

2.89-

*A. Monsieur le Professeur Van Hambeke  
Hommage de l'auteur,  
Néhu Moers.*

# L'OVOGÉNÈSE

CHEZ LE

THYSANOZON BROCCHI

(PREMIÈRE PARTIE)

PAR

Rufin SCHOCKAERT

CANDIDAT EN SCIENCES NATURELLES ET EN MÉDECINE

ASSISTANT A L'INSTITUT CARNOY A LOUVAIN

*(Extrait de la Revue « La Cellule », t. XVIII, 1<sup>er</sup> fascicule.)*

*(Mémoire déposé le 21 janvier 1901.)*

LIERRE

TYP. DE JOSEPH VAN IN & C<sup>ie</sup>,  
Grand'place, 38.

LOUVAIN

A. UYSTPRUYST, LIBRAIRE,  
rue de Namur, 11.

4x4  
31627

55-  
2pts

VLIZ (vzw)  
VLAAMS INSTITUUT VOOR DE ZEE  
FLANDERS MARINE INSTITUTE  
Oostende - Belgium

# L'OVOGÉNÈSE

CHEZ LE

THYSANOZON BROCCHI

(PREMIÈRE PARTIE)

PAR

Rufin SCHOCKAERT

CANDIDAT EN SCIENCES NATURELLES ET EN MÉDECINE  
ASSISTANT A L'INSTITUT CARNOY A LOUVAIN

*(Extrait de la Revue « La Cellule », t. XVIII, 1<sup>er</sup> fascicule)*

*(Mémoire déposé le 21 janvier 1901.)*

# L'Ovogénèse chez le *Thysanozoon Brocchi*

(PREMIÈRE PARTIE)

---

## INTRODUCTION.

Il y aura bientôt deux ans que notre maître regretté, le professeur CARNOY, nous a chargé de reprendre l'étude de la fécondation chez le *Thysanozoon Brocchi*, dans le but surtout d'élucider les phénomènes de la réduction. Cette question importante de la biologie a suscité tant d'opinions contradictoires qu'il est nécessaire de faire un travail de révision, afin d'aboutir à des conclusions sûres, basées sur des observations répétées.

C'était là l'idée de CARNOY. Sa mort inopinée l'a empêché de faire avec nous l'étude qui lui tenait tant à cœur.

En présence des nombreuses communications et du mémoire bien connu de VAN DER STRICHT : « *La formation des deux globules polaires et l'apparition des spermocentres dans l'œuf de Thysanozoon Brocchi* », nous aurions peut-être renoncé à toute étude ultérieure à ce sujet, si, au cours de nos recherches, nous n'avions été frappé par la présence dans l'ovocyte de premier ordre d'un organite nouveau qui n'y avait pas encore été signalé. Ce fut là un coup de fouet pour continuer nos recherches avec plus d'ardeur. Après de longues et patientes études, nous sommes parvenu à poursuivre cet organite dans toute son évolution et à en connaître la destinée. Une note préliminaire, parue dans l'*Anatomischer Anzeiger*, XVIII. Band, n° 1, 1900, l'a déjà fait connaître. C'est un filament lisse, acuminé à ses deux bouts, bien distinct du filament nucléinien, et devenant plus tard le centrosome. Nous l'avons décrit d'une façon plus étendue dans une communication présentée au « *Vierde Vlaamsch Natuur- en Geneeskundig Congres* », tenu à Bruxelles le 30 septembre 1900. Nous publions maintenant en une étude plus détaillée les résultats de nos observations. Celles-ci portent non seulement sur le filament lisse, mais aussi sur tous les autres éléments de l'ovocyte.

Nous avons fait une étude complète de l'ovogénèse chez le *Thysanozoon*. Cette étude nous a permis de combler quelques lacunes touchant certains points auxquels VAN DER STRICHT ne s'est pas spécialement attaché. Nous aurons aussi l'occasion de confirmer dans bien des questions les observations de cet auteur; dans d'autres au contraire, nous ne pourrons pas nous rallier à sa manière de voir.

