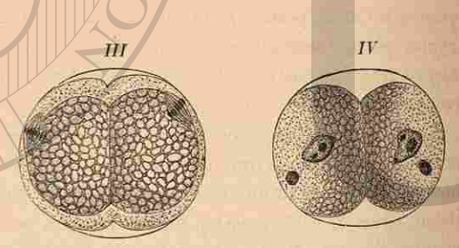


Fig. 152. — *Deux Closterium nées d'une zygote et pas encor sorties de leur enveloppe commune.*

A cette époque, la zygote, entourée d'une fine membrane, s'échappe de l'ancienne membrane cellulosique ; son noyau de segmentation se transforme en un grand fuseau d'un aspect un peu inusité (Fig. 151, I). *Ce fuseau se divise ensuite en deux demi-fuseaux* (Fig. 151, II), *qui ne reviennent pas au stade de repos nucléaire, mais qui se préparent immédiatement à une seconde division* (Fig. 151, III). Il se forme donc, aux dépens du noyau conjugué, quatre noyaux, par deux divisions consécutives sans phase de repos intermédiaire (Fig. 151, IV).

Sur ces entrefaites, le corps protoplasmique de la zygote s'est aussi divisé en deux hémisphères (Fig. 151, IV), contenant chacun deux noyaux issus de la division d'un fuseau. Ces deux noyaux acquièrent rapidement un aspect différent : l'un d'eux, que Klebahn appelle le grand noyau,

devient volumineux et vésiculeux ; l'autre, le petit noyau, reste petit, se colore d'une façon très intense et disparaît plus tard sans laisser de trace. A ce qu'il me semble, le petit noyau disparaît à la façon des fragments du macronucléus et des fuseaux accessoires des Infusoires. Avant que cette disparition soit achevée, les deux moitiés de la zygote prennent peu à peu la forme d'une cellule habituelle de *Closterium* (Fig. 152).

Quelle est la signification des deux divisions consécutives du noyau conjugué sans phase de repos intermédiaire ? Il me semble qu'elle atteint au même but, mais d'une façon un peu différente, que la division de réduction lors de la maturation de l'œuf et de la cellule spermatique. Nous avons vu qu'ici, avant la fécondation, il se produit, grâce à la double division du noyau, une réduction de la substance nucléaire à la moitié de ce qu'elle est dans un noyau normal, ce qui empêche la substance nucléaire d'être doublée par fusionnement de deux noyaux à la suite de la fécondation. De même il me semble que chez les Desmidiacées *il s'opère après la fécondation une réduction de la substance nucléaire, qui ramène à la quantité normale la masse de substance nucléaire doublée par la copulation de deux noyaux complets. Le noyau conjugué, au lieu de se diviser en deux noyaux filles égaux, se divise par deux divisions consécutives immédiatement en quatre noyaux petites-filles égaux ; mais le corps protoplasmique de la zygote ne se divise qu'en deux moitiés et chacune d'elles ne renferme qu'un noyau actif, tandis que deux des quatre noyaux petites-filles disparaissent comme étant devenus superflus.*

Si l'on comptait les segments nucléaires aux différents stades de ce phénomène, l'hypothèse que je viens d'exposer deviendrait une certitude. Une observation fréquemment faite par Klebahn vient à l'appui de mon hypothèse. Chez *Cosmarium* les quatre noyaux petites-filles dérivant du noyau conjugué se répartissent inégalement sur les deux moitiés résultant de la division de la zygote : l'une de ces moitiés ne contient qu'un noyau, tandis que l'autre en possède trois, dont deux s'atrophient. Il est donc indifférent que les deux noyaux destinés à s'atrophier se répartissent, lors de la division de la zygote, sur les deux cellules *ou sur l'une d'elles seulement*. Ces noyaux se comportent donc comme des inclusions vitellines.

Tandis que chez les Desmidiacées on observe la copulation de cellules vivant isolément, les *Zygnémacées* nous apprennent que les phénomènes de copulation peuvent aussi s'accomplir dans des colonies cellulaires, chez lesquelles de nombreuses cellules distinctes sont réunies en une série sous la forme de filaments.

Lorsque dans le feutrage serré que l'Algue forme dans l'eau deux filaments se touchent sur une certaine étendue, il s'accomplit des conjugaisons entre les cellules voisines. D'habitude toutes les cellules se préparent

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

simultanément à entrer en reproduction : elles émettent les unes vers les autres des saillies latérales. Ces saillies se fusionnent en leurs points de contact : pour cela, la cloison qui les sépare se résout et il en résulte la formation de canaux transversaux qui unissent, comme les échelons d'une échelle, à des distances égales, les deux filaments en voie de conjugaison (Fig. 153). Les corps protoplasmiques se détachent ensuite de leur membrane cellulosique et se fusionnent après un certain temps.

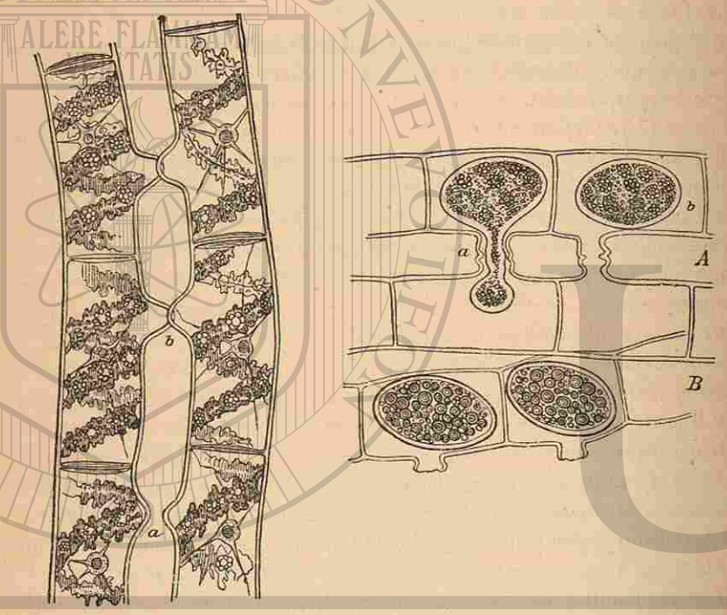


Fig. 153. — *Spirogyra longata*. D'après Sachs, fig. 410. A gauche, quelques cellules des deux filaments qui se préparent à la conjugaison ; elles montrent les rubans de chlorophylle enroulés en spirale et dans lesquels sont plongés des grains d'amidon disposés en cercles ; on y voit aussi disséminées de petites gouttes d'huile. Dans chaque cellule, le noyau est entouré d'une couche de protoplasme, de laquelle partent des filaments protoplasmiques qui se rendent à la paroi cellulaire. En *a* et *b*, les protubérances qui se forment avant la copulation. En *A*, la conjugaison est en voie d'accomplissement : en *a*, le corps protoplasmique d'une cellule pénètre dans l'autre cellule ; en *b*, les deux cellules sont déjà fusionnées ; en *B*, les jeunes zygotes sont déjà revêtues d'une membrane.

Chez les diverses espèces de Zygnémacées se montre alors une différence, peu importante en elle-même, mais qui est très intéressante et très remarquable parce qu'elle nous apprend de quelle façon peuvent commencer à s'établir des différences sexuelles.

Chez *Monjeotia* par exemple, les deux corps protoplasmiques entrent dans le canal de copulation d'une façon semblable à ce qui se passe chez les Desmidiacées ; là, ils se fusionnent en une zygote, qui devient sphérique, expulse un liquide et s'entoure d'une membrane. *Dans ce cas, les*

deux cellules se comportent de la même manière ; on ne peut désigner ni l'une ni l'autre sous le nom de mâle ou de femelle.

Chez d'autres espèces, comme *Spirogyra* (Fig. 153), l'une des deux cellules reste passive dans sa membrane, tandis que l'autre cellule, que l'on peut appeler mâle, cherche à l'atteindre. Elle s'engage dans le canal de copulation et le traverse pour arriver à la cellule femelle, comme si elle était attirée par elle. Finalement elle se fusionne avec elle en une zygote (Fig. 153, A, *a*).

Si l'on traite les zygotes par les réactifs et les matières colorantes, on peut constater que peu de temps après l'union des deux cellules leurs noyaux se rapprochent et s'unissent en un noyau conjugué. Comme dans un même filament toutes les cellules se comportent exclusivement comme mâles ou comme femelles, il en résulte qu'habituellement toutes les cellules de l'un des deux filaments en copulation sont vides de leur contenu, tandis que l'autre filament contient une zygote à l'intérieur de chacun de ses espaces cellulaires (Fig. 153, B). La zygote s'entoure de plusieurs enveloppes et passe une longue période de repos généralement jusqu'au printemps suivant. Alors elle commence à germer et se transforme par divisions transversales en un long filament de *Spirogyra*.

La distinction que nous venons d'indiquer entre filaments de *Spirogyra* mâles et filaments femelles n'est d'ailleurs pas absolue, mais plutôt relative. Il peut, en effet, se faire qu'un seul et même filament de *Spirogyra* se replie et que l'une de ses extrémités s'applique contre l'autre extrémité. Dans ces conditions, il s'opère des conjugaisons entre les cellules situées aux extrémités opposées du même filament, de telle sorte que des cellules qui dans d'autres circonstances auraient fonctionné comme mâles jouent un rôle femelle.

Dans les familles des Noctiluques et des Conjuguées, que nous avons examinées jusqu'ici et auxquelles il faut ajouter les Diatomées, les Grégarines, etc., ce sont de grandes cellules délimitées par des membranes qui s'accouplent, après avoir traversé une période de multiplication végétative par simple division. Des végétaux inférieurs appartenant à la classe des *Algues* nous fournissent une seconde série de formes primordiales de la reproduction sexuelle. *En vue de la reproduction, ces végétaux produisent des cellules spéciales, les zoospores*, qui se distinguent des cellules végétatives par leur taille moindre, par l'absence de membrane cellulaire et par la présence de deux fouets ou de nombreux cils vibratiles, à l'aide desquels elles se meuvent spontanément dans l'eau. Ces éléments ont un intérêt spécial parce qu'ils nous montrent comment se sont développées, par différenciation progressive et par division du travail, des cellules de sexualité contraire très accentuée, des œufs typiques et des filaments spermatiques typiques.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Les zoospores sont de petites cellules mobiles, sans membrane et généralement piriformes (Fig. 154, 155, 157 et 158). Leur extrémité effilée, le rostre, est antérieure et précède la zoospore qui se meut dans l'eau; elle consiste en un protoplasme hyalin, renfermant souvent une tache pigmentée rouge ou brune (tache oculiforme). Le reste du corps de la zoospore est, selon les espèces, hyalin ou coloré en vert, en rouge ou en brun : il renferme une ou deux vacuoles contractiles (Fig. 154). La locomotion s'effectue par les fouets vibratiles qui naissent de l'extrémité antérieure, hyaline. Il en existe habituellement deux (Fig. 154), plus rarement un seul ou quatre ou plus encore (Fig. 14).



Fig. 154. — *Zoospore de Micromonia socialis.* D'après R. Hertwig.

Les zoospores se forment à certaines époques soit par bipartition répétée, soit par formation multiple (p. 219), aux dépens du contenu d'une cellule mère. Quand elles naissent par bipartition, leur nombre est minime et se monte à 2, 4, 8 ou 16. Quand elles naissent par formation multiple, au contraire, leur nombre peut être extrêmement considérable, parce qu'alors aussi les cellules mères possèdent un volume important; il peut s'en former jusqu'à 7,000 ou même 20,000 aux dépens d'une seule cellule mère. La membrane de la cellule mère se rompt en un point quelconque et les zoospores s'échappent au dehors.

Il existe deux espèces de zoospores, qui se forment à des époques différentes : des zoospores qui se multiplient par voie asexuelle et donnent naissance à de nouvelles petites Algues, et des zoospores qui doivent être fécondées. Les cellules mères qui donnent naissance aux premières, les botanistes les appellent des *sporanges;* celles qui engendrent les dernières, ils les appellent des *gamétanges*.

Nous ne nous occuperons ici que des *spores sexuées ou gamètes*.

Chez beaucoup d'algues inférieures les spores qui s'accouplent (*Fig.* 155, *a*, *b*, *c*, *d*) *ne se distinguent nullement les unes des autres, ni par leur taille, ni par leurs mouvements, ni par aucun caractère quelconque* (*Ulothrix*, *Bryopsis*, *Botrydium*, *Acetabularia*, *etc.*).

Chez d'autres espèces, au contraire, il se manifeste des différences sexuelles qui nous permettent de distinguer des gamètes mâles et des gamètes femelles.

Dans le premier cas, on dit que la fécondation est *isogame;* dans le second cas, qu'elle est *oogame*.

Botrydium ou Ulothrix peuvent nous servir d'*exemple de la fécondation isogame* (Fig. 155). Si l'on réunit dans une goutte d'eau de petites gamètes provenant de cultures différentes et qu'on les observe en s'aidant d'un fort grossissement, on peut aisément constater qu'aussitôt il en est qui se

rapprochent par leurs extrémités antérieures hyalines (*b*), se mettent au contact et commencent, peu de temps après, à se fusionner. D'abord elles s'appliquent latéralement l'une contre l'autre (*c*); puis elles se fusionnent progressivement d'avant en arrière.

Les couples (*d*) tournoient encore pendant un certain temps dans l'eau. Leur mouvement est irrégulièrement intermittent et prend un caractère chancelant. Après un certain temps, le fusionnement est tel que les deux gamètes accouplées forment un corps unique, ovale, plus épais, dans lequel l'accouplement de deux individus ne se trahit que par la présence de deux taches oculiformes et de quatre fouets vibratiles (*e*, *d*). Alors le produit du fusionnement des deux gamètes, la zygote, ralentit peu à peu ses mouvements, finit par se mettre complètement en repos, perd ses fouets vibratiles, soit qu'ils se rétractent, soit qu'ils se détachent. La zygote s'arrondit et s'entoure d'une membrane propre.

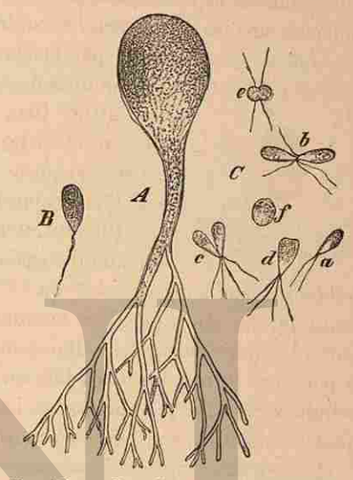


Fig. 155. — *Botrydium granulatum.* D'après Strasburger, fig. 139. *A*. Une petite plante de taille moyenne ; Grossissement : 28 diamètres. *B*, zoospore fixée par l'iode ; Grossissement : 540 diamètres. *C*, Isogamètes : *a*, une isogamète isolée ; *b*, deux isogamètes au moment où elles se mettent en contact ; *c*, *d*, *e*, deux isogamètes en voie de fusionnement ; *f*, zygospore résultan du fusionnement complet de deux isogamètes. Grossissement : 540 diamètres.

Souvent le stade de repos se manifeste déjà quelques minutes après le début de l'accouplement; mais, dans d'autres cas, la zygote, encore dépourvue de membrane et pourvue des quatre cils, peut tournoyer dans l'eau pendant trois heures avant que ses cils disparaissent et qu'elle ne tombe au fond de la préparation.

L'apparition progressive de la différenciation sexuelle peut se poursuivre, mieux encore que chez les Conjuguées, chez les nombreuses espèces d'Algues inférieures à fécondation gamétique.

De même que chez *Spirogyra* (Fig. 153), l'une des deux cellules conjuguées, absolument équivalentes, peut être considérée comme femelle parce qu'elle reste au repos et doit être recherchée par l'autre cellule pour entrer en conjugaison, de même une relation analogue se manifeste chez les *Phæsporées* et les *Cutlériacées*.

Chez certaines *espèces de Phæsporées*, les cellules mobiles ou gamètes mâles et femelles ne peuvent se distinguer les unes des autres lorsqu'elles sortent de leurs cellules mères : elles ont la même taille et sont pourvues,

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

les unes comme les autres, d'une tache oculiforme et de deux fouets vibratiles. Au moment de la dissémination elles ne s'accouplent pas. Certaines d'entre elles entrent bientôt au repos, se fixent, par l'extrémité d'un de leurs fouets vibratiles à un objet fixe quelconque ; puis, en raccourcissant et en rétractant ce fouet vibratile, elles rapprochent leur corps protoplasmique de l'objet auquel elles se sont fixées. Enfin, elles rétractent aussi leur second fouet vibratile. Ces gamètes, au repos, peuvent alors être appelées femelles. Pendant quelques minutes seulement elles sont fécondables. Elles exercent, comme le dit Berthold, sur les gamètes mâles qui nagent plus longtemps dans l'eau « une action attractive puissante », de sorte que l'on peut voir souvent en quelques instants des centaines de gamètes mâles réunies autour d'un même œuf, c'est-à-dire d'une même gamète femelle. Parmi ces nombreux individus mâles un seul se fusionne avec l'œuf (VII, 31).

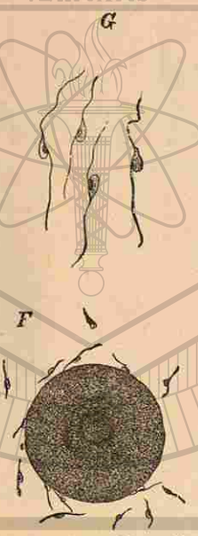


Fig. 156. — *Anthérozoïdes de Fucus platycarpus.* Grossissement : 540 diamètres. Anthérozoïdes fixés sur un œuf. Grossissement : 240 diamètres. D'après Strasburger, fig. 142, *G* et *F*.

La différence sexuelle est déjà plus nettement accusée chez les *Cutlériacées*. Ici les cellules mobiles sexuelles acquièrent pendant leur formation dans la plante mère une taille différente : une cellule mère n'engendre qu'une seule gamète femelle, tandis qu'il se forme habituellement huit gamètes mâles aux dépens d'une seule cellule mère. La différence de taille est donc déjà assez importante. Les deux espèces de gamètes nagent longtemps dans l'eau ; mais la fécondation ne peut s'effectuer que lorsque la gamète femelle vient au repos, rentre ses fouets vibratiles et s'arrondit. L'œuf devenu fécondable montre une tache hyaline, provenant de la rétraction de l'extrémité antérieure, rostriforme ; c'est la soi-disant *tache de conception*. C'est le seul point par lequel la gamète femelle puisse s'accoupler avec l'une des petites gamètes mâles qui l'entourent dès qu'elle est venue au repos. Après que la fécondation est achevée, la zygote s'entoure d'une membrane de cellulose.

La différence sexuelle, déjà si nettement exprimée chez les Cutlériacées, est encore plus complète chez les *Fucacées*, les *Characées* et d'autres Algues. Ici les cellules femelles, qui atteignent une taille considérable, ne sont plus même transitoirement des cellules mobiles. Ou bien elles sont éliminées (*Fucacées*), lors de la maturation, sous la forme de cellules-œufs sphériques et immobiles (Fig. 156, F) ; ou bien elles sont fécondées en leur

lieu d'origine, dans l'oogone. Au contraire, les gamètes mâles (Fig. 156, G) sont encore plus petites et plus mobiles que les zoospores que nous avons étudiées jusqu'ici et elles ont pris le faciès caractéristique des anthérozoïdes. Elles consistent presque exclusivement en substance nucléaire et portent deux fouets vibratiles qui leur servent d'organes de locomotion.

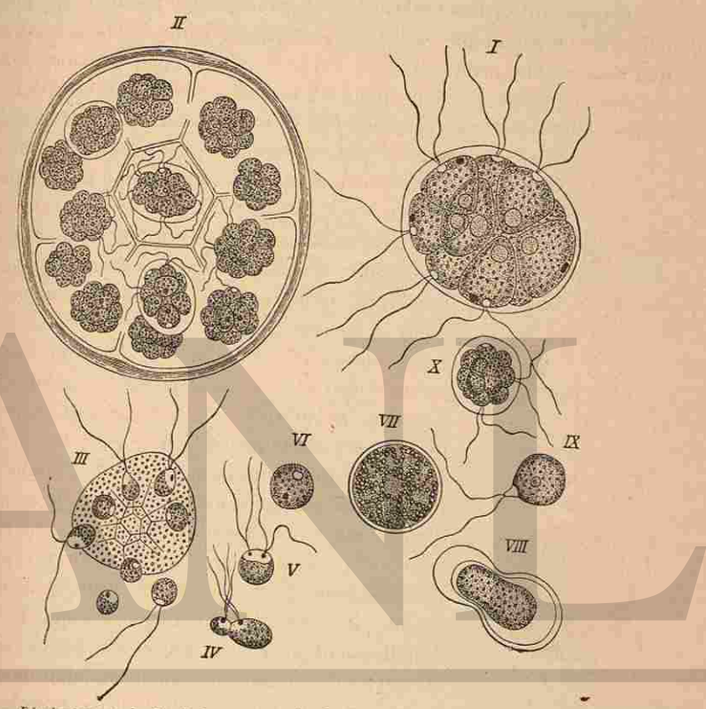


Fig. 157. — *Développement de Pandorina morum*, d'après Pringsheim. Figure empruntée à Sachs (fig. 411). *I*, une famille mobile ; *II*, une famille mobile divisée en seize familles filles ; *III*, une famille sexuée, dont les diverses cellules sortent de l'enveloppe gélatineuse ; *IV*, *V*, conjugaison des zoospores ; *VI*, une zygote qui vient de se former ; *VII*, zygote complètement développée ; *VIII*, transformation du contenu d'une zygote en une grande zoospore ; *IX*, grande zoospore libre ; *X*, jeune famille issue d'une grande zoospore.

L'idée d'après laquelle les œufs et les anthérozoïdes des Algues supérieures dérivent phylogéniquement des cellules mobiles ou gamètes qui se sont différenciées sexuellement dans deux directions opposées et ont acquis progressivement un habitus spécifiquement femelle ou mâle, cette idée se confirme d'une façon plus frappante encore dans la petite *famille des Volvocinées* que par la comparaison que nous venons d'établir entre les différentes familles d'Algues.

En ce qui concerne la question qui nous occupe pour le moment, les

Volvocinées sont particulièrement intéressantes et importantes parce que, parmi diverses espèces qui se ressemblent étonnamment par leur aspect extérieur, *Pandorina morum*, *Eudorina elegans*, *Volvox globator*, les unes ne montrent aucune différenciation sexuelle, tandis que d'autres montrent une différence nette entre les deux espèces de leurs cellules sexuelles, et que d'autres encore se présentent comme un stade intermédiaire entre ces deux termes extrêmes. Cet ensemble de faits est si probant qu'il convient que nous nous y arrêtions.

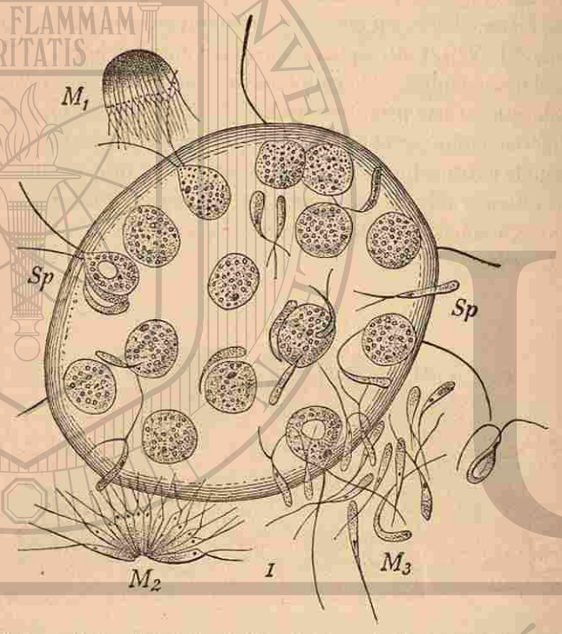


Fig. 158. — *Eudorina elegans. Colonie femelle (Cœnobie) entourée d'anthérozoïdes (Sp).* D'après Goebel. *M1* à *M3*, faisceaux d'anthérozoïdes. Sachs, fig. 412.

Pandorina morum est bien connu parce que c'est sur cette espèce que Pringsheim (VII, 35) a découvert pour la première fois, en 1869, la conjugaison de deux zoospores. *Pandorina morum* forme de petites colonies d'environ seize cellules, logées dans une gelée commune (Fig. 157, II). Chaque cellule porte à son extrémité antérieure deux fouets vibratiles, qui sortent à la surface de la gelée commune et servent à la locomotion.

Au moment de la reproduction sexuelle, chacune des seize cellules se divise habituellement en huit cellules qui, après un certain temps, deviennent libres et nagent isolément (Fig. 157, III et IV). Ces zoospores

ovalaires, dont le corps est vert, à l'exception de son extrémité antérieure, légèrement effilée, qui est hyaline, possèdent une tache pigmentée rouge et deux fouets vibratiles ; elles ne sont pas absolument de même taille. Cependant chez *Pandorina* cette circonstance n'exprime pas une différence sexuelle. En effet, lorsque des zoospores de deux colonies différentes se trouvent réunies, on constate que dans cette fourmilière tantôt deux petites zoospores s'accouplent, tantôt au contraire deux grandes, tantôt une grande et une petite (Fig. 157, IV et V).

Les deux conjugués s'accolent d'abord par leurs extrémités effilées (IV), puis ils se fusionnent en un corps étranglé qui se transforme peu à peu en une sphère (VI, VII). Cette sphère, quelques minutes après la fécondation, s'entoure d'une membrane de cellulose et constitue une zygote au repos, dont la coloration verte primitive se change en une coloration rouge brique.

Une différenciation sexuelle se manifeste chez *Eudorina elegans*, espèce qui ressemble extraordinairement à *Pandorina* et qui, comme elle, constitue une vésicule gélatineuse contenant de seize à trente-deux cellules (Fig. 158). *Au moment de la reproduction, les colonies se différencient en mâles et femelles.*

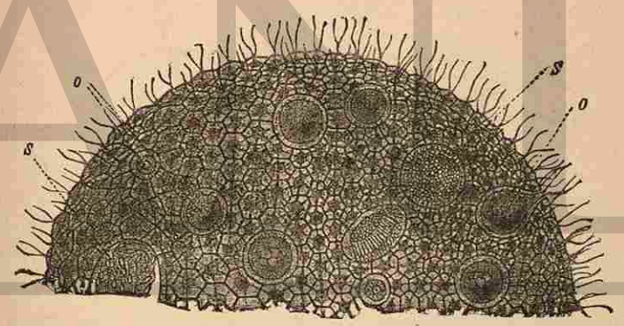


Fig. 159. — *Volvox globator. Colonie sexuée, hermaphrodite.* Figure combinée d'après Cienkowsky et Butschli et un peu schématisée. Lang, fig. 21. *S*, gamètes mâles (anthérozoïdes) ; *O*, gamètes femelles (œufs).

Dans les colonies femelles les diverses cellules, sans se diviser, se transforment en œufs sphériques. Dans les colonies mâles, au contraire, chaque cellule se divise plusieurs fois de suite et se transforme en un faisceau de seize à trente-deux anthérozoïdes (Fig. 158, M'). Ces anthérozoïdes sont « des corpuscules allongés, pourvus à leur extrémité antérieure de deux cils et dont la coloration, verte au début, devient jaune ». Les différents faisceaux se détachent de la colonie mère et nagent dans l'eau. « S'ils rencontrent une colonie femelle, les cils vibratiles se mêlent de part et d'autre ; la colonie mâle se fixe de la sorte et se désagrège ; puis, les

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

anthérozoïdes isolés s'allongent encore notablement et pénètrent à l'intérieur de la vésicule gélatineuse de la colonie femelle. Ils arrivent jusqu'aux cellules-œufs, sur lesquelles ils se fixent (souvent plusieurs), après avoir tournoyé autour d'elles en les palpant. Il faut admettre, ainsi qu'on l'a observé dans beaucoup d'autres cas, qu'un seul anthérozoïde pénètre dans une cellule-œuf » (Sachs).

Chez *Volvox globator* (Fig. 159) enfin, la différenciation est beaucoup plus accentuée encore, en ce sens que, parmi les cellules très nombreuses qui composent une colonie sphérique, un certain nombre restent végétatives, tandis que les autres se transforment en cellules sexuelles. Chez *Volvox* les œufs (O) sont encore beaucoup plus volumineux que chez *Eudorina* et sont fécondés par des anthérozoïdes (S) très petits et qui nagent à l'aide de deux fouets vibratiles.

En présence des nombreux faits réunis dans ce chapitre, on est en droit de considérer comme établie cette loi que *les cellules-œufs et les cellules spermatiques se sont formées par différenciation, suivant des directions opposées, de cellules reproductrices primitivement équivalentes et incapables d'être distinguées les unes des autres.*

II. — Physiologie de la fécondation

Maintenant que nous connaissons les phénomènes morphologiques que l'on observe dans le règne organique au moment de la fécondation, il nous reste encore à explorer un domaine vaste et difficile, à rechercher quelles sont les propriétés que doivent avoir les cellules pour pouvoir s'unir dans l'acte de la génération et former un nouveau cycle de développement.

Tout d'abord il est clair que toute cellule d'un organisme pluricellulaire n'est pas en état de féconder ou d'être fécondée et que les cellules sexuelles elles-mêmes ne sont aptes à la génération que pendant un temps souvent court. Pour être aptes à la génération les cellules doivent donc posséder des dispositions déterminées, que nous réunirons provisoirement sous la dénomination générale *fécondabilité ou aptitude à la fécondation.*

La fécondabilité des cellules à elle seule ne garantit pas encore toujours le succès de la fécondation. C'est ce que prouve déjà ce simple fait que les œufs et les spermatozoïdes mûrs provenant d'organismes différents ne se fécondent pas. Indépendamment de la fécondabilité, il doit donc encore intervenir un second facteur: les cellules destinées à s'unir sexuellement doivent être adaptées l'une à l'autre dans leur organisation et, par suite de cette adaptation, avoir la tendance à s'unir. Nous appellerons l'ensemble de ces propriétés l'*affinité sexuelle.*

L'étude de la physiologie de la fécondation se divise donc en deux parties: 1° l'étude de la fécondabilité ou de l'aptitude à la fécondation ; 2° l'étude de l'affinité sexuelle des cellules. Dans un troisième paragraphe, enfin, nous exposerons quelques hypothèses qui ont été émises sur l'essence et le but de la fécondation.

1° *Fécondabilité des cellules*

Sous ce nom nous entendons un état de la cellule dans lequel elle a perdu le pouvoir de continuer par soi seule le processus de la vie, pouvoir qu'elle recouvre cependant à un très haut degré à la condition de s'unir à une autre cellule dans l'acte de la fécondation. L'essence même de cet état nous échappe complètement pour le moment, car il s'agit là de propriétés de la substance vivante que nos sens ne peuvent percevoir et que nous ne pouvons connaître que dans ses résultats. Aussi ce domaine obscur, la physiologie ne l'a guère encore soumis à une étude systématique. Nous ne pouvons qu'exposer quelques expériences que l'avenir multipliera et approfondira. C'est chez les organismes inférieurs que l'on est en droit d'espérer parvenir aux meilleurs résultats, parce que chez eux les cellules jouissent d'une autonomie absolue ou du moins très grande et ne sont pas, comme chez les organismes supérieurs, sous la dépendance des autres cellules du corps. Les phénomènes fondamentaux de la vie se présentent donc plus clairs chez ces organismes.

Les connaissances que nous possédons actuellement peuvent se résumer dans les propositions suivantes:

1° La fécondabilité apparaît périodiquement dans la vie de la cellule ; 2° elle est toujours de courte durée ; 3° elle est dans une certaine mesure sous la dépendance d'influences extérieures, d'où il résulte que : 4° dans beaucoup de cas elle peut être abolie et se transformer en parthénogenèse et apogamie.

Que *la fécondabilité est un phénomène qui apparaît périodiquement dans la vie de la cellule*, c'est ce que l'on peut le mieux prouver par voie expérimentale en étudiant les Infusoires. Maupas (VII, 30) a entrepris sur ce point de très nombreuses recherches très méritoires.

Dans la vie de tout Infusoire on peut distinguer une période d'asexualité et une période de maturation sexuelle ou de fécondabilité. La première commence lorsque les deux conjugués se sont mutuellement fécondés et se séparent. Pendant cette période les individus se multiplient par divisions successives et rapides : on peut alors réunir des individus provenant de cultures différentes et les placer dans les conditions les plus favorables à

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

anthérozoïdes isolés s'allongent encore notablement et pénètrent à l'intérieur de la vésicule gélatineuse de la colonie femelle. Ils arrivent jusqu'aux cellules-œufs, sur lesquelles ils se fixent (souvent plusieurs), après avoir tournoyé autour d'elles en les palpant. Il faut admettre, ainsi qu'on l'a observé dans beaucoup d'autres cas, qu'un seul anthérozoïde pénètre dans une cellule-œuf » (Sachs).

