

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'étranguait 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 dérobaux 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), STRASBÜRGER (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 occupons 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.

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 l'ine 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 accru 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 FLEMING, 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.

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 nucléiennes (Fig. 75, A), réparties partout sur la charpente de linine, se resserrent en certains points et se disposent en de fins filaments onduleux,

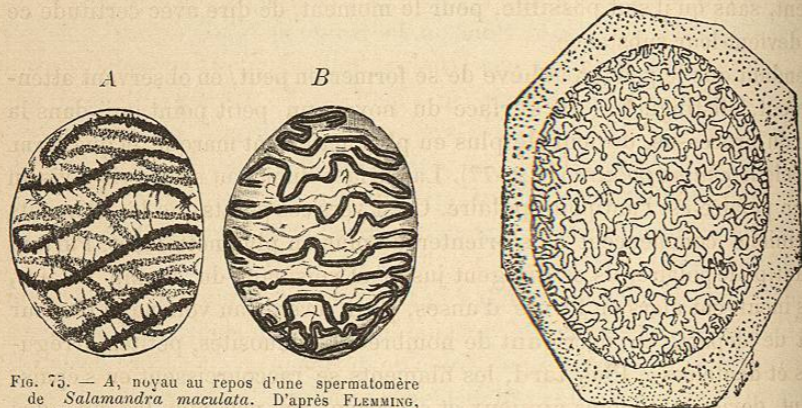


FIG. 75. — A, noyau au repos d'une spermatomère de *Salamandra maculata*. D'après FLEMMING, pl. 23, fig. 1. Figure empruntée à HATSCHER. B, noyau d'une spermatomère de *Salamandra maculata*. Stade du peloton. Le filament nucléaire montre déjà la scission longitudinale. Schéma d'après FLEMMING, pl. 26, fig. 1. Figure empruntée à HATSCHER.

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.

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

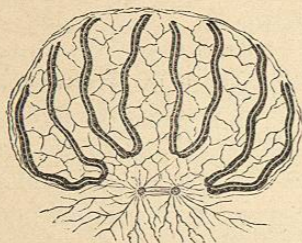


Fig. 77. — Représentation schématique d'un noyau avec champ polaire dans lequel naissent deux corpuscules polaires et le fuseau. D'après FLEMING, pl. 39, fig. 37.



Fig. 78. — 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.

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 radialement 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 FLEMING 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 sensible-

ment 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 FLEMING 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.

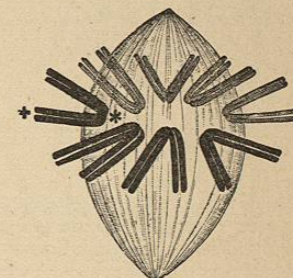


Fig. 79. — Représentation schématique de la segmentation nucléaire, d'après FLEMING. Stade pendant lequel les segments nucléaires sont disposés à l'équateur du fuseau. Figure empruntée à HATSCHKEK.

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 FLEMING, 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

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-

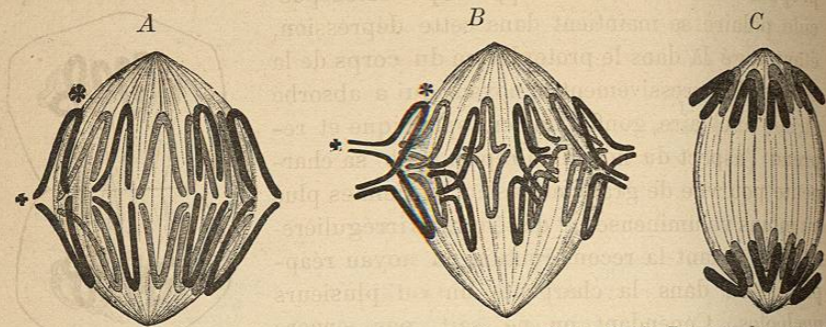


Fig. 80. — Représentation schématique de la segmentation nucléaire, d'après FLEMING. Les segments s'écartent en deux groupes vers les deux pôles. Figure empruntée à HATSCHKE.

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 certi-

tude. 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 nucléiennes 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 FLEMING. Aux dépens des segments filles commence à se former le noyau au repos. Figure empruntée à HATSCHKE.

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. » (FLEMING.) 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 FLEMING (VI, 13, II) appelle *corpuscules intermédiaires* et qu'il considère comme l'équivalent probable de la plaque cellulaire, qui est mieux développée chez les végétaux.