Le présent mémoire ne comprendra pas cependant l'exposé complet de nos recherches; nous n'en publions pour le moment qu'une partie, espérant faire connaître le reste dans un mémoire prochain.

## MÉTHODES.

### *Fixation.*

Nos objets ont été fixés à la solution VII de GILSON. Les animaux, plongés dans le liquide fixateur, ont subi, au préalable, quelques incisions, qui en favorisent et régularisent la pénétration. Ils surnagent d'abord, mais après 25 min. environ, ils tombent au fond du vase. A ce moment, la fixation est achevée. Les œufs pondus, réunis en lamelles, se laissent pénétrer plus rapidement par la solution : après 2 à 3 min., ils en sont parfaitement imprégnés et leur fixation est irréprochable.

Nous avons à remplir un devoir de reconnaissance envers Monsieur le docteur H. LEBRUN, qui, lors de son séjour en 1898 à la station zoologique de Naples, a fait la fixation de nos matériaux de la façon que nous avons brièvement exposée. Nous nous empressons donc de lui présenter nos remerciements les plus sincères, en même temps que nous rendons hommage à son habileté technique.

### *Enrobage.*

C'est la méthode au chloroforme, telle qu'elle a été exposée en 1897 par CARNOY et LEBRUN (1), que nous avons exclusivement employée.

Nous découpons les animaux, conservés dans l'alcool à 80°, en quatre ou cinq morceaux; nous mettons ceux-ci dans l'alcool à 95° pendant 15 à 20 minutes; puis nous les passons dans l'alcool absolu pendant le même laps de temps, ensuite dans des parties égales d'alcool absolu et de chloroforme, jusqu'à ce que les pièces tombent au fond; puis nous les mettons dans le chloroforme pur où elles s'éclaircissent, ce qui

(1) CARNOY et LEBRUN : *La vésicule germinative et les globules polaires chez les batraciens*; La Cellule, t. XII, 2<sup>e</sup> fascicule, 1897.



demande un temps sensiblement égal à celui qu'il leur a fallu pour tomber au fond dans le précédent mélange; puis nous les faisons séjourner pendant deux heures dans un mélange à quantités égales de chloroforme et de paraffine, à la température de 40°; enfin nous les laissons pendant 5 à 8 minutes dans la paraffine à la température d'environ 56°.

L'enrobage des animaux, exécuté d'après les indications qui précèdent, permet de faire des coupes en série d'une épaisseur de 7,5  $\mu$  à 10  $\mu$ , dans lesquelles les œufs sont admirablement conservés.

L'enrobage des œufs pondus, arrivés au stade du premier fuseau et de l'expulsion des globules polaires, est également très aisé: il suffit de réduire à 5 ou 8 minutes le temps d'imprégnation des alcools et du chloroforme. Après le chloroforme, les lamelles d'œufs séjournent pendant 20 minutes dans le mélange de chloroforme et de paraffine et passent ensuite pendant 3 à 5 minutes dans la paraffine liquide.

Lorsque les œufs sont arrivés au stade de pronuclei et de la première segmentation, ils s'enrobent plus difficilement, parce que leur coque devient d'autant plus dure lors de la déshydratation par l'alcool absolu qu'ils ont séjourné plus longtemps dans l'eau de l'aquarium. Nous avons néanmoins obtenu de ces œufs des coupes d'une conservation irréprochable et permettant d'en faire une étude minutieuse. L'épaisseur de ces coupes est de 5  $\mu$  ou 7,5  $\mu$ .