Chez *Volvox globator* (Fig. 159) enfin, la différenciation est beaucoup plus accentuée encore, en ce sens que, parmi les cellules très nombreuses qui composent une colonie sphérique, un certain nombre restent végétatives, tandis que les autres se transforment en cellules sexuelles. Chez *Volvox* les œufs (O) sont encore beaucoup plus volumineux que chez *Eudorina* et sont fécondés par des anthérozoïdes (S) très petits et qui nagent à l'aide de deux fouets vibratiles.

En présence des nombreux faits réunis dans ce chapitre, on est en droit de considérer comme établie cette loi que *les cellules-œufs et les cellules spermatiques se sont formées par différenciation, suivant des directions opposées, de cellules reproductrices primitivement équivalentes et incapables d'être distinguées les unes des autres.*

II. — Physiologie de la fécondation

Maintenant que nous connaissons les phénomènes morphologiques que l'on observe dans le règne organique au moment de la fécondation, il nous reste encore à explorer un domaine vaste et difficile, à rechercher quelles sont les propriétés que doivent avoir les cellules pour pouvoir s'unir dans l'acte de la génération et former un nouveau cycle de développement.

Tout d'abord il est clair que toute cellule d'un organisme pluricellulaire n'est pas en état de féconder ou d'être fécondée et que les cellules sexuelles elles-mêmes ne sont aptes à la génération que pendant un temps souvent court. Pour être aptes à la génération les cellules doivent donc posséder des dispositions déterminées, que nous réunirons provisoirement sous la dénomination générale *fécondabilité ou aptitude à la fécondation.*

La fécondabilité des cellules à elle seule ne garantit pas encore toujours le succès de la fécondation. C'est ce que prouve déjà ce simple fait que les œufs et les spermatozoïdes mûrs provenant d'organismes différents ne se fécondent pas. Indépendamment de la fécondabilité, il doit donc encore intervenir un second facteur: les cellules destinées à s'unir sexuellement doivent être adaptées l'une à l'autre dans leur organisation et, par suite de cette adaptation, avoir la tendance à s'unir. Nous appellerons l'ensemble de ces propriétés l'*affinité sexuelle.*

L'étude de la physiologie de la fécondation se divise donc en deux parties: 1° l'étude de la fécondabilité ou de l'aptitude à la fécondation ; 2° l'étude de l'affinité sexuelle des cellules. Dans un troisième paragraphe, enfin, nous exposerons quelques hypothèses qui ont été émises sur l'essence et le but de la fécondation.

1° *Fécondabilité des cellules*

Sous ce nom nous entendons un état de la cellule dans lequel elle a perdu le pouvoir de continuer par soi seule le processus de la vie, pouvoir qu'elle recouvre cependant à un très haut degré à la condition de s'unir à une autre cellule dans l'acte de la fécondation. L'essence même de cet état nous échappe complètement pour le moment, car il s'agit là de propriétés de la substance vivante que nos sens ne peuvent percevoir et que nous ne pouvons connaître que dans ses résultats. Aussi ce domaine obscur, la physiologie ne l'a guère encore soumis à une étude systématique. Nous ne pouvons qu'exposer quelques expériences que l'avenir multipliera et approfondira. C'est chez les organismes inférieurs que l'on est en droit d'espérer parvenir aux meilleurs résultats, parce que chez eux les cellules jouissent d'une autonomie absolue ou du moins très grande et ne sont pas, comme chez les organismes supérieurs, sous la dépendance des autres cellules du corps. Les phénomènes fondamentaux de la vie se présentent donc plus clairs chez ces organismes.

Les connaissances que nous possédons actuellement peuvent se résumer dans les propositions suivantes:

1° La fécondabilité apparaît périodiquement dans la vie de la cellule ; 2° elle est toujours de courte durée ; 3° elle est dans une certaine mesure sous la dépendance d'influences extérieures, d'où il résulte que : 4° dans beaucoup de cas elle peut être abolie et se transformer en parthénogenèse et apogamie.

Que *la fécondabilité est un phénomène qui apparaît périodiquement dans la vie de la cellule*, c'est ce que l'on peut le mieux prouver par voie expérimentale en étudiant les Infusoires. Maupas (VII, 30) a entrepris sur ce point de très nombreuses recherches très méritoires.

Dans la vie de tout Infusoire on peut distinguer une période d'asexualité et une période de maturation sexuelle ou de fécondabilité. La première commence lorsque les deux conjugués se sont mutuellement fécondés et se séparent. Pendant cette période les individus se multiplient par divisions successives et rapides : on peut alors réunir des individus provenant de cultures différentes et les placer dans les conditions les plus favorables à

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

la conjugaison sans que jamais un accouplement s'effectue. Les Infusoires ne redeviennent fécondables que longtemps après une conjugaison. Alors, si l'on réunit des individus provenant de deux cultures différentes, dans des conditions convenables, de nombreuses conjugaisons ont lieu en peu de jours.

Maupas a établi que chez *Leucophrys patula* les individus de la 300e à la 450e génération consécutive à une fécondation peuvent seuls effectuer des conjugaisons fertiles. Pour *Onychodromus*, la période de fécondabilité tombe à peu près entre la 140e et la 230e génération agame ; pour *Stylonichia pustulata*, entre la 130e et la 180e génération.

La seconde proposition est : *L'état de fécondabilité est toujours de courte durée*. Lorsque des cellules qui sont mûres pour la fécondation ne sont pas fécondées en temps opportun, elles ne tardent pas à mourir. Les Infusoires, les zoospores des Algues, les œufs des animaux nous fournissent des exemples établissant l'exactitude de ce principe.

Lorsque les *Onychodromus* de la 140e à la 230e génération, ou les *Stylonichia pustulata* de la 130e à la 180e génération sont mis dans l'impossibilité de s'accoupler, ils deviennent sexuellement séniles ou trop mûrs. Ils continuent bien encore à se multiplier par division ; ils peuvent même encore s'accoupler, mais sans résultat. En dépit de leur accouplement, ils subissent une désorganisation progressive que Maupas appelle « dégénérescence sénile ». La dégénérescence sénile débute par des modifications caractéristiques de l'appareil nucléaire.

Les zoospores ou gamètes des Algues meurent souvent après avoir nagé dans l'eau quelques heures à peine, lorsqu'elles ne sont pas parvenues dans cet intervalle à s'accoupler avec des individus convenables. Le pouvoir de conception des grandes gamètes femelles de *Cutleria* entrées au repos sous forme d'œufs ne dure que relativement peu de temps. De nombreuses expériences, entreprises par Falkenberg (VII, 10), ont montré que « les œufs de *Cutleria* étaient encore à peu près tous fécondables trois jours après le début de leur période de repos, tandis qu'au quatrième jour la moitié d'entre eux ne l'étaient plus. Après le quatrième jour tous avaient perdu leur aptitude à la fécondation : si alors on les mettait en présence d'anthérozoïdes, ils dépérissaient en manifestant les mêmes phénomènes que les œufs complètement soustraits à l'action des anthérozoïdes ».

Enfin, les œufs mûrs des animaux, qu'ils se trouvent dans leur milieu normal à l'ovaire ou dans les oviductes, ne vivent aussi que peu de temps : ils passent bientôt à un état de surmaturité (Hertwig, VI, 32). Leurs fonctions normales sont affaiblies ; ils se laissent, il est vrai, longtemps encore féconder, mais anormalement et par plusieurs spermatozoïdes (polyspermie). Il en résulte une perturbation dans le processus du développement.

Il y a là incontestablement une analogie avec la dégénérescence sénile des Infusoires que l'on a empêchés d'entrer en conjugaison au moment propice.

La troisième proposition, à savoir que *l'apparition plus ou moins précoce de la fécondabilité dépend des conditions extérieures*, peut dans certains cas se démontrer très nettement.

C'est ainsi que l'on peut empêcher les Infusoires en cultures d'entrer en conjugaison, en leur fournissant constamment une nourriture abondante (Maupas, VII, 30). Ils continuent à se multiplier jusqu'à ce que tous meurent de dégénérescence sénile. Inversement on peut provoquer la conjugaison en enlevant la nourriture à des Infusoires en cultures qui sont près de se trouver à l'état de maturation sexuelle. « Une riche alimentation, dit Maupas, endort l'appétit conjugant ; le jeûne, au contraire, l'éveille et l'excite. »

Klebs (VII, 28) a aussi observé chez le réseau d'eau (*Hydrodiktyon*) une influence des conditions extérieures de la vie sur la formation des cellules sexuelles, conditions dont les unes hâtent la formation de ces cellules, tandis que d'autres l'arrêtent ou l'empêchent.

Klebs a provoqué la formation des gamètes chez un *Hydrodiktyon* bien portant, recueilli dans son milieu naturel, en le plaçant en culture dans une solution de sucre de canne de 7 à 10 0/0. Cinq à dix jours plus tard, presque toutes les cellules de cet organisme s'étaient transformées en gamètes. On active, en outre, dans les cellules du réseau d'eau, la tendance à la formation des gamètes en cultivant l'organisme fraîchement recueilli, dans un vase de verre peu élevé, contenant relativement peu d'eau et exposé sur une fenêtre ensoleillée. D'après Klebs, l'influence de la culture en chambre consiste en ce qu' « elle arrête l'accroissement, tandis qu'au contraire la formation de substance organique par assimilation n'est pas arrêtée et qu'en même temps il se fait sentir une certaine disette de sels nutritifs ».

D'autre part, on peut supprimer la reproduction sexuelle de la même façon que chez les Infusoires. Pour cela, on choisit un réseau d'eau, dont les cellules commencent à former des gamètes et on le transporte dans une solution nutritive de 0,5 à 1 0/0, formée d'une partie de sulfate magnésique, une partie de phosphate potassique, une partie de nitrate potassique et quatre parties de nitrate calcique. Après un certain temps l'organisme fournit des zoospores asexuées, même si on le reporte ensuite dans l'eau pure.

D'après les observations d'Eidam, un petit Champignon, *Basidiobolus ranarum*, dont des conidies sont cultivées sur un riche substratum nutritif, forme un mycélium puissant qui engendre simultanément des cellules reproductrices asexuées (conidies) et des cellules sexuées. Par contre, cultivées sur un milieu nutritif épuisé, les conidies ne forment qu'un mycé-

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

lium chétif, qui se reproduit aussitôt et exclusivement par cellulles sexuées qui forment des zygospores.

Les expériences de Gartner nous apprennent que chez les végétaux une abondante nourriture favorise la multiplication végétative et diminue la production des semences, tandis qu'au contraire on favorise la production des fleurs et des semences en restreignant l'accroissement végétatif (émondage des racines et des pousses), c'est-à-dire en arrêtant l'afflux des matières nutritives.

Des observations semblables ont été faites chez les animaux qui se multiplient par parthénogenèse. Lorsque le *Phylloxera vastatrix* manque de nourriture, aussitôt apparaissent les formes ailées sexuées et des œufs fécondés sont pondus. C'est ce qui résulte des expériences de Keller (VII, 26).

Dans beaucoup de cas, surtout chez les organismes inférieurs, la fécondabilité n'est que relative.

Chez l'espèce d'Algue appelée *Ectocarpus* (VII, 51), lorsque la gamète femelle est entrée au repos, elle est fécondable pendant quelques minutes. « Si la fécondation n'a pas lieu pendant ce temps, le fouet vibratile se rétracte complètement, l'œuf s'arrondit et s'entoure d'une membrane de cellulose. 24 à 48 heures plus tard, se montrent alors les premières traces d'une germination parthénogénétique. » Chez cette espèce, même les gamètes mâles sont spontanément capables de se développer, bien qu'à un degré moindre que les femelles. Après que les gamètes mâles ont nagé pendant plusieurs heures, elles finissent par entrer au repos, ainsi que le rapporte Berthold, « mais un certain nombre d'entre elles seulement se développent lentement et donnent naissance à des plantules très souffreteuses, tandis que les autres se désorganisent aussitôt ou après un ou deux jours ».

Un fait bien remarquable est celui que l'on constate chez les Abeilles. Les œufs des Abeilles peuvent se développer qu'ils soient fécondés ou qu'ils ne le soient pas. Quand ils ne sont pas fécondés, ils donnent exclusivement naissance à des faux bourdons (mâles), tandis que quand ils sont fécondés ils donnent naissance à des femelles (ouvrières et reines). Comme le pense Leuckart, il se forme parfois des hermaphrodites aux dépens d'œufs qui ont été fécondés trop tard pour enrayer le développement dans la direction mâle. La possibilité d'activer, de diminuer ou même d'abolir la fécondabilité des cellules sexuelles à l'aide des circonstances extérieures jette quelque lumière sur les *phénomènes de parthénogenèse et d'apogamie*, dont il nous reste encore à nous occuper.

a) Parthénogenèse

Dans la plupart des cas, les cellules sexuelles des animaux et des végétaux sont fatalement vouées à une mort rapide lorsqu'elles ne peuvent entrer en copulation en temps opportun. Bien que consistant en une substance éminemment capable de se développer, elles ne peuvent néanmoins le faire lorsqu'une seule condition de développement fait défaut.

La plupart des naturalistes étaient, jusqu'il y a peu de temps, si convaincus de l'impossibilité du développement spontané des œufs qu'ils ne croyaient pas aux données fournies sur la parthénogenèse chez certaines espèces animales. Ils voyaient dans ces données une faute envers une loi de la nature. Et, en fait, pour les Mammifères et pour la plupart des autres organismes, on peut considérer comme une loi naturelle que leurs cellules sexuelles mâles et femelles sont par elles-mêmes absolument incapables de développement. Une espèce de Mammifère s'éteindrait fatalement si ses mâles et ses femelles ne se fécondaient pas. Néanmoins on ne peut considérer comme une loi générale de la nature que les œufs sont toujours incapables de se développer sans fécondation.

Aussi bien dans le règne animal que dans le règne végétal il existe de nombreux cas où se forment dans des organes sexuels spéciaux des cellules qui, d'après toute leur origine, étaient primitivement destinées à se développer, comme les œufs, par fécondation, mais qui ont perdu secondairement la fécondabilité et se comportent alors absolument comme des cellules de reproduction végétative, comme des spores.

Une Algue supérieure, *Chara crinita*, ne se rencontre dans toute l'Europe septentrionale qu'à l'état femelle. Et cependant elle forme, dans ses oogones, des œufs qui se développent sans fécondation en des fruits normaux, capables de germination.

Plus instructifs encore sont les cas de parthénogenèse dans le règne animal. On les a surtout observés chez de petits animaux de la classe des Arthropodes, chez les Rotifères, les Aphides, les Daphnoïdes, les Lépidoptères, etc. Les femelles de ces animaux ne produisent à certaines époques dans leur ovaire que des œufs qui se développent sans fécondation, tandis qu'à d'autres époques elles produisent des œufs qui doivent être fécondés. Ces deux espèces d'œufs, si différentes au point de vue physiologique, se distinguent aussi habituellement par leur aspect. Les œufs parthénogénétiques sont extraordinairement petits et pauvres en vitellus et se forment naturellement en grand nombre et en peu de temps. Les œufs fécondables au contraire sont beaucoup plus volumineux et plus riches en vitellus et ils exigent plus de temps pour se former. Comme ceux-là ne se forment

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

qu'en été et ceux-ci généralement au début de l'hiver, on appelle aussi les œufs pathénogénétiques *œufs d'été*, et les œufs fécondables, *œufs d'hiver*. Ces derniers s'appellent aussi œufs latents (Dauereier), parce qu'ils doivent traverser une longue période de repos après la fécondation, tandis que les œufs d'été entrent en développement immédiatement après la fécondation (œufs à développement immédiat, Subitaneier).

Il existe une relation indéniable entre les circonstances extérieures et le développement des œufs d'été, parthénogénétiques, et des œufs d'hiver, fécondables. Chez les Aphides, une abondante nourriture favorise la formation d'œufs d'été, tandis qu'une diminution de la nourriture détermine la formation d'œufs fécondables. Chez les Daphnoïdes il existe aussi des relations évidentes entre la formation des deux catégories d'œufs et les circonstances extérieures ; mais les différents facteurs qui entrent en jeu sont moins faciles à établir expérimentalement. C'est ce qui résulte déjà de ce fait que, chez les différentes espèces de *Daphnoïdes*, le cycle de génération présente un aspect différent, selon les conditions d'existence dans lesquelles elles se trouvent.

Les espèces qui habitent de petits bourbiers qui se dessèchent aisément ne produisent qu'*une seule* ou un petit nombre de générations de femelles, qui se multiplient par voie asexuelle ; puis il se forme des œufs fécondables, de telle sorte que dans le courant d'une même année se succèdent plusieurs cycles de génération (consistant en femelles parthénogénétiques et en animaux sexués). Au contraire, les espèces qui habitent les lacs ou la mer engendrent une longue série de femelles parthénogénétiques avant de pondre, vers la fin de la saison chaude de l'année, des œufs d'hiver, fécondables. Un seul cycle dure alors une année entière (espèces polycycliques et monocycliques de Weismann).

Weismann (VII, 39), qui a étudié cet objet d'une manière très approfondie, fait observer « que, chez les diverses espèces de Daphnoïdes, les générations mono et bisexuées alternent différemment les unes avec les autres et que le mode de cette alternance est en relation surprenante avec les conditions extérieures de la vie. Selon que des causes d'extermination (le froid, la sécheresse, etc.) agissent sur les colonies d'une espèce, plusieurs fois par an ou seulement une fois, ou même n'agissent pas, nous trouvons des espèces de Daphnoïdes qui forment, dans l'espace d'une année, plusieurs cycles ou un seul cycle, ou enfin des espèces qui ne forment pas de cycle de génération. Nous pouvons donc distinguer des espèces polycycliques, des espèces monocycliques et des espèces acycliques. »

Chez la plupart des espèces qui sont soumises à des conditions très changeantes, on observe que parmi les œufs qui se développent dans l'ovaire,

quelques-uns deviennent des œufs d'été, tandis que d'autres se développent en œufs d'hiver. Selon l'expression de Weismann, il se passe dans le corps de la femelle « une sorte de lutte entre la tendance à former des œufs d'hiver et la tendance à former des œufs d'été ».

C'est ainsi qu'on peut, notamment chez *Daphnia pulex*, distinguer souvent dans l'ovaire entre plusieurs œufs d'été l'ébauche d'un œuf d'hiver, qui s'accroît pendant quelques jours et commence même à accumuler en soi le vitellus finement granuleux, caractéristique ; mais il s'arrête ensuite dans son développement pour se résorber peu à peu et disparaître complètement. Si des œufs d'hiver se développent, ils ne peuvent être fécondés parce que les mâles font défaut : ils périssent donc après un certain temps et il se reforme alors de nouveau des œufs d'été.

Comment expliquer que parmi les œufs qui naissent successivement dans le même ovaire, les uns sont fécondables, tandis que les autres ne le sont pas ? Weismann (VII, 40), Blochmann (VII, 44), Platner (VII, 47) et autres ont fait cette découverte intéressante qu'il existe une différence importante et assez décisive, en ce qui concerne la formation des cellules polaires (221), entre les œufs parthénogénétiques et les œufs fécondables. Tandis que chez ces derniers deux cellules polaires se forment comme d'habitude, chez les premiers la formation de la seconde cellule polaire n'a pas lieu et il en résulte que la réduction de la substance nucléaire, qui est la conséquence de ce phénomène, ne s'effectue pas. *Le noyau ovulaire de l'œuf d'été des Daphnoïdes par exemple possède donc aussi sans fécondation la même masse de nucléine qu'un noyau normal.*

Mais on comprend aisément que cette intéressante relation n'explique nullement l'essence même de la parthénogenèse. En effet, l'œuf d'été a déjà la tendance à se développer sans fécondation avant que s'effectue la formation de sa cellule polaire ; c'est ce que prouvent et l'accumulation moindre de vitellus à son intérieur et la structure différente de ses enveloppes, etc. *L'œuf ne devient donc pas parthénogénétique parce qu'il ne forme pas de seconde cellule polaire, mais il ne forme pas de seconde cellule polaire parce qu'il est déjà destiné à se développer par parthénogenèse. Il ne se forme pas de seconde cellule polaire parce que dans ces conditions une réduction de la masse de nucléine n'a plus sa raison d'être, attendu qu'une réduction de la masse de nucléine suppose une fécondation consécutive.*

Dans le domaine de la parthénogenèse on a encore observé divers faits particuliers dont l'étude approfondie contribuera sans doute à nous donner l'explication de telle ou telle question. L'un de ces faits, dont la portée nous échappe encore pour le moment, c'est que le processus préparatoire à la fécondation peut rétrograder, alors même que la première cellule polaire est déjà formée.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Chez les animaux, les œufs qui ne sont pas fécondés en temps opportun montrent jusqu'à un certain point une tendance à se développer par parthénogenèse. C'est ainsi que les œufs d'une foule de Vers, de certains Arthropodes, de certains Echinodermes et même de certains Vertébrés (Oiseaux) sans avoir été fécondés se segmentent et même parfois commencent à former les feuillets germinatifs ; mais ils s'arrêtent ensuite dans leur développement et meurent. Des circonstances extérieures anormales semblent, dans certains cas, favoriser cette tentative de parthénogenèse : c'est ce que l'on observe, par exemple, chez *Asteracanthion*. Dans des cas de ce genre, voici le phénomène remarquable que Boveri, chez des Nématodes et *Pterotrachea*, et moi-même chez *Asteracanthion*, nous avons observé lors de la formation des cellules polaires.

Après l'élimination de la première cellule polaire, le demi-fuseau resté dans l'œuf se retransforme en un fuseau complet comme si la seconde cellule polaire devait se former. Néanmoins cette formation n'a pas lieu ; aux dépens de ce fuseau se forment, par division, deux noyaux qui restent dans l'œuf lui-même. Ils se rapprochent ensuite du centre de l'œuf, se fusionnent et reconstituent ainsi, *par une sorte d'autofécondation*, un noyau qui règle les phénomènes parthénogénétiques qui ne tardent pas à se manifester. La seconde division polaire, qui a pour but de réduire la masse nucléaire et préparer l'œuf à la fécondation, n'a donc pas lieu. Mais la suite du développement parthénogénétique ainsi entré en jeu prouve manifestement que l'espèce d'autofécondation due à l'absence de formation de la seconde cellule polaire est insuffisante à remplacer la fécondation véritable : en effet, le germe qui en résulte ne tarde pas à mourir plus ou moins promptement.

De la circonstance que dans le développement parthénogénétique la formation de la seconde cellule polaire est arrêtée ou n'a pas lieu, on pourrait être porté à conclure que, chaque fois que la réduction de la masse de nucléine à la moitié de ce qu'elle est dans un noyau normal s'est accomplie, le développement de l'œuf est impossible et qu'il ne peut alors être reprovoqué que par la fécondation.

Cependant, pour le moment, cette conclusion, qui peut-être a quelque fond de vérité, ne peut être considérée comme ayant une portée générale. En effet, Platner (VII, 47), Blochmann (VII, 46) et Henking (VII, 17) ont observé que des œufs de certains Arthropodes (*Liparis dispar*, *Abeilles*), quoique ayant formé deux cellules polaires comme les œufs fécondables, donnent pourtant naissance par parthénogenèse à des animaux normaux. Toutefois il convient de dire que dans les cas que nous venons de citer on n'a pas encore établi avec assez de soin ce qui se passe relativement au nombre des segments nucléaires.

Cependant, en principe, on doit admettre qu'il est possible que des œufs qui renferment un noyau réduit après avoir formé deux cellules polaires peuvent encore se développer par parthénogenèse. En effet, des noyaux dont la masse de nucléine est réduite n'ont nullement perdu leur faculté de se diviser, ainsi qu'on serait tenté de l'admettre. C'est ce que R. Hertwig et moi (VI, 38, 32) nous avons nettement démontré pour les œufs des Echinodermes.

On peut, en effet, par des secousses énergiques, briser les œufs des Échinodermes en de petits fragments *sans noyau* qui s'arrondissent ensuite et restent longtemps encore en vie. Ces fragments se laissent féconder par le sperme. On peut alors constater régulièrement que le noyau spermatique ou, comme c'est plus fréquemment le cas, les noyaux spermatiques (car plusieurs spermatozoïdes pénètrent très souvent dans ces fragments d'œuf) se transforment en de petits fuseaux nucléaires, normalement constitués et présentent deux radiations protoplasmiques à leurs pôles. Le noyau spermatique se divisant ensuite en noyaux filles, qui à leur tour se multiplient par division indirecte, il en résulte que le fragment d'œuf se divise en un amas de petites cellules embryonnaires. Boveri (VIII, 2) a encore poussé plus loin cette découverte et est arrivé à ce résultat important qu'aux dépens d'un semblable fragment d'œuf sans noyau, mais volumineux et fécondé par un seul spermatozoïde, il se forme même une larve normale, mais de taille plus réduite et proportionnelle au volume du fragment d'œuf lui-même.

b) Apogamie

A la parthénogenèse se rattachent encore ces phénomènes que de Bary (VII, 2) a réunis sous le nom d'*apogamie* et qui ont des connexions étroites avec la parthénogenèse.

L'apogamie a été observée chez certaines Fougères. On sait que chez les Fougères a lieu un développement avec génération alternante. Aux dépens de cellules reproductrices végétatives, les spores se forment par germination de très petites plantules, les prothalles, qui sont destinées à engendrer des organes sexuels mâles et des organes sexuels femelles; ces derniers produisent des œufs. Lorsque les œufs sont fécondés ils donnent de nouveau naissance à une Fougère qui se reproduit par voie végétative.

Chez *Pteris cretica* et *Asplenium filix femina cristatum* et *falcatum*, la génération alternante, si constante chez d'autres espèces, n'a pas lieu. Ou bien les prothalles de ces trois espèces n'engendrent généralement pas d'organes sexuels, ou bien ils engendrent des organes sexuels qui n'entrent

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

plus en fonction, qui sont donc devenus rudimentaires. Aux dépens de chaque prothalle se forme une nouvelle Fougère par bourgeonnement végétatif.

Comme il s'agit, pour ces trois espèces, de Fougères de culture, on suppose que le développement des cellules fécondables a été arrêté par une nutrition trop abondante qui a favorisé la multiplication végétative.

2° *Affinité sexuelle*

Sous le nom d'affinité sexuelle je désigne les actions réciproques qu'exercent les unes sur les autres les cellules fécondables apparentées, de telle sorte que, placées à une distance déterminée les unes des autres, ces cellules s'attirent, s'unissent et se fusionnent, comme le font deux substances chimiques entre lesquelles existent des affinités chimiques non saturées. Si les deux cellules sexuelles sont mobiles, elles se précipitent l'une sur l'autre ; si l'une des cellules est devenue immobile et transformée en œuf, l'attraction réciproque se manifeste surtout par la direction des mouvements du filament spermatique. Après le fusionnement des deux cellules l'affinité sexuelle s'exerce encore et s'exprime par l'attraction qu'exercent l'un sur l'autre le noyau ovulaire et le noyau spermatique avec leurs corpuscules centraux et qui détermine les déplacements et les fusionnements de ces éléments, tels que nous les avons fait connaître précédemment.

Il nous reste à prouver ici, par des exemples, d'abord qu'il existe généralement entre les cellules fécondables des actions réciproques que nous pouvons désigner sous le nom d'affinité sexuelle et, en second lieu, que cette affinité ne n'exerce qu'entre cellules d'une espèce déterminée. A cette question se rattache cette autre question : A quelle espèce doivent appartenir les cellules capables de se féconder?

a) L'affinité sexuelle en général

Que les cellules sexuelles exercent manifestement les unes sur les autres, à certaine distance, une action spéciale, c'est ce qui résulte d'une foule de données fournies par des observateurs dignes de foi. Je me bornerai à citer quelques cas spécialement instructifs, qui ont été décrits par Falkenberg, de Bary, Engelmann, Juranyi et Fol.

Falkenberg (VII, 10) a étudié la fécondation chez un genre d'Algues inférieures, *Cutleria*. Avec des œufs de *Cutleria aspersa* venus au repos et capables d'être fécondés il mêlait des anthérozoïdes, en mouvement

actif, d'une espèce très voisine, *Cutleria multifida*, qui ne se distingue de *C. aspersa*, dans ses caractères extérieurs, que par de légères différences. « Dans ce cas on voyait, sous le microscope, les anthérozoïdes tournoyer sans cesse et finalement mourir sans avoir fécondé les œufs de l'espèce parente. Lorsque des anthérozoïdes venaient à toucher par hasard un œuf, ils s'appliquaient momentanément contre lui, mais s'en séparaient immédiatement. Mais tout autre était le spectacle si dans une préparation semblable contenant des anthérozoïdes on ajoutait même un seul œuf de la même espèce apte à être fécondé. Quelques instants suffisaient pour que tous les anthérozoïdes fussent rassemblés autour de l'œuf, même lorsque ce dernier était déposé à plusieurs centimètres de la masse principale des anthérozoïdes. » Ils parvenaient même à se diriger en sens inverse de l'incidence de la lumière et vainquaient la résistance que leur oppose la lumière incidente.

Falkenberg tire de ses observations cette conclusion que la force attractive qui existe entre les œufs et les anthérozoïdes de *Cutleria* se fait sentir à des distances relativement considérables et doit avoir son siège dans ces cellules mêmes ; qu'en outre cette force attractive n'existe qu'entre cellules sexuelles de la même espèce.

Dans ses recherches sur la reproduction sexuelle des *Péronosporées*, de Bary (VII, 2 *b*) a observé que les oogones d'abord apparaissent dans les filaments enchevêtrés du thalle. Un peu plus tard se forment les anthéridies, mais toujours exclusivement au voisinage immédiat des oogones, et très souvent aux dépens de filaments du thalle qui n'ont aucune connexion avec les filaments dont dérivent les oogones. De Bary en conclut que l'oogone doit exercer, sur une faible distance, une action qui provoque le filament du thalle à former une anthéridie. De Bary croit surtout à cette attraction à distance parce que la branche qui fournit l'anthéridie se détourne de sa direction d'accroissement afin de se rapprocher de l'oogone, vers laquelle elle s'incline, pour s'appliquer ensuite étroitement sur elle. De Bary estime que la distance à laquelle s'exerce cette action attractive de l'oogone est à peu près égale au diamètre de l'oogone même et il ajoute: « On ne peut attribuer ce changement de direction, ce renversement de la branche voisine qu'à une cause résidant dans les propriétés spéciales de l'oogone même. »

Les données qu'a fournies Engelmann (VII, 9) sur la conjugaison de *Vorticella mikrostoma* ne sont ni moins intéressantes ni moins remarquables. Chez cette espèce il se forme par bourgeonnement (p. 215) de petites cellules mâles, libres, qui fécondent ensuite, comme les spermatozoïdes, les grands individus femelles (p. 253). Dans quatre séries d'observations Engelmann a réussi à suivre les bourgeons après leur séparation de la

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

cellule mère jusqu'au moment de leur conjugaison avec un autre individu.

« Au début, dit Engelmann, les bourgeons nageaient avec une vitesse assez constante (environ 0,6 à 1 mm par seconde) et s'avançaient généralement en ligne droite, en tournant toujours autour de leur axe longitudinal. Cela durait 5 à 10 minutes ou plus longtemps encore, sans qu'il se présentât rien de particulier. Mais subitement le spectacle se modifiait. Amené par hasard au voisinage d'une Vorticelle fixée, le bourgeon changeait de direction, parfois après un mouvement brusque; puis il se rapprochait de la Vorticelle, en folâtrant comme le fait un papillon autour d'une fleur, et glissait autour d'elle comme s'il la palpait çà et là, en tournant toujours autour de son propre axe. Ce jeu durait quelques minutes; le bourgeon le renouvelait autour des autres Vorticelles voisines; puis, finalement, il se fixait sur l'une d'elles, et généralement à son extrémité aborale, au voisinage du pédicule. Quelques minutes plus tard le fusionnement des deux individus commençait à s'opérer. »

Engelmann ajoute à cette description : « J'ai assisté une fois à un spectacle plus remarquable encore au point de vue physiologique et surtout psycho-physiologique. Un bourgeon nageant librement croisa dans ses pérégrinations une grande Vorticelle qui avait, comme cela arrive souvent, quitté son pédicule pour se mettre en chasse avec une grande vitesse, à travers la goutte d'eau. Au moment de la rencontre — sans qu'il y eût eu contact complet — le bourgeon changea brusquement de direction et poursuivit la Vorticelle avec une très grande vitesse. Il s'établit ainsi entre ces organismes une véritable chasse qui dura environ 5 secondes. Le bourgeon resta pendant ce temps à environ 1/15 de millimètre en arrière de la Vorticelle ; il ne l'atteignit pourtant pas, mais la perdit, la Vorticelle ayant fait un mouvement de conversion brusque. Alors le bourgeon continua son chemin avec cette vitesse moindre qu'il avait au début de l'observation. »

Fol a aussi observé une action à distance chez les étoiles de mer (VII, 19 *a*). L'œuf de ces animaux est entouré d'une mince enveloppe gélatineuse. Dès qu'un spermatozoïde frais de même espèce s'approche de la surface de l'enveloppe gélatineuse, il exerce sur l'œuf une action très visible (Fig. 160). La couche corticale, hyaline, de l'œuf se soulève en un petit prolongement qui s'étire vers le spermatozoïde et constitue le cône d'attraction ou de conception. Tantôt il est délicat et effilé, tantôt il est large et court. Lorsque le spermatozoïde s'est mis en contact avec le cône d'attraction, ce dernier se rétracte.

