

disque germinatif en deux segments égaux, qui reposent par une large base sur la masse vitelline indivise, dont ils semblent n'être que deux bourgeons : ils sont donc encore réunis l'un à l'autre par l'intermédiaire de la masse vitelline. Bientôt après apparaît un deuxième sillon vertical, croisant le premier à angles droits et qui reste aussi limité au disque germinatif. Le disque germinatif est donc alors divisé en quatre segments (Fig. 120, B ; 121, B).

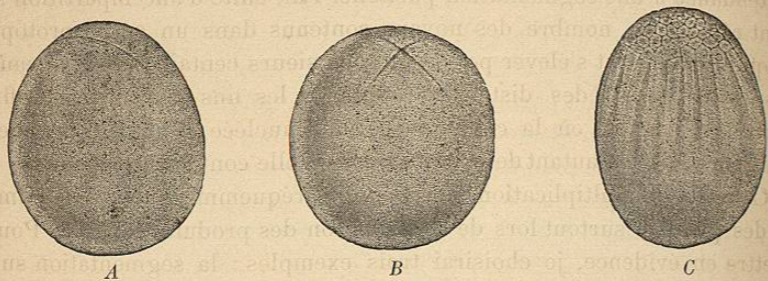


FIG. 121. — Segmentation discoïdale de l'œuf d'un Céphalopode. D'après WATASE. Figure empruntée à R. HERTWIG (fig. 99).

Chacun des quatre segments se divise à son tour par un sillon radié. Les segments ainsi formés correspondent donc à des secteurs, en contact, par leurs extrémités aiguës, au centre du disque germinatif, leurs larges extrémités étant dirigées vers la périphérie. La pointe de chacun de ces segments se sépare ensuite par un sillon transversal ou parallèle à l'équateur de la sphère ovulaire. Il en résulte qu'actuellement ces segments centraux, plus petits, sont complètement séparés du vitellus, tandis que les segments périphériques, plus volumineux, sont encore unis au vitellus (Fig. 120, C). Comme à partir de ce moment il se forme alternativement des sillons radiés et des sillons parallèles à l'équateur, le disque germinatif se divise en segments de plus en plus nombreux, disposés de telle sorte que les plus petits occupent le centre du disque, et les plus grands, sa périphérie (Fig. 121, C).

Maints segments unis au vitellus s'étranglent de telle sorte que leur fuseau nucléaire se place obliquement ou verticalement, ce qui a pour conséquence qu'après la division un des deux noyaux filles se trouve logé dans la masse vitelline. C'est ainsi que naissent, dans la segmentation partielle, les noyaux vitellins, qui ont fait l'objet de tant d'études et qui sont logés en grand nombre dans les couches superficielles du vitellus, surtout à la périphérie du disque germinatif segmenté. Comparer aussi les intéressantes observations de RUCKERT (VII, 36) et d'OPPEL (VII, 34), d'où il résulte que chez les Sélaciens et les Reptiles des noyaux vitellins prennent naissance à la suite d'une surfécondation (polyspermie).

III. — FORMATION SIMULTANÉE DE PLUSIEURS CELLULES

La particularité de ce mode de multiplication cellulaire consiste en ce que le noyau se divise plusieurs fois de suite dans une même cellule, tandis que le corps protoplasmique reste longtemps indivis, sans montrer la tendance à une segmentation partielle. Par suite d'une bipartition souvent répétée, le nombre des noyaux contenus dans un corps protoplasmique unique peut s'élever peu à peu à plusieurs centaines. Ces noyaux se disposent alors à des distances régulières les uns des autres. Enfin, il arrive un moment où la cellule mère multinucléée se divise, en une ou plusieurs fois, en autant de cellules filles qu'elle contient de noyaux.

Ce mode de multiplication se rencontre fréquemment chez des animaux et des plantes, surtout lors de la formation des produits sexuels. Pour la mettre en évidence, je choisirai trois exemples : la segmentation superficielle des œufs centrolécithes des Arthropodes ; la formation de l'endosperme dans le sac embryonnaire des ovaires des Phanérogames et, enfin, la sporulation dans les sporanges des Saprologniées.