#### *Coloration.*

Nous nous sommes surtout servi de la méthode d'HEIDENHAIN. Nous mordançons les coupes dans l'alun de fer à 2 1/2 pour cent, en les y laissant pendant 12 heures; puis, les coupes séjournent pendant 24 heures dans l'hématoxyline ferrique. Ensuite, nous les décolorons par le mordant jusqu'à extraction suffisante; nous observons cette décoloration au microscope, en nous guidant sur l'aspect que présentent les œufs dont nous voulons étudier le stade de développement. Souvent aussi, après le mordantage, nous passons les coupes au rouge Bordeaux (1) pendant trois minutes. Après la décoloration par l'alun, nous enlevons l'excès de rouge par l'alcool ammoniacal. Celui-ci donne une teinte bleuâtre à la coupe; aussi nous ne négligeons pas de repasser un instant les préparations dans l'alun de fer, qui fait réapparaître la teinte noire de l'hématoxyline. Il faut avoir soin, après chaque opération, de laver les préparations à l'eau pour y éviter la production soit de troubles, soit de précipitations très désagréables.

(1) D'après une indication personnelle du Dr H. LEBRUN.

D'autres colorants, tels que l'hématoxyline de DELAFIELD et la safranine, ne nous ont pas donné une netteté suffisante; il en est de même de la coloration de BIONDI et de la triple coloration de FLEMMING.

Nos coupes, une fois colorées, sont déshydratées en passant successivement à l'alcool à 80°, l'alcool à 95° et l'alcool absolu; puis, nous les éclaircissons par le chloroforme et la térébenthine; après quoi, nous les mettons dans le baume de Canada.

Nos figures ont été dessinées par nous. Nous les avons prises au prisme de NACHET, à la hauteur de la platine du microscope, avec l'objectif apochromatique à immersion homogène de distance focale 2 et d'ouverture numérique 1,30 de ZEISS, et avec les oculaires 6, 8 et parfois 12. Nous avons également dessiné quelques figures à l'objectif semi-achromatique de KORISTKA et à l'oculaire 8. Nous les indiquerons dans l'explication des planches.

#### *Division du travail.*

Au cours de ce mémoire, nous étudierons successivement chacun des éléments de l'ovocyte durant toute son évolution. Une description graduelle fatigue moins le lecteur, en ne le forçant pas de porter son attention sur plusieurs sujets à la fois; de plus, les divers phénomènes étudiés de cette façon se fixent mieux dans la mémoire que quand ils sont éparpillés dans une description d'ensemble. L'examen des figures et, au besoin, une indication de notre part suffiront à renseigner sur les rapports de l'évolution de l'élément dont on fait la description avec celle des autres éléments de l'œuf.

Ainsi nous étudierons successivement :

- 1° la constitution du noyau des ovocytes les plus jeunes;
- 2° le protoplasme;
- 3° l'élément nucléinien;
- 4° le nucléole;
- 5° le filament lisse;
- 6° le centrosome;
- 7° l'aster;
- 8° le fuseau.

Nous espérons donner, dans un travail ultérieur, les résultats de nos recherches sur l'expulsion des deux globules polaires, l'évolution du spermatozoïde dans l'œuf et la première segmentation.

## CHAPITRE I.

### Constitution des ovocytes les plus jeunes.

Les cellules issues de la dernière division des ovogonies, au moment où les noyaux sont en voie de reformation, sont constituées d'un noyau peu volumineux et sphérique, entouré d'un mince revêtement protoplasmique, FIG. 39 *a*. Dans le noyau, les segments nucléiniens, dérivés des anses ovogoniales, sont rapprochés les uns des autres et présentent un contour régulier; ils sont pleins; on n'y distingue pas de granules. Il est difficile, sinon impossible d'en fixer le nombre. VAN DER STRICHT, en se rapportant à ce qu'il a observé dans les spermatocytes, admet que ce nombre est dix-huit.

Les phénomènes qui se passent ensuite au début de la période d'accroissement sont malaisés à démêler. Tandis que le protoplasme augmente peu à peu de volume, les segments nucléiniens se dégagent de plus en plus. Ils présentent à ce moment l'aspect d'un chapelet de granules. Bientôt ceux-ci se dédoublent et les segments se trouvent composés d'une double rangée de granules, FIG. 39 *b*, présentant ainsi un indice de division longitudinale.

Quelle est la signification de ce phénomène?