Fol tient cette observation pour absolument certaine et il ajoute : « Si le fait même d'une action, exercée par le zoosperme sur un vitellus dont

il est encore séparé par un espace relativement considérable, est évidente, le mécanisme de cette action à distance n'est rien moins que clair. » (P. 249).

Je me bornerai à citer ces exemples, dont je pourrais aisément multiplier le nombre, et j'ajouterai seulement ces réflexions du botaniste Sachs (II, 33):

« Parmi les faits les plus surprenants de la fécondation, il faut citer l'action à distance ou l'attraction réciproque des deux cellules sexuelles. J'adopte cette expression parce qu'elle est brève et qu'elle désigne clairement cet état de choses, du moins métaphoriquement. Cependant il faut se garder

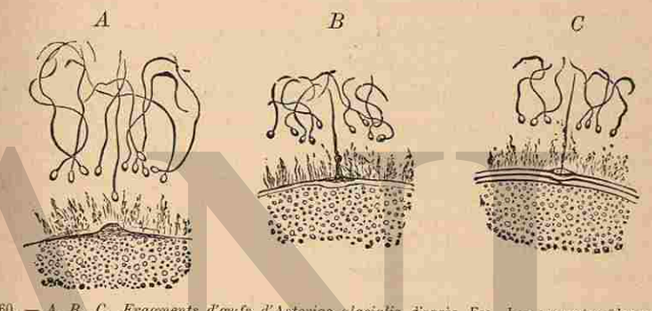


Fig. 160. — *A, B, C. Fragments d'œufs d'Asterias glacialis*, d'après Fol. Les spermatozoïdes sont déjà engagés dans l'enveloppe muqueuse qui revêt la surface de l'œuf. En *A*, l'œuf commence à émettre une saillie à la rencontre du spermatozoïde le plus profondément engagé. En *B*, cette saillie est au contact du spermatozoïde. En *C*, le spermatozoïde a pénétré dans l'œuf. Il s'est maintenant formé une membrane vitelline avec un orifice cratériforme.

d'attribuer aux mots « action à distance » et « attraction » le sens exact qu'on leur donne en physique. » « Dans les nombreuses descriptions que donnent les auteurs de la manière d'être des spermatozoïdes vis-à-vis de la cellule-œuf, de la façon dont se comportent les gamètes nageantes et les anthéridies en présence des oogones, on constate toujours que les cellules sexuelles exercent les unes sur les autres une action quelconque et à certaine distance, et que cette action détermine ou favorise l'union des deux cellules. Ce phénomène est d'autant plus remarquable que cette attraction réciproque cesse immédiatement après que la fécondation a eu lieu. »

On se posera naturellement la question : Quelle est la nature des forces qui peuvent expliquer ces phénomènes?

Pfeffer, s'appuyant sur les expériences que nous avons décrites plus haut (p. 112), a exprimé cette idée qu'en ce qui concerne les objets qu'il a étudiés, les anthérozoïdes sont attirés vers la cellule-œuf par des substances chimiques, sécrétées par cette dernière. On doit se garder d'attribuer

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

à ces observations une importance trop étendue, ce qui serait le cas si l'on croyait pouvoir expliquer par elles l'union des deux cellules sexuelles. A mon avis, les substances chimiques, qui sont sécrétées par les cellules-œufs, ne peuvent être que des moyens secondaires pour favoriser la fécondation; elles jouent un rôle analogue à celui que jouent les enveloppes muqueuses ou gélatineuses d'une foule d'œufs qui servent à fixer les spermatozoïdes. Par contre, elles ne peuvent en rien contribuer à expliquer l'union immédiate des cellules sexuelles, c'est-à-dire à expliquer le processus de la fécondation lui-même. C'est ce que prouve déjà cette simple considération que je vais faire valoir. D'après les observations de Pfeffer, les archégones des Fougères les plus différentes sécrètent de l'acide malique. Et néanmoins les anthérozoïdes ne se fusionnent qu'avec les cellules-œufs de la même espèce qu'eux, tandis qu'habituellement ils ne peuvent féconder les cellules-œufs d'une autre espèce. Il y a donc là des relations entre les produits sexuels qui ne peuvent s'expliquer par l'irritation exercée par la substance sécrétée. Il en est de même pour l'union des gamètes nageantes, pour la formation du cône de conception des œufs des animaux, et pour le rapprochement du noyau ovulaire et du noyau spermatique dans l'œuf.

Nægeli (IX, 20) émet l'hypothèse que la force électrique pouvait être la cause de l'attraction sexuelle, ce qui me semble une explication déjà plus tentante. Mais aussi longtemps que l'on n'aura pas apporté une preuve en faveur de cette hypothèse, il sera plus exact de ramener les phénomènes sexuels aux actions réciproques de deux corps protoplasmiques, organisés d'une façon un peu différente, et de désigner ces actions réciproques sous le nom d'affinité sexuelle. Nous devons nous contenter de cette expression générale, parce que nous ne pouvons suffisamment analyser les forces qui entrent en action. Peut-être s'agit-il ici non pas d'un phénomène simple, mais d'un phénomène très complexe.

C'est ce qui nous apparaîtra plus nettement encore, lorsque nous aurons étudié le second point : à quelle espèce doivent appartenir les cellules capables de se féconder; quand existe-t-il entre elles une affinité sexuelle?

b) L'affinité sexuelle en particulier; ses divers degrés

La possibilité et le succès, le résultat d'une fécondation dépendent essentiellement du degré de parenté existant entre les cellules sexuelles. Mais le degré de parenté étant lui-même l'expression d'une plus ou moins grande similitude d'organisation, il en résulte que l'affinité sexuelle dépend *de la similitude d'organisation.*

Les degrés de parenté de deux cellules peuvent varier beaucoup. La parenté est la plus étroite lorsque les deux cellules destinées à se féconder dérivent d'une seule et même cellule mère. Elle est plus éloignée lorsque de la cellule mère sont issues de nombreuses générations de cellules, dont les derniers produits constituent seuls des cellules sexuelles. Dans ce cas aussi il existe divers degrés de parenté plus ou moins éloignés. Si nous choisissons par exemple une plante phanérogame supérieure, les cellules sexuelles mâles et les cellules sexuelles femelles peuvent provenir d'un seul et même appareil sexuel, c'est-à-dire d'une même fleur; ou bien elles peuvent provenir de fleurs différentes d'une même pousse, ou enfin, de pousses différentes, d'où résultent trois degrés de parenté différents. Chez les animaux hermaphrodites, elles peuvent appartenir à un seul et même individu; chez les animaux qui vivent en colonies ou en cormus, elles peuvent provenir soit d'un même individu, soit d'individus différents d'une même colonie ou d'un même cormus.

Mais la parenté est plus éloignée encore si les produits sexuels dérivent de deux individus différents d'une seule et même espèce. Dans ce cas aussi se présentent de nombreux degrés, selon que les deux individus procréateurs sont des descendants de deux parents communs ou de deux ancêtres communs plus éloignés encore, ou qu'ils n'ont plus, l'un avec l'autre, de consanguinité reconnaissable. Viennent ensuite les unions des produits sexuels de deux individus qui diffèrent assez dans leur organisation pour qu'on les considère, au point de vue systématique, soit comme des variétés et des races d'une même espèce, soit comme appartenant à des espèces différentes ou même à des genres différents.

Les nombreuses possibilités que nous offre la série que nous venons d'établir, on les divise habituellement en trois groupes. On parle alors 1° d'autofécondation; 2° de fécondation normale; 3° d'hybridation. Mais généralement il y a beaucoup d'arbitraire dans la façon de classer les différents cas parmi ces trois groupes. Il n'y a pas de commune mesure qui puisse servir, d'une façon constante, pour tout le règne organique à déterminer le degré de parenté des cellules sexuelles.

Un coup d'œil jeté sur tous les faits que l'on connaît nous apprendra que, lorsque les cellules reproductrices ont une parenté trop éloignée ou trop proche — je prends ici le mot parenté dans le sens le plus large, — l'affinité sexuelle diminue ou même est complètement supprimée. Il en résulte que la fécondation n'est généralement possible qu'entre cellules sexuelles présentant un degré de parenté moyen, les limites de cette moyenne étant très variables pour les diverses espèces.

Nous verrons aussi que des influences extérieures peuvent modifier l'af-

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

finité sexuelle. Nous parlerons donc de l'autofécondation; puis, de l'hybridation et, enfin, de l'influence exercée sur l'affinité sexuelle par les circonstances extérieures.

α) *Autofécondation*

L'autofécondation nous fournit les résultats les plus variables.

Dans beaucoup de cas il n'existe aucune affinité sexuelle entre des cellules aptes à la fécondation, qui se trouvent l'une vis-à-vis de l'autre dans un rapport de parenté très proche, soit qu'elles aient été engendrées directement ou indirectement par une cellule mère commune, soit qu'elles aient été engendrées par un seul et même organisme pluricellulaire hautement différencié. Des Algues inférieures, des Infusoires, des plantes phanérogames, des animaux hermaphrodites nous fournissent à ce sujet de nombreux documents.

Chez *Acetabularia* la reproduction sexuelle s'effectue par des zoospores qui se forment en très grand nombre aux dépens du contenu de cellules mères à l'état de vie latente (Dauersporen). Ainsi que Strasbürger et de Bary l'ont constaté, *la copulation n'a lieu qu'entre zoospores provenant de cellules mères différentes, tandis que les zoospores provenant d'une seule et même cellule mère évitent de s'accoupler*.

« J'ai vu, dit Strasbürger (VII, 38), vers l'heure de midi, deux sporanges voisins, absolument identiques, s'ouvrir sous mes yeux, et leurs zoospores se précipiter directement vers le bord de la goutte d'eau tourné vers la fenêtre. Là se présenta aussitôt un spectacle tout à fait différent de ce qui se passe d'habitude. Tandis que précédemment j'avais vu les zoospores provenant d'un seul et même sporange s'écarter les unes des autres en se distribuant régulièrement dans l'eau, je vis ici se former aussitôt des centres de copulation, si je puis dire, c'est-à-dire des rassemblements, des amas, dans lesquels les zoospores se précipitaient les unes sur les autres. On voyait alors constamment de nouveaux couples de zoospores conjuguées quitter ces centres de copulation. »

Dans le cours de ses études sur les Infusoires, Maupas (VII, 30) a établi, par plusieurs centaines d'expériences, pour quatre espèces différentes (*Leucophrys*, *Onychodromus*, *Stylonichia*, *Loxophyllum*), que tant que ces Infusoires étaient aptes à contracter des unions fécondes, ils ne se sont jamais conjugués qu'entre individus mélangés appartenant à des cycles distincts.

Voici comment s'exprime Maupas : « Sur les nombreuses préparations d'individus proches parents et non mélangés, le jeûne auquel je les soumettais s'est toujours terminé ou bien par l'enkystement, ou bien par la mort par inanition. Ce ne fut que plus tard, lorsque la dégénérescence sénile eût commencé à attaquer mes cultures, que je vis apparaître des syzygies (accouplements) sur ces préparations de proches parents. Mais toutes ces dernières conjugaisons aboutirent à la mort des ex-conjugués qui, après s'être désunis, ne réussirent pas à continuer leur évolution et à se réorganiser. Ces accouplements sont donc des phénomènes pathologiques causés par la dégénérescence sénile. » (VII, 30, p. 411.)

Maupas *croit donc aussi devoir admettre pour les Infusoires une fécondation croisée entre individus d'origine différente.*

La stérilité de l'autofécondation a également été démontrée dans différents cas, chez des plantes phanérogames. Voici comment s'exprime Hildebrandt (VII, 24, p. 66) au sujet de *Corydalis cava:*

« Lorsque les fleurs de cette plante, dont les anthères ouvertes s'appliquent étroitement sur le stigmate, ont été complètement préservées de la fécondation par les Insectes, il ne se forme jamais de fruit. Qu'il ne faut pas attribuer la stérilité à cette circonstance que peut-être le pollen ne peut arriver au point de conception du stigmate, c'est ce que prouve ce fait que ces fleurs restent stériles, même si l'on frotte leurs stigmates avec le pollen des anthères qui les entourent. Ces fleurs ne fructifient qu'à la condition que l'on dépose du pollen de fleurs d'une plante sur les stigmates de fleurs d'une autre plante. Il est vrai qu'il se forme aussi des fruits lorsque la fécondation croisée est effectuée entre fleurs d'une seule et même grappe, mais ces fruits ne renferment que très peu de graines et n'arrivent pas toujours à leur complet développement. »

L'autofécondation est de même stérile chez quelques autres végétaux; c'est ce que l'on a observé chez diverses espèces d'*Orchidées*, de *Malvacées*, pour *Reseda*, *Lobelia* et *Verbascum*.

L'on n'a malheureusement pas encore entrepris des expériences suivies à ce sujet chez les animaux hermaphrodites. Il est vrai que ces expériences rencontreraient de grandes difficultés. N'y a-t-il pas aussi chez ces animaux des cas où l'on ne peut parvenir à faire féconder artificiellement les œufs par les spermatozoïdes du même individu? C'est ce qui doit être chez les Limaces.

A côté des exemples que nous venons de citer, il en est d'autres qui montrent, au contraire, que non seulement il existe une affinité sexuelle complète entre cellules sexuelles très proches parentes, mais que l'autofécondation peut être suivie d'un développement normal.

Chez certaines Conjuguées (*Rhynchonema*), des cellules sœurs et des cellules qui, comme chez *Spirogyra*, appartiennent à un même filament peuvent copuler (p. 265).

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Chez beaucoup de Phanérogames, non seulement les cellules œufs se laissent féconder par le pollen de la même fleur, mais elles fournissent des plantes puissantes, et cette autofécondation peut même se continuer avec le même succès pendant de nombreuses générations.

Entre ces deux termes extrêmes, absence de toute affinité sexuelle et existence d'une affinité sexuelle complète entre cellules sexuelles proches parentes, on trouve tous les degrés intermédiaires.

Parmi les nombreuses cellules-œufs contenues dans un même ovaire, il ne s'en développe que quelques-unes par autofécondation opérée artificiellement avec le pollen de la même fleur. On peut en conclure que les diverses cellules-œufs se comportent un peu différemment dans leurs affinités; que certaines d'entre elles se laissent féconder par leur propre pollen, tandis que d'autres ne le font pas. Nous signalerons des différences semblables lorsque nous nous occuperons de l'hybridation.

Enfin, il semble aussi que dans certains cas les cellules-œufs peuvent d'abord être fécondées et même commencer à se développer, mais meurent ensuite précocément. C'est de cette façon que je puis expliquer comment maintes fleurs, chez lesquelles on cherche à opérer artificiellement l'autofécondation, se flétrissent plus rapidement que si l'on ne fait pas cette tentative; c'est aussi de cette façon que je puis expliquer pourquoi, dans ces conditions, les fleurs de certaines Orchidées deviennent noires et nécrosées. Il est probable que c'est une conséquence de la mort précoce et de la décomposition des embyrons en voie de développement (Darwin, VII, 8).

Les semences engendrées par autofécondation ne fournissent fréquemment que des plantes chétives, montrant une lésion quelconque dans leur constitution; les graines mûres elles-mêmes sont souvent incomplètement développées.

De l'ensemble de ces faits, à savoir : que chez beaucoup d'organismes les cellules sexuelles proches parentes ne se fécondent généralement pas; que chez d'autres organismes, lorsque la fécondation a lieu, l'embryon s'arrête dans son développement et meurt; qu'enfin, souvent, même lorsque le développement de l'embryon s'achève, l'organisme ainsi engendré reste chétif, on peut tirer cette conclusion générale que l'autofécondation exerce généralement une action défavorable. Si, dans certains cas, on ne s'en aperçoit pas, ces exceptions n'atténuent pas plus l'exactitude de cette conclusion que l'existence de la parthénogenèse ne prouve que la fécondation n'est un processus très avantageux.

Que l'autofécondation doit être nuisible en soi, c'est ce que l'on peut conclure en jetant un coup d'œil sur le monde organisé qui, pour nous servir d'une expression de Darwin (VII, 8), nous apprend d'une façon irréfutable que la nature a horreur de l'autofécondation continue. En effet, partout nous voyons se former des dispositions souvent extrêmement compliquées pour éviter de telle ou telle façon l'autofécondation.

Ces dispositions sont : 1° la répartition des sexes sur deux individus différents, dont l'un est en état d'engendrer des cellules sexuelles femelles, et l'autre, des cellules sexuelles mâles; 2° la fécondation réciproque ou croisée des animaux hermaphrodites; 3° l'époque différente de la maturation des œufs et des spermatozoïdes chez le même individu hermaphrodite, comme on le constate chez les Pyrosomes, divers Mollusques, etc.; 4° les particularités découvertes par Koelreuter, Sprengel, Darwin (VII, 8), Hildebrandt (VII, 24), H. Muller (VII, 49), etc., dans l'organisation des fleurs hermaphrodites des Phanérogames, la dichogamie, l'hétérostylie, le rôle médiateur des Insectes, qui portent le pollen d'une fleur sur une autre fleur et déterminent ainsi la fécondation croisée. Chez les plantes phanérogames surtout, il existe des dispositions si nombreuses et variées, destinées à empêcher l'autofécondation, dispositions qui sautent souvent si nettement aux yeux, que Sprengel déjà a pu dire dans son ouvrage fondamental sur la fécondation des fleurs par les Insectes : « La nature semble ne pas vouloir qu'une fleur hermaphrodite quelconque soit fécondée par son propre pollen. »

β) *Hybridation*

L'hybridation est précisément le contre-pied de l'autofécondation. Sous ce nom l'on désigne l'union des produits sexuels de deux individus, qui montrent dans leur organisation des différences telles qu'au point de vue systématique on les considère soit comme des variétés ou des races différentes d'une même espèce, soit comme des espèces différentes ou même comme des genres différents.

Il est démontré que, d'une façon générale, les produits sexuels de deux individus, qui sont très éloignés dans la systématique, ne peuvent se féconder. Chacun sait qu'il n'est pas possible qu'un œuf de Mammifère soit fécondé par le sperme d'un Poisson ou qu'un œuf du Cerisier soit fécondé par le pollen d'une Conifère. Mais plus les différents individus sont rapprochés dans la systématique, soit qu'ils appartiennent seulement à des familles ou à des espèces différentes ou même seulement à des variétés d'une même espèce, plus il est impossible de prédire *a priori* le résultat de la fécondation. L'expérience seule peut nous fournir une certitude à cet égard et elle nous apprend que *les diverses espèces animales et végétales ne se comportent pas toujours de la même façon vis-à-vis de la fécondation hybride; que certains individus qui se ressemblent par les moindres détails*

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

dans leur forme ne peuvent se croiser, tandis que le croisement est possible entre d'autres individus moins semblables.

En un mot, l'affinité sexuelle ne marche pas toujours parallèlement au degré de similitude extérieure que l'on constate entre les divers animaux et végétaux.

En dépit du peu de dissemblance qui existe entre *Anagallis arvensis* et *A. cærulea*, qui ne diffèrent que par la couleur de leurs fleurs, le croisement entre ces deux espèces est stérile. On n'est pas encore parvenu à obtenir des hybrides du Poirier et du Pommier, de *Primula officinalis* et de *Pr. elatior*, tandis que l'on a obtenu des croisements féconds entre des espèces appartenant à des genres différents, par exemple entre *Lychnis* et *Silene*, *Rhododendron* et *Azalea*, etc.

« La variabilité de l'affinité sexuelle et de la parenté systématique, dit Sachs, est démontrée d'une façon surprenante encore par ce fait que des variétés de la même espèce sont complètement ou partiellement stériles entre elles, par exemple *Silene inflata var. alpina* avec *var. angustifolia*, *var. latifolia* avec *var. littoralis*, etc. »

Dans le règne animal et dans le règne végétal, il y a certains genres dont les espèces peuvent facilement se croiser, tandis que les espèces d'autres genres résistent opiniâtrément à toute tentative de croisement. Dans le règne végétal, les Liliacées, les Rosacées, les Salicinées, dans le règne animal les Truites, les Carpes, les Pinsons, etc., donnent facilement des hybrides. Des races de Chien très différentes, par la structure de leur corps, comme le Basset et le Chien de chasse par exemple, engendrent des formes métisses.

Pour bien apprécier combien sont nombreux les facteurs qui interviennent dans l'hybridation, il suffira de dire que l'on a souvent observé que les œufs d'une espèce A peuvent être fécondés par le sperme d'une espèce B, alors que le sperme de A ne peut féconder les œufs de B. L'affinité sexuelle entre les cellules sexuelles de deux espèces différentes peut donc exister dans un sens et manquer dans l'autre sens. Il me semble d'ailleurs qu'il faut chercher le facteur décisif dans l'organisation de l'œuf : c'est ce que l'on peut conclure d'expériences que nous allons relater.

Citons quelques exemples de ce croisement unilatéral.

Les œufs du *Fucus vesiculosus* se laissent féconder par les anthérozoïdes du *Fucus serratus ;* mais l'inverse n'a pas lieu. *Mirabilis Jalappa* fécondé par le pollen de *Mirabilis longiflora* donne des graines, tandis que le croisement inverse de ces deux espèces reste stérile.

On constate souvent le même fait dans le règne animal, pour des espèces dont on peut opérer la fécondation artificielle en mélangeant les produits

sexuels. Mon frère et moi (VII, 20) nous avons accompli des croisements entre espèces différentes d'Échinodermes, et nous avons constaté que lorsqu'on mélange des œufs d'*Echinus microtuberculatus* avec du sperme de *Strongylocentrotus lividus*, la fécondation commence partout après quelques minutes, la membrane vitelline se sépare du vitellus. En une heure et demie tous les œufs étaient régulièrement segmentés en deux. Le lendemain les blastula ciliées étaient formées ; le troisième jour, les gastrula ; et le quatrième jour, le squelette calcaire commençait à apparaître. Le croisement inverse nous a fourni des résultats différents. Lorsque, dans un verre de montre, des œufs de *Strongylocentrotus lividus* étaient mélangés à du sperme d'*Echinus microtuberculatus*, la membrane vitelline ne se séparait du vitellus que dans des cas très rares. Presque tous les œufs ne subissaient pas le moindre changement. Deux heures plus tard on voyait çà et là un œuf segmenté en deux. Dans les œufs extrêmement rares qui se segmentaient, la membrane vitelline ou bien n'était que peu séparée du vitellus, ou bien elle était encore assez intimement appliquée contre lui. Le lendemain, on remarquait dans le verre de montre un très petit nombre de blastula ciliées, tandis que la grande majorité des œufs n'avaient encore subi la moindre modification.

Pflüger (VII, 50) a constaté un fait semblable pour le croisement de *Rana fusca* par *Rana esculenta*. Les œufs de *Rana fusca* déposés dans le sperme, mélangé d'eau, du testicule de *Rana esculenta* restaient toujours non fécondés. Mais, lorsqu'on mélangeait les œufs de *Rana, esculenta* avec le sperme pris dans le testicule de *Rana fusca*, ils se développaient régulièrement, à l'exception de quelques-uns qui se segmentaient anormalement. Toutefois, après le stade blastula, ils mouraient tous sans exception

Les conséquences de la fécondation hybride, telles qu'on peut les constater dans le développement du produit du croisement, offrent maints points de comparaison avec les résultats de l'autofécondation. Lorsque la fécondation s'accomplit, les embryons meurent souvent précocément ou bien ils conservent une constitution débile.

Lors du croisement de certaines espèces d'Échinodermes, les larves ne dépassent pas le stade gastrula. De même Pflüger a vu les œufs croisés de *Rana fusca* par le sperme de *Rana esculenta* mourir dès le stade blastula. Les hybrides animaux, lorsqu'ils arrivent à l'âge de la maturation sexuelle, ont habituellement des organes sexuels faibles et restent eux-mêmes stériles.

Le règne végétal nous fournit de très nombreux exemples du même phénomène. Parfois, à la suite de la fécondation hybride, il se forme des graines ; mais elles sont imparfaitement développées et ne sont pas toujours capables de germer. Quand elles germent, les plantules qu'elles

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

fournissent sont tantôt faibles, tantôt puissantes. « Les hybrides obtenus par croisement d'espèces très différentes sont souvent très délicats, surtout dans le jeune âge, ce qui fait que leur culture est très difficile. Les hybrides ou métis obtenus par croisement entre espèces ou races proches parentes sont au contraire, en général, extraordinairement vigoureux et forts : ils se distinguent le plus souvent par leur taille, leur développement rapide, la précocité et l'abondance de leurs fleurs, la longue durée de leur vie, leur grand pouvoir de multiplication, la taille extraordinaire de leurs organes et quelques autres caractères semblables. »

« Les hybrides issus d'espèces différentes forment dans leurs anthères un plus petit nombre de grains de pollen que les plantes d'origine pure; souvent ils ne produisent même ni pollen ni graines. Les métis de races très voisines ne se distinguent généralement pas par l'affaiblissement de leur reproductivité sexuelle. »

En général, le produit hybride prospère d'autant mieux que la parenté systématique des parents est plus proche et que leur affinité sexuelle est plus grande. Dans certains cas il peut même mieux prospérer que le produit d'un œuf normalement fécondé. C'est ainsi que *Nicotiana rustica* fécondé par le pollen de *N. californica* fournit une plante dont la hauteur proportionnellement à celle des parents est dans le rapport de 228 à 100 (Hensen, VII, 18).

γ) *Influence des circonstances extérieures sur l'affinité sexuelle*

Les expériences d'autofécondation et d'hybridation nous ont montré que l'affinité sexuelle des œufs et des cellules spermatiques constitue un facteur indéchiffrable, dont les conséquences sont les plus variables: possibilité ou impossibilité de la fécondation ; arrêt précoce du développement ou bien développement affaibli ou puissant, etc. Mais l'affinité sexuelle est un phénomène plus complexe encore, car elle se laisse souvent influencer par les circonstances extérieures.

Les recherches expérimentales entreprises sur les conditions de l'hybridation chez les Échinodermes ont établi des relations extrêmement singulières (VII, 20). Les œufs non fécondés de ces organismes n'ont pas d'enveloppes. Néanmoins il ne s'accomplit généralement pas de fécondation lorsqu'on les mêle à des spermatozoïdes d'espèces très proches parentes, quoique ces spermatozoïdes se fixent à la surface de ces œufs et exécutent des mouvements de pénétration. L'absence de fécondation ne peut ici s'expliquer qu'en admettant que l'œuf, si je puis dire, refuse la pénétration du spermatozoïde qui ne lui est pas équivalent.

Mais ce n'est pas toujours le cas. Lors des croisements entrepris entre

Strongylocentrotus lividus et *Sphærechinus granularis*, parmi des centaines d'œufs il y en avait toujours un nombre plus ou moins considérable qui étaient fécondés par le sperme étranger, tandis que la grande majorité d'entre eux ne réagissaient pas. Les œufs d'un seul et même animal étaient donc différents les uns des autres, de la même façon que parfois les zoospores d'une seule et même espèce peuvent réagir différemment vis-à-vis de la lumière, les unes recherchant le bord positif, d'autres le bord négatif et d'autres encore oscillant entre les deux bords (p. 96). De même que les zoospores montrent un degré différent de sensibilité pour l'excitant lumineux, de même les œufs d'un seul et même animal montrent un degré différent d'affinité sexuelle et, ce qui est plus étonnant encore, ce degré d'affinité sexuelle peut être hautement influencé et modifié par les circonstances extérieures.

La voie à suivre pour s'en assurer est très simple. Les œufs mûrs des Échinodermes peuvent se conserver non fécondés, dans l'eau de mer, sans perdre leur fécondabilité, pendant 24 à 48 heures après avoir été détachés de l'ovaire. Pendant ce temps, il s'accomplit en eux des changements qui se manifestent par leur manière de se comporter vis-à-vis du sperme étranger.

Pour ces expériences, deux méthodes différentes ont été employées : l'une d'elles peut être appelée la méthode de la *fécondation par retards successifs* (successive Nachbefruchtung). Cette méthode consiste à opérer successivement et à des intervalles de temps égaux la fécondation, au moyen du sperme d'une autre espèce, d'un certain nombre d'œufs provenant d'une même masse d'œufs recueillis simultanément. Voici l'important résultat de cette expérience : *Les œufs qui étaient croisés, hybridés, immédiatement après leur sortie de l'ovaire bien distendu résistaient à la fécondation à l'exception d'un très petit nombre; mais ceux qui étaient hybridés* 10, 20 *ou* 30 *heures après leur sortie de l'ovaire résistaient en proportions de moins en moins considérables, se laissaient féconder en nombre de plus en plus grand et donnaient naissance à des embryons absolument normaux.* Le résultat était toujours le même, soit qu'il s'agît d'œufs de *Strongylocentrotus lividus* croisés avec du sperme de *Sphærechinus granularis* ou d'*Echinus microtuberculatus*, soit qu'il s'agît d'œufs de *Sphærechinus granularis* croisés avec du sperme de *Strongylocentrotus lividus*.

Dans ces expériences, la réussite ou la non-réussite de l'hybridation ne dépendaient pas de la variabilité du sperme, attendu que ce dernier provenait chaque fois d'un testicule bien distendu; l'on pouvait donc considérer le sperme comme un facteur relativement constant. Il n'y a pas de doute que seuls les œufs avaient modifié leur réaction vis-à-vis de l'influence du sperme étranger.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Mais, en général, des modifications favorisant l'hybridation peuvent se produire naturellement ou être provoquées artificiellement dans l'œuf. Alors on doit aussi théoriquement admettre qu'il est possible d'hybrider à peu près sans déchet les produits sexuels de deux espèces ayant l'une pour l'autre un certain degré d'affinité sexuelle. Selon les circonstances dans lesquelles on réunit les produits sexuels, on pourra alors obtenir un minimum et un optimum d'hybridation.

Pour fixer ces relations, le mieux est d'expérimenter sur des œufs provenant d'une même femelle, en les divisant en plusieurs portions, que l'on traite à des moments différents. Dans ce cas, on obtient toujours la moindre proportion d'hybrides avec les œufs auxquels on ajoute le sperme étranger immédiatement après leur sortie des ovaires. Plus est tardive la fécondation (5, 10, 20 ou 30 heures après la sortie des œufs hors de l'ovaire), plus augmente la proportion des œufs hybridés, jusqu'à ce qu'elle atteigne un optimum d'hybridation. Par cette expression on désigne le moment où le sperme étranger féconde la plus grande proportion possible d'œufs se développant normalement. La durée de cet optimum est courte, car il s'accomplit sans cesse dans les œufs des changements qui sont invisibles pour nous. A partir de cet optimum, la proportion des œufs se développant normalement à la suite de l'hybridation commence à diminuer de nouveau. Cette diminution est principalement due à ce que la proportion des œufs dans lesquels pénètrent plusieurs spermatozoïdes augmente de plus en plus, que ces œufs se segmentent irrégulièrement et donnent lieu à des monstruosités.

Les résultats obtenus par la fécondation hybride par retards successifs peuvent se traduire par une courbe dont le sommet corresponde à l'optimum d'hybridation. Pour fixer les idées, indiquons les résultats donnés par les croisements successifs des œufs de *Sphærechinus granularis* avec le sperme de *Strongylocentrotus lividus*. Mis en présence du sperme, 15 minutes après avoir été enlevés de l'ovaire, les œufs qui sont fécondés et qui se développent sont extrêmement rares (minimum d'hybridation). Après 2 heures un quart, 10 0/0 d'entre eux se laissent féconder ; après 6 heures un quart, environ 60 0/0, et après 10 heures un quart, tous, à l'exception de 5 0/0 environ, se laissent féconder et se développent généralement d'une façon normale (l'optimum d'hybridation est atteint). Quand les œufs sont mis en présence du sperme 25 heures après avoir été enlevés de l'ovaire, un certain nombre d'entre eux se développent normalement ; d'autres, très nombreux, se développent irrégulièrement par suite de polyspermie, et quelques-uns restent sans être fécondés.

Ces résultats sur les œufs des Échinodermes me semblent fournir une explication de ce fait bien connu que les espèces animales et végétales

domestiques se laissent généralement croiser plus aisément que les espèces parentes qui vivent à l'état sauvage. La domestication modifie aussi l'ensemble de la constitution de l'espèce et la rend plus souple. Cette transformation touche particulièrement les produits sexuels, l'appareil de la génération s'adaptant par sympathie à tous les changements du corps.