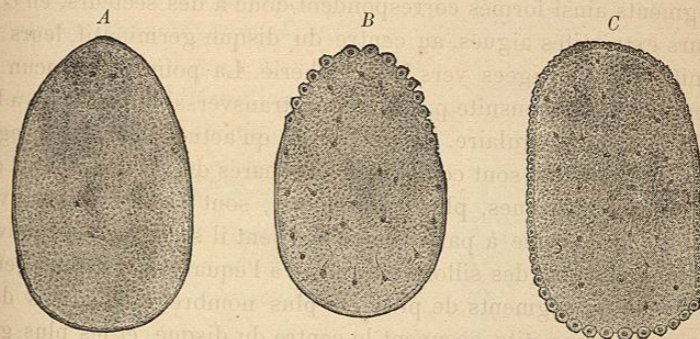


FIG. 122. — Segmentation superficielle de l'œuf d'un Insecte (*Pieris crataegi*). D'après BOBRETZKY. Figure empruntée à R. HERTWIG, fig. 100. A, division du noyau de segmentation. B, un certain nombre de noyaux ont émigré à la surface de la partie supérieure de l'œuf, pour contribuer à former la membrane germinative ou blastoderme. C, la membrane germinative recouvre toute la surface de l'œuf.

Dans les œufs des Arthropodes la masse vitelline est habituellement accumulée au centre de l'œuf et revêtue par une mince couche corticale de protoplasme. On donne à ces œufs le nom d'œufs centrolécithes, c'est-à-dire à vitellus central, par opposition aux œufs télolécithes, c'est-à-dire à vitellus polarisé (BALFOUR, VI, 3). Le noyau de segmentation, entouré d'une couche de protoplasme, siège habituellement au centre du vitellus de nutrition. Là il se divise en deux noyaux filles, sans que cette division soit suivie de la segmentation de l'œuf. Les noyaux filles (Fig. 122, A) se

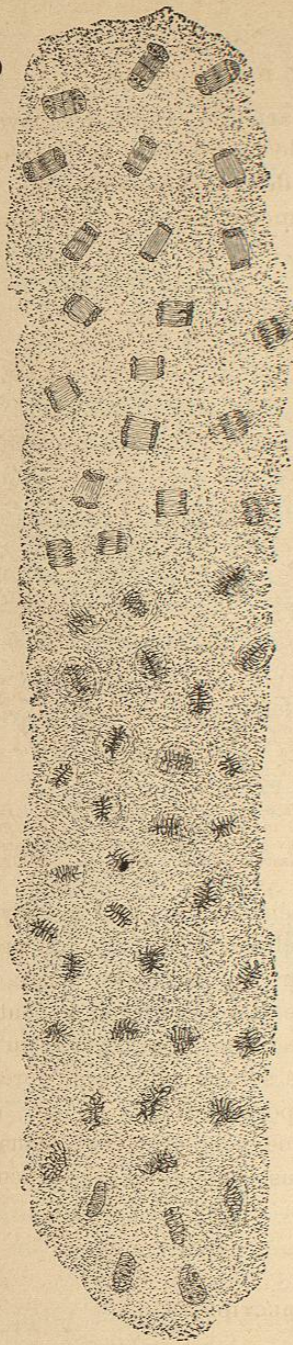


FIG. 123. — *Fritillaria imperialis*. Couche protoplasmique pariétale du sac embryonnaire, montrant des noyaux à toutes les phases de la segmentation nucléaire. Grossissement : 90 diamètres. D'après STRASBURGER, Botan. Practicum, fig. 190.

PROPRIÉTÉS VITALES DE LA CELLULE

divisent à leur tour en 4, ceux-ci en 8, 16, 32 noyaux, et ainsi de suite, pendant que l'œuf reste complètement indivis. Plus tard les noyaux s'écartent les uns des autres, émigrent, pour la plupart progressivement à la surface de l'œuf (Fig. 122, B) et pénètrent dans la couche protoplasmique corticale, où ils se disposent à des distances égales. C'est alors seulement que l'œuf lui-même se segmente : la couche corticale se divise en autant de cellules qu'elle renferme de noyaux, tandis que le vitellus central reste indivis ou ne se segmente que beaucoup plus tard. Ce dernier cas se présente lorsque, comme chez les Insectes, le vitellus central contient des noyaux vitellins ou mérocytes (Fig. 122, C), ainsi que cela existe dans les œufs à vitellus polarisé.

