

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 phéno-



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.

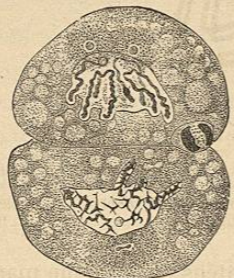


FIG. 83. — Œuf d'*Ascaris megalocephala* segmenté en deux. Les noyaux se préparent à la division; les corpuscules polaires sont divisés. D'après BOVERI, pl. IV, fig. 75 et 76.



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 NEY, pl. VI, fig. 13.

mène 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*.

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

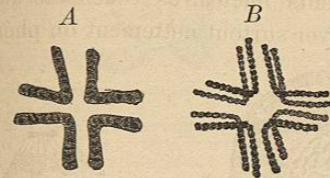


FIG. 85. — A. Quatre segments nucléaires mères vus par le pôle de la figure nucléaire. D'après VAN BENEDEN et NEY, pl. VI, fig. 16. B. Scission longitudinale des quatre segments nucléaires mères en huit segments nucléaires filles. D'après VAN BENEDEN et NEY, pl. VI, fig. 17.

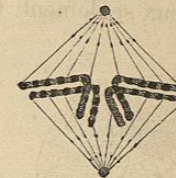


FIG. 86. — Composition du fuseau en deux demi-fuseaux, dont les fibres se fixent sur les segments nucléaires filles. D'après VAN BENEDEN et NEY, pl. VI, fig. 8.

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.

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

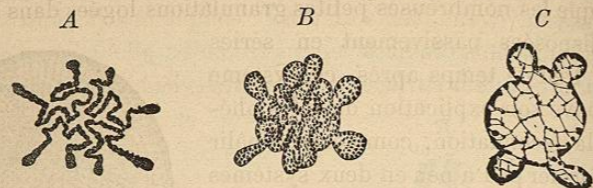


FIG. 87. — A. Un groupe de quatre segments nucléaires filles, vu du pôle; les renflements terminaux des anses sont très nettement marqués. D'après VAN BENEDEN et NEY, pl. VI, fig. 19. B. Reconstruction du noyau aux dépens des quatre segments nucléaires filles. Figure schématique d'après VAN BENEDEN et NEY, pl. VI, fig. 20. C. Stade de repos du noyau, vu du pôle. D'après VAN BENEDEN et NEY, 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

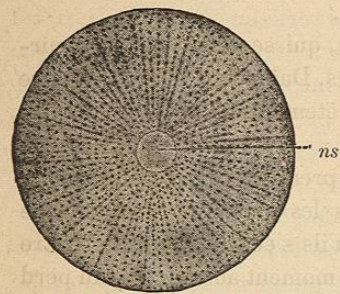


FIG. 88. — Œuf d'un Echinoderme au moment où la fécondation vient de s'achever. D'après O. HEARWIG, Embryologie, fig. 20. Le noyau ovulaire et le noyau spermatique se sont fusionnés pour former le noyau de segmentation (ns), situé au centre d'une radiation protoplasmique.

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.

Tandis que les œufs d'*Ascaris* se prêtent particulièrement bien à l'étude des corpuscules polaires et des segments nucléaires, les petits œufs des Echinodermes (HEARWIG, VI, 30a; 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 Echinodermes, le petit noyau de segmentation apparaît 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).

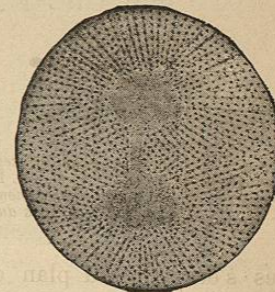


FIG. 89. — Œuf d'un Echinoderme qui se prépare à la division. Dessiné d'après l'objet vivant. D'après O. HEARWIG, Embryologie, fig. 27. Le noyau n'est plus visible sur le frais; à sa place s'est formée une figure en forme d'haltère.

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.