De même que dans les phénomènes d'hybridation, de même aussi dans les phénomènes d'autofécondation l'affinité sexuelle est influencée par les circonstances extérieures. Comme le rapporte Darwin (VII, 8), *Eschscholtzia californica*, qui n'est pas autofécondable au Brésil, l'est devenu en Angleterre où on l'a importé. Des semences venant d'Angleterre ont été semées au Brésil, où elles ont donné naissance à des plantes qui sont très vite redevenues incapables d'autofécondation. On peut aussi constater une variabilité individuelle dans l'autofécondation. De même que chez les Echinodermes parmi les œufs d'un ovaire un certain nombre se laissent croiser par du sperme étranger, tandis que d'autres ne le font pas, de même l'expérience a prouvé que pour *Reseda odorata* certains individus peuvent se féconder eux-mêmes, tandis que d'autres ne le peuvent pas. C'est aussi à de semblables différences individuelles entre les cellules-œufs d'une même fleur qu'il faut attribuer ce fait que chez beaucoup de plantes l'autofécondation aussi bien que l'hybridation fournissent toujours beaucoup moins de graines que la fécondation normale. Un certain nombre d'œufs ou bien ne se laissent même pas féconder par le pollen étranger, ou bien meurent précocément lorsqu'ils sont fécondés.

δ) *Coup d'œil rétrospectif et essai d'explication*

Si nous jetons encore maintenant un coup d'œil rétrospectif sur les phénomènes que nous venons de décrire, nous ne pouvons douter que la fécondabilité des cellules sexuelles et l'affinité sexuelle, qui est en connexion si intime avec elle, ne constituent un phénomène de la vie extraordinairement compliqué. Les facteurs qui entrent ici en jeu échappent à nos sens. Mais bien des faits semblent indiquer qu'il faut chercher, dans de faibles variations de l'organisation moléculaire, pourquoi ici les œufs peuvent se développer parthénogénétiquement, tandis que là ils ne peuvent se développer qu'après s'être unis à une cellule spermatique ; pourquoi tantôt l'autofécondation et l'hybridation réussissent et tantôt qu'elles ne réussissent pas ; pourquoi les cellules-œufs d'un seul et même individu se comportent souvent d'une façon très différente dans l'autofécondation et l'hybridation ; pourquoi la fécondabilité et la parthénogenèse, la réussite de l'autofécondation et de l'hybridation peuvent souvent être influencées par les circons-

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

tances extérieures ; pourquoi la prospérité des produits de la génération dépend de la nature de la fécondation.

Peut-on maintenant émettre une hypothèse sur la question de savoir quelle doit être l'organisation moléculaire des cellules sexuelles qui convient à la fécondation ? Les phénomènes de l'autofécondation et de l'hybridation comparés aux phénomènes de la fécondation normale peuvent tout au moins nous fournir une indication importante.

Ainsi qu'il résulte clairement de nombreuses observations, le succès de la fécondation est essentiellement déterminé par le rapport de parenté, dans lequel se trouvent les unes vis-à-vis des autres les cellules sexuelles femelles et les cellules sexuelles mâles. Quand la parenté est trop proche ou trop éloignée, ou, ce qui revient au même, quand la similitude ou la dissemblance des produits sexuels est trop grande, le succès de la fécondation est compromis. Il est lésé soit d'une façon immédiate, de telle sorte que les cellules sexuelles ne s'unissent même pas parce qu'elles n'exercent l'une sur l'autre aucune affinité sexuelle, soit d'une façon médiate par cela que le produit de leur union, le germe issu de la fécondation, n'est pas capable de se développer régulièrement. C'est ce qui se manifeste, tantôt par la mort du germe après les premiers stades du développement, tantôt par la formation d'un produit viable, mais chétif, tantôt par cette circonstance que le produit débile est incapable de perpétuer l'espèce, son pouvoir de reproduction étant anéanti. *Dans tous les cas, le produit de la génération prospère le mieux lorsque les individus procréateurs et partant, leurs cellules sexuelles sont quelque peu différents l'un de l'autre dans leur constitution ou leur organisation.*

C'est un grand mérite qui revient à Darwin (VII, 8) de nous avoir procuré, par des expériences et des études étendues, une base fondamentale de ces connaissances, et de l'avoir pour la première fois clairement formulée. Je transcris ici trois propositions qu'il a exprimées : « Le croisement de formes, qui ont été exposées à des conditions de vie quelque peu différentes ou qui ont subi des variations, favorise l'énergie vitale et la fécondité de leur descendance, tandis que des variations plus considérables lui sont souvent défavorables. » — « Le seul acte du croisement n'est pas bon en lui-même ; mais le bien qui en résulte dépend de ce que les individus qui se croisent diffèrent quelque peu l'un de l'autre dans leur constitution et cela parce que leurs ancêtres ont été exposés pendant plusieurs générations à des conditions quelque peu différentes ou à ce que nous appelons la modification spontanée. » *L'avantage de la fécondation consiste dans « le mélange d'éléments quelque peu différents physiologiquement, provenant d'individus quelque peu différents ».*

Herbert Spencer (IX, 26) a utilisé les expériences de Darwin pour édifier sur le domaine moléculaire une hypothèse de l'essence de la fécondation, hypothèse qui mérite d'être signalée comme un essai préliminaire.

Spencer érige, jusqu'à un certain point, comme un axiome que la fécondabilité des cellules sexuelles consiste en ce que « leurs unités organiques (micelles) se sont rapprochées d'un état d'équilibre » et que « les attractions réciproques de ces unités les empêchent de modifier facilement leur disposition sous l'action des forces extérieures ».

Si cette hypothèse, qui pour le moment ne me semble être qu'une possibilité, était bien fondée, on pourrait alors sans scrupule admettre l'explication de Spencer : « *Le but principal de la reproduction sexuelle est d'occasionner un nouveau développement en détruisant cet état d'équilibre approximatif où sont arrivées les molécules des organismes procréateurs.* » *En effet « lorsqu'un groupe d'unités d'un organisme et un groupe d'unités un peu différentes d'un autre organisme s'unissent, la tendance à l'état d'équilibre diminue et les unités mélangées sont mises à même de modifier plus facilement leur disposition grâce aux forces qui agissent sur elles; elles deviennent tellement libres qu'elles sont alors capables de se répartir tout autrement, ce qui constitue l'essence même du développement.* »

Dans ce sens la fécondation peut aussi être considérée comme un *processus de rajeunissement*, pour nous servir d'une expression employée par Bütschli (VII, 6), Maupas (VII, 30), etc.

L'opinion de Spencer manque encore, pour le moment, d'une base scientifique suffisante, mais elle me paraît mériter l'attention en tant qu'essai préliminaire de solution de cette question extraordinairement difficile.

Une importante conséquence peut encore se déduire de la proposition que nous venons de signaler, d'après laquelle le processus de la fécondation constitue un mélange d'unités quelque peu différentes physiologiquement et provenant d'individus quelque peu différents. Si la reproduction sexuelle est un mélange des propriétés de deux cellules, elle doit produire des formes moyennes.

Elle nivelle les différences, en engendrant quelque chose de nouveau, qui tient le milieu entre les deux états anciens. Elle crée de nombreuses variantes nouvelles, mais qui présentent des différences d'un degré moindre. Weismann (IX, 34) voit dans la fécondation une disposition par laquelle est produite une abondance sans cesse variante de conformations individuelles ; son but serait de créer des différences individuelles ; de nouvelles espèces seraient alors produites par sélection naturelle de ces variations.

Si j'approuve la première partie de cette proposition, j'ai des scrupules à l'égard de la seconde. Les variations individuelles engendrées par fécondation, qui doivent être l'objet de la sélection naturelle, ne peuvent, en

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

général, être que d'une nature insignifiante et courent toujours le risque d'être supprimées de nouveau ou affaiblies par l'un des mélanges suivants, ou bien d'être poussées dans une autre direction. Une nouvelle variété ne peut se former qu'à la condition que de nombreux individus d'une même espèce varient dans une direction déterminée, de façon à ce que cette particularité s'accentue et se renforce chez eux, pendant que d'autres individus de la même espèce, qui conservent leur ancien caractère ou qui varient dans une autre direction, sont empêchés de participer au mélange sexuel. Un tel processus suppose des facteurs extérieurs agissant d'une façon constante ; il suppose, en outre, que les individus en train d'acquérir tels caractères nouveaux et de former une espèce nouvelle ne vivent pas côte à côte avec les individus de la même espèce qui ne développent pas ces caractères nouveaux.

A mon avis, la reproduction sexuelle agit sur la formation des espèces en sens contraire à ce que pense Weismann. Elle égalise, elle atténue constamment les différences qui sont produites par l'action des facteurs extérieurs chez les individus d'une même espèce ; elle crée des formes moyennes ; elle tend précisément à rendre l'espèce plus homogène et à lui conserver son caractère particulier. A ce point de vue aussi ne manque pas d'importance l'affinité sexuelle, cette propriété énigmatique qu'a la substance organique de ne pouvoir former une union féconde avec une substance trop identique ou trop dissemblable à elle-même. En effet, les espèces et les genres sont maintenus distincts parce que les produits sexuels ne peuvent se mélanger avec succès, à cause des différences de leur organisation et du peu d'importance de leur affinité sexuelle.

C'est dans le même sens que s'expriment Darwin et Spencer. D'après Darwin, « la fécondation croisée joue un rôle très important dans la nature, parce qu'elle maintient les individus d'une même espèce ou variété fidèles au caractère de cette espèce ou de cette variété ». — Spencer dit : « La reproduction sexuelle constitue un moyen de neutralisation ininterrompue des déviations contraires d'un état moyen de l'espèce, déviations qui sont occasionnées par différents groupes de forces agissantes. C'est cette élévation et cet abaissement rythmiques de semblables déviations contraires qui assurent la continuation de la vie de l'espèce. »

BIBLIOGRAPHIE VII

1 Auerbach. *Ueber einen sexuellen Gegensatz in der Chromatophilie der Keimsubstanz, etc. Sitzungsber. d. kgl. Preuss. Akad. d. Wissensch.*, n° 35.

2*a* A. de Bary. *Ueber apogame Farne u. die Erscheinungen der Apogamie im Allgemeinen. Botanische Zeitung*, Bd. XXXVI, 1878.

2*b* A. de Bary. *Beiträge zur Morphologie u. Physiologie der Pilze. Abhandl. d. Senkenberg. naturf. Gesellschaft*, 1881.

3 Van Beneden. Voir chapitre VI.

4 Böhm. *Ueber Reifung u. Befruchtung des Eies von Petromyzon. Arch. f. mikrosk. Anatomie.* Bd. XXXII.

5 Böhm. *Die Befruchtung des Forelleneies. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. zu München*, 1891.

6 Bütschli. *Ueber die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, Zelltheilung u. Conjugation der Infusorien. Abhandl. der Senkenberg. naturf. Gesellsch.* Bd. X, 1876.

7 Calberla. *Befruchtungsvorgang beim Ei von Petromyzon Planeri. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie.* Bd. XXX.

8 Darwin. Effets de la fécondation croisée. Paris, 1877.

9 Engelmann. *Ueber Entwicklung und Fortpflanzung von Infusorien. Morpholog. Jahrbuch.* Bd. I

10 P. Falkenberg. *Die Befruchtung und der Generationswechsel von Cutleria. Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel*, 1879.

11 P. Falkenberg. *Die Algen im weitesten Sinn. Schenk's Handb. der Botanik.* Bd. II, 1882.

12 Focke. *Die Pflanzen-Mischlinge. Botanische Zeitung*, 1881.

13 H. Fol. Archives des sciences physiques et naturelles. Genève, 15 oct. 1883.

14 H. Fol. Le quadrille des centres, un épisode nouveau dans l'histoire de la fécondation : Archives des scienc. phys. et nat. Genève, troisième pér., tom. XXV, 1891.

15 L. Guignard. Nouvelles études sur la fécondation. Comparaison des phénomènes morpholog. observés chez les plantes et chez les animaux. Annales des sciences natur., tom. XIV. Botanique, 1891.

16 M. Hartog. *Some problems of reproduction, a comparative study of gametogeny and protoplasmic senescence and rejuvenescence. Quaterly journal of microsc. science*, 1891.

17 Henking. *Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie*, Bd. XLIX, LI, LIV.

18 Hensen. *Die Physiologie der Zeugung. Handb. der Physiologie.* Bd. VI.

19 Oscar Hertwig. Voir chap. VI, n° 30*a*, 32, 33, 34.

20 Oscar Hertwig et Richard Hertwig. *Experimentelle Untersuchungen über die Bedingungen der Bastardbefruchtung.* Jena, 1885.

21 Richard Hertwig. *Ueber die Conjugation der Infusorien. Abhandl. der bayer. Akad. der Wissensch.*, II Cl. Bd. XVII, 1889.

22 Richard Hertwig. *Ueber die Gleichwerthigkeit d. Geschlechtskerne bei den Seeigeln. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. in München.* Bd. IV, 1888.

23 Richard Hertwig. *Ueber Kernstructur u. ihre Bedeutung f. Zelltheilung u. Befruchtung. Idem.*

24 Hildebrand. *Die Geschlechter-Vertheilung bei den Pflanzen, etc.* Leipzig, 1867.

25 Ishikawa. *Vorläufige Mittheilungen über die Conjugationserscheinungen bei den Noctiluken. Zoolog. Anzeiger*, n° 353, 1891.

26 Keller. *Die Wirkung des Nahrungsentzuges auf Phylloxera vastatrix. Zoolog. Anzeiger.* Bd. X, p. 583, 1887.

27 Klebahn. *Studien über Zygoten. Die Keimung von Closterium und Cosmarium. Pringsheim's Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik.* Bd. XXII.

28 Klebs. *Zur Physiologie der Fortpflanzung. Biolog. Centralblatt.* Bd. IX, 1889.

29 E.-L. Mark. *Maturation, fecondation and segmentation of Limax campestris. Bullet. of the museum of comp. Zool. at Harvard college*, vol. VI, 1881.

30 E. Maupas. Le rajeunissement karyogamique chez les Ciliés. *Arch. de Zool. expér. et génér.*, 2e sér., vol. VII.

31 C. Naegeli. *Die Bastardbildung im Pflanzenreiche. Sitzungsber. der kgl. bayer. Akad. d. Wissensch. zu München.* 1865. Bd. II, p. 295.

32 C. Naegeli. *Die Theorie der Bastardbildung. Sitzungsber. der kgl. bayer. Akad. der Wissensch. zu München*, 1866. Bd. I.

33 Nussbaum. *Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. Arch. f. mikroskop. Anatomie.* Bd. XVIII.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

34 Oppel. *Die Befruchtung des Reptilieneies. Arch. f. mikroskop. Anat.*, Bd. XXXIX, 1892.
35*a* Pringsheim. *Ueber die Befruchtung der Algen. Monatsber. d. Berliner Akad.* 1855.
35*b* Pringsheim. *Ueber Paarung von Schwärmsporen, die morphologische Grundform der Zeugung im Pflanzenreich. Idem*, 1869.
36 Rückert. *Ueber physiologische Polyspermie bei meroblastischen Wirbelthiereiern. Anat. Anzeiger*, VII Jahrg., n° 11, 1892.
37 Selenka. *Befruchtung der Eier von Toxopneustes variegatus*. Leipzig, 1878.
38 Strasburger. *Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung*. Jena, 1884.
39 Weismann. *Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie*. Bd. XXXIII.
40 Weismann. *Ueber die Zahl der Richtungskörper u. über ihre Bedeutung für die Vererbung*. Jena, 1887.
41 Weisman et Ishikawa. *Ueber die Bildung der Richtungskörper bei thierischen Eiern. Berichte der naturforsch. Gesellsch. zu Freiburg*. Bd. III, 1887.
42 Weismann et Ishikawa. *Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper. Zoolog. Jahrbücher*. Bd. III, *Abth. f. Morph.*
43 Otto Zacharias. *Neue Untersuchungen über die Copulation der Geschlechtsproducte und den Befruchtungsvorgang bei Ascaris megalocephala. Archiv f. mikroskop. Anat.* Bd. XXX, 1887.
44 Blochmann. *Ueber die Richtungskörper bei Insecteneiern. Morphol. Jahrb.* Bd. XII.
45 Blochmann. *Ueber die Reifung der Eier bei Ameisen u. Wespen. Festschr. zur Feier des 300 jähr. Bestehens der Univers. Heidelberg.*, 1886. *Med. Theil.*
46 Blochmann. *Ueber die Zahl der Richtungskörper bei befruchteten und unbefruchteten Bieneneiern. Morphol. Jahrb.*, Bd. XV.
47 Platner. *Ueber die Bildung der Richtungskörperchen. Biolog. Centralblatt*, Bd. VIII, 1888-89.
48 Weismann. *Ueber die Vererbung*. Jena, 1883.
Weismann. *Die continuität des Keimplasma als Grundlage einer Theorie der Vererbung*. Jena, 1885.
49 Herm. Müller. *Die Befruchtung der Blumen durch Insecten*. Leipzig, 1873.
50 Pflüger. *Die Bastardzeugung bei den Batrachiern. Archiv f. die ges. Physiologie*, Bd. XXIX.
51 Berthold. *Die geschlechtliche Fortpflanzung der eigentl. Phaeosporeen. Mittheil. dus der zool. Station zu Neapel*, Bd. II, 1881.

CHAPITRE VIII

ACTIONS RÉCIPROQUES ENTRE PROTOPLASME, NOYAU ET PRODUITS CELLULAIRES

Tous les éléments morphologiquement distincts d'un même organisme vivant exercent nécessairement les uns sur les autres des actions réciproques régulières et déterminées. La grande complication du processus de la vie dans la majorité des cas rend extrêmement difficile l'étude de ces actions. Cependant, dans ce domaine obscur de nos connaissances, l'observation et l'expérience ont déjà fait un début heureux.

Différentes circonstances, que l'on ne pourrait expliquer d'une autre manière, prouvent que le protoplasme participe à tous les phénomènes formateurs, à la formation de la membrane cellulaire, des substances intercellulaires, etc.

Chez les végétaux, la masse principale du protoplasme est toujours accumulée dans les points d'où procède surtout l'accroissement : par exemple, au sommet des poils radicaux en voie d'accroissement, dans les filaments mycéliens en voie de croissance, etc., dans les points végétatifs des plantes pluricellulaires et monocellulaires (*Caulerpa*).

Dans la cellule isolée le protoplasme s'accumule toujours aussi là où l'activité formatrice est la plus grande.

Lorsque dans une cellule végétale la membrane cellulosique s'épaissit en des crêtes saillantes ou en des sculptures quelconques, le protoplasme, quelque temps déjà avant que ces épaississements soient formés, montre en ces points des modifications préparatoires et s'y accumule. Pendant que les crêtes et les épaississements se forment, il se produit le long de leur lieu de formation un courant continuel de protoplasme granuleux.

Lorsque l'on ampute un petit fragment à une *Vaucheria*, le protoplasme cherche aussitôt à réparer la blessure. On voit « du protoplasme granuleux se porter en masse vers la blessure et s'y accumuler en une couche très nette. Là, une membrane cellulaire commence bientôt à se former. » (Klebs.)

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

34 Oppel. *Die Befruchtung des Reptilieneies. Arch. f. mikroskop. Anat.*, Bd. XXXIX, 1892.
35*a* Pringsheim. *Ueber die Befruchtung der Algen. Monatsber. d. Berliner Akad.* 1855.
35*b* Pringsheim. *Ueber Paarung von Schwärmsporen, die morphologische Grundform der Zeugung im Pflanzenreich. Idem*, 1869.
36 Rückert. *Ueber physiologische Polyspermie bei meroblastischen Wirbelthiereiern. Anat. Anzeiger*, VII Jahrg., n° 11, 1892.
37 Selenka. *Befruchtung der Eier von Toxopneustes variegatus*. Leipzig, 1878.
38 Strasburger. *Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung*. Jena, 1884.
39 Weismann. *Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie*. Bd. XXXIII.
40 Weismann. *Ueber die Zahl der Richtungskörper u. über ihre Bedeutung für die Vererbung*. Jena, 1887.
41 Weisman et Ishikawa. *Ueber die Bildung der Richtungskörper bei thierischen Eiern. Berichte der naturforsch. Gesellsch. zu Freiburg*. Bd. III, 1887.
42 Weismann et Ishikawa. *Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper. Zoolog. Jahrbücher*. Bd. III, *Abth. f. Morph.*
43 Otto Zacharias. *Neue Untersuchungen über die Copulation der Geschlechtsproducte und den Befruchtungsvorgang bei Ascaris megalocephala. Archiv f. mikroskop. Anat.* Bd. XXX, 1887.
44 Blochmann. *Ueber die Richtungskörper bei Insecteneiern. Morphol. Jahrb.* Bd. XII.
45 Blochmann. *Ueber die Reifung der Eier bei Ameisen u. Wespen. Festschr. zur Feier des 300 jähr. Bestehens der Univers. Heidelberg.*, 1886. *Med. Theil.*
46 Blochmann. *Ueber die Zahl der Richtungskörper bei befruchteten und unbefruchteten Bieneneiern. Morphol. Jahrb.*, Bd. XV.
47 Platner. *Ueber die Bildung der Richtungskörperchen. Biolog. Centralblatt*, Bd. VIII, 1888-89.
48 Weismann. *Ueber die Vererbung*. Jena, 1883.
Weismann. *Die continuität des Keimplasma als Grundlage einer Theorie der Vererbung*. Jena, 1885.
49 Herm. Müller. *Die Befruchtung der Blumen durch Insecten*. Leipzig, 1873.
50 Pflüger. *Die Bastardzeugung bei den Batrachiern. Archiv f. die ges. Physiologie*, Bd. XXIX.
51 Berthold. *Die geschlechtliche Fortpflanzung der eigentl. Phaeosporeen. Mittheil. dus der zool. Station zu Neapel*, Bd. II, 1881.

CHAPITRE VIII

ACTIONS RÉCIPROQUES ENTRE PROTOPLASME, NOYAU ET PRODUITS CELLULAIRES

Tous les éléments morphologiquement distincts d'un même organisme vivant exercent nécessairement les uns sur les autres des actions réciproques régulières et déterminées. La grande complication du processus de la vie dans la majorité des cas rend extrêmement difficile l'étude de ces actions. Cependant, dans ce domaine obscur de nos connaissances, l'observation et l'expérience ont déjà fait un début heureux.

Différentes circonstances, que l'on ne pourrait expliquer d'une autre manière, prouvent que le protoplasme participe à tous les phénomènes formateurs, à la formation de la membrane cellulaire, des substances intercellulaires, etc.

Chez les végétaux, la masse principale du protoplasme est toujours accumulée dans les points d'où procède surtout l'accroissement : par exemple, au sommet des poils radicaux en voie d'accroissement, dans les filaments mycéliens en voie de croissance, etc., dans les points végétatifs des plantes pluricellulaires et monocellulaires (*Caulerpa*).

Dans la cellule isolée le protoplasme s'accumule toujours aussi là où l'activité formatrice est la plus grande.

Lorsque dans une cellule végétale la membrane cellulosique s'épaissit en des crêtes saillantes ou en des sculptures quelconques, le protoplasme, quelque temps déjà avant que ces épaississements soient formés, montre en ces points des modifications préparatoires et s'y accumule. Pendant que les crêtes et les épaississements se forment, il se produit le long de leur lieu de formation un courant continuel de protoplasme granuleux.

Lorsque l'on ampute un petit fragment à une *Vaucheria*, le protoplasme cherche aussitôt à réparer la blessure. On voit « du protoplasme granuleux se porter en masse vers la blessure et s'y accumuler en une couche très nette. Là, une membrane cellulaire commence bientôt à se former. » (Klebs.)

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Lorsque par plasmolyse on a fait se détacher de sa membrane le corps protoplasmique d'une cellule végétale, sans qu'il ait cependant souffert dans ses fonctions vitales, il se reforme bientôt à sa surface une nouvelle couche de cellulose, qui se colore en rouge lorsque l'on ajoute à l'eau du rouge Congo.

Aussi longtemps que les cellules sont jeunes et en voie d'accroissement actif, elles sont surtout formées par du protoplasme, tandis que dans les vieilles cellules, surtout dans les cellules dont l'activité formatrice a cessé, il n'existe souvent que de faibles traces de protoplasme. C'est ainsi que dans les grandes cellules végétales complètement développées la couche protoplasmique pariétale est devenue si mince à la face interne de la membrane cellulosique qu'on ne peut la faire apparaître comme une lamelle distincte que par la plasmolyse. De même dans les cellules vésiculeuses de la corde dorsale, etc., chez les animaux, le protoplasme n'existe qu'en traces très minimes.

L'attention est surtout actuellement portée sur les relations que présente le noyau avec les autres parties constitutives de la cellule. Nous avons vu déjà qu'il existe, notamment pendant tout le processus de la division, des relations réciproques très remarquables entre le noyau et le corps protoplasmique de la cellule (p. 202). Mais, même en dehors de la division, le noyau joue manifestement un rôle physiologique important dans la vie de la cellule. Tous les phénomènes de l'activité formatrice et de la nutrition semblent être en relation intime avec lui, sans que cependant, pour le moment, on puisse nettement définir quelles sont effectivement ces relations. Mais que ces relations existent, c'est ce que prouvent les observations de Haberlandt, ainsi que les expériences de Gruber, Nussbaum Balbiani, Klebs et Hofer. Nous allons nous occuper spécialement de ces observations et expériences.

I. — Expériences qui démontrent que le noyau intervient dans les phénomènes de la nutrition et de l'activité formatrice

D'après les nombreuses et importantes observations de Haberlandt (VIII, 4), *le noyau des jeunes cellules végétales en voie de développement se trouve « généralement plus ou moins rapproché du point où s'accomplit l'accroissement le plus actif ou du point où il dure le plus longtemps. Cela est vrai aussi bien pour l'accroissement de la cellule tout entière que pour l'accroissement en épaisseur ou en surface de la membrane cellulaire. Lorsque l'accroissement se fait en plus d'un point, le noyau occupe une position centrale* (Fig. 161, II), *de façon qu'il se trouve à peu près à la même*

distance de tous les points de la cellule où l'accroissement est le plus actif. Parfois des cordons protoplasmiques (Fig. 161, II) sont directement tendus entre le noyau et les points d'accroissement. Dans la cellule complètement développée, le noyau ne conserve que rarement sa position primitive. Habituellement il quitte la place qu'il occupait dans la cellule en voie d'accroissement et prend alors le plus souvent une position indéterminée, parfois, cependant, une nouvelle position bien déterminée. »

Parmi les nombreuses observations sur lesquelles Haberlandt a fondé cette loi, je me bornerai à relater quelques exemples particulièrement instructifs.

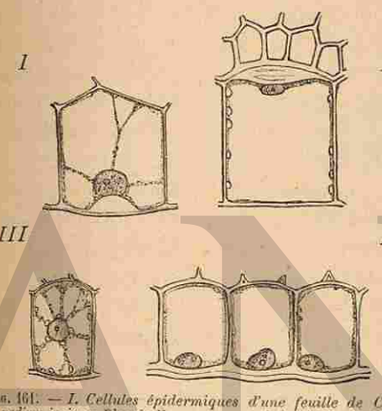


Fig. 161. — *I. Cellules épidermiques d'une feuille de Cypripedium insigne.* D'après Haberlandt, pl. I, fig. 1. — *II. Cellule épidermique de Luzula maxima.* D'après Haberlandt, pl. I, fig. 3. — *III. Cellule épidermique du tégument séminal de Carex panicea.* D'après Haberlandt, pl. I, fig. 14. — *IV. Jeune cellule épidermique d'une feuille d'Aloë verrucosa.* D'après Haberlandt, pl. I, fig. 7.

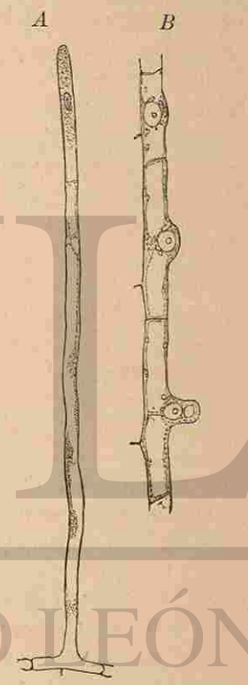


Fig. 162. — *A, Poil radical de Cannabis sativa.* D'après Haberlandt, pl. II, fig. 26. *B, formation des poils radicaux de Pisum sativum.* D'après Haberlandt, pl. II, fig. 22.

Les cellules épidermiques d'une foule de végétaux montrent habituellement des épaississements, soit sur leur paroi externe, soit sur leur paroi interne. Selon le cas alors, le noyau est appliqué contre la paroi externe ou contre la paroi interne, au milieu de l'épaississement. C'est ce que nous montrent à l'évidence les exemples réunis dans la figure 161. Le n° I représente une rangée de cellules de l'épiderme d'une feuille de *Cypripedium insigne;* le n° III, une cellule épidermique du tégument séminal de *Carex panicea;* le n° IV, une jeune cellule épidermique d'une feuille d'*Aloe verrucosa.*

Une autre série d'observations se rapporte à l'accroissement des poils sur les parties souterraines et sur les parties aériennes des végétaux.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Les *poils radicaux* délicats des plantes montrent un accroissement terminal très net. Le noyau siège toujours alors au sommet du poil (Fig. 162, A) aussi longtemps que dure l'accroissement, tandis que dans les vieux poils radicaux qui ont achevé leur croissance le noyau est beaucoup plus éloigné du sommet. Lorsqu'un poil radical commence à se former aux dépens d'une cellule épidermique, la première ébauche apparaît toujours comme une saillie de la paroi externe de la cellule, au niveau même de l'emplacement du noyau (Fig. 162, B). Chez beaucoup de végétaux (*Brassica oleracea*), la cellule du poil radical peut se ramifier ; alors le noyau, qui est unique, pénètre dans l'une des branches. Cette branche devient dans ce cas la plus riche en protoplasme et la plus longue, les autres branches cessant de s'accroître.

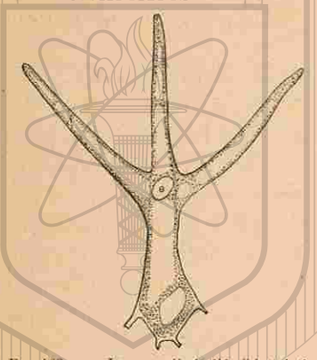


Fig. 163. — *Jeune poil étoilé d'Autrietia delloidea.* D'après Haberlandt, pl. II, fig. 28.

Haberlandt a démontré que les *poils portés par les organes aériens* se distinguent des poils radicaux en ce qu'ils possèdent un accroissement basipète ou intercalaire. Il en résulte que, chez eux, le noyau ne siège pas au sommet, mais à peu près là où se trouve la région végétative basilaire, et l'accroissement en longueur dure très longtemps.

Sous le nom de *poils étoilés* (Fig. 163) on désigne des organes unicellulaires, particuliers, qui se divisent à leur extrémité périphérique en plusieurs branches qui s'écartent radiairement. Le noyau occupe alors le centre de la ramification aussi longtemps que dure le processus formateur ; mais, quand la croissance est achevée, il se reporte plus près de la base du poil.

Des *Champignons* et des *Algues* nous fournissent des preuves d'une participation du noyau aux processus formateurs. Chez les *hyphes multinucléées de Saprolegnia*, les tubes latéraux se forment toujours immédiatement au-dessus d'un noyau qui se trouve au voisinage immédiat de la paroi. Chez *Vaucheria et d'autres Algues pluricellulaires* il existe, comme chez les végétaux supérieurs, des *points végétatifs* spéciaux, dont procède l'accroissement principal. En ces points on trouve de nombreux petits noyaux immédiatement appliqués contre la membrane cellulosique ; puis, vient une couche de chromatophores, tandis que dans les autres cellules la situation de ces éléments est précisément inverse.

Mais plus remarquable encore est la situation que prennent les noyaux lors de la formation de la membrane cellulaire dans la *cicatrisation d'une*

blessure chez *Vaucheria*. Il apparaît alors de nombreux petits noyaux dans le protoplasme qui s'accumule au point blessé. Ils gagnent donc la surface, tandis que les corps chlorophylliens se portent précisément en sens inverse. *Les noyaux et les corps chlorophylliens échangent donc leurs place respective*. Ce fait suffit à réfuter cette objection, à savoir que le ou les noyaux se trouveraient dans les points où le protoplasme afflue et les entraîne avec lui. En effet, s'il en était ainsi, on devrait constater en même temps un entraînement des corps chlorophylliens qui sont beaucoup plus petits que les noyaux, d'autant plus que les corps chlorophylliens se déplacent très facilement sous l'influence de la lumière. Mais le déplacement des corps chlorophylliens sous l'influence de la lumière n'entraîne nullement le déplacement des noyaux.

« Nous voyons donc, dit Haberlandt, que les noyaux et les corps chlorophylliens manifestent des déplacements déterminés indépendants les uns des autres, déplacements qui, en supposant qu'ils soient passifs, ne peuvent nullement être produits par des mouvements du protoplasme granuleux. Si le protoplasme en mouvement fait un choix entre les éléments qu'il renferme, de telle sorte que dans un cas il entraîne les noyaux qui sont plus volumineux, tandis qu'il laisse sans les entraîner les chromatophores qui sont plus petits, alors que dans un autre cas il déplace les chromatophores sans déranger les noyaux qui souvent sont plus petits que les chromatophores, *une telle variabilité dans ces phénomènes de mouvement ne peut s'expliquer qu'en admettant que ces déplacements bien déterminés sont en relation avec la fonction des noyaux ou des chromatophores suivant le cas.* »

Korschelt (VIII, 8) a observé dans les *cellules animales* des relations entre la position et la fonction du noyau, semblables à celles qu'a constatées Haberlandt dans les cellules végétales.