Le sac embryonnaire des *Phanérogames* est revêtu d'une couche protoplasmique pariétale qui contient, à un certain moment du développement, plusieurs centaines de noyaux régulièrement distribués. On admettait naguère que ces noyaux naissent par formation libre, comme les cristaux dans une eau mère. Nous savons aujourd'hui qu'ils dérivent d'un noyau mère par bipartition fréquemment répétée, comme dans l'œuf des Arthropodes (Fig. 123). Ces divisions s'accomplissent assez simultanément dans un district du sac embryonnaire. Il en résulte que, si la préparation est faite à un moment favorable, on peut avoir sous les yeux, en un petit espace, des centaines de stades de division nucléaire (Fig. 123).

Lorsque les noyaux sont suffisamment nombreux, il arrive un moment

REPRODUCTION DE LA CELLULE PAR DIVISION

où il se forme des cellules dans la couche pariétale. Entre les noyaux répartis à égales distances les uns des autres, le protoplasme se différencie en filaments radiés. Il se forme en tous sens des filaments unissants, qui s'épaississent en leur milieu et donnent naissance à une *plaque cellulaire*.

Dans les plaques cellulaires se forment, comme nous l'avons dit plus haut, des *cloisons de cellulose* qui se gonflent facilement et qui délimitent des cellules possédant chacune un noyau ainsi qu'une partie de la couche protoplasmique pariétale. Parfois deux noyaux sont logés dans la même cellule et, dans ce cas, ou bien ils sont ultérieurement séparés par une cloison, ou bien ils se fusionnent immédiatement en un seul noyau, comme on l'observe chez *Corydalis cava*.

Le *sporange des Saprologniées* est, au début, une longue cellule remplie de protoplasme. Les noyaux se multiplient considérablement par division en deux.

Ces divisions ont généralement lieu simultanément. Plus tard les noyaux se distribuent régulièrement dans l'espace cellulaire. La partie du protoplasme qui environne chaque noyau se sépare en une petite masse, qui s'entoure d'une membrane solide, réfringente. De cette façon le contenu de la cellule se divise simultanément en autant de petites *spores* qu'il y avait de noyaux précédemment. Ces spores sortent plus tard, après la rupture de la membrane de la cellule mère (*sporange*).

La *formation des spores des Radiolaires*, que nous avons fait connaître précédemment (p. 200), doit être considérée aussi comme un cas particulier de formation simultanée de plusieurs cellules.

IV. — DIVISION DE RÉDUCTION

Au dernier moment du développement des œufs et des cellules spermatiques s'accomplissent des phénomènes de division tout particuliers, qui ont pour but de préparer les cellules sexuelles à leur destination spéciale.

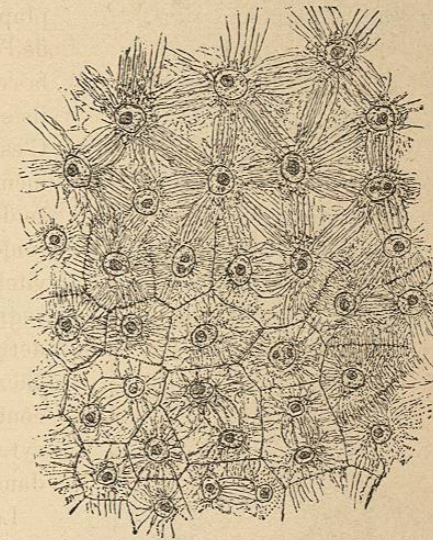


FIG. 124. — *Reseda odorata*. Couche protoplasmique pariétale du sac embryonnaire au début de la formation libre des cellules. Grossissement : 240 diamètres. D'après STRASBURGER, Botan. Practicum, fig. 192.

