

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. 105). Au

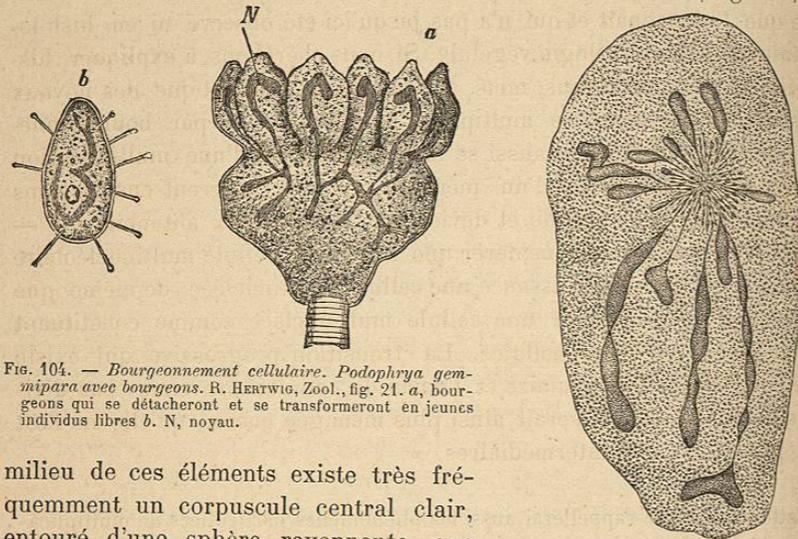


FIG. 104. — Bourgeoisement cellulaire. *Podophrya gemipara* avec bourgeons. R. HERTWIG, Zool., fig. 21. a, bourgeons qui se détacheront et se transformeront en jeunes individus libres b. N, noyau.

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.

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.

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.

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 bourgeoisement, 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, 63 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-

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

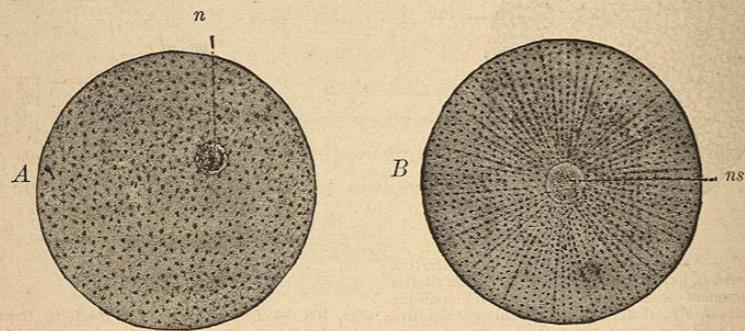


FIG. 106. — A. Œuf mûr d'un Echinoderme. Dans le vitellus se trouve le noyau ovulaire (*n*) très petit. O. HERTWIG, Embryologie, fig. 14. B. Œuf d'un Echinoderme au moment où la fécondation vient de s'achever. D'après O. HERTWIG, Embryologie, fig. 20. Le noyau ovulaire et le noyau spermatique se sont 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 radialement 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

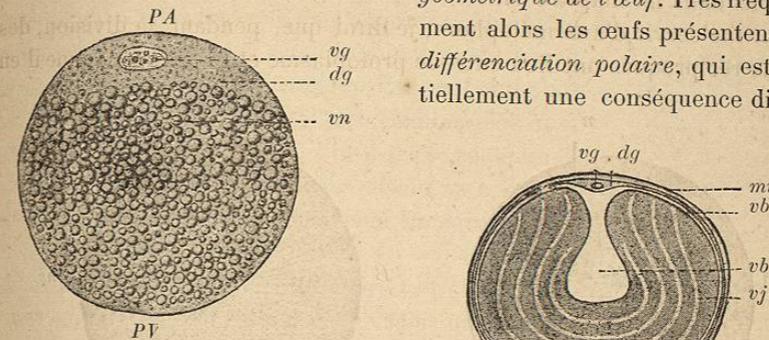


FIG. 107. — Schéma d'un œuf à vitellus de nutrition polarisé. O. HERTWIG, Embryologie, fig. 3. Le vitellus de formation constitue au pôle animal (*PA*) un disque germinatif (*dg*), renfermant la vésicule germinative (*vg*). Le vitellus de nutrition (*vn*) se trouve accumulé dans le restant de l'œuf, 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

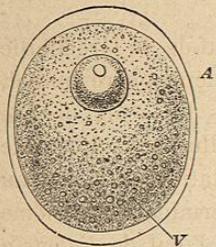


FIG. 109. — Œuf de *Fabricia*. D'après HÆCKEL. A, partie animale; B, partie végétative.

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.

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. 115) 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. 115) 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

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).

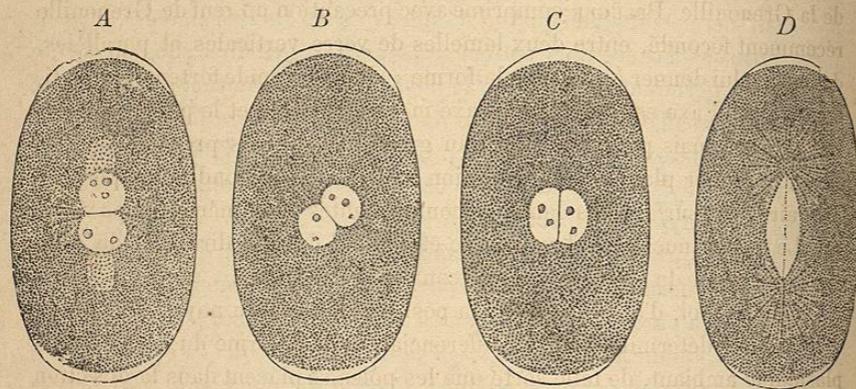


Fig. 110. — Œufs d'*Ascaris nigrovenosa* fortement comprimés et montrant quatre stades différents de la fécondation. D'après AUERBACH, pl. IV, fig. 8 à 11.

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 radialement, 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

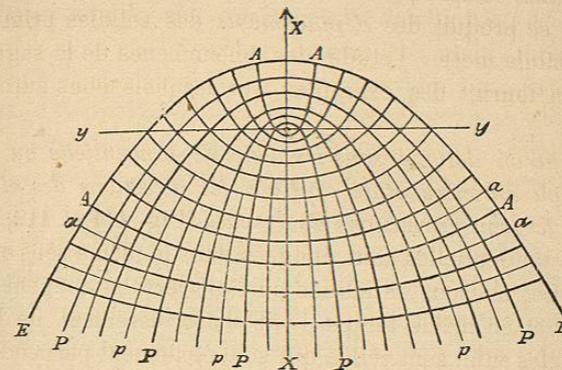


Fig. 111. — Disposition des cellules dans un point végétatif. D'après SACHS, fig. 284.

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 Pp constituent une foule de paraboles confocales. De même tous les anticlines Aa 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,