Parmi les cellules qui atteignent une taille considérable en accumulant des substances de réserve, il faut citer en toute première ligne les œufs. Or, fréquemment la vésicule germinative occupe dans l'œuf le point où doit se produire de préférence l'incorporation des substances nutritives. Chez un certain nombre de Cœlentérés par exemple, les œufs se forment aux dépens de l'endoderme et se nourrissent du contenu du système gastrovasculaire, par l'intermédiaire des cellules endodermiques. Conformément au principe que nous venons de signaler, dans les jeunes œufs la vésicule germinative est située tout à fait superficiellement vers la cavité gastrique (Fig. 164). Chez beaucoup d'Actinies (Hertwig, VIII, 37), les œufs sont même longtemps



Fig. 164. — *Jeune œuf d'Adamsia Rondeleti.* Grossissement : 145 diamètres. D'après Korschelt, p. 47, fig. 8.

pourvus d'un pédicule qui s'engage dans l'épithélium de la cavité gastrique, dont il atteint la surface (Fig. 165). Ce pédicule montre une structure fibrillaire régulière, comme cela existe partout où s'accomplit un échange organique actif et où cet échange se fait selon certaines voies bien déterminées. Ce pédicule constitue donc un appareil spécial préposé à la nutrition de l'œuf. Or c'est à la base même de cet appareil que se trouve située la vésicule germinative (Fig. 165).

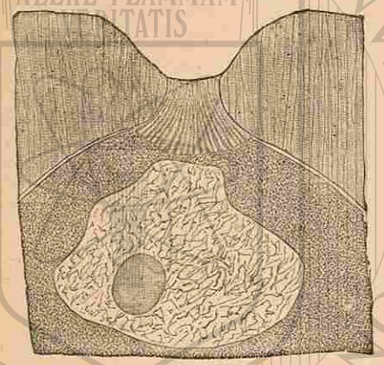


Fig. 165. — *Coupe passant par l'extrémité périphérique et le pédicule d'un œuf de Sagartia parasitica.* D'après O. et R. Hertwig. Figure empruntée à Korschelt. On voit le pédicule strié de l'œuf pénétré dans l'épithélium.

Une disposition semblable existe dans les ovaires tubulaires des insectes, qui sont divisés en loges ovulaires et en loges nourricières. Ou bien la vésicule germinative de l'œuf est située contre la loge nourricière, ou bien la disposition est plus intéressante encore et la vésicule germinative présente de nombreux prolongements pseudopodiques dirigés vers la loge nourricière (Fig. 116), c'est-à-dire que sa surface tournée vers la région où se fait l'absorption des substances nutritives est considérablement agrandie. C'est là aussi, au voisinage de la vésicule germinative, que le vitellus commence à s'élaborer sous la forme de nombreuses granulations foncées, qui ont été amenées par les cellules nourricières.

Chez la plupart des animaux les œufs sont nourris par l'intermédiaire de l'épithélium folliculeux. Korschelt a constaté que chez les Insectes les noyaux des cellules folliculeuses, aussi longtemps que s'accomplit la formation du vitellus et du chorion, sont situés immédiatement contre la surface de ces cellules dirigées vers l'œuf ; au contraire, lorsque le chorion est complètement formé, ils viennent se placer au centre des cellules folliculeuses.

Plus frappante encore est la disposition des *noyaux dans les soi-disant cellules doubles*, qui engendrent les prolongements chitineux radiés du chorion des œufs des Punaises d'eau (*Ranatra* et *Nepa*) (Fig. 167, A, B). Les corps protoplasmiques des deux cellules, qui secrètent entre elles un rayon chitineux, se fusionnent. Pendant la formation du rayon, les deux noyaux très volumineux émettent de nombreux prolongements délicats vers le rayon en voie de formation.

De ces observations ainsi que d'autres observations semblables Haberlandt et Korschelt tirent les conclusions suivantes relativement à la fonction du noyau de la cellule :

« 1° Le fait que le noyau ne prend généralement une position déterminée que dans les jeunes cellules en voie de développement prouve que sa fonction est surtout en rapport avec les phénomènes de développement de la cellule. » (Haberlandt.)

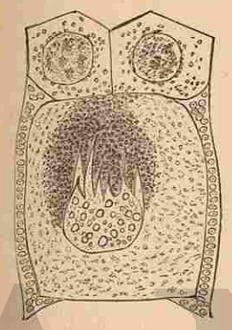


Fig. 166. — *Follicule ovarien de Dytiscus marginalis avec la loge nourricière voisine. La vésicule germinative de l'œuf émet des prolongements dans la direction des granulations.* D'après Korschelt, pl. I, fig. 20.

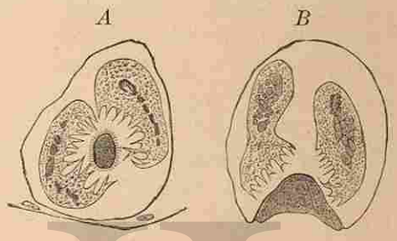


Fig. 167. — *A, Coupe transversale d'une cellule double du follicule ovarien de Nepa cinerea. Le rayon chitineux est en voie de formation.* Grossissement : 270 diamètres. D'après Korschelt, pl. V, fig. 120. *B, Coupe longitudinale d'une cellule double du follicule ovarien de Nepa. Formation de la base du rayon chitineux.* Grossissement : 195 diamètres. D'après Korschelt, pl. V, fig. 121.

« 2° De la situation qu'il occupe il faut conclure que, dans l'accroissement de la cellule, le noyau joue spécialement un rôle déterminé dans l'accroissement en épaisseur et en surface de la membrane cellulaire. Cela ne signifie pourtant pas qu'il ne remplisse éventuellement d'autres fonctions encore dans la cellule complètement formée. » (Haberlandt.)

3° Le noyau intervient aussi bien dans la sécrétion que dans l'absorption de la cellule. C'est ce que prouve ce fait que le noyau agrandit, en émettant des prolongements nombreux, sa surface tournée vers le lieu où s'accomplit la sécrétion ou l'absorption.

II. — Expériences qui démontrent l'existence d'une action réciproque entre le noyau et le protoplasme

Les recherches expérimentales de Gruber, Nussbaum, Hofer, Verworn, Balbiani et Klebs ont conduit à des résultats semblables. La méthode (*mérotomie* de Balbiani)' consiste à sectionner un organisme monocellulaire ou une cellule isolée en un fragment nucléé et un fragment

sans noyau, puis d'observer ce qu'ils deviennent l'un et l'autre et de comparer.

Par plasmolyse dans une solution de sucre à 16 0/0, Klebs (IV, 14; VIII, 7) est parvenu à diviser les cellules des filaments de *Spirogyra* en un fragment nucléé et plusieurs fragments sans noyau. Les fragments sans noyau, tout en restant parfois en vie pendant six semaines avant de mourir, se comportent cependant dans leur fonction vitale tout autrement que les fragments nucléés. *Les fragments nucléés continuent à croître et s'entourent d'une nouvelle membrane cellulaire, dont on peut aisément déceler l'existence à l'aide du rouge Congo. Les fragments sans noyau, au contraire, restent complètement sphériques, ne croissent pas et ne peuvent former une membrane cellulaire.* Pour apprécier jusqu'à quel point la formation de la membrane cellulaire est influencée par la présence du noyau, il suffira de dire que, si les fragments obtenus par plasmolyse sont encore réunis l'un à l'autre par un mince pont protoplasmique, cette union suffit pour rendre le fragment sans noyau capable de sécréter de la cellulose.

Cependant certains phénomènes de nutrition peuvent s'accomplir dans le protoplasme sans la présence du noyau. C'est ainsi, par exemple, que les *fragments sans noyau assimilent encore;* ils peuvent et transformer de l'amidon et en reformer, à la condition qu'ils renferment une partie du ruban de chlorophylle. Lorsqu'on les tient très longtemps dans l'obscurité, les grains d'amidon qu'ils contenaient auparavant sont consommés et disparaissent complètement. Si alors on les replace à la lumière, leurs rubans de chlorophylle se remplissent de nouveau d'amidon. Il y a même plus: il s'accumule alors dans les fragments sans noyau une quantité d'amidon plus considérable que dans les fragments nucléés, ce qui est dû probablement à cette circonstance qu'en raison de la diminution de toutes les autres fonctions vitales la consommation de l'amidon est réduite à un minimum.

Les fragments sans noyau de *Funaria hygrometrica* se comportent un peu différemment: ils dissolvent l'amidon, mais sont incapables d'en reformer, bien qu'ils restent en vie pendant six semaines.

En sectionnant des cellules de *Vaucheria* on obtient des amas, plus ou moins volumineux, de protoplasme, dont les uns ont un noyau, tandis que les autres en sont dépourvus. La présence d'un noyau au moins est indispensable pour que le fragment continue à vivre et qu'il puisse sécréter une nouvelle membrane cellulosique (Haberlandt VIII, 4).

La mérotomie des Amibes, des Rhizopodes et des Infusoires a fourni des résultats non moins intéressants. Ainsi que Nussbaum (VIII, 9), Gruber (VIII, 3), Balbiani (VIII, 1), Hofer (VIII, 6), et Verworn (VIII, 10) l'ont démontré, *seuls les fragments nucléés sont capables de régénérer les organes*

enlevés et de se retransformer en individus normaux capables de croître et de se multiplier. *Les fragments sans noyau, même lorsqu'ils sont plus volumineux que les fragments nucléés, ne peuvent ni se compléter ni s'accroître,* mais ils manifestent longtemps, souvent pendant plus de 14 jours, une existence apparente; ils finissent toujours par succomber. L'activité formatrice du protoplasme semble donc être soumise en première ligne à l'influence du noyau. Il est moins certain que le noyau exerce une influence directrice sur d'autres fonctions, comme la motilité, l'irritabilité et la digestion. A ce sujet, les opinions des divers observateurs diffèrent.

Chez des Amibes, Hofer a vu, dès que la première excitation occasionnée par l'opération était passée, le fragment sans noyau continuer à accomplir des mouvements à peu près normaux pendant 15 à 20 minutes. Il attribue ce fait à la persistance de l'impulsion donnée au protoplasme par le noyau et il attribue au noyau une influence régulatrice sur les mouvements du protoplasme. En effet, tandis que dans la suite le fragment nucléé émet des pseudopodes comme un individu normal et se meut, le fragment sans noyau se ramasse en un corps arrondi et n'exécute que de temps en temps, entre deux pauses de plus d'une heure, des mouvements brusques et saccadés; il ne se fixe plus intimement à la surface de l'objet sur lequel il rampe, comme le fait l'Amibe intacte, mais il commence à flotter dès que l'eau éprouve le moindre ébranlement.

Verworn a constaté que chez Difflugia le mouvement du protoplasme est très peu soumis à l'influence du noyau. Même les petits fragments sans noyau émettent de longs pseudopodes digitiformes, comme le Rhizopode intact; cinq heures après l'opération, ils continuent encore à exécuter leurs mouvements. De plus, ils sont encore complètement irritables et réagissent, par des contractions de leur corps, sur les excitants mécaniques, galvaniques et chimiques.

D'après Verworn, des Protistes pourvus d'organes spéciaux de la locomotion, tels que des cils, des fouets vibratiles, des cirres, etc., lorsqu'on les mérotomise, montrent que ces organes sont complètement autonomes et ne sont nullement soumis à l'influence du noyau.

Chez *Lacrymaria*, un fragment quelconque, dépourvu de noyau et détaché du corps de l'organisme, accomplit les mêmes mouvements que lorsqu'il lui est uni. Les petits fragments sans noyau de *Stylonichia*, qui sont couverts d'un certain nombre de cils ventraux, continuent à exécuter à l'aide de ces organes les mouvements caractéristiques. Même quand le fragment du corps est assez petit pour ne porter qu'un seul cirre buccal, ce dernier continue à exécuter les mouvements qui le caractérisent. Après s'être porté en arrière, le cirre buccal est subitement lancé en avant, ce

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

qui imprime au fragment d'Infusoire un court mouvement en arrière ; puis il rentre au repos et ainsi de suite.

De même que les cils et les cirres, de même les vacuoles contractiles des Protistes ne sont pas soumises à l'influence du noyau. On peut, en effet, voir dans des fragments sans noyau les vacuoles se contracter rythmiquement pendant une journée entière (VERWORN).

En ce qui concerne la digestion, il existe une différence importante entre les fragments sans noyau et les fragments nuclées. Tandis que les petits organismes mangés par les fragments nucléés sont digérés normalement, dans les fragments sans noyau la digestion est plus lente et moins intense. On pourrait en conclure que le protoplasme n'est capable de former les sucs digestifs qu'avec la coopération du noyau (HOFER, VERWORN).

Qu'il existe encore des contradictions entre les diverses observations et expériences que nous venons de signaler dans ce chapitre, c'est ce qui ne doit pas étonner si l'on songe à la difficulté des problèmes à résoudre.

BIBLIOGRAPHIE VIII

1 BALBIANI. *Recherches expérimentales sur la mérotomie des Infusoires ciliés. Prem. part. Recueil. Zool. Suisse*, 1889.

2 BOVERI. *Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. zu München*, 1889.

3*a* GRUBER. *Ueber die Einflusslosigkeit des Kerns auf die Bewegung, die Ernährung u. das Wachsthum einzelliger Thiere. Biolog. Centralblatt.* Bd. III.

3*b* GRUBER. *Ueber künstliche Theilung bei Infusorien. Biolog. Centralbl.* Bd. IV et V.

4 HABERLANDT. *Ueber die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen.* Jena, 1887.

5*a* OSCAR et RICHARD HERTWIG. *Ueber den Befruchtungs- u. Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien.* Jena, 1887.

5*b* OSCAR et RICHARD HERTWIG. *Die Actinien, anatomisch und histologisch mit besonderer Berücksichtigung des Nervenmuskelsystems untersucht.* Jena, 1879.

6 HOFER. *Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss des Kerns auf das Protoplasma. Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft.* Bd. XXIV.

7 KLEBS. *Ueber den Einfluss des Kerns in der Zelle. Biolog. Centralbl.* Bd. VIII, 1887.

8 KORSCHELT. *Beiträge zur Morphologie u. Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrbücher. Abth. f. Anatomie.* Bd. IV, 1889.

9 NUSSBAUM. *Ueber die Theilbarkeit der lebendigen Materie. Archiv f. mikroskop. Anatomie.* Bd XXVI, 1886.

10 VERWORN. *Die physiologische Bedeutung des Zellkerns. Archiv f. d. ges. Physiologie.* Bd. LI, 1891.

CHAPITRE IX

LA CELLULE EN TANT QU'ÉBAUCHE D'UN ORGANISME

THÉORIES DE L'HÉRÉDITÉ

La cellule est un corps très complexe, composé de nombreuses particules différentes et très petites : elle constitue donc, jusqu'à un certain point, un petit organisme élémentaire. C'est la conclusion que nous sommes en droit de tirer de ce fait qu'elle est capable d'exécuter des mouvements et de réagir d'une façon régulière sur les agents extérieurs les plus divers, thermiques, optiques, chimiques ou mécaniques ; qu'elle est capable, en outre, d'accomplir des phénomènes chimiques compliqués et de former de nombreuses substances possédant une structure spéciale.

Mais cette idée s'impose bien plus encore lorsque nous voyons qu'en s'unissant, la cellule-œuf et la cellule spermatique constituent l'origine du développement d'un organisme, qui reproduit les caractères des parents qui l'ont engendré et même souvent leurs moindres traits individuels. Nous devons en conclure que dans la cellule-œuf et dans la cellule spermatique doivent se trouver toutes les conditions nécessaires à l'édification du produit final du développement. Sans doute, ces conditions échappent à notre perception ; mais que leur nature est loin d'être simple, c'est ce que prouve déjà la complexité extraordinaire qu'atteint le produit final du développement chez les organismes supérieurs.

Les cellules sexuelles doivent donc posséder des propriétés et des caractères nombreux, qui nous sont cachés, mais dont l'existence rend possible la formation du produit final. Ces caractères cachés ou latents, qui se manifestent progressivement dans le cours du développement, on les appelle tendances (Anlagen). *L'organisme développé est, jusqu'à un certain point, préformé ou potentiellement contenu dans l'ensemble des tendances.*

A un certain stade de leur développement, tous les organismes se ressemblent d'une façon extraordinaire : ils sont tous une simple cellule. L'œuf de l'Homme, l'œuf d'un Rongeur, l'œuf d'un Ruminant, même l'œuf

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

qui imprime au fragment d'Infusoire un court mouvement en arrière ; puis il rentre au repos et ainsi de suite.

De même que les cils et les cirres, de même les vacuoles contractiles des Protistes ne sont pas soumises à l'influence du noyau. On peut, en effet, voir dans des fragments sans noyau les vacuoles se contracter rythmiquement pendant une journée entière (VERWORN).

En ce qui concerne la digestion, il existe une différence importante entre les fragments sans noyau et les fragments nuclées. Tandis que les petits organismes mangés par les fragments nucléés sont digérés normalement, dans les fragments sans noyau la digestion est plus lente et moins intense. On pourrait en conclure que le protoplasme n'est capable de former les sucs digestifs qu'avec la coopération du noyau (HOFER, VERWORN).

Qu'il existe encore des contradictions entre les diverses observations et expériences que nous venons de signaler dans ce chapitre, c'est ce qui ne doit pas étonner si l'on songe à la difficulté des problèmes à résoudre.

BIBLIOGRAPHIE VIII

1 BALBIANI. *Recherches expérimentales sur la mérotomie des Infusoires ciliés. Prem. part. Recueil. Zool. Suisse*, 1889.

2 BOVERI. *Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. zu München*, 1889.

3*a* GRUBER. *Ueber die Einflusslosigkeit des Kerns auf die Bewegung, die Ernährung u. das Wachsthum einzelliger Thiere. Biolog. Centralblatt.* Bd. III.

3*b* GRUBER. *Ueber künstliche Theilung bei Infusorien. Biolog. Centralbl.* Bd. IV et V.

4 HABERLANDT. *Ueber die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen.* Jena, 1887.

5*a* OSCAR et RICHARD HERTWIG. *Ueber den Befruchtungs- u. Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien.* Jena, 1887.

5*b* OSCAR et RICHARD HERTWIG. *Die Actinien, anatomisch und histologisch mit besonderer Berücksichtigung des Nervenmuskelsystems untersucht.* Jena, 1879.

6 HOFER. *Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss des Kerns auf das Protoplasma. Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft.* Bd. XXIV.

7 KLEBS. *Ueber den Einfluss des Kerns in der Zelle. Biolog. Centralbl.* Bd. VIII, 1887.

8 KORSCHELT. *Beiträge zur Morphologie u. Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrbücher. Abth. f. Anatomie.* Bd. IV, 1889.

9 NUSSBAUM. *Ueber die Theilbarkeit der lebendigen Materie. Archiv f. mikroskop. Anatomie.* Bd XXVI, 1886.

10 VERWORN. *Die physiologische Bedeutung des Zellkerns. Archiv f. d. ges. Physiologie.* Bd. LI, 1891.

CHAPITRE IX

LA CELLULE EN TANT QU'ÉBAUCHE D'UN ORGANISME

THÉORIES DE L'HÉRÉDITÉ

La cellule est un corps très complexe, composé de nombreuses particules différentes et très petites : elle constitue donc, jusqu'à un certain point, un petit organisme élémentaire. C'est la conclusion que nous sommes en droit de tirer de ce fait qu'elle est capable d'exécuter des mouvements et de réagir d'une façon régulière sur les agents extérieurs les plus divers, thermiques, optiques, chimiques ou mécaniques ; qu'elle est capable, en outre, d'accomplir des phénomènes chimiques compliqués et de former de nombreuses substances possédant une structure spéciale.

Mais cette idée s'impose bien plus encore lorsque nous voyons qu'en s'unissant, la cellule-œuf et la cellule spermatique constituent l'origine du développement d'un organisme, qui reproduit les caractères des parents qui l'ont engendré et même souvent leurs moindres traits individuels. Nous devons en conclure que dans la cellule-œuf et dans la cellule spermatique doivent se trouver toutes les conditions nécessaires à l'édification du produit final du développement. Sans doute, ces conditions échappent à notre perception ; mais que leur nature est loin d'être simple, c'est ce que prouve déjà la complexité extraordinaire qu'atteint le produit final du développement chez les organismes supérieurs.

Les cellules sexuelles doivent donc posséder des propriétés et des caractères nombreux, qui nous sont cachés, mais dont l'existence rend possible la formation du produit final. Ces caractères cachés ou latents, qui se manifestent progressivement dans le cours du développement, on les appelle tendances (Anlagen). *L'organisme développé est, jusqu'à un certain point, préformé ou potentiellement contenu dans l'ensemble des tendances.*

A un certain stade de leur développement, tous les organismes se ressemblent d'une façon extraordinaire : ils sont tous une simple cellule. L'œuf de l'Homme, l'œuf d'un Rongeur, l'œuf d'un Ruminant, même l'œuf

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

d'une foule d'Invertébrés ne diffèrent pas essentiellement les uns des autres. Leurs différences sont beaucoup plus minimes que les différences qui existent entre l'œuf et le spermatozoïde d'un seul et même organisme.

Mais ces analogies et ces différences de forme ont peu d'importance si nous examinons le fond des choses. En effet, de même qu'un Homme, un Rongeur, un Ruminant et un Invertébré offrent dans leur organisation des différences extérieures plus ou moins profondes que nous pouvons percevoir, de même les cellules sexuelles que ces organismes engendrent doivent, en tant qu'elles représentent les ébauches d'organismes futurs, différer les unes des autres par la nature de leurs tendances, dans la même mesure que ces organismes eux-mêmes ; seulement leurs caractères distinctifs échappent à notre perception. D'un autre côté, la cellule-œuf et la cellule spermatique d'un même organisme, qui extérieurement sont si dissemblables, doivent ne différer que bien peu dans leurs caractères essentiels qui qualifient l'ébauche de l'organisme complètement développé.

Naegeli (IX, 20) fait, à ce propos, la remarque suivante: « Les cellules-œufs renferment tous les caractères essentiels aussi bien que l'organisme complètement développé; elles ne diffèrent pas moins les unes des autres que les organismes adultes eux-mêmes. Dans l'œuf de la Poule, l'espèce est aussi complètement contenue que dans la Poule même, et l'œuf de la Poule ne diffère pas moins de l'œuf de la Grenouille que la Poule ne diffère de la Grenouille. »

Ce qui est vrai pour les œufs n'est pas moins vrai pour toute cellule ou pour tout complexus cellulaire qui se détache de l'organisme maternel à l'état de spore ou de bourgeon et qui est à même de réengendrer un organisme semblable à l'organisme maternel. L'œuf, la spore, le bourgeon doivent contenir tous les caractères essentiels du tout, à l'état d'ébauches ou de tendances qui échappent à notre perception.

Quelle idée pouvons-nous, pour le moment, nous faire de ces caractères invisibles des cellules, qui sont la cause de la formation d'un organisme complet? Quelle relation existe-t-il entre l'ébauche et l'organisme complètement développé ?

Pour répondre à ces questions, nous nous trouvons en présence des problèmes les plus difficiles que nous offre l'étude de la vie. Les naturalistes et les penseurs s'en sont de tout temps préoccupés et ont réuni les résultats de leurs réflexions dans des théories qu'ont successivement modifiées les progrès de l'observation pure. Indiquer brièvement les plus importantes d'entre elles non seulement sera intéressant au point de vue général, mais constituera une introduction nécessaire à l'exposé des idées auxquelles conduisent nos connaissances actuelles.

I. — Historique des anciennes théories du développement

Jusqu'au début de notre siècle deux importantes théories, en contradiction l'une avec l'autre, ont trouvé dans la science des défenseurs énergiques : la *théorie de la préformation ou de l'évolution* et la *théorie de l'épigenèse*.

La *théorie de la préformation* a été défendue par des hommes de génie du XVII^e^ et du XVIII^e^ siècle, par Swammerdam, Malpighi et Leuwenhoek, par Haller, Bonnet (IX, 3) et Spallanzani (voir His, IX, 14). Ces savants étaient d'avis que les germes étaient identiques, dans leur structure, aux organismes adultes : ils devaient posséder, dès leur origine, les mêmes organes occupant la même position et présentant les mêmes rapports que chez l'adulte, à cette seule différence près, qu'ils étaient beaucoup plus petits. Or, comme les lentilles grossissantes ne permettaient pas de constater *de visu* dans l'œuf, au début de son développement, les organes que l'on supposait y exister, on admettait par hypothèse que les différents organes, tels que le système nerveux, les glandes, les os, etc., non seulement s'y trouvaient très réduits de taille, mais devaient en outre être invisibles.

Pour faire comprendre cette manière de voir, on prenait comme exemple explicatif la formation du Papillon aux dépens de la chrysalide ou la formation d'une fleur aux dépens de son bourgeon.

De même, disait-on, que dans un tout jeune bourgeon toutes les parties de la fleur, les étamines, les pièces de la corolle, etc., sont cachées par les feuilles vertes encore soudées, qu'elles s'accroissent à l'intérieur du bourgeon sans se montrer, pour s'épanouir ensuite subitement et s'étaler; de même les divers organes, d'abord petits et invisibles, qui existent dans l'œuf, s'accroissent progressivement pour finir par apparaître manifestement aux yeux de tous.

L'ancien nom de *théorie de l'évolution ou du déploiement* que l'on donnait à cette théorie a été remplacé plus récemment par l'expression plus claire et plus correcte de *théorie de la préformation*. En effet, l'essence de cette théorie, c'est qu'il ne se forme rien de nouveau à aucun moment du développement; mais plutôt que tout organe existe préformé dans le germe, dès le début. « Rien de nouveau ne se forme. Es giebt kein Werden, » disait Haller dans ses *Éléments de physiologie*. « Aucune partie du corps ne se développe avant les autres, ajoutait-il, toutes sont créées simultanément. »

Une lutte des plus vives s'engagea entre les adeptes de la théorie de la préformation et ceux de la *théorie de l'épigenèse*, qui trouva pour défenseur

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Gaspar Friedrich Wolff (IX, 36), vers le milieu du XVIII^e^ siècle. Dans sa célèbre dissertation doctorale *Theoria generationis*, soutenue en 1759 et éditée en Allemagne en 1764, Wolff opposa au dogme de la préformation ce principe scientifique que ce que nos sens ne nous permettent pas de percevoir dans le germe ne s'y trouve pas préformé. Pour lui, le germe n'est au début qu'une substance inorganisée, sécrétée par les organes génitaux des parents ; ce n'est qu'à la suite de la fécondation que cette substance s'organise dans le cours du développement.

Pour Wolff, les différents organes du corps se différencient les uns à la suite des autres, aux dépens de la *substance germinative indifférente* au début. Ce processus de différenciation, il chercha à l'établir par l'observation. Il montra comment les différents organes de la plante se séparent progressivement de la substance germinative et subissent ensuite des métamorphoses dans leur forme. Il montra que le canal digestif du poulet se développe aux dépens d'une ébauche lamellaire.

En substituant aux idées préconçues l'observation et la perfection de nos sens, Wolff a posé la pierre angulaire de ce magnifique édifice qu'est devenue progressivement l'embryologie, au XIX^e^ siècle, grâce à l'observation pure.

Si maintenant nous comparons ces deux théories en les scrutant, elles ne nous satisfont ni l'une ni l'autre : toutes deux ont leur point faible.

En ce qui concerne d'abord la théorie de la préformation, son point faible consiste en ce que chez les organismes supérieurs chaque individu se développe, grâce au concours de deux procréateurs de sexes différents. Lorsqu'en 1677 Leuwenkhoek eut découvert les spermatozoïdes, aussitôt une discussion ardente s'éleva sur la question de savoir *si c'était l'œuf ou bien le spermatozoïde qui constituait le germe préformé*.

La lutte entre les *ovistes* et les *animalculistes* dura un siècle. Tandis que les ovistes, Spallanzani, par exemple, considéraient l'œuf non fécondé de la Grenouille comme une Grenouille en miniature et qu'ils voyaient dans le sperme un simple excitant de l'activité de la vie et de l'accroissement, les animalculistes prétendaient qu'en examinant à l'aide de grossissements convenables les spermatozoïdes de l'homme on y distinguait en fait une tête, des bras et des os. Pour eux, l'œuf n'était qu'un milieu nutritif approprié, nécessaire à l'accroissement du spermatozoïde.

Mais la théorie de la préformation devait conduire, en outre, à des conséquences très sérieuses. L'une d'elles, que Haller et Spallanzani eux-mêmes ne pensaient pas pouvoir éluder, *c'est qu'un germe quelconque devait nécessairement renfermer les germes de tous ses descendants*. Ce principe est la conséquence fatale de ce fait que les générations d'animaux dérivent les unes des autres en une série continue. *La théorie de la préformation devait donc engendrer tout naturellement la théorie de l'emboîtement des germes* ou, comme s'exprimait Blumenbach (IX, 2), d'une façon plaisante, la théorie des « germes emmaillotés ». On poussa même le zèle jusqu'à calculer combien l'ovaire de notre mère Eve avait dû contenir de germes humains et on l'estima à 200,000 millions au moins (*Éléments de physiologie* de Haller).

D'autre part, la théorie de l'épigenèse, telle qu'on la concevait au début, se heurtait à de grands obstacles. En effet, comment admettre que la nature puisse, à l'aide des forces que nous connaissons, transformer en quelques jours ou en quelques semaines une matière inorganisée en un organisme animal semblable à ses procréateurs ? Aucune théorie admettant que l'organisme est une nouvelle création complète ne peut nous fournir à ce sujet une explication admissible ou satisfaisante.

Blumenbach (XI, 2) recourut à un *nisus formativus*, à une *impulsion formatrice*, qui poussait les sucs générateurs paternels et maternels inorganisés à prendre une forme déterminée et veillait, en outre, à réparer les mutilations possibles. Mais cette impulsion formatrice n'était qu'un mot creux pour désigner une chose inconnue.

C'est à la théorie cellulaire et aux perfectionnements progressifs qui y furent apportés dès le milieu de notre siècle jusqu'à ce jour, que revient le mérite d'avoir fourni de nouvelles bases sur lesquelles on put fonder des théories de la génération et de l'hérédité plus perfectionnées. Voici quelles sont ces bases, quels sont ces principes. La première, c'est que l'œuf et le spermatozoïde sont de simples cellules qui se séparent de l'organisme dans le but de la reproduction, et que les organismes complètement développés ne sont eux-mêmes que des associations bien ordonnées de cellules extrêmement nombreuses, adaptées à des rôles différents et provenant de la division maintes fois répétée de l'œuf fécondé. Un deuxième principe, qui s'est progressivement de mieux en mieux établi, c'est que la cellule est un élément extraordinairement complexe, qui constitue lui-même un organisme élémentaire. A ces deux principes il faut ajouter, en troisième lieu, la connaissance plus approfondie que nous avons acquise du processus de la fécondation, de la structure du noyau et de la division nucléaire et, particulièrement, la division longitudinale et la répartition des segments nucléaires ; la découverte du fusionnement du noyau ovulaire et du noyau spermatique, de l'équivalence des masses nucléaires mâle et femelle dans la fécondation et de leur répartition sur les cellules filles ; la connaissance des phénomènes complexes de la maturation de l'œuf et du spermatozoïde et de la réduction de la substance nucléaire qui en résulte.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

II. — Théories récentes de la génération et du développement

Les récentes théories de la génération ont surtout été élaborées et perfectionnées par Darwin (IX, 6), Spencer (IX, 26) et Naegeli (IX, 20), par O. Hertwig (IX, 10 à 13) et Strasbürger (IX, 27, 28), Weismann (IX, 31 à 34) et de Vries (IX, 30). Dans ces théories l'antithèse si tranchée qui existe entre les théories de la préformation et de l'épigenèse semble conciliée à maints points de vue: sous certains rapports, on peut considérer, en effet, les nouvelles théories comme un perfectionnement de la théorie de la préformation et, sous d'autres rapports, comme un perfectionnement de l'épigenèse. C'est ce que le lecteur saisira aisément. Bien qu'elles ne méritent guère encore d'être considérées que comme des hypothèses, elles se distinguent cependant des anciennes théories en ce qu'elles reposent, partiellement du moins, sur un grand nombre de faits positifs.

Je serais entraîné trop loin si je voulais ici faire un exposé complet des vues exprimées par les différents auteurs que je viens de citer, et faire ressortir les questions de détails par lesquelles elles s'écartent les unes des autres, en dépit de leur concordance sur la plupart des points essentiels. Je me bornerai donc à dire brièvement ce qui me paraît être *la quintessence des théories modernes de la génération et du développement.*

Tous les nombreux caractères que nous percevons dans l'organisme complètement développé sont contenus à l'état d'ébauches ou de tendances dans ses produits sexuels. Ils sont transmis par le procréateur au produit de la génération et peuvent donc être considérés comme sa substance héréditaire (Idioplasme de Naegeli). Toute génération et tout acte de développement est donc, non pas une néoformation, une épigenèse, mais une transformation d'une ébauche ou d'une substance douée d'énergie potentielle en un organisme complètement développé, qui, à son tour, engendre des ébauches semblables à celles dont il est issu lui-même.