L'essence de ces phénomènes consiste en ce que deux divisions étroitement unies ont lieu immédiatement l'une après l'autre et que le noyau ne revient pas au stade de repos entre la première et la seconde division. Il en résulte que les groupes de segments nucléaires provenant de la première division se séparent aussitôt en deux groupes filles sans que les segments nucléaires se scindent longitudinalement, au préalable. A la fin de la seconde division, l'œuf et la cellule spermatique mûrs renferment donc un nombre de segments nucléaires et une quantité de nucléine moitié moindre que le nombre des segments nucléaires et la quantité de nucléine que renferme, chez le même animal, un noyau ordinaire sortant de division mitotique (HERTWIG, IV, 34). C'est cette relation que l'on exprime en donnant à ce processus le nom de division de réduction (WEISMANN, VI, 77).

La division de réduction des cellules spermatiques et des œufs s'étudie le plus nettement chez *Ascaris megalocephala*.

Dans le tube testiculaire existent une série de cellules spéciales, appelées spermatomères. Dans leur grand noyau vésiculeux (Fig. 125, I) se

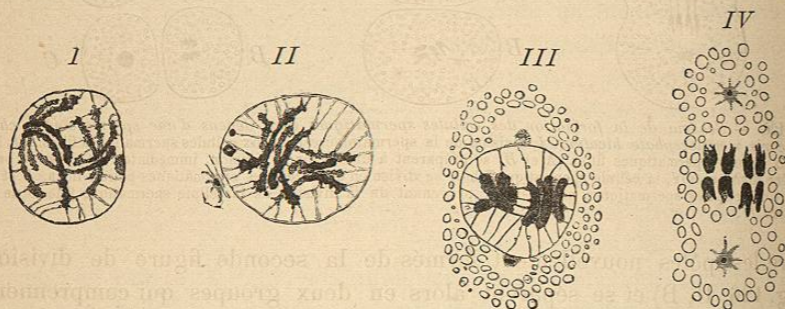


FIG. 125. — Quatre noyaux de spermatomères d'*Ascaris megalocephala* bivalent, à différents stades de la préparation à la division.

forment, aux dépens de la substance chromatique (je fonde cette description sur *Ascaris megalocephala* bivalent), huit longs filaments nucléaires, disposés en deux faisceaux et réunis à la membrane nucléaire par des filaments de linine tendus en tous sens. Pendant que le nucléole se fragmente en plusieurs pièces, apparaissent, tout contre la surface externe de la membrane nucléaire, deux corpuscules polaires, rapprochés l'un de l'autre dans le protoplasme et entourés d'une petite sphère (Fig. 125, II). Les segments nucléaires se raccourcissent et s'épaississent (Fig. 125, II, III). Les corpuscules polaires s'écartent l'un de l'autre et se placent finalement aux deux extrémités d'un même axe du noyau vésiculeux, à quelque distance de ce dernier. En ce moment, les restes du nucléole ont disparu ; la membrane nucléaire se résout ; les deux faisceaux, de quatre segments nucléaires chacun, se disposent à l'équateur entre les deux corpuscules

polaires et chacun d'eux se sépare ensuite en deux faisceaux filles, qui comprennent chacun deux segments nucléaires qui s'écartent l'un de l'autre vers les pôles (Fig. 125, IV ; 126, I). La spermatomère se divise ensuite, par étranglement, en deux cellules filles de même taille (Fig. 126, II). Pendant que cet étranglement est en train de se produire, commencent déjà à s'accomplir les modifications qui conduisent à la seconde division (Fig. 126, I). Le corpuscule polaire de chaque cellule fille se scinde en deux moitiés qui, entourées de leurs sphères spéciales, s'écartent en sens inverse, l'une de l'autre, parallèlement au premier plan de division (Fig. 126, II, A et B). Les segments nucléaires provenant de la première division fournissent immédiatement, sans repasser par le stade de repos, les matériaux de la seconde division. Ils viennent, en pivotant, se placer