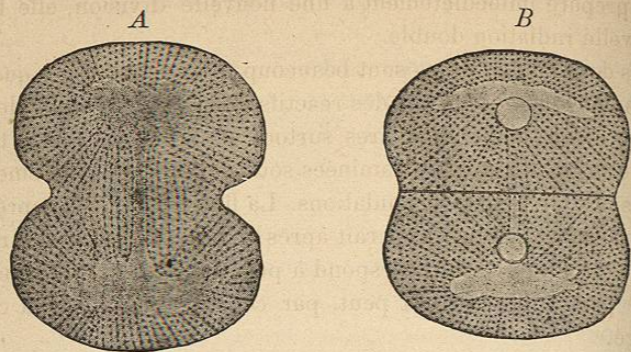


FIG. 90. — A. Œuf d'un Echinoderme au moment de la segmentation. D'après O. HEARTWIG, Embryologie, fig. 29. Un sillon annulaire s'engage dans le vitellus et le divise en deux parties égales suivant un plan coupant perpendiculairement le milieu de l'axe du noyau et de l'axe longitudinal de l'haltère. B. Œuf d'un Echinoderme après la segmentation en deux. D'après O. HEARTWIG, 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

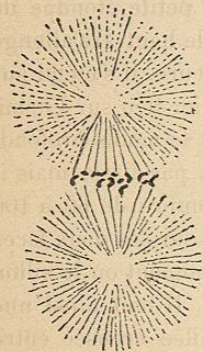


FIG. 91. — Figure nucléaire d'un œuf de Strongylocentrotus, une heure vingt minutes après la fécondation. Œuf traité par les réactifs.

groupe de segments nucléaires filles, la moitié de l'haltère et un système radié protoplasmique.

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-

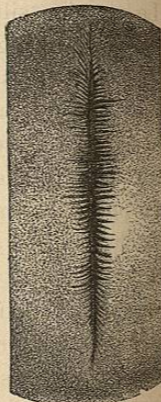


FIG. 92. — Fragment de l'hémisphère supérieur d'un œuf de Rana temporaria un quart d'heure après l'apparition du premier sillon de division, au moment où le sillon frangé est le plus net et le plus beau. D'après MAX SCHULTZ, pl. 1, fig. 2.

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-

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).

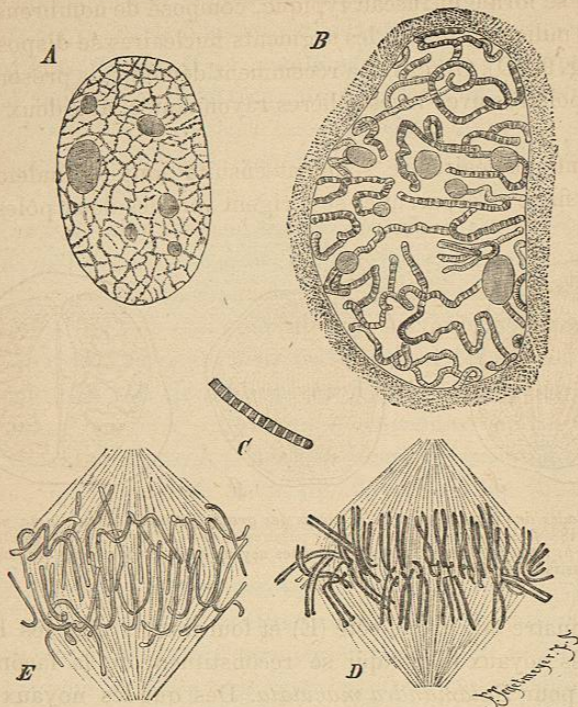


FIG. 93. — *Fritillaria imperialis*. Noyaux au repos et à diverses phases de la division, examinés dans la couche protoplasmique pariétale de la figure 123. D'après STRASBÜRGER, Bot. Prakt., fig. 191. A, noyau au repos; B, filament épais, pelotonné et non segmenté; C, fragment du même filament, plus 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 nom-

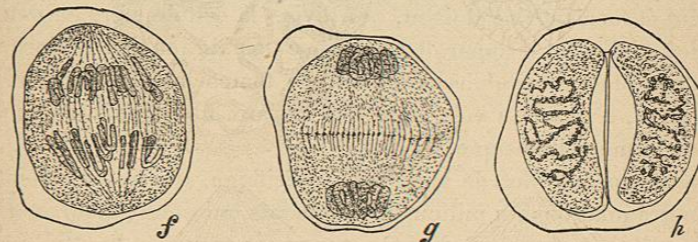


FIG. 94. — Trois stades de division des cellules mères des grains de pollen. *Fritillaria persica*. D'après STRASBÜRGER, fig. 188. f, écartement des segments nucléaires filles; g, formation du peloton fille et de la plaque cellulaire; h, trajet du filament nucléaire dans les noyaux filles et membrane cellulosique complètement formée. Grossissement: 800 diamètres.

bre 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.

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 unissant, que STRASBÜRGER (VI, 73) fait dériver de la por-

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, amphiasier 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 lininienne, 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 megalcephala* (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-