Si nous nous représentons l'organisme adulte comme un macrocosme, nous devons alors nous figurer la substance héréditaire comme un microcosme composé de particules matérielles nombreuses, différentes et disposées dans un certain ordre régulier, particules qui sont les porteurs des caractères héréditaires, doués d'énergies propres et spéciales. De même qu'une plante ou un animal se compose parfois de milliards de parties élémentaires, les cellules, de même toute cellule se compose, à son tour, de très nombreuses et très petites particules élémentaires hypothétiques.

Darwin, Spencer, Naegeli, de Vries, tout en envisageant ces unités hypothétiques d'une manière essentiellement semblable, leur ont donné des noms différents. Darwin (IX, 6), dans son hypothèse provisoire de la pangenèse, les appelle des *gemmules*. Spencer (IX, 26), dans ses principes de biologie, leur donne le nom d'*unités physiologiquees;* Naegeli (IX, 20), celui de *particules idioplasmiques* ou de *groupes de micelles;* et de Vries (IX, 30), dans son complément à la pangenèse de Darwin, les nomme des *pangènes*.

Mais que sont ces petites unités élémentaires des cellules que j'appellerai dorénavant des *idioblastes*, en l'honneur de Naegeli qui, à mon avis, a émis sur ces questions les idées les plus sagaces?

Pour répondre à cette question, il ne faut pas perdre de vue que l'on ne peut, pour le moment, donner des idioblastes une définition nette, semblable à celle que la chimie et la physique peuvent donner des atomes et des molécules. Nous nous mouvons sur un terrain encore très obscur; nous sommes un peu dans la même situation que les naturalistes du siècle dernier, lorsqu'ils cherchaient à prouver que le corps d'un animal est composé d'unités élémentaires. Naturellement le danger de nous égarer devient d'autant plus grand que nous cherchons à pénétrer plus spécialement dans les détails de semblable hypothèse. Je chercherai donc à m'en tenir autant que possible aux caractères les plus généraux, aux grandes lignes.

Les idioblastes hypothétiques sont les petites particules matérielles, en lesquelles se laisse décomposer la substance héréditaire ou l'idioplasme. Ils sont, selon la diversité de leur nature matérielle, les porteurs de caractères particuliers et différents et, par leur action directe ou par la combinaison variable de leur action commune, ils engendrent les caractères morphologiques et physiologiques que nous percevons dans le monde organisé. Pour me servir de deux métaphores, je dirai que les idioblastes sont comparables aux lettres de l'alphabet qui, peu nombreuses cependant, forment, en se combinant différemment, des mots différents, mots qui, à leur tour, en se combinant différemment, forment des propositions de sens différents. Les idioblastes sont encore comparables aux sons, qui engendrent des harmonies si diverses en se succédant ou en se combinant de mille manières.

« De même que la physique et la chimie se ramènent à l'étude des molécules et des atomes, dit de Vries, de même les sciences biologiques doivent étudier ces unités (idioblastes) afin de chercher dans leurs combinaisons l'explication des manifestations du monde vivant. »

Naegeli se représente aussi « les caractères, les organes, les dispositions anatomiques et les fonctions, que nous ne percevons que sous une forme très complexe, comme étant réduits à leurs éléments effectifs dans l'idioplasme ». Sous ce nom, de Vries désigne ces particules matérielles qui possèdent le pouvoir de former de la chlorophylle ou de la matière

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

colorante des fleurs, de l'acide tannique ou des huiles éthérées et, nous ajouterons, de la substance musculaire, de la substance nerveuse, etc.

Sachs (IX, 25), dans son écrit : « Substance et forme des organes des plantes », a exprimé des idées semblables, mais d'une façon un peu différente et en se plaçant à un autre point de vue. Il dit : « On doit admettre l'existence d'autant de substances formatrices spécifiques que l'on distingue de formes d'organes différentes dans un végétal. » On doit s'imaginer que « de très petites quantités de certaines substances déterminent les masses de substance auxquelles elles sont mêlées à prendre des formes organiques diverses ».

Tandis que nous ne pouvons, pour le moment, nous prononcer qu'avec incertitude lorsqu'il s'agit d'indiquer la nature spécifique des différents idioblastes, nous pouvons, au contraire, déduire des conclusions plus certaines concernant quelques-uns de leurs caractères généraux.

Il est d'abord facile de démontrer que *les idioblastes hypothétiques doivent posséder la propriété de se multiplier par division, comme les unités élémentaires d'ordre plus élevé, les cellules.* En effet, chacun des deux premiers blastomères, ainsi que toute cellule fille qui en dérive, contient des particules matérielles provenant de l'œuf, particules qui sont les porteurs de caractères spécifiques. Ces particules doivent donc se multiplier pendant le cours du développement de l'individu ; elles doivent être divisibles et doivent, ensuite, posséder le pouvoir de s'accroître, sans quoi on ne pourrait comprendre comment elles pourraient continuer à se diviser. Il est donc logique que Darwin, Naegeli et de Vries admettent que leurs gemmules, leurs particules idioplasmiques et leurs pangènes *s'accroissent et se divisent.*

L'hypothèse de la divisibilité des idioblastes nous conduit encore à une autre conclusion concernant leur nature, à cette conclusion qu'ils ne peuvent, dans leur essence, être identiques aux atomes et aux molécules de la chimie et de la physique. En effet, les atomes sont indivisibles ; les molécules sont bien divisibles, mais en parties qui ne possèdent plus les propriétés du tout. Une molécule déterminée d'albumine ne peut s'accroître sans changer de nature, car, lorsqu'elle s'adjoint de nouveaux groupes d'atomes, elle constitue avec eux de nouvelles combinaisons qui lui font perdre sa nature primitive ; elle n'est pas davantage capable de se diviser en deux molécules d'albumine identiques, attendu que toute division d'une molécule fournit des groupes d'atomes non équivalents. Les idioblastes ne sont donc pas identiques aux plastidules admises par Elsberg et Haeckel (IX, 8 *b*). En effet, d'après Haeckel, les plastidules possèdent non seulement tous les caractères physiques que la physique attribue aux molécules ou aux atomes combinés, mais aussi des attributs

particuliers qui leur sont propres, notamment « les propriétés vitales, par lesquelles se distingue, d'une façon générale, le vivant du mort, l'organique de l'anorganique ».

Nos unités, les gemmules de Darwin, les pangènes de de Vries, les unités physiologiques de Spencer, doivent être plus compliquées ; elles doivent constituer tout au moins des groupes de molécules. Cette idée fondamentale est partagée par tous les auteurs que je viens de citer. Ainsi Spencer dit : « Il faut admettre que les unités chimiques sont assemblées en unités infiniment plus compliquées qu'elles-mêmes, si compliquées qu'elles puissent être ; il faut admettre, en outre, que dans tout organisme les unités physiologiques résultant d'une semblable réunion de molécules complexes possèdent un caractère plus ou moins différent. »

Si nous nous plaçons au point de vue de l'hypothèse de Naegeli, que nous avons fait connaître précédemment, concernant la structure moléculaire des corps organisés, nous pouvons, avec Naegeli, nous former l'idée suivante de la constitution des idioblastes. « Ils ne peuvent pas plus être des micelles (groupements moléculaires cristallins) que des molécules, car, si les micelles possédaient aussi des caractères variables, comme des mélanges de diverses modifications d'albuminates, elles ne pourraient se multiplier et former de nouvelles micelles semblables. Tout nous porte à croire que les gemmules sont des groupements indissolubles de micelles d'albuminates ; leurs caractères sont déterminés par le mode de disposition de leurs micelles ; elles ne peuvent s'accroître que par introduction de micelles nouvelles et se multiplier que par division. Les gemmules doivent donc être de petites masses d'idioplasme. »

A cette question se rattache cette autre : « *Quelle idée pouvons-nous nous faire de la grandeur et du nombre des idioblastes contenus dans une ébauche?*

En ce qui concerne leur volume, les idioblastes doivent être extraordinairement petits, attendu que dans un filament spermatique doivent exister toutes les tendances héréditaires d'un organisme très complexe. Naegeli a cherché à se faire, par le calcul, une idée approximative sur ce point important. Il part de cette hypothèse que la formule hypothétique que nous donnent les chimistes ($C_{72}H_{106}N_{18}SO_{22}$) et qui renferme 72 atomes de carbone ne représente pas la molécule d'albumine, mais une micelle cristalline formée par plusieurs molécules. Son poids absolu atteint la trillionième partie de 3,53 milligrammes. Le poids spécifique de l'albumine sèche est de 1,344. Il en résulte que 1 micromillimètre cube renferme environ 400 millions de micelles. En s'appuyant sur d'autres considérations, Naegeli estime qu'une semblable micelle a un volume de 0, 0000000021 de micromillimètre cube. Si l'on admet, en outre, que les micelles sont prismatiques et séparées de toutes parts par deux assises seulement de

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

molécules d'eau, on trouve que sur une surface de 0,1 de micromillimètre carré il y a place pour 25,000 micelles. Dans un corpuscule de la grosseur d'un filament spermatique, il y a donc toujours place pour un nombre considérable de groupes de micelles ou d'idioblastes. De ce côté, la théorie ne rencontre donc nulles difficultés.

Les raisonnements logiques ont pour le naturaliste une valeur d'autant plus grande qu'ils sont mieux en harmonie avec les faits. Or les observations dont je vais parler sont favorables à l'hypothèse d'après laquelle les idioblastes se multiplient par accroissement et autodivision.

Il n'y a pas que la cellule en tant qu'organisme élémentaire qui ait *la propriété de se diviser ;* il en est de même, comme on peut l'observer, pour des éléments extrêmement petits que renferme la cellule. C'est ainsi que les chloroplastes, les amyloplastes et les chromoplastes se multiplient par étranglement ; les corpuscules polaires, qui sont presque les éléments les plus minuscules que l'on puisse percevoir au microscope, se divisent aussi par étranglement lors de la division nucléaire ; les segments nucléaires eux-mêmes se scindent longitudinalement en segments filles, et ce phénomène est dû, comme on l'admet généralement, à ce que des unités qualitativement différentes, les microsomes mères, sont alignées les unes derrière les autres dans le segment nucléaire mère et se divisent toutes par étranglement en deux microsomes-filles qui se répartissent uniformément ensuite sur les segments nucléaires filles.

Bien que dans toutes ces divisions il ne s'agisse pas d'idioblastes, que nous devons admettre être beaucoup moins volumineux encore, cependant nous devons considérer ces éléments comme des groupes d'idioblastes. L'importance qu'ont les observations que je viens de relater pour notre théorie consiste en ce qu'elles nous apprennent que dans la cellule de petites masses de matière sont capables de s'accroître par elles-mêmes et de se multiplier par division.

Enfin, il est encore une dernière hypothèse qui découle de la théorie des idioblastes et que je dois brièvement mentionner.

Si un organisme déterminé se compose d'une somme d'ébauches ou de tendances distinctes, les diverses tendances doivent se développer régulièrement les unes à la suite des autres dans le cours du développement. Les mots sont le résultat de la succession régulière de certaines lettres, et les phrases sont le résultat de la succession régulière de certains mots ; de même les harmonies sont des enchaînements de sons déterminés, et l'ensemble d'une œuvre musicale n'est qu'un enchaînement d'harmonies déterminées. De même aussi nous devons admettre que dans l'ébauche totale les nombreux idioblastes sont ordonnés régulièrement. Cette partie de la théorie est celle que nous nous représentons le plus difficilement.

Je viens de faire connaître quelques principes logiques d'une théorie physiologo-moléculaire de la génération et de l'hérédité qui, d'une façon générale, est conforme aux idées de Naegeli. L'avenir aura à apporter, par l'observation et l'expérimentation, la preuve matérielle de l'exactitude de ces hypothèses. De même que l'observation a démontré le bien-fondé de la théorie cellulaire, à savoir que tous les organismes, tant végétaux qu'animaux, sont formés d'unités élémentaires, de même les faits prouveront le bien-fondé de la théorie de l'hérédité. Déjà de nombreuses tentatives ont été faites dans cette direction. Elles se rapportent aux phénomènes observés lors de la fécondation des Animaux, des Végétaux et des Infusoires.

III. — Le noyau en tant que porteur des tendances héréditaires

L'étude des phénomènes de la fécondation et les réflexions théoriques qui en découlent nous ont amené, Strasbürger et moi, à émettre cette hypothèse que les noyaux sont les porteurs des caractères héréditaires ; nous avons ainsi attribué à la substance nucléaire, un rôle différent de celui du protoplasme. Peu de temps auparavant, Naegeli (IX, 20), en se fondant uniquement sur des considérations théoriques logiques, était déjà arrivé à supposer qu'il faut distinguer dans les cellules sexuelles deux espèces de protoplasme de nature différente : l'une, qui existe en quantités à peu près égales dans la cellule-œuf et dans la cellule spermatique, et qui transmet les caractères héréditaires ; l'autre, qui est accumulée en grande quantité dans l'œuf et dans laquelle s'accomplissent essentiellement les phénomènes de nutrition. La première, il l'appela *idioplasme;* la seconde, *plasma de nutrition.* A la première il attribua une structure plus solide, plus fixe, avec union plus stable des micelles ; à la seconde, il attribua une structure plus lâche, une plus grande abondance d'eau et une union plus lâche, moins stable, des micelles. Il admit que l'idioplasme est disposé en un réseau délicat, répandu dans toute l'étendue du corps.

Pour qui admet qu'il est légitime de supposer l'existence d'un idioplasme particulier, il ne pourra manquer de venir à la pensée que la substance nucléaire est la substance héréditaire. Cette théorie a l'avantage de donner une portée effective, réelle à l'idée exclusivement logique de Naegeli, idée qui, comme telle, est inaccessible à l'observation et, par conséquent, incapable de progresser, c'est-à-dire stérile. Cette théorie a l'avantage d'entrer dans le domaine de l'observation et de la discussion scientifiques et, par conséquent, d'être féconde.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

molécules d'eau, on trouve que sur une surface de 0,1 de micromillimètre carré il y a place pour 25,000 micelles. Dans un corpuscule de la grosseur d'un filament spermatique, il y a donc toujours place pour un nombre considérable de groupes de micelles ou d'idioblastes. De ce côté, la théorie ne rencontre donc nulles difficultés.

Les raisonnements logiques ont pour le naturaliste une valeur d'autant plus grande qu'ils sont mieux en harmonie avec les faits. Or les observations dont je vais parler sont favorables à l'hypothèse d'après laquelle les idioblastes se multiplient par accroissement et autodivision.

Il n'y a pas que la cellule en tant qu'organisme élémentaire qui ait *la propriété de se diviser ;* il en est de même, comme on peut l'observer, pour des éléments extrêmement petits que renferme la cellule. C'est ainsi que les chloroplastes, les amyloplastes et les chromoplastes se multiplient par étranglement ; les corpuscules polaires, qui sont presque les éléments les plus minuscules que l'on puisse percevoir au microscope, se divisent aussi par étranglement lors de la division nucléaire ; les segments nucléaires eux-mêmes se scindent longitudinalement en segments filles, et ce phénomène est dû, comme on l'admet généralement, à ce que des unités qualitativement différentes, les microsomes mères, sont alignées les unes derrière les autres dans le segment nucléaire mère et se divisent toutes par étranglement en deux microsomes-filles qui se répartissent uniformément ensuite sur les segments nucléaires filles.

Bien que dans toutes ces divisions il ne s'agisse pas d'idioblastes, que nous devons admettre être beaucoup moins volumineux encore, cependant nous devons considérer ces éléments comme des groupes d'idioblastes. L'importance qu'ont les observations que je viens de relater pour notre théorie consiste en ce qu'elles nous apprennent que dans la cellule de petites masses de matière sont capables de s'accroître par elles-mêmes et de se multiplier par division.

Enfin, il est encore une dernière hypothèse qui découle de la théorie des idioblastes et que je dois brièvement mentionner.

Si un organisme déterminé se compose d'une somme d'ébauches ou de tendances distinctes, les diverses tendances doivent se développer régulièrement les unes à la suite des autres dans le cours du développement. Les mots sont le résultat de la succession régulière de certaines lettres, et les phrases sont le résultat de la succession régulière de certains mots ; de même les harmonies sont des enchaînements de sons déterminés, et l'ensemble d'une œuvre musicale n'est qu'un enchaînement d'harmonies déterminées. De même aussi nous devons admettre que dans l'ébauche totale les nombreux idioblastes sont ordonnés régulièrement. Cette partie de la théorie est celle que nous nous représentons le plus difficilement.

Je viens de faire connaître quelques principes logiques d'une théorie physiologo-moléculaire de la génération et de l'hérédité qui, d'une façon générale, est conforme aux idées de Naegeli. L'avenir aura à apporter, par l'observation et l'expérimentation, la preuve matérielle de l'exactitude de ces hypothèses. De même que l'observation a démontré le bien-fondé de la théorie cellulaire, à savoir que tous les organismes, tant végétaux qu'animaux, sont formés d'unités élémentaires, de même les faits prouveront le bien-fondé de la théorie de l'hérédité. Déjà de nombreuses tentatives ont été faites dans cette direction. Elles se rapportent aux phénomènes observés lors de la fécondation des Animaux, des Végétaux et des Infusoires.

III. — Le noyau en tant que porteur des tendances héréditaires

L'étude des phénomènes de la fécondation et les réflexions théoriques qui en découlent nous ont amené, Strasbürger et moi, à émettre cette hypothèse que les noyaux sont les porteurs des caractères héréditaires ; nous avons ainsi attribué à la substance nucléaire, un rôle différent de celui du protoplasme. Peu de temps auparavant, Naegeli (IX, 20), en se fondant uniquement sur des considérations théoriques logiques, était déjà arrivé à supposer qu'il faut distinguer dans les cellules sexuelles deux espèces de protoplasme de nature différente : l'une, qui existe en quantités à peu près égales dans la cellule-œuf et dans la cellule spermatique, et qui transmet les caractères héréditaires ; l'autre, qui est accumulée en grande quantité dans l'œuf et dans laquelle s'accomplissent essentiellement les phénomènes de nutrition. La première, il l'appela *idioplasme;* la seconde, *plasma de nutrition.* A la première il attribua une structure plus solide, plus fixe, avec union plus stable des micelles ; à la seconde, il attribua une structure plus lâche, une plus grande abondance d'eau et une union plus lâche, moins stable, des micelles. Il admit que l'idioplasme est disposé en un réseau délicat, répandu dans toute l'étendue du corps.

Pour qui admet qu'il est légitime de supposer l'existence d'un idioplasme particulier, il ne pourra manquer de venir à la pensée que la substance nucléaire est la substance héréditaire. Cette théorie a l'avantage de donner une portée effective, réelle à l'idée exclusivement logique de Naegeli, idée qui, comme telle, est inaccessible à l'observation et, par conséquent, incapable de progresser, c'est-à-dire stérile. Cette théorie a l'avantage d'entrer dans le domaine de l'observation et de la discussion scientifiques et, par conséquent, d'être féconde.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Quatre principes plaident en faveur de l'hypothèse d'après laquelle le noyau est le porteur des tendances héréditaires. Les voici :

1° La substance héréditaire mâle et la substance héréditaire femelle sont équivalentes ;

2° La substance héréditaire, en se multipliant, se répartit uniformément sur toutes les cellules dérivant de l'œuf fécondé ;

3° La substance héréditaire est empêchée d'augmenter d'une génération à l'autre ;

4° Le protoplasme est isotrope.

1° *La substance héréditaire mâle et la substance héréditaire femelle sont équivalentes*

C'est une vérité qui s'impose par elle-même et qui a donc la valeur d'un *axiome*, que *la cellule-œuf et la cellule spermatique sont des unités correspondantes, douées l'une comme l'autre de tous les caractères héréditaires de l'espèce et transmettant, l'une comme l'autre, à l'enfant la même quantité de substance héréditaire. L'enfant est généralement un produit mixte de ses deux parents ; il reçoit de son père et de sa mère des quantités égales d'idioblastes ou de particules actives, qui sont porteurs des caractères héréditaires.*

Cependant c'est chez les organismes les plus inférieurs seulement que les cellules sexuelles ont le même volume et la même composition matérielle. Chez les organismes supérieurs elles offrent, à ce double point de vue, les différences les plus considérables. C'est ainsi que dans les cas extrêmes un spermatozoïde représente à peine, en volume, la cent millionième partie de l'œuf, parfois même moins encore. Or on ne peut admettre que les porteurs des tendances héréditaires, que l'on doit *a priori* supposer égales en nombre et en caractères, puissent présenter de semblables différences dans leur volume. Le fait que deux cellules de taille absolument différente possèdent la même puissance héréditaire s'explique très simplement *si l'on admet qu'elles renferment côte à côte des substances de valeur très inégale pour l'hérédité, les unes idioblastiques et les autres non idioblastiques.*

Nous devons donc rechercher ce qui est l'idioplasme dans l'œuf et dans le spermatozoïde et le séparer des autres substances non idioplasmiques.

Tout d'abord, on ne peut douter que les substances de réserve incluses dans l'œuf, les gouttelettes de graisse, les lamelles vitellines, etc., ne doivent être rangées dans la catégorie des substances inactives en ce qui concerne l'hérédité. Mais, si nous faisons même abstraction complète de ces substances, les quantités des autres substances contenues dans l'œuf et le spermatozoïde ne sont pas encore égales. En effet, si nous enlevons d'un œuf volumineux toutes ses inclusions vitellines, la quantité de protoplasme restant est encore beaucoup plus grande que toute la substance d'un spermatozoïde : le protoplasme ne répond donc pas non plus à la condition que nous venons d'indiquer. Cette condition n'est réalisée que par *un seul* élément de l'œuf et du spermatozoïde, par leur substance nucléaire.

L'étude des phénomènes de la fécondation dans le règne animal et dans le règne végétal nous en fournit la preuve irréfutable.

Comme nous l'avons dit dans le chapitre VII, l'essence de la fécondation consiste en ceci qu'un noyau dérivant du spermatozoïde et un noyau dérivant de la cellule-œuf, un noyau spermatique et un noyau ovulaire, accompagnés l'un et l'autre d'un corpuscule polaire, se rapprochent et se fusionnent en un noyau de segmentation, dont procèdent, par divisions successives, tous les noyaux de l'organisme adulte. Chez les Infusoires, deux individus s'accolent même transitoirement pour échanger leurs noyaux migrateurs, qui se fusionnent ensuite avec les noyaux stationnaires des conjugués.

Pour autant que le montre l'observation la plus minutieuse, le noyau spermatique et le noyau migrateur fournissent au noyau de segmentation absolument la même quantité de substance, aussi bien de substance polaire, que je considère comme une partie constitutive du noyau, que de nucléine.

Fol (VII, 14) a démontré l'équivalence de la substance polaire du noyau spermatique et du noyau ovulaire. Quant à l'équivalence de la nucléine de ces éléments, les observations de van Beneden (VI, 4 *b*) sur la fécondation de l'*Ascaris megalocephala* la prouvent d'une façon irréfutable.

Nous tirons donc des faits établis par l'étude de la fécondation cette importante conclusion :

Puisque lors de la fécondation les substances nucléaires (nucléine et substance polaire) sont les seules substances équivalentes en masse qui s'unissent pour former une nouvelle ébauche, le noyau de segmentation, ce sont donc aussi les seules qui puissent constituer les substances héréditaires que les parents transmettent à l'enfant. Comment la nucléine et la substance polaire se comportent-elles vis-à-vis du problème de l'idioplasme? Pour le moment, nous ne pouvons répondre à cette question.

2° *La substance héréditaire, en se multipliant, se répartit uniformément sur toutes les cellules dérivant de l'œuf fécondé*

De nombreux faits relatifs à la génération et à la régénération exigent absolument que la substance héréditaire, en se multipliant, se répartisse

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

uniformément sur les cellules qui dérivent de l'œuf fécondé. Je citerai d'abord ce simple fait que tout organisme engendre de nombreux œufs ou de nombreux spermatozoïdes, qui renferment à leur tour la même quantité de substance héréditaire que les cellules sexuelles dont l'organisme est issu.

Cette hypothèse est encore nécessaire pour expliquer ce fait d'observation que chez une foule de végétaux ainsi que chez une foule d'animaux inférieurs presque tout complexus cellulaire du corps, même le plus minime, est en état de reproduire le tout.

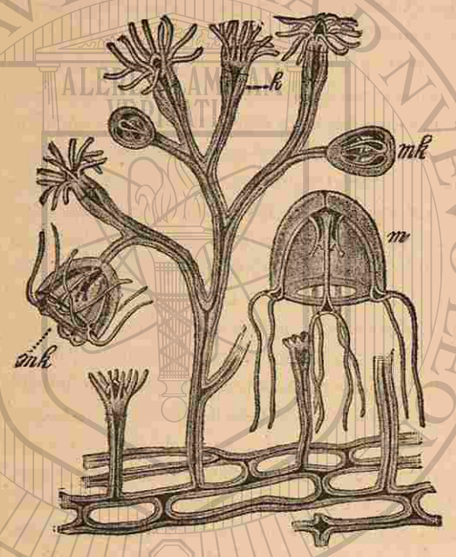


Fig. 168. — *Bougainvillea ramosa*. D'après Lang. *h*, hydranthes qui engendrent des bourgeons médusoïdes (nourrices) *mk*; *m*, méduse de *Margelis ramosa* libre.

Si l'on hache en très menus morceaux une Mousse de l'espèce *Funaria hygrometrica* et qu'on les disséminе sur de la terre humide, chaque fragment, même le plus petit, régénère une mousse complète. L'Hydre d'eau douce peut être coupée en petits morceaux, et chacun de ceux-ci se retransforme en une Hydre complète avec tous ses caractères. Un Arbre peut, en les points les plus variables, former des bourgeons par prolifération de cellules végétatives. Chacun de ces bourgeons se développe en une pousse qui, détachée de l'arbre et plantée en terre, développe des racines et devient un Arbre complet. Chez les Cœlentérés, une foule de Vers et de Tuniciers, il s'accomplit une multiplication asexuelle, végétative, semblable. A peu près en tout point du corps, il se forme des bourgeons et chacun d'eux peut devenir un nouvel individu. Chez *Bougainvillea ramosa* par exemple (Fig. 168), il se forme de nouveaux individus non seulement comme branches latérales du polype hydroïde, mais aussi aux dépens de stolons, qui se ramifient sur une surface quelconque et qui servent à fixer le polype.

En troisième lieu, une foule de phénomènes de régénération d'organes perdus montrent que dans la cellule, indépendamment des caractères qui se manifestent ouvertement, sommeillent encore des caractères latents, qui peuvent se manifester dans des circonstances anormales.

Une branche de Saule détachée de l'arbre et déposée dans l'eau développe des cellules qui forment des racines à son extrémité inférieure et qui proviennent, par conséquent, de cellules qui, dans le plan d'organisation du tout primitif, avaient à remplir une tout autre fonction. Elles acquièrent donc une fonction appropriée aux circonstances nouvelles, ce qui prouve qu'elles en contenaient la tendance, l'ébauche. Inversement aussi des racines détachées de la plante peuvent se transformer en bourgeons foliacés, qui donnent même naissance à des produits sexuels mâles et femelles. Dans ce cas, des cellules sexuelles se forment donc directement aux dépens d'éléments cellulaires d'une racine, et servent, comme telles, à la reproduction du tout. Loeb (IX, 17) a constaté des faits semblables chez certains polypes hydroïdes.

Les botanistes se rallient pour la plupart à la théorie que de Vries (IX, 30) a défendue, encore récemment, contre Weismann et qu'il a résumée dans cette proposition : *Toutes les cellules, ou du moins la plupart des cellules du corps d'un végétal renferment à l'état latent tous les caractères héréditaires de l'espèce. On peut en dire autant des animaux inférieurs.* En ce qui concerne les animaux supérieurs, on ne peut sans doute prouver qu'il en est de même ; cependant il n'en faut pas conclure que les cellules des organismes supérieurs diffèrent à ce point des cellules des organismes inférieurs que celles-ci contiendraient à l'état latent tous les caractères de l'espèce, c'est-à-dire l'entièreté de la substance héréditaire, tandis que celles-là n'en contiendraient qu'une partie. En effet, on a tout autant de droit de conclure que si chez les animaux supérieurs la plupart des cellules ne peuvent développer leurs caractères latents, cela dépend des circonstances extérieures, par exemple de la grande différenciation du corps de la cellule dans lequel est logée la substance héréditaire, ainsi que d'autres circonstances semblables.

Joh. Müller (IX, 18) avait déjà soulevé cette question : « Comment se fait-il, disait-il, que certaines cellules du corps, semblables aux autres et à la première cellule du germe, ne peuvent cependant engendrer que des cellules semblables à elles-mêmes, mais ne peuvent devenir le germe d'un organisme tout entier ? Pourquoi des cellules épidermiques peuvent-elles former, par assimilation de la matière, de nouvelles cellules épidermiques et les cellules cartilagineuses, de nouvelles cellules cartilagineuses, alors qu'elles ne peuvent devenir de petits embryons ou des bourgeons ? » Et il répondait à cette question : « Ceci peut dépendre de ce que ces cellules, quoique ayant la force nécessaire à la formation du tout, ont cependant, par une métamorphose de leur substance en substance cornée ou en cartilage, subi un arrêt tel qu'elles perdent bientôt leur force de germe de l'organisme tout entier et qu'une fois mortes elles se desquament ou que, détachées du tout, elles ne peuvent régénérer le tout. »

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

D'ailleurs, en ce qui concerne les animaux supérieurs on peut faire telle hypothèse que l'on veut, il suffit, pour le but que nous nous proposons, que *chez les végétaux et chez les animaux inférieurs toutes les cellules provenant de l'œuf renferment la même quantité de substance héréditaire. Cette substance doit donc, avant chaque division, se multiplier par accroissement et devenir dans chaque cellule deux fois plus considérable qu'au moment de la formation de la cellule. Tous les idioblastes doivent se diviser et se répartir sur les cellules filles d'une façon qualitativement et quantitativement égale.*

Naegeli (IX, 20, p. 531) a développé la même idée en disant : « L'idioplasme se multiplie continuellement au fur et à mesure qu'il se divise lors des divisions cellulaires qui déterminent l'accroissement de l'organisme ; il se divise en autant de parties qu'il en faut pour les différentes cellules. » Il en résulte donc que « toute cellule de l'organisme est idioplasmiquement capable de devenir le germe d'un nouvel individu. Il dépend de la constitution du plasma de nutrition que ce pouvoir puisse ou ne puisse pas se réaliser. »

Si de ce second point de vue nous envisageons le processus vital des cellules, alors il ne peut y avoir de doute que, de tous les éléments de la cellule que nous connaissons, seule la substance nucléaire satisfait à toutes les conditions que nous venons de faire valoir et qu'elle y satisfait complètement.

Dans toutes les cellules des végétaux et des animaux, le noyau présente une uniformité étonnante. Si nous faisons abstraction de quelques exceptions qui méritent une explication spéciale, le noyau nous apparaît dans toutes les cellules d'un même organisme toujours sous une même forme et sous un même volume, tandis que le protoplasme est soumis à d'extraordinaires variations de volume. Dans une cellule endothéliale, une cellule musculaire ou une cellule tendineuse, le noyau présente sensiblement la même structure et la même quantité de substance que dans une cellule épidermique, une cellule hépatique ou une cellule cartilagineuse ; par contre, le protoplasme, dans le premier cas, n'existe qu'à l'état de traces, tandis que dans le second cas il est très abondant.

Mais plus importants encore sont les *phénomènes compliqués de la division nucléaire*, dont la signification devient très nette dans notre théorie. La disposition de la substance nucléaire en filaments consistant en petits microsomes disposés les uns à la suite des autres, la formation des anses et du fuseau, la bipartition longitudinale des filaments et leur mode de répartition sur les noyaux filles, tous ces phénomènes n'ont manifestement pour but que de diviser la substance nucléaire en deux parties égales et de la répartir uniformément entre les deux cellules filles.

En se plaçant à un autre point de vue que nous, Roux a déjà considéré avec raison « *les figures de la division nucléaire comme des mécanismes qui permettent au noyau de diviser non seulement sa masse, mais la masse et la nature de ses diverses qualités* ». « Le phénomène essentiel de la division nucléaire est la division des microsomes maternels ; tous les autres phénomènes ont pour but d'amener l'un des deux microsomes filles issus de la division d'un même microsome mère, dans le centre de l'une des deux cellules filles, et l'autre microsome fille, dans le centre de l'autre cellule fille. » Remplaçons les mots « microsome mère » par le mot « idioblaste » et nous aurons rattaché le processus de la segmentation nucléaire à la théorie de l'hérédité.