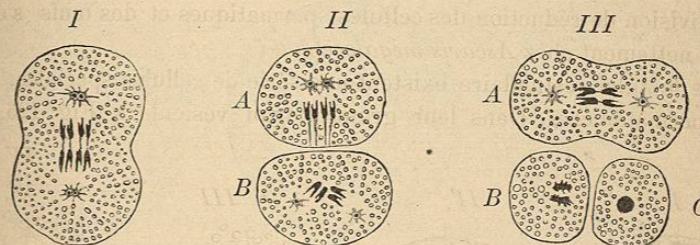


FIG. 126. — Schéma de la formation des cellules spermatiques aux dépens d'une spermatomère, chez *Ascaris megalocephala* bivalent. I, division de la spermatomère en deux cellules spermatiques filles. II, les deux cellules spermatiques filles (A et B) se préparent à une seconde division, immédiatement après la première division. III, la cellule spermatique fille A se divise en deux cellules spermatiques petites-filles. B et C sont des cellules spermatiques petites-filles, provenant de la division de la cellule spermatique fille B de la figure II.

entre les pôles nouvellement formés de la seconde figure de division (Fig. 126, II, B) et se séparent alors en deux groupes qui comprennent chacun deux segments nucléaires et qui s'écartent l'un de l'autre vers les pôles. Alors commence à se produire le second étranglement (Fig. 126, III, A). Tandis que lors de la première division chaque cellule fille contient quatre des huit segments nucléaires qui existaient déjà dans le noyau au repos de la spermatomère, maintenant chaque cellule petite-fille n'en contient que deux. En effet, dans le cours des deux divisions qui se sont suivies sans stade de repos intermédiaire, il ne s'est produit ni multiplication de la substance nucléaire, ni augmentation du nombre des segments nucléaires par scission longitudinale. Il en résulte qu'après la seconde division le nombre des segments nucléaires se trouve réduit à la moitié du nombre typique.

Il s'accomplit à peu près de la même manière une *division de réduction pendant la maturation de l'œuf* chez *Ascaris megalocephala*.

A la spermatomère correspond l'œuf immature ou l'ovulomère. Dans la vésicule germinative naissent aussi huit segments nucléaires groupés en deux faisceaux (Fig. 127, I). Après la disparition de la membrane

nucléaire, ils se disposent à l'équateur du premier fuseau de direction, qui se place à la surface du vitellus (Fig. 127, II) et forme la première cellule polaire, comme nous l'avons dit plus haut (p. 216). Ce processus est comparable à la division de la spermatomère en ses deux cellules filles. Comme dans la spermatogenèse (Fig. 126, I), chacun des deux produits de division de l'ovulomère renferme un faisceau de quatre segments nucléaires (Fig. 127, II). Ces deux produits de division de l'ovulomère, qui ici sont de volumes très inégaux, la cellule-œuf fille et la cellule polaire, contiennent, en effet, l'une et l'autre, deux faisceaux filles de deux segments nucléaires chacun. De même aussi il s'accomplit immédiatement,

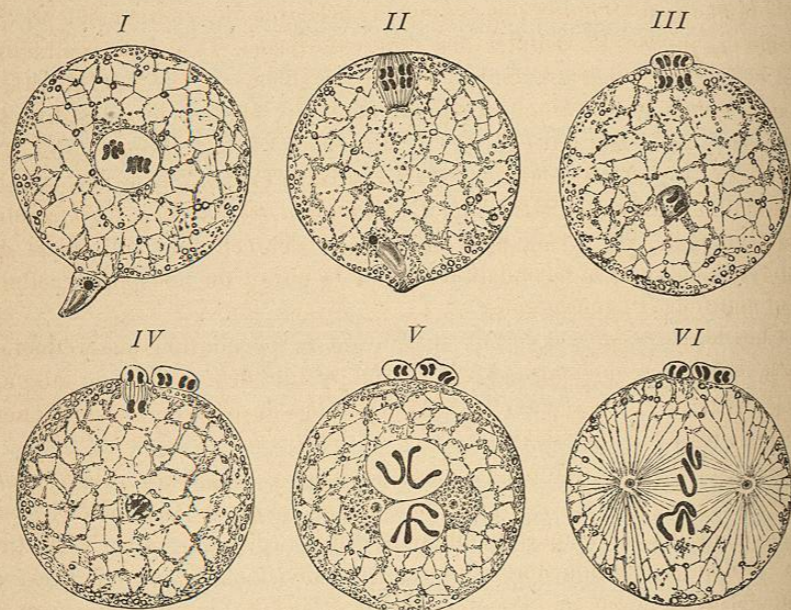


FIG. 127. — Schéma de la formation des cellules polaires et de la fécondation de l'œuf d'*Ascaris megalocephala bivalent*.

