

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

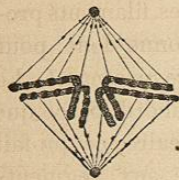


FIG. 95. — Composition du fuseau en deux demi-fuseaux, dont les fibres se fixent sur les segments nucléaires filles. D'après VAN BENEDEN et NEY, pl. VI, fig. 8.

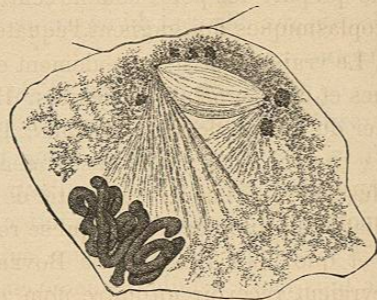


FIG. 96. — Noyau d'une spermatogone de *Salamandra maculata* se préparant à se diviser. Ébauche du fuseau entre les deux corpuscules polaires. D'après HERMANN (VI, 29), pl. 31, fig. 7.

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 nucléaires 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 Actinophères (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

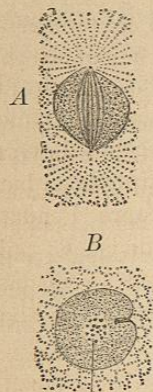


FIG. 97. — A. Œuf fraîchement pondue de *Phyllirhoë* : vésicule germinative en voie de transformation en fuseau. Préparation à l'acide acétique. HERTWIG, pl. XI, fig. 2. B. Œuf fraîchement pondue de *Phyllirhoë* : vésicule germinative dans laquelle le fuseau est vu à la coupe optique transversale. Préparation à l'acide acétique. HERTWIG, pl. XI, fig. 6.

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.

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 colo-

rable, 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

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

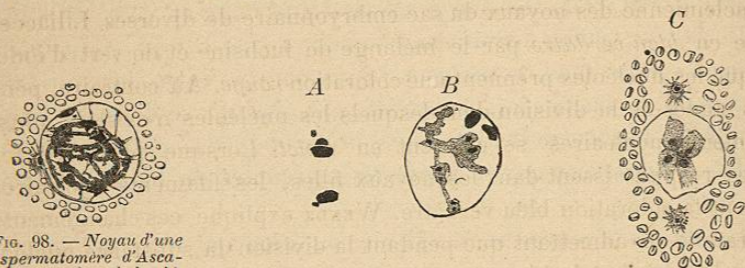


FIG. 98. — Noyau d'une spermatomère d'*Ascaris megalocephala* bivalent. La nucléine est disposée en filaments répartis en deux groupes. Première apparition du corpuscule polaire; atrophie du nucléole, pl. III, fig. 7.

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 amitotique)

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