La signification de la substance nucléaire comme substance héréditaire nous explique aussi pourquoi cette substance se soustrait mieux aux phénomènes grossiers de la nutrition qui s'accomplissent dans le protoplasme et, pour se mieux protéger, s'enferme dans une vésicule pourvue d'une membrane propre.

3° *La substance héréditaire est empêchée d'augmenter d'une génération à l'autre*

Je considère comme une preuve importante en faveur de notre hypothèse ce fait que dans la génération sexuelle la substance héréditaire est empêchée d'augmenter d'une génération à l'autre.

Conformément à l'essence même du processus de la division nucléaire, toute cellule contient la même quantité de substance nucléaire que l'œuf fécondé A dont elle dérive. Par conséquent, si deux cellules sexuelles se réunissaient comme telles, le produit de la génération B contiendrait deux fois autant de substance nucléaire qu'en contenait la cellule A, qui nous sert de point de départ. Après une nouvelle copulation, la cellule C, produit de la troisième génération sexuelle, contiendrait de nouveau deux fois autant de substance nucléaire que B et, par conséquent, quatre fois autant que A et ainsi de suite, de telle sorte qu'à chaque nouvelle génération par fécondation la quantité de substance nucléaire augmenterait en progression géométrique. Or, dans la nature, cette augmentation est empêchée.

Ce que nous venons de dire serait applicable à l'idioplasme si l'idioplasme se transmettait entièrement à toute cellule et doublait à chaque génération par fécondation. Cette circonstance en elle-même ne modifierait pas cependant la nature même de l'idioplasme. Seulement, toutes les tendances héréditaires, au lieu d'être représentées deux fois, le seraient quatre fois, huit fois ou davantage. L'augmentation de la quantité d'iodo-

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

plasme n'en modifierait pas la qualité. Mais on comprend aisément que cette augmentation ne peut être indéfinie. Aussi Naegeli et surtout Weismann ont fait ressortir cette difficulté et ont cherché une explication.

« Si à chaque génération par fécondation, dit Naegeli, le volume de l'idioplasme, quelle que soit sa structure, doublait, les corps idioplasmiques, après un petit nombre de générations, seraient tellement accrûs qu'il n'y aurait plus de place, même pour un seul d'entre eux, dans un spermatozoïde. Il est donc nécessaire que, dans la reproduction digène, l'union des corps idioplasmiques des parents s'effectue sans déterminer une augmentation durable de ces systèmes matériels, correspondant aux quantités unies. » Naegeli cherche à aplanir cette difficulté en admettant que l'idioplasme consiste en des cordons qui se fusionnent de telle sorte que le produit du fusionnement aurait la même épaisseur que le filament simple, tandis que sa longueur seule augmenterait (IX, 20, p. 244).

Weismann (IX, 32 à 34) s'est spécialement occupé de ce problème : il a cherché à établir que l'augmentation de la substance héréditaire est empêchée par un processus, qui réduit cette substance de moitié avant chaque fécondation. Weismann considère cette nécessité théorique d'une réduction de la substance héréditaire à chaque génération comme tellement absolue « qu'en admettant que les faits connus n'en démontreraient pas la réalité, il faudrait rechercher les phénomènes qui la déterminent ».

Weismann est arrivé à cette conclusion par des considérations sur la nature de l'idioplasme qui ne concordent pas avec celles que nous avons développées ici. Ces considérations, il les a réunies dans sa *théorie des plasmas ancestraux*, dont j'indiquerai plus loin les points essentiels.

Les recherches sur la fécondation et la division nucléaire conduisent, d'une part, à cette conclusion logique du fusionnement de deux substances héréditaires et de leur répartition sur les cellules ; elles conduisent, d'autre part, à cette conclusion que l'un de ces processus empêche une augmentation de la substance nucléaire, et l'autre, une augmentation de la substance héréditaire. La concordance que l'on constate entre ces deux processus rend très vraisemblable cette idée que la substance nucléaire est réellement cette substance héréditaire cherchée, d'autant plus que les phénomènes qui accompagnent le fusionnement nucléaire sont absolument conformes aux exigences théoriques reconnues nécessaires.

Pour empêcher que le produit du fusionnement de deux éléments égaux ne soit pas plus considérable que l'un de ces deux éléments, deux voies seulement peuvent être suivies. Ou bien il faut qu'au préalable chacun des deux éléments destinés à se fusionner se divise en deux moitiés égales, ou bien il faut que le produit du fusionnement se divise ensuite en deux

moitiés égales. La nature semble s'être servie de ces deux procédés dans le processus de la fécondation.

L'un de ces procédés se trouve employé chez les plantes phanérogames et chez les animaux. En effet, lors de la maturation des produits sexuels mâles et femelles, grâce à la division de réduction (p. 221), la masse nucléaire de l'ovulomère et celle de la spermatomère se répartissent sur quatre cellules petites-filles, qui ne renferment chacune que la moitié de la masse nucléaire et la moitié du nombre des segments nucléaires d'une cellule ordinaire.

L'autre procédé est employé, selon moi, dans la fécondation de *Closterium*. Ici, d'après les études de Klebahn (VII, 27) le noyau conjugué, résultant du fusionnement de deux noyaux, se divise deux fois de suite sans phase de repos intermédiaire, comme lors de la formation des cellules polaires. Des quatre noyaux vésiculeux ainsi formés deux s'atrophient. Il en résulte que chaque cellule provenant de la division en deux de la première cellule mère (zygote) ne contient qu'*un seul* noyau qui, au lieu de posséder la moitié de la substance du noyau conjugué, comme cela a lieu dans la division normale, n'en possède que le quart. (Voir la description et les figures, p. 262).

Si, conformément à notre hypothèse, la substance nucléaire et la substance héréditaire sont une seule et même chose, on doit nécessairement conclure du processus de la division de réduction que la substance héréditaire peut dans une certaine limite se diviser sans perdre la propriété de régénérer le tout. Il s'agit d'examiner jusqu'à quel point cette idée peut se justifier.

Weismann et moi, tout en admettant l'un et l'autre la nécessité d'une réduction de masse, sommes arrivés à des manières de voir très différentes.

Dans sa théorie des plasmas ancestraux, Weismann part de cette hypothèse que dans la substance héréditaire les parties paternelles et maternelles restent séparées et constituent des unités, qu'il appelle plasmas ancestraux. Selon Weismann, les plasmas ancestraux ont une structure très compliquée et se composent d'unités biologiques extraordinairement nombreuses. A chaque fécondation nouvelle se réunissent des plasmas ancestraux de plus en plus nombreux. Si nous partons de l'origine même du phénomène de la fécondation, nous devons conclure qu'à la dixième génération sexuelle il intervenait déjà 1,024 plasmas ancestraux dans la composition de la substance héréditaire. Toutefois la masse totale de cette dernière ne double pas à chaque fécondation et Weismann admet qu'au début de chaque fécondation les plasmas ancestraux, divisibles, se rapetissent de moitié avant d'être transmis à la génération suivante. « Mais, ajoute-t-il, il y a nécessairement une limite à ce rapetissement des plasmas

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

ancestraux ; cette limite est atteinte lorsque la quantité de matière nécessaire pour pouvoir contenir en soi toutes les tendances ou ébauches de l'individu a atteint son minimum. »

A partir de ce moment, qui d'ailleurs serait atteint en peu de jours chez les organismes inférieurs qui se multiplient rapidement, toute nouvelle fécondation devrait, en raison même de l'impossibilité pour les plasmas ancestraux de continuer à se rapetisser, déterminer une augmentation de la substance héréditaire, s'il n'intervenait un nouveau phénomène, une nouvelle disposition. Ce phénomène consiste, d'après Weismann, en ce que, lors de la maturation des produits sexuels, avant la fécondation, la moitié des plasmas ancestraux est expulsée de la substance héréditaire (formation des cellules polaires). Au lieu d'une *divisibilité des différents plasmas ancestraux* il s'accomplit, à partir du moment où les unités, ne sont plus divisibles, une *divisibilité du nombre des plasmas ancestraux*.

D'après les hypothèses de Weismann, la substance héréditaire constitue donc une mosaïque très complexe, composée d'innombrables unités, les plasmas ancestraux, indivisibles par leur nature et incapables de se fusionner les unes avec les autres. Chacune de ces unités se compose, à son tour, des nombreuses tendances ou ébauches, qui sont nécessaires pour l'édification d'un individu complet.

Il en résulte que, conformément à sa composition, toute substance héréditaire engendrerait d'innombrables individus si chaque plasma ancestral pouvait devenir actif. L'essence du phénomène de la fécondation se ramène à une combinaison et à une élimination de plasmas ancestraux. Une autre conséquence de la théorie de Weismann, c'est l'accumulation de tendances équivalentes dans la substance héréditaire. En effet, les individus d'une même espèce capables de procréer ont essentiellement les mêmes caractères, abstraction faite d'un petit nombre de nuances individuelles. Tous les plasmas ancestraux doivent donc renfermer essentiellement les mêmes tendances. Ces tendances sont représentées dans la substance héréditaire autant de fois que cette substance renferme de plasmas ancestraux. La plupart de ces tendances sont équivalentes ; un petit nombre d'entre elles offrent cependant telle ou telle nuance. Toutes ces tendances héréditaires équivalentes ou nuancées ne seraient cependant pas en relation directe les unes avec les autres, attendu qu'en raison de l'indivisibilité admise des plasmas ancestraux elles doivent rester des parties intégrantes de ces derniers.

La théorie de Weismann, loin de simplifier la question de l'hérédité, la complique et cela uniquement parce qu'elle admet hypothétiquement que les substances héréditaires paternelle et maternelle sont incapables de se fusionner.

Je considère comme un mérite de la théorie de Weismann d'avoir montré précisément à quelles difficultés conduit cette hypothèse, qui me semble d'ailleurs absolument superflue. Ni Naegeli ni de Vries ne l'admettent ; ils supposent, au contraire, que les unités contenues dans les substances héréditaires peuvent se mélanger, se fusionner. Pour ma part, je ne puis me représenter le processus de la transmission des caractères héréditaires qu'en admettant que *les idioblastes d'origine paternelle et ceux d'origine maternelle ne se maintiennent pas comme parties de deux tendances distinctes, mais qu'ils s'unissent d'une façon quelconque en une tendance mixte*.

Comment alors, dans cette hypothèse, l'augmentation de la substance héréditaire, augmentation stipulée par l'acte de la reproduction sexuelle, est-elle empêchée ? Je pense qu'il ne s'élève pas la moindre difficulté à ce sujet, si nous admettons *la divisibilité de la substance héréditaire tout entière*. Cette hypothèse, Weismann l'admet aussi pour les débuts, les origines de la reproduction sexuelle, attendu que, s'il ne l'admettait pas, il ne pourrait se produire d'augmentation du nombre des plasmas ancestraux, sans qu'il se produisît en même temps une augmentation de la substance héréditaire.

Mais la substance héréditaire ne peut être divisible sans changer son essence qu'à la condition que les différents idioblastes qu'elle renferme y existent en nombre multiple. Les enfants étant alors le produit de deux ensembles à peu près équivalents de tendances héréditaires des parents, les différents idioblastes équivalents que contient l'ébauche de l'enfant doivent s'y trouver représentés au moins deux fois. Rien ne s'oppose même à admettre que, dans la substance héréditaire, les différents idioblastes équivalents, au lieu d'être doubles, sont quadruples ou, d'une façon générale, multiples. On comprend alors qu'il puisse s'effectuer une réduction de la masse de l'idioplasme, sans que la nature de ce dernier se modifie. Cette réduction, que l'on observe lors de la maturation des produits sexuels, peut ainsi s'expliquer sans faire intervenir d'hypothèses plus compliquées.

Les faits d'atavisme peuvent aussi s'expliquer sans qu'il soit nécessaire d'admettre les plasmas ancestraux ; nous verrons, en effet, que certaines tendances peuvent rester à l'état latent.

4° *Le protoplasme est isotrope*

On a souvent été tenté de considérer l'œuf comme étant constitué, dans son ensemble, par des particules extrêmement petites présentant dans l'espace la même disposition que les organes de l'animal adulte, dont elles

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

représenteraient les ébauches. Cette idée a surtout été clairement formulée par His, en ce qui concerne l'œuf de la Poule, dans son *principe de la région organogène du germe* (Princip der organbildenden Keimbezirke). D'après ce principe, « tout point de la zone embryonnaire du disque germinatif doit correspondre à un organe ou à une partie d'organe futur, et, d'autre part, tout organe qui se forme aux dépens du disque germinatif doit avoir son ébauche préformée en un point, géométriquement déterminable, du disque germinatif plan. La matière destinée à former cette ébauche existe déjà dans le disque germinatif plan; mais elle n'est pas morphologiquement différenciée, ce qui fait qu'on ne peut la distinguer comme telle. Si nous examinons les différentes formes successives sous lesquelles se présente un organe dans le cours de son développement et que nous remontions en sens inverse, c'est-à-dire du stade le plus avancé vers le stade le plus reculé, nous arrivons à une période où l'organe n'est pas différencié morphologiquement : or, pour être conséquents avec nous-mêmes, nous devons admettre que là où il se différencie pour la première fois dans le disque germinatif, il existe, en fait, à l'état d'ébauche. Ce point, nous pouvons le déterminer aussi dans l'œuf fécondé et même dans l'œuf non fécondé. »

Il est à peine besoin de faire ressortir combien ce principe de la région organogène du germe est en opposition avec la théorie de l'hérédité que nous venons d'exposer. Disons tout d'abord qu'il exclut toute intervention efficace des tendances paternelles dans la formation de l'organisation de l'embryon. Cette conséquence à elle seule suffirait pour qu'on ne puisse l'admettre. Mais il se réfute même directement par les résultats d'expériences diverses, qui démontrent l'*isotropie de l'œuf*, pour employer l'expression de Pflüger.

Par isotropie de l'œuf, Pflüger (VII, 50) désigne ce fait que le contenu de l'œuf ne présente pas une disposition fixe telle que l'on puisse ramener les différents organes de l'embryon à telle ou telle partie de l'œuf. C'est ce que prouvent des expériences sur les œufs de la Grenouille. Comme ces œufs sont formés d'un hémisphère animal, pigmenté de noir, et d'un hémisphère végétatif, plus dense et clair, ils prennent immédiatement après la fécondation une position d'équilibre déterminée dans l'eau : l'hémisphère noir se trouve toujours vers le haut, de telle sorte que l'axe de l'œuf, qui unit le pôle animal au pôle végétatif, se place verticalement. L'expérimentateur peut placer des œufs qui viennent d'être fécondés dans une position forcée, c'est-à-dire qu'il peut les empêcher de tourner à l'intérieur de la membrane vitelline et de se placer conformément aux lois de la pesanteur. Il peut, par exemple, forcer l'œuf à prendre une position telle que l'axe de l'œuf, au lieu de se placer verticalement, se dispose horizontalement.

Dans ce cas, lorsque la première segmentation commence, le premier plan de segmentation, en dépit de la position de l'œuf, est vertical, son lieu de formation dépendant de la situation du fuseau nucléaire, ainsi que nous l'avons vu page 207. Or le noyau et la portion plus légère du contenu de l'œuf subissent dans l'œuf mis en position forcée des déplacements, que Born (IX, 37) a minutieusement décrits et qui ont pour conséquence d'amener le premier plan de segmentation dans une position verticale. Le premier plan de segmentation peut alors couper l'axe de l'œuf suivant tel ou tel angle. C'est ainsi que Pflüger a vu très souvent que le premier plan de segmentation divisait l'œuf en un blastomère noir et en un blastomère clair. Il est donc manifeste que, dans ce cas, chacun des deux blastomères présentait une composition matérielle toute différente de celle qu'il présente dans la segmentation normale. Néanmoins un tel œuf donne naissance à un embryon normal et, au moment où la corde dorsale et la moelle épinière sont déjà formées, on distingue encore qu'une moitié du corps est plus pigmentée de noir que l'autre. Or, selon que le premier plan de segmentation prend l'une ou l'autre position, les différents organes doivent se former aux dépens de portions différentes du contenu de l'œuf.

D'autres preuves de l'isotropie de l'œuf nous sont fournies par les expériences de Richard et d'Oscar Hertwig (VI, 38), de Boveri (IX, 4), de Driesch (IX, 7) et de Chabry (IX, 5).

R. Hertwig et moi, nous avons constaté que les œufs des Échinodermes se laissent fragmenter en petits morceaux quand on les soumet à des secousses brusques et énergiques. Ces fragments s'arrondissent et peuvent être fécondés par du sperme. Boveri a pu obtenir, à l'aide de semblables fragments fécondés, des larves pigmées.

Driesch est parvenu, par cette méthode des secousses brusques, à séparer l'un de l'autre les deux premiers blastomères d'œufs d'Échinodermes normalement segmentés en deux. En les isolant, il a pu constater qu'aux dépens de chacun de ces blastomères se développent une blastula et une gastrula normales, mais un peu plus petites que d'habitude, et même, dans certains cas, il a obtenu une larve pluteus.

Chabry est arrivé à un résultat semblable, en détruisant par piqûre, dans des œufs segmentés d'Ascidiens, soit l'un des deux premiers blastomères de l'œuf segmenté en deux, soit l'un des quatre blastomères de l'œuf segmenté en quatre. Dans une foule de cas, il est parvenu à obtenir, à l'aide d'œufs ainsi mutilés, des larves complètement normales qui n'étaient dépourvues que d'organes peu importants, tels qu'un otolithe ou une papille adhésive.

Toutes ces expériences démontrent cette loi fondamentale que *le noyau de cellule inclus dans un fragment quelconque du vitellus de l'œuf est encore*

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

capable de déterminer la formation d'un organisme complet. L'isotropie de l'œuf est contraire au principe de la région organogène du germe. Elle est, en outre, une nouvelle preuve en faveur de cette idée que l'idioplasme ne réside pas dans le protoplasme, mais dans le noyau. En même temps elle nous permet de déduire certaines conclusions concernant la structure du protoplasme et de la substance nucléaire.

Le protoplasme doit être formé de particules ou micelles plus semblables et plus lâchement unies les unes aux autres. En effet, les expériences relatées page 309 démontrent que des fragments d'une cellule, pourvus d'un noyau suffisent pour régénérer une cellule normale. En second lieu, des circonstances extérieures peuvent amener le premier plan de segmentation à diviser en deux parties égales le contenu de l'œuf dans les directions les plus variables, sans que pour cela le produit du développement présente rien d'anormal. En troisième lieu, dans les œufs de la Grenouille maintenus dans une position forcée, il se produit, sous l'influence de la pesanteur, des déplacements considérables des substances de l'œuf, sans que pour cela le développement soit troublé. En quatrième lieu, le phénomène de la circulation du protoplasme nous permet de conclure que les micelles sont lâchement unies les unes aux autres; pendant ce phénomène, en effet, les groupes de micelles doivent glisser les uns sur les autres en tous sens et sans ordre apparent. Par contre, la complexité de tout le phénomène de la segmentation nucléaire tend à prouver que la disposition de la substance nucléaire est plus stable.

Naegeli a admis une distinction semblable entre son plasma de nutrition et son idioplasme. « Si la disposition des micelles, dit-il (p. 27, 41), détermine les caractères spécifiques de l'idioplasme, ce dernier doit constituer une substance assez stable, dans laquelle les micelles ne subissent aucun déplacement sous l'action des forces qui agissent dans l'organisme vivant, et dans laquelle la cohésion des micelles est assurée grâce à la multiplication, par intercalation de nouvelles micelles entre les micelles existantes. Le protoplasme ordinaire est, au contraire, un mélange de plasma liquide et de plasma solide, ces deux modifications se transformant facilement l'une en l'autre ; les micelles ou groupements de micelles du plasma solide se déplacent avec la plus grande facilité, ainsi que le prouve la circulation du protoplasme. » Naegeli considère donc comme « une hypothèse, qu'il n'est guère besoin de prouver, que l'idioplasme est répandu dans tout l'organisme, sous la forme d'un réseau continu ».

IV. — Développement des tendances

Si nous admettons qu'il existe dans la cellule une substance spéciale ou idioplasme, il nous reste à rechercher de quelle façon les différents idioblastes deviennent actifs et comment, en se développant, ils donnent à chaque cellule ses caractères spécifiques.

On s'est imaginé que, dans le cours du développement de l'œuf, grâce à la division nucléaire, l'idioplasme se répartirait inégalement au point de vue qualitatif, de sorte que tels caractères se transmettraient à telles cellules et tels autres caractères à telles autres cellules ; puis, plus tard, ces caractères ou tendances prendraient du développement, se déploieraient dans ces cellules. Dans cette manière de voir, le développement de l'organisme consisterait essentiellement à séparer progressivement les diverses tendances ou ébauches qui sont réunies dans l'idioplasme de l'œuf fécondé et à les répartir en leur lieu et en leur temps dans les divers éléments. Seules les cellules destinées à la reproduction future de l'organisme feraient exception et recevraient dans le cours du développement l'ensemble de toutes les tendances héréditaires. On admettrait donc un double mode de répartition de l'idioplasme : une répartition égale ou uniforme opérée par accroissement et division, et une répartition inégale opérée par décomposition en composantes d'inégale valeur.

Il n'est pas facile de se figurer comment pourrait s'accomplir en réalité un semblable processus. Cette hypothèse est, en outre, en contradiction avec les faits connus de la génération et de la régénération ; avec ce fait que, chez les végétaux et chez les animaux inférieurs, à peu près tout amas cellulaire quelconque est capable de régénérer le tout ; avec ce fait encore que des cellules peuvent changer de fonction, ainsi que nous l'apprend l'étude de la régénération des tissus.

Aussi je considère comme beaucoup plus exacte cette idée que j'ai maintes fois défendue (IX, 10 à 13) et qu'admettent aussi Naegeli, de Vries, etc., à savoir qu'en général *toute cellule d'un organisme reçoit de l'œuf fécondé toutes les tendances héréditaires qu'il contient et que sa nature spéciale est due uniquement à ce fait que, selon les circonstances, telles ou telles tendances, tels ou tels idioblastes entrent seuls en activité dans telle ou telle cellule, tandis que les autres tendances ou idioblastes qu'elle a reçus de l'œuf fécondé restent à l'état latent.*

Mais de quelle façon certains idioblastes peuvent-ils devenir actifs et déterminer la nature spéciale d'une cellule ? Deux hypothèses se présentent : l'une dynamique, l'autre matérielle. L'une a été développée par Naegeli (IX, 20) ; l'autre, par de Vries (IX, 30).

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

capable de déterminer la formation d'un organisme complet. L'isotropie de l'œuf est contraire au principe de la région organogène du germe. Elle est, en outre, une nouvelle preuve en faveur de cette idée que l'idioplasme ne réside pas dans le protoplasme, mais dans le noyau. En même temps elle nous permet de déduire certaines conclusions concernant la structure du protoplasme et de la substance nucléaire.

Le protoplasme doit être formé de particules ou micelles plus semblables et plus lâchement unies les unes aux autres. En effet, les expériences relatées page 309 démontrent que des fragments d'une cellule, pourvus d'un noyau suffisent pour régénérer une cellule normale. En second lieu, des circonstances extérieures peuvent amener le premier plan de segmentation à diviser en deux parties égales le contenu de l'œuf dans les directions les plus variables, sans que pour cela le produit du développement présente rien d'anormal. En troisième lieu, dans les œufs de la Grenouille maintenus dans une position forcée, il se produit, sous l'influence de la pesanteur, des déplacements considérables des substances de l'œuf, sans que pour cela le développement soit troublé. En quatrième lieu, le phénomène de la circulation du protoplasme nous permet de conclure que les micelles sont lâchement unies les unes aux autres; pendant ce phénomène, en effet, les groupes de micelles doivent glisser les uns sur les autres en tous sens et sans ordre apparent. Par contre, la complexité de tout le phénomène de la segmentation nucléaire tend à prouver que la disposition de la substance nucléaire est plus stable.

Naegeli a admis une distinction semblable entre son plasma de nutrition et son idioplasme. « Si la disposition des micelles, dit-il (p. 27, 41), détermine les caractères spécifiques de l'idioplasme, ce dernier doit constituer une substance assez stable, dans laquelle les micelles ne subissent aucun déplacement sous l'action des forces qui agissent dans l'organisme vivant, et dans laquelle la cohésion des micelles est assurée grâce à la multiplication, par intercalation de nouvelles micelles entre les micelles existantes. Le protoplasme ordinaire est, au contraire, un mélange de plasma liquide et de plasma solide, ces deux modifications se transformant facilement l'une en l'autre ; les micelles ou groupements de micelles du plasma solide se déplacent avec la plus grande facilité, ainsi que le prouve la circulation du protoplasme. » Naegeli considère donc comme « une hypothèse, qu'il n'est guère besoin de prouver, que l'idioplasme est répandu dans tout l'organisme, sous la forme d'un réseau continu ».

IV. — Développement des tendances

Si nous admettons qu'il existe dans la cellule une substance spéciale ou idioplasme, il nous reste à rechercher de quelle façon les différents idioblastes deviennent actifs et comment, en se développant, ils donnent à chaque cellule ses caractères spécifiques.

On s'est imaginé que, dans le cours du développement de l'œuf, grâce à la division nucléaire, l'idioplasme se répartirait inégalement au point de vue qualitatif, de sorte que tels caractères se transmettraient à telles cellules et tels autres caractères à telles autres cellules ; puis, plus tard, ces caractères ou tendances prendraient du développement, se déploieraient dans ces cellules. Dans cette manière de voir, le développement de l'organisme consisterait essentiellement à séparer progressivement les diverses tendances ou ébauches qui sont réunies dans l'idioplasme de l'œuf fécondé et à les répartir en leur lieu et en leur temps dans les divers éléments. Seules les cellules destinées à la reproduction future de l'organisme feraient exception et recevraient dans le cours du développement l'ensemble de toutes les tendances héréditaires. On admettrait donc un double mode de répartition de l'idioplasme : une répartition égale ou uniforme opérée par accroissement et division, et une répartition inégale opérée par décomposition en composantes d'inégale valeur.

Il n'est pas facile de se figurer comment pourrait s'accomplir en réalité un semblable processus. Cette hypothèse est, en outre, en contradiction avec les faits connus de la génération et de la régénération ; avec ce fait que, chez les végétaux et chez les animaux inférieurs, à peu près tout amas cellulaire quelconque est capable de régénérer le tout ; avec ce fait encore que des cellules peuvent changer de fonction, ainsi que nous l'apprend l'étude de la régénération des tissus.

Aussi je considère comme beaucoup plus exacte cette idée que j'ai maintes fois défendue (IX, 10 à 13) et qu'admettent aussi Naegeli, de Vries, etc., à savoir qu'en général *toute cellule d'un organisme reçoit de l'œuf fécondé toutes les tendances héréditaires qu'il contient et que sa nature spéciale est due uniquement à ce fait que, selon les circonstances, telles ou telles tendances, tels ou tels idioblastes entrent seuls en activité dans telle ou telle cellule, tandis que les autres tendances ou idioblastes qu'elle a reçus de l'œuf fécondé restent à l'état latent.*

Mais de quelle façon certains idioblastes peuvent-ils devenir actifs et déterminer la nature spéciale d'une cellule ? Deux hypothèses se présentent : l'une dynamique, l'autre matérielle. L'une a été développée par Naegeli (IX, 20) ; l'autre, par de Vries (IX, 30).

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Pour expliquer l'activité spécifique de l'idioplasme, Naegeli admet qu' « un groupe déterminé de micelles ou un complexus de groupes de micelles devient actif », c'est-à-dire « entre dans un état d'excitation et de mouvement ».

Pour Naegeli, « cette excitation locale gouverne les phénomènes chimiques et plastiques, en agissant par voie dynamique et en propageant des états vibratoires particuliers à très courte distance ». « Elle engendre du plasma de nutrition en très grande abondance et, à l'aide de ce protoplasme, elle détermine la formation de matières non albuminoïdes, gélatine, élastine, kératine, cellulose, etc., auxquelles elle donne la forme plastique appropriée, nécessaire. » « Les circonstances qui déterminent tel ou tel groupe de micelles de l'idioplasme à entrer en excitation dans le cours de l'ontogenèse sont : la configuration de l'idioplasme, les excitations qu'il reçoit et la place qu'il occupe dans l'organisme en voie de développement. »

Au lieu d'admettre cette hypothèse dynamique, de Vries (IX, 30) admet une influence matérielle. Il suppose que *dans l'idioplasme, tandis que la plupart des idioblastes ou « pangènes »* (de Vries) *restent inactifs, quelques-uns entrent en activité, s'accroissent et se multiplient. Un certain nombre d'entre eux sortent du noyau et s'engagent dans le protoplasme où ils continuent à s'accroître et à se multiplier d'une manière conforme à leur fonction*. Toutefois, l'émigration des idioblastes hors du noyau doit toujours se faire de telle sorte que toutes les espèces d'idioblastes restent néanmoins toujours représentées dans le noyau.

L'hypothèse de de Vries me paraît, pour le moment, l'explication la plus simple ; c'est elle aussi qui est le plus conforme aux faits observés. Nous avons dit, par exemple, que dans la cellule végétale existent des amyloplastes, des chromatophores et des corps chlorophylliens, éléments qui possèdent une fonction spécifique, qui s'accroissent par eux-mêmes, se multiplient et se transmettent d'une cellule à une autre à chaque division cellulaire. C'est ce que de Vries appelle l'*hérédité extranucléaire* (Erblichkeit ausserhalb der Zellkerne). D'après son hypothèse, ces éléments seraient des idioblastes devenus actifs, qui se sont multipliés dans le protoplasme et se sont réunis en unités plus volumineuses ; mais il en existerait, en outre, de semblables, mais inactifs, dans le noyau de la cellule, dans l'idioplasme. Il en serait de même pour les corpuscules centraux.

L'*hypothèse de la pangenèse intracellulaire*, émise par de Vries, atténue cette antithèse bien nette que la théorie de l'hérédité semble établir entre la substance nucléaire et le protoplasme, sans cependant qu'elle diminue le caractère fondamental de cette théorie. *Elle nous montre, en outre, comment une cellule, tout en contenant à l'état latent l'ensemble des caractères de l'organisme tout entier*, peut cependant accomplir une fonction spécifique.

La transmission d'un caractère et son développement sont, comme de Vries le fait remarquer avec raison, *deux pouvoirs différents. La transmission est la fonction du noyau ; le développement, le rôle du protoplasme. Dans le noyau se trouvent représentées toutes les espèces d'idioblastes de l'individu — le noyau est donc l'organe cat-exogène de l'hérédité ; — le protoplasme de toute cellule ne renferme que les idioblastes qui doivent entrer en action et qui peuvent s'y multiplier d'une façon extraordinaire en vue même de son activité.*

Nous avons donc à distinguer deux modes de multiplication des idioblastes : l'un, qui intéresse l'ensemble des idioblastes, conduit à la division nucléaire et à la répartition uniforme des idioblastes dans les deux cellules filles ; l'autre, qui constitue une sorte de multiplication fonctionnelle, n'intéresse que les idioblastes qui entrent en action : ce mode de multiplication est en connexion avec des transformations matérielles des idioblastes et s'accomplit surtout en dehors du noyau, dans le protoplasme.

Nous sommes ainsi amenés à admettre que le protoplasme se compose de très petites unités élémentaires. Divers auteurs sont arrivés à la même conclusion, dans ces derniers temps, en partant d'autres points de vue : Altmann (II, 1), dans sa théorie des bioblastes ; Wiesner (IX, 35), dans son ouvrage récemment paru et intitulé : « Structure élémentaire et accroissement de la substance vivante. »

De même que le noyau, de même le protoplasme est formé par de nombreuses particules matérielles, très petites et différant par leur composition chimique ; ces particules possèdent le pouvoir d'assimiler de la matière, de s'accroître et de se multiplier par division (Omne granulum e granulo, comme s'exprime Altmann). La matière qui sert à leur accroissement est contenue dans le liquide qui imbibe le noyau et le protoplasme et qui renferme à l'état de solution les substances plastiques les plus diverses (matières albuminoïdes, graisses, hydrates de carbone, sels).

Pour les distinguer des idioblastes du noyau, nous pouvons, avec Wiesner, *désigner les unités élémentaires du protoplasme sous le nom de plasomes.*

De même que, d'après la théorie de la pangenèse intracellulaire, les plasomes (idioblastes devenus pour ainsi dire actifs) dériveraient des idioblastes du noyau, de même les plasomes pourraient, à leur tour, constituer le point de départ des produits organiques du protoplasme, en s'unissant à telle ou telle substance, selon leur nature spécifique. Par exemple, certaines espèces de plasomes pourraient engendrer la membrane cellulosique en se combinant avec des hydrates de carbone, et d'autres, des grains d'amidon en se combinant avec de l'amidon. On pourrait donc appeler les premiers, des cellulosoplastes (Zellhautbildner) ; les seconds, des amyloplastes (Stärkebildner).

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ® DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Les phénomènes les plus divers de la vie des cellules peuvent donc être ramenés aux phénomènes vitaux de particules matérielles, de natures diverses, très petites, organisées et capables de se multiplier, particules qui existent à diverses phases de leur activité vitale, dans le noyau, dans le protoplasme et dans les produits organisés du protoplasme.