comme dans la spermatogenèse, une seconde division, sans stade de repos intermédiaire. Aux dépens des éléments du demi-fuseau restant dans la cellule-œuf fille se reconstitue directement un second fuseau complet comprenant seulement quatre segments nucléaires réunis par paires. Le second bourgeonnement donne naissance à la seconde cellule polaire (Fig. 127, IV) et à la cellule-œuf petite-fille ou œuf mûr, chacun de ces produits de division contenant deux segments nucléaires seulement.

Abstraction faite de cette circonstance que les produits de division, dans la maturation de l'œuf, sont de volumes très inégaux (bourgeonnement), les phénomènes ressemblent si complètement aux processus de division

qui s'accomplissent dans la spermatogenèse et que nous avons décrits plus haut, qu'ils nous permettent de comprendre la signification des cellules polaires. Tandis qu'aux dépens d'une spermatomère (Fig. 126, I) se forment quatre cellules spermatiques (Fig. 126, III, A, B, C), aux dépens d'une ovulomère (Fig. 127, I) se forment un œuf apte à être fécondé (Fig. 127, V) et trois œufs abortifs. Ces derniers se sont maintenus à l'état rudimentaire, parce qu'ils jouent un rôle dans la division de réduction, importante au point de vue physiologique.

Ces faits observés chez l'*Ascaris* démontrent que le nombre des segments nucléaires que contiennent les produits sexuels mûrs n'est égal qu'à la moitié du nombre des segments nucléaires que contiennent, chez le même organisme, les cellules des différents tissus. Des faits semblables ont été signalés chez une foule d'autres organismes : par BOVERI (VI, 6) pour les œufs mûrs d'animaux appartenant aux classes les plus diverses du règne ; par FLEMMING (VI, 13, II), PLATNER (VI, 52), HENKING (VI, 27), ISHIKAWA (VI, 40), HAECKER (VI, 24), VON RATH (VI, 53), pour les cellules spermatiques mûres de *Salamandra*, *Gryllotalpa*, *Pyrrhocoris*, *Cyclops*, etc. ; par GUIGNARD (VI, 23 b), pour les noyaux des cellules polliniques qui interviennent dans la fécondation et pour le noyau de l'oosphère (cellule-œuf mûre) des Phanérogames.

Chez les *Infusoires* il se fait aussi avant la fécondation une réduction de la substance nucléaire. C'est ce qui résulte des études de MAUPAS (VII, 30) et de R. HERTWIG (VII, 21), dont nous aurons l'occasion de nous occuper dans le chapitre VII.

Dans tous les cas que nous venons de décrire, la réduction de la substance nucléaire a lieu avant la fécondation de l'œuf par la cellule spermatique. Mais il semble aussi qu'elle puisse dans certains cas ne s'effectuer qu'après la fécondation, lors des premières divisions du noyau. C'est de cette façon du moins que je puis interpréter les faits si intéressants constatés par KLEBAHN (VI, 43) chez deux espèces d'Algues inférieures de la famille des Desmidiacées, *Closterium* et *Cosmarium*. J'y reviendrai d'une façon détaillée dans le chapitre suivant.

IV. — Influence exercée sur la division cellulaire par certains facteurs extérieurs. Figures de division nucléaire anormales. Dégénérescences du noyau.

Ce jeu d'énergies si complexes qui se manifeste dans toute division cellulaire peut être influencé d'une manière surprenante par des facteurs extérieurs, comme nous l'avons vu pour les mouvements du protoplasme. Toutefois ici les modifications éprouvées sont plus difficiles à débrouiller