Wiesner a résumé cette même pensée dans les propositions suivantes : « Les découvertes les plus récentes nous obligent à admettre que le protoplasme renferme d'autres individualités organisées, capables de se diviser et qu'il consiste lui-même exclusivement en de tels éléments. » « L'accroissement de l'organisme est la conséquence de la division de ces éléments » et « tous les phénomènes vitaux qui s'accomplissent dans l'organisme sont en connexion étroite avec ces éléments, qui méritent, par conséquent, d'être considérés comme les véritables organes élémentaires de la vie ».

BIBLIOGRAPHIE IX

1 R.-S. Bergh. *Kritik einer modernen Hypothese von der Uebertragung erblicher Eigenschaften. Zoolog. Anzeiger.* 1892.
2 Blumenbach. *Ueber den Bildungstrieb und das Zeugungsgeschäft*, 1781.
3 Bonnet. *Considérations sur les corps organisés.* Amsterdam, 1762.
4 Boveri. *Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Gesellschaft f. Morphol. u. Physiol. zu München*, 1889.
5 Chabry. *Contribution à l'embryologie normale et tératologique des Ascidies simples.* Journal de l'anat. et de la phys., 1887.
6 Darwin. *De la variation des animaux et des plantes à l'état domestique.* Paris 1879.
7 Driesch. *Entwicklungsmechanische Studien. Der Werth der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermenentwicklung. Experimentelle Erzeugung von Theil- und Doppelbildungen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie*, Bd. LIII, Leipzig, 1891.
8 Haeckel. *Generelle Morphologie.*
— *Die Perigenesis der Plastidule.*
9 V. Hensen. *Die Grundlagen der Vererbung nach dem gegenwärtigen Wissenskreis. Landwirthschaftl. Jahrbücher.* Bd. XIV, 1885.
10 Oscar Hertwig. *Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung.* Jena, 1884.
11 Oscar Hertwig. *Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für celluläre Streitfragen. Archiv f. wissenschaftl. Anatomie.* Bd. XXXVI, 1890.
12 Oscar Hertwig. *Urmund und Spina bifida. Archiv f. mikrosk. Anatomie.* Bd. XXXIX. 1892.
13 Oscar Hertwig. *Aeltere und neuere Entwicklungstheorieen*, 1872.
14 W. His. *Die Theorieen der geschlechtlichen Zeugung. Archiv f. Anthropologie.* Bd. IV, et V, 1871, 1872.
15 W. His. *Unsere Körperform u. das physiologische Problem ihrer Entstehung. Briefe an einen befreundeten Naturforscher.* 1874.
16 Kölliker. *Bedeutung der Zellkerne für die Vorgange der Vererbung. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie*, Bd. XLII.
Kölliker. *Das Karyoplasma und die Vererbung. Eine Kritik der Weismann'schen Theorie von der Continuität des Keimplasmas. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie*, Bd. XLIV, 1886.

17 Loeb. *Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere. Organbildung u. Wachsthum*, 1892.
18 Johannes Müller. *Handbuch der Physiologie des Menschen.*
19 Joseph Müller. *Ueber Gamophagie. Ein Versuch zum weiteren Ausbau der Theorie der Befruchtung u. Vererbung*, Stuttgart, 1892.
20 Naegeli. *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre.* München, 1884.
21 Nussbaum. *Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. Archiv f. mikrosk. Anatomie.* Bd. XVIII.
Nussbaum. *Ueber die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung, ein Beitrag zur Lehre von der Vererbung. Archiv f. mikrosk. Anatomie*, Bd. XXIII.
22 Pflüger. *Loc. citat.*, chap. VII.
23 Roux. *Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo im Froschei. Zeitschrift f. Biologie.* Bd. XXI, 1885.
24 Roux. *Ueber die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch die Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln. Virchow's Archiv.* Bd. CXIV, 1888.
25 Sachs. *Ueber Stoff und Form von Pflanzenorganen. Arbeiten des botan. Instituts. Würzburg.* Bd. II et III.
26 Spencer. *Die Principien der Biologie.* Traduction allemande de *Vetter*, 1876.
27 Strasbürger. *Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung.* Jena, 1884.
28 Strasbürger. *Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreich, nebst einem Anhang über Befruchtung.* Jena, 1888.
29 Vöchting. *Ueber Organbildung im Pflanzeireich.* Bonn, 1878.
30 Hugo de Vries. *Intracellulare Pangenesis.* Jena, 1889.
31 Weismann. *Ueber Vererbung*, 1883.
Weismann. *Die Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung*, 1885.
32 Weismann. *Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selectionstheorie*, 1886.
33 Weismann. *Ueber die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung.* 1887. Les mémoires 31, 32 et 33 ont été traduits en français dans : « Essais sur l'hérédité et la sélection naturelle ». Paris, 1892.
34 Weismann. *Amphimixis oder die Vermischung der Individuen.* Jena, 1891.
35 Wiesner. *Die Elementarstructur und das Wachsthum der lebenden Substanz.* 1892.
36 Caspar Friedr. Wolff. *Theorie von der Generation*, 1764.
37 Born. *Ueber den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Arch. f. mikrosk. Anatomie*, Bd. XXIV.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

TABLE ALPHABÉTIQUE

A

Abies pectinata, 208.
Absorption des couleurs d'aniline, 130.
Accoutumance à l'excitation, 89.
Accroissement par apposition, 161.
Accroissement par intussusception, 161.
Acetabularia, 162, 266, 288.
Acide malique (action sur les anthérozoïdes des Fougères), 112.
Acide nucléinique, 41.
Actinies, 135, 307.
Actinophrys, 89, 101.
Actinosphærium, 34, 101, 149, 191.
Action chlorophyllienne (anesthésie), 109.
Action consécutive à l'excitation, 89.
Adamsia Rondeleti, 307.
Adénine, 41.
Aethalium septicum, 18, 29, 64, 89, 93, 94, 104, 105, 110, 111, 112.
Affinité sexuelle, 272, 282.
Affinité sexuelle (causes), 285.
Affinité sexuelle (essai d'explication), 297.
Affinité sexuelle (influence des circonstances extérieures), 294.
Albumine circulante, 31.
Aleurone, 151.
Algues, 33, 52, 90, 95.
Aloe verrucosa, 305.
Amibe, 28, 89, 91, 101, 103, 104, 105, 310.
Amidon, 125.
Amidon (formation), 140.
Amidon (grains), 153.
Amidon (structure des grains), 155.
Amidon (transformation chimique), 142.
Amidon animal, 144.
Amitose, 195.
Amæba proteus, 64.
Amphiaster, 183.
Amphibiens (vésicule germinative), 49.
Amphipyrénine, 43.
Amyloplastes, 153.
Anagallis, 292.
Animalculistes, 316.
Annélides, 150.
Anodonta, 50, 51.
Antipode polaire, 175.
Anthérozoïdes des Characées, 114.
Anthérozoïdes des Fougères, 76, 112.
Anthérozoïdes des Hépatiques, 114.
Anthérozoïdes des Mousses, 114.
Apogamie, 281.
Archoplasme, 180.
Aroïdées, 123.
Arthropodes (segmentation de l'œuf), 219.
Ascaris megalocephala, 180, 189, 194, 325.
Ascaris megalocephala (division de réduction), 223.
Ascaris megalocephala (division des spermatomères), 222.
Ascaris megalocephala (fécondation de l'œuf), 244.
Ascaris megalocephala (noyau de la spermatomère), 47, 51.
Ascaris megalocephala (spermatozoïde), 45,
Ascaris nigrovenosa (segmentation de l'œuf), 205.
Assimilation, 125.
Asteracanthion, 51, 189.
Autofécondation, 288.
Azalea, 292.
Azolla, 130.

B

Bacille du charbon, 116.
Bacillus anthracis (sa résistance), 91.
Bacillus pyocyaneus, 116.
Bactéries, 53, 110, 112.
Bactéries anaérobies, 122.
Bacterium termo, 114.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Balantidium elongatum, 78.
Basidiobolus ranarum, 275.
Bioblastes, 24.
Botrydium, 38, 266.
Botrydium (influence de la lumière), 96.
Bourgeonnement, 215.
Brassica oleracea, 306.
Bryopsis, 266.

C

Capsules urticantes des Cœlentérés, 157.
Carex panicea, 305.
Carica papaya, 144.
Caulerpa, 38, 162, 303.
Cellule, 3, 12.
Cellule (activité formatrice), 138.
Cellule (définition de Schleiden-Schwann), 7.
Cellule (définition de Schultze), 9.
Cellule (division), 168, 174, 180, 182, 185.
Cellule (historique de la formation), 168.
Cellule (son pouvoir d'élection), 128, 130.
Cellule (vie de la), 61.
Cellule caliciforme, 35, 150.
Cellule cartilagineuse, 31.
Cellules ciliées, 78.
Cellules de la cornée, 37.
Cellules des points végétatifs, 30.
Cellules flagellées, 74.
Cellules géantes, 197, 230.
Cellules géantes de la moelle osseuse, 38.
Cellules glandulaires des Insectes, 37.
Cellules hépatiques, 38.
Cellules lymphatiques, 135, 196.
Cellules pigmentées de la rétine (influence de la lumière), 94.
Cellules polaires (formation), 215, 224.
Cellules sexuelles, 254.
Cellules végétales, 31.
Cellules végétales (division), 185.
Cellules végétales (influence de la chaleur), 92.
Cellules végétales (influence du froid), 90.
Cellules végétales mobiles (mécanisme du mouvement), 75.
Cellulose, 158.
Centres attractifs, 172.
Centrosomes, 53, 172.
Ceratium tripos, 45.
Ceratophyllum, 68.
Céphalopodes, 95.
Champignons, 38, 52.
Champ polaire, 175.
Chara, 67, 92, 104, 162.
Characées, 67, 123, 199.
Characées (conjugaison et différenciation sexuelle), 268.
Charpente nucléaire, 45.
Chilodon cucullus, 81.
Chilomonas, 103.
Chimiotaxie, 109.
Chimiotropisme, 87, 109, 115.
Chimiotropisme négatif, 109, 112.
Chimiotropisme positif, 109.
Chimisme de la cellule, 119.
Chironomus (noyaux de la larve), 47, 186.
Chitine, 164.
Chondrioderma difforme, 29.
Chlorophylle, 125, 154.
Chlorophylle (influence de la lumière), 98.
Chloroplastes, 153.
Chromatine, 39.
Chromatophores, 94.
Chromoplastes, 154.
Chromosomes, 171.
Cils vibratiles, 73.
Cilioflagellate (noyau), 45.
Circulation du protoplasme, 68.
Circulation du protoplasme (influence de la température), 92.
Cirres des infusoires, 78.
Cladophores, 38, 39.
Closterium, 225.
Closterium (conjugaison), 261.
Cœlentérés, 67, 83, 135, 149.
Coleps, 103.
Colpoda, 103.
Conduction de l'excitation, 88.
Cône d'attraction, 241.
Congélation du protoplasme végétal, 90.
Conjuguées (conjugaison), 261.
Conifères, 157.
Corde dorsale, 35, 150.
Corps chlorophylliens, 153.
Corps chlorophylliens (influence de la lumière), 99.
Corps nucléiniens, 48.
Corps cellulaire (division), 179.
Corpuscules blancs du sang, 28.
Corpuscule central, 53, 172.
Corpuscule central (division), 55.
Corpuscule central (origine nucléaire), 55.
Corpuscule central des cellules de la larve de Salamandre, 54.
Corpuscule central des cellules lymphatiques, 54.
Corpuscule central des cellules pigmentées, 54.
Corpuscules de direction, 215.
Corpuscules intermédiaires, 179, 188.

Corpuscules lymphatiques, 28, 37, 91, 92, 101, 104.
Corpuscules polaires, 53, 172.
Corpuscules polaires (division), 180.
Corpuscules polaires (origine), 192.
Corpuscules rouges du sang des Mammifères, 52.
Cosmarium, 225.
Cosmarium (conjugaison), 263.
Corydalis cava, 221, 289.
Croisement unilatéral, 292.
Cryptomonas, 103.
Cuticules, 164.
Cutleria (affinité sexuelle), 282.
Cutlériacées (conjugaison), 268.
Cyclas cornea, 50.
Cycle de génération, 236.
Cyclops, 225.
Cypripedium insigne, 305.
Cyte, 52.
Cytoblaste, 168.
Cytoblastème, 7, 168.
Cytode, 52.

D

Degré de sensibilité pour la lumière, 96.
Desmidiacées, 225.
Deutoplasme, 27.
Diapédèse, 115.
Diastase, 143.
Diatomées, 66.
Diatomées (conjugaison), 265.
Différenciation sexuelle (première manifestation), 261.
Difflugia, 311.
Digestion intracellulaire, 135.
Division amitosique, 195.
Division cellulaire (influence des facteurs extérieurs), 225.
Division de réduction, 221.
Division nucléaire (figures anormales), 225.
Division nucléaire par étranglement, 170, 195.
Dreissena polymorpha, 51.
Drosera, 144.

E

Eau d'adhésion, 58.
Eau de capillarité, 58.
Eau de constitution, 58.
Eau de cristallisation, 58.
Echanges nutritifs (phénomènes chimiques), 139.
Echinodermes, 131, 293, 295.
Echinodermes (affinité sexuelle), 284.
Echinodermes (fécondation de l'œuf), 240.
Echinodermes (œufs), 90, 182.
Echinodermes (vésicule germinative), 48.
Ectocarpus, 276.
Ectoplasme, 16.
Élimination des substances gazeuses, 121.
Élimination des substances liquides, 127.
Enclaves de la cellule, 27, 31, 35.
Énergie cinétique, 119.
Énergie potentielle, 119.
Énergie spécifique, 87.
Epistylis umbellaria, 253.
Eschscholtzia, 297.
Étoile, 172.
Étoile mère, 176.
Eudorina, 237.
Eudorina elegans (reproduction sexuelle), 271.
Euglena viridis (influence de la lumière), 95.
Euglypha, 191.
Euplotes Charon, 82.
Excitants chimiques, 105.
Excitants électriques, 100.
Excitants lumineux, 94.
Excitants mécaniques, 104.
Excitants thermiques, 89.
Excitations chimiques, 106.

F

Fabricia (œuf), 204.
Fabricia (segmentation de l'œuf), 215.
Fécondabilité, 272, 273.
Fécondabilité (essai d'explication), 297.
Fécondation (définition), 260.
Fécondation (morphologie), 240.
Fécondation (phénomènes et essence), 236.
Fécondation (physiologie), 272.
Fécondation interne, 241.
Fécondation isogame, 266.
Fécondation oogame, 266.
Ferments, 121, 143.
Ferment inversif, 143.
Ferment salivaire, 143.
Ferment saponifiant, 144.
Fibrilles musculaires, 165.
Fibrilles nerveuses, 165.
Figure de division, 173.
Figure radiée, 172.
Filaments unissants, 178, 187.
Flagellates, 95, 111, 112.
Flagellum, 74.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Fonction chlorophyllienne, 126, 140.
Force de tension, 119.
Force vive, 119.
Formations cuticulaires, 164.
Fouets vibratiles, 73.
Fougères, 281.
Fragmentation nucléaire, 195.
Fritillaria imperialis, 186.
Fritillaria imperialis (fécondation), 246.
Fritillaria imperialis (noyau), 47.
Fritillaria persica, 187.
Fucacées (conjugaison et différenciation sexuelle), 268.
Fucus, 292.
Fucus nodosus, 129.
Fucus serratus, 129.
Fucus vesiculosus, 129.
Funaria hygrometrica, 310.
Fuseau central, 191.
Fuseau nucléaire, 172.
Fuseau nucléaire (origine et structure), 190.

G

Galvanotropisme, 87, 102.
Galvanotropisme négatif, 103.
Galvanotropisme positif, 103.
Gamétange, 266.
Gamètes, 266.
Gemmules, 319.
Génération alternante, 239.
Géotropisme, 87.
Glœocapsa, 162, 163.
Glœocystis, 163.
Globuline, 18.
Gluten, 151.
Glycogène, 143, 150.
Gonium, 76.
Grains de pollen, 246.
Graisses (formation), 140, 150.
Graisses (transformation chimique), 144.
Granulations pigmentaires, 151.
Granulations vitellines, 151.
Granules d'Altmann, 24, 43.
Grégarines (conjugaison), 265.
Grenouille, 131, 136.
Grenouille (œuf), 185, 204.
Grenouille (œuf, expériences de Pflüger), 207.
Grenouille (segmentation de l'œuf), 213.
Gromia oviformis, 30, 65.
Groupements micellaires, 58.
Gryllotalpa, 225.
Guanine, 41, 151.

H

Halteria, 103.
Héliotropisme, 87, 102.
Helix, 51.
Hérédité extranucléaire, 338
Hyaloplasme, 16.
Hybridation, 291.
Hydrocharis morsus ranæ, 67.
Hydrodiktyon, 275.
Hydrotropisme négatif, 111.
Hydrotropisme positif, 111.
Hypoxanthine, 41.

I

Idioblastes, 319.
Idioplasme, 318, 323.
Incorporation des substances gazeuses, 121.
Incorporation des substances liquides, 127.
Incorporation des substances solides, 134.
Incrustation, 160.
Infusoires, 37, 95, 111, 112, 134, 191, 225, 237, 288, 310.
Infusoires (dégénérescence sénile), 249.
Infusoires (épidémie de conjugaison), 249.
Infusoires (fécondabilité), 273.
Infusoires (fécondation ou conjugaison), 248.
Infusoires ciliés (mouvements), 79.
Inhibition par anesthésie, 108.
Intussusception, 58.
Invertine, 143.
Irritabilité du protoplasme, 86.
Karyokinèse, 171.

L

Lacrymaria, 311.
Lamelles vitellines, 151.
Laminaria digitata, 129.
Larves de Salamandre, 37.
Lemna, 130.
Lemna trisulca (influence de la lumière), 99.
Leptothrix, 90.
Leucocytes (irritabilité chimique), 115.
Leucophrys patula, 237.
Leucoplastes, 153.
Lignification, 160.
Lignine, 160.
Liliacées, 195.
Lilium Martagon (fécondation), 246.

Linine, 42, 46.
Lobelia, 289.
Lychnis, 292.

M

Macrogamètes, 253.
Malvacées, 289.
Mamelon de conception, 241.
Mammifères, 131, 136.
Masse filaire, 24.
Masse interfilaire, 24.
Matériaux de consommation, 27.
Matériaux permanents, 27.
Membrane cellulaire, 9, 30, 158.
Membrane cellulosique, 31.
Membrane cellulosique (formation), 145.
Membrane cellulosique (mode d'accroissement), 161.
Membrane cellulosique (origine), 188.
Membrane cellulosique (ponctuations), 160.
Membrane cellulosique (sculptures), 160.
Membrane cellulosique (structure), 158.
Membrane nucléaire, 43.
Membranes ondulantes des Infusoires, 78.
Mérotomie, 309.
Mesocarpus (influence de la lumière), 98.
Métamorphose progressive, 119, 120.
Métamorphose régressive, 119.
Micelles, 20, 56.
Microgamètes, 253.
Microgromia socialis, 73.
Microsomes, 16.
Mimosa pudica (anesthésie), 107.
Mirabilis, 292.
Mitome, 24.
Mitose, 171.
Mitoses pluripolaires, 229.
Monère, 52.
Monjeotia (conjugaison), 264.
Monothalames, 38.
Mort par la chaleur, 89.
Mort par le froid, 90.
Mouvement amœboïde, 62.
Mouvement circulatoire du protoplasme, 64.
Mouvements chimiotropiques, 109.
Mouvement de glissade, 66.
Mouvements des émulsions d'huiles, 70 à 73.
Mouvements des Infusoires ciliés, 79.
Mouvement des spermatozoïdes, 77.
Mouvements des vacuoles contractiles, 80.
Mouvements des zoospores, 75.
Mouvement du protoplasme, 62.
Mouvement du protoplasme (explication), 69.
Mouvement du protoplasme des Amibes, 63.
Mouvement du protoplasme des cellules végétales, 67.
Mouvement du protoplasme des corpuscules lymphatiques, 63.
Mouvement du protoplasme des Myxomycètes, 64.
Mouvement du protoplasme des Rhizopodes, 65.
Mouvements passifs des cellules, 83.
Mouvements provoqués par les excitants lumineux, 94.
Mouvements vibratiles, 73.
Mucus végétal, 7.
Multiplication asexuée, 238.
Multiplication cellulaire (différents modes), 201.
Multiplication cellulaire (lois générales), 201.
Multiplication végétative, 238.
Mycoderma aceti, 140.
Myxomycètes, 28, 38, 52, 92, 93, 101, 111, 144.

N

Najades, 50.
Narcose, 126.
Nepa, 308.
Nephelis, 189.
Nicotiana, 294.
Nitella, 68, 92.
Noctiluque, 67, 217.
Noctiluque (conjugaison), 261.
Nœuds du réseau nucléaire, 46.
Noyau, 5, 10, 12.
Noyau (composition chimique), 39.
Noyau (définition), 37, 44.
Noyau (dégénérescence), 225, 231.
Noyau (division), 170.
Noyau (division directe), 170, 195.
Noyau (division indirecte), 170, 174, 180, 182, 185.
Noyau (forme, grandeur, nombre), 37.
Noyau (historique), 36.
Noyau (multiplication endogène), 170, 199.
Noyau (son rôle dans l'activité formatrice), 304.
Noyau (structure), 43.
Noyau annulaire, 198.
Noyau de segmentation, 243.
Noyau ovulaire, 242.
Noyau perforé, 198.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN ®
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Noyau spermatique, 241.
Nucléine, 18, 36, 39, 46.
Nucléine (coloration), 40.
Nucléoles, 49, 175.
Nucléoles (sort), 194.
Nucléoles accessoires, 50.
Nucléole principal, 50.
Nucléoles vrais, 41.

O

Oedogonium, 33.
Œuf (isotropie), 334.
Œuf à pôles différenciés, 203.
Œuf centrolécithe, 219.
Œuf d'Ascaris, 35.
Œufs d'été, 278.
Œufs d'hiver, 278.
Œuf de poule, 123.
Œuf des Cœlentérés (accroissement), 307.
Œufs des Echinodermes, 226.
Œuf des Echinodermes (anesthésie), 107.
Œuf des Insectes (accroissement), 308.
Œuf mûr, 52.
Œuf mûr (formation), 224.
Œuf ovarien des Poissons, Amphibiens et Reptiles, 38.
Œuf parthénogénétique, 238.
Œuf télolécithe, 219.
Onychrodromus grandis, 237.
Opalina ranarum, 38, 103.
Orbitolithes, 104.
Orchidées, 289.
Organisme élémentaire, 9.
Organismes élémentaires dépourvus de noyau, 52.
Oscillariées, 66, 90.
Oscillariées (noyau), 53.
Osmose, 131.
Ostéoclastes, 38.
Ovistes, 316.
Ovocentre, 242.

P

Pandorina, 237.
Pandorina morum (reproduction sexuelle), 270.
Pangènes, 319.
Pangenèse intracellulaire, 338.
Paralinine, 43.
Paramécies, 111.
Paramitome, 24.
Paramœcium aurelia, 78, 80, 81, 102.
Paramœcium caudatum, 80.
Paranucléine, 41.
Paranucléine (coloration), 42.
Paraplasme, 27.
Parthénogenèse, 277.
Pelomyxa, 101.
Pelomyxa palustris, 94.
Peloton nucléaire, 174.
Pepsine, 144.
Peptonisation, 144.
Péridinium, 103.
Péronosporées (affinité sexuelle), 283.
Petromyzon (segmentation de l'œuf), 214.
Phaeosporées (conjugaison), 267.
Phagocytes, 136.
Phagocytose, 136.
Phajus grandifolius, 153.
Phanérogames, 225, 290.
Phanérogames (fécondation), 246.
Photophilie, 97.
Phronima, 37.
Phronimella, 38.
Phyllirhœ, 136, 192.
Phylloxera vastatrix, 276.
Pinnularia, 110.
Planorbis (segmentation de l'œuf), 212.
Plaque cellulaire, 179, 187.
Plaques vitellines, 151.
Plasma de nutrition, 323.
Plasmodium, 29.
Plasmolyse, 69, 133.
Plassomes, 146, 339.
Plastine, 18.
Podophrya gemmipara, 199.
Podophrya gemmipara (bourgeonnement), 216.
Poils aériens des végétaux (développement), 306.
Poils étoilés (développement), 306.
Poils radicaux des végétaux (développement), 306.
Point végétatif (division cellulaire), 208.
Pôle animal, 203.
Pôle végétatif, 203.
Polythalames, 38, 52.
Polyspermie, 108, 230.
Poule (œuf), 204.
Poule (segmentation de l'œuf), 217.
Primula, 292.
Processus vital (définition de Pflüger).
Propagation de l'excitation, 88.
Protoplasme, 7, 28.
Protoplasme (caractères physiques), 15, 19.
Protoplasme (composition chimique), 17.
Protoplasme (couche alvéolaire), 22.
Protoplasme (influence de la chaleur), 92.

Protoplasme (influence des courants galvaniques), 100.
Protoplasme (influence des excitants mécaniques), 104.
Protoplasme (influence des excitants chimiques), 105, 106.
Protoplasme (isotropie), 333.
Protoplasme (narcotiques), 107.
Protoplasme (notion), 13.
Protoplasme (produits externes), 158.
Protoplasme (produits internes), 27, 147.
Protoplasme (son rôle dans l'assimilation), 144.
Protoplasme (structure), 19, 21, 26.
Protoplasme des corpuscules lymphatiques, 28.
Protoplasme des Myxomycètes, 28
Protoplasme des Radiolaires, 34.
Protoplasme des Rhizopodes, 30.
Protoplasme granuleux, 16.
Protoplasme pariétal des cellules végétales, 67.
Protozoaires (squelette interne), 152.
Pseudopodes, 28.
Pseudopodes (formation), 63.
Pterotrachea, 192.
Ptyaline, 143.
Pyrénine, 41.
Pyrrhocoris, 225.

Q

Quadrille des centres, 243.

R

Radiation protoplasmique, 172.
Radiolaires, 38, 152.
Radiolaires (sporaison), 221.
Rana, 293.
Ranatra, 308.
Réaction (définition), 87.
Réactions spécifiques, 88.
Reproduction sexuelle (cause), 259.
Reproduction sexuelle (formes primitives), 261.
Réseau nucléaire, 45.
Reseda, 289, 297.
Respiration, 120, 122.
Respiration interne, 123.
Respiration intramoléculaire, 124.
Respiration pulmonaire, 123.
Résultat de l'excitation (définition), 87.
Rhéotropisme des Myxomycètes, 64.
Rhizopodes, 91, 92, 104, 105, 134, 310.
Rhizopodes (structure), 30.
Rhododendron, 292.
Rhynchonema, 289.
Ricinus, 68.
Rigidité par la chaleur, 91.
Rigidité par le froid, 91.
Rivulariées, 162.
Rotation du protoplasme, 67.
Rotation du protoplasme en jet d'eau, 68.

S

Sac embryonnaire des Phanérogames (division cellulaire), 220.
Saccharomyces cerevisiæ (anesthésie), 108.
Saccharomycètes, 122.
Sagitta (segmentation de l'œuf), 212.
Salamandra maculata, 46, 174, 189, 225.
Salamandra maculata (spermatozoïde), 44.
Saprolégniées (division du sporange), 221.
Saprolegnia, 306.
Sarcode, 8, 30.
Schizochlamys gelatinosa, 162.
Schizomycètes, 115, 122, 140.
Segmentation inégale, 213.
Segmentation nucléaire. 170, 171.
Segmentation nucléaire (historique et questions controversées), 188.
Segmentation partielle, 217.
Segmentation totale, 211.
Segments nucléaires, 171.
Segments nucléaires (individualité propre), 181.
Segments nucléaires (scission longitudinale), 177.
Seuil de l'irritation, 113.
Silene, 292.
Sillon frangé, 185.
Siphonées, 38.
Soleil, 172.
Solution micellaire, 57.
Solution moléculaire, 57.
Spermatozoïde (mécanisme du mouvement), 77.
Spermatozoïde (noyau du), 44.
Spermatozoïde des Échinodermes (anesthésie), 107.
Spermatozoïdes de Salamandre et de Triton, 77.
Spermocentre, 242.
Sphère attractive, 54, 172, 180.
Sphère rayonnante, 54.
Sphères vitellines, 151.
Spirem, 174.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Spirillum undulata, 114.
Spirichœte plicatilis, 110.
Spirogyra, 130, 134, 267, 310.
Spirogyra (conjugaison), 265.
Spirogyra (noyau), 48.
Spirostomum ambiguum, 79, 84.
Sporange, 266.
Spores, 221, 238.
Spore de copulation, 262.
Spores endogènes des bacilles (leur résistance), 90.
Spores sexuées, 266.
Staphylococcus pyogenes, 116.
Stentor, 81, 103.
Strongylus auricularis (segmentation de l'œuf), 205.
Structure moléculaire des corps organisés, 55.
Stylonichia, 311.
Stylonichia pustulata, 237.
Subérine, 160.
Subérisation, 160.
Substances albuminoïdes (formation), 140
Substances colloïdes, 56.
Substances cristalloïdes, 56.
Substances de réserve, 27.
Substance fécondante, 258.
Substance filamenteuse, 24.
Substance formatrice, 13.
Substance héréditaire, 318.
Substance héréditaire (équivalence), 324.
Substance héréditaire (son absence d'augmentation d'une génération à l'autre) 329.
Substance héréditaire (sa divisibilité), 332.
Substance héréditaire (sa répartition sur les cellules), 325.
Substances intercellulaires, 30, 165.
Substance intergranulaire d'Altmann, 25, 43.
Substance intermédiaire, 24.
Substance mucigène, 36, 150.
Substance nucléaire, 36.
Substances protéiniques, 18.
Substances sécrétées, 27.
Substance vivante (instabilité chimique).
Suc cellulaire, 7, 19, 34, 147.
Suc cellulaire (mouvement giratoire), 8.
Suc nucléaire, 42, 45.
Surfécondation, 108, 230.

T

Tache germinative, 49.
Tache germinative d'Asteracanthion, 51.
Tache germinative des Mollusques, 50.
Tellina, 51.
Températures extrêmes, 89.
Température optimum, 92.
Tendances héréditaires, 323.
Tendances héréditaires (développement), 337.
Téthys, 136.
Tétraspora (influence de la lumière), 95.
Thalassicoles, 199.
Théorie alvéolaire du protoplasme, 21.
Théorie cellulaire, 3, 4.
Théorie de l'emboîtement des germes, 317.
Théorie de l'épigenèse, 315.
Théories de l'hérédité, 313.
Théorie de l'hermaphroditisme des noyaux, 257.
Théorie de la préformation, 315.
Théorie des grumeaux, 9.
Théorie des plasmas ancestraux, 330.
Théorie du protoplasme (historique), 7.
Théorie du remplacement, 257.
Théorie du vitalisme, 86.
Théorie filaire du protoplasme, 23.
Théorie granulaire du protoplasme, 24, 43.
Théorie micellaire de Naëgeli, 20, 56.
Théorie réticulaire du protoplasme, 20.
Tonoplaste, 149.
Trachelomonas, 103.
Tradescantia, 35, 68, 89, 90, 92, 100, 104, 123, 199.
Trianea bogotensis, 67.
Triton, 131.
Trophoplastes, 152.
Tube pollinique, 246.
Tuberculine, 116.
Turgescence des tissus végétaux, 133.

U

Ulothrix, 76, 266.
Ulothrix (influence de la lumière), 96.
Unio, 50.
Unités de la vie, 3.
Unités élémentaires, 3.
Unités physiologiques, 319.
Urocentrum, 103.
Urtica, 92.
Utricule primordiale, 31.

V

Vacuoles, 31, 34, 148.
Vacuoles contractiles, 149.
Vacuoles contractiles des Ciliés, 80.

Vacuoles contractiles des Ciliés (leur signification), 82.
Vacuoles de formation, 81.
Vallisneria, 89, 92.
Vallisneria spiralis, 67.
Vampyrelles, 52.
Vanilline, 160.
Vitalisme physique, 86.
Vitelline, 151.
Vorticella microstoma, 81.
Vaucheria, 38, 303, 306, 370.
Verbascum, 289.
Vésicule germinative, 49.
Volvocinées (conjugaison et différenciation sexuelle), 269.
Volvox globator (reproduction sexuelle), 272.
Vorticella mikrostoma (affinité sexuelle), 283.
Vorticelles, 37.
Vorticelles (dimorphisme sexuel), 254.
Vorticelles (fécondation ou conjugaison), 253.

X

Xanthine, 41.
Xanthophylle, 125.

Z

Zooglée, 24.
Zoospores, 8, 74, 95, 97, 265.
Zoospores (formation), 33.
Zoospores (influence de la lumière), 95, 97.
Zygnémacées (conjugaison), 263.
Zygote, 262.

BIBLIOTECA
1000452

Tours. — Imp. Deslis Frères.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

1030000680