On peut faire à ce sujet deux hypothèses :

1° Ou bien cette division des granules est le début de la division longitudinale, que montreront plus tard le peloton ou les chromosomes avant l'expulsion du premier globule polaire : c'est là l'opinion de RÜCKERT (93), de GRIFFIN (99, fig. 1), etc.;

2° Ou bien elle n'a aucun rapport avec une division primaire ni secondaire des bâtonnets des deux fuseaux de direction : c'est l'opinion que HÆCKER (92) a émise en 1892, mais qu'il a abandonnée depuis.

D'après nos observations, nous croyons pouvoir nous prononcer en faveur de cette dernière interprétation. Cette division constituerait simplement, dans l'objet qui nous occupe, un processus de multiplication des granules chromatophiles, qui vont bientôt donner naissance au filament nucléinien. En effet, cette division longitudinale précoce des tronçons nucléiniens se trouve séparée de la division longitudinale

du peloton définitif, qui doit se segmenter en chromosomes, par une longue suite de transformations du filament nucléinien. Pendant que ces modifications s'opèrent, la division longitudinale primitive ne s'observe plus, et c'est plus tard que l'on voit apparaître une division longitudinale, qui est en rapport avec l'expulsion du premier globule polaire. Ce sont ces multiples transformations, que nous étudierons au chap. IV, et la disparition de la division longitudinale primitive, qui nous font pencher plutôt vers la deuxième interprétation.

A la division longitudinale que nous venons de décrire succède un stade de désagrégation. Les anses nucléiniennes se fragmentent et se disloquent, FIG. 1 c. Il en résulte des amas plus ou moins volumineux, FIG. 1 b. Ceux-ci sont soutenus par une charpente trabéculaire présentant l'aspect d'un fin réticulum. Les FIG. 40 et 41 montrent le premier début de la formation du filament nucléinien. On y aperçoit quelques travées de granules juxtaposés, dont le volume est moins considérable que celui d'autres granules isolés. Parmi les amas nucléiniens des jeunes noyaux, on en trouve habituellement un qui se distingue des autres par un volume plus grand; en outre, le plus souvent, quelques tronçons granuleux y convergent, FIG. 1 b, 41, 42.

On pourrait peut-être rapprocher cette désagrégation des anses primitives de la résolution granuleuse que subit très tôt le filament nucléinien primitif des jeunes œufs des batraciens. D'après CARNOY et LEBRUN (97 et 98), ce filament ne se maintient pas comme tel, mais ne se continue que grâce aux nucléoles primaires et secondaires auxquels une portion seulement de sa masse donne naissance. Nous verrons d'ailleurs bientôt qu'également chez le *Thysanozoon* une partie notable de la nucléine dérivant des ovogonies va se perdre dans le protoplasme et ne participe pas à la constitution du filament nucléinien qu'on observe durant le stade d'accroissement de l'ovule.

A mesure que les amas issus de la désagrégation des tronçons nucléiniens primitifs diminuent en nombre et en volume, il se dégage nettement dans le noyau ovulaire un fin filament nucléinien formé de granules ou de disques plus ou moins irréguliers, FIG. 2, 4, 5, 24. Ce filament occupe toute l'étendue du noyau, hormis une petite zone entourant le nucléole qui vient de se constituer. C'est l'espace périnucléolaire ou espace d'EIMER, signalé déjà par VAN DER STRICHT et représenté dans la FIG. 45 b. Le filament nucléinien nous semble déjà continu dès maintenant : on peut,



en effet, poursuivre plusieurs tronçons sur une longueur assez notable, FIG. 5, 49. L'aspect réticulé sous lequel il se présente parfois à ce stade nous semble une conséquence toute naturelle de la section du rasoir à travers les multiples contours d'un filament pelotonné.

A la périphérie du noyau, on trouve encore de nombreux granules isolés, FIG. 4, 24, 45 b; ils dépassent même souvent la membrane nucléaire et s'engagent dans le protoplasme.

Le noyau perd de la sorte une partie notable de sa nucléine. On a voulu attribuer à cette sortie d'une partie de la nucléine un rôle important dans le phénomène de la réduction numérique des bâtonnets dans les cinèses ovulaires. On l'a même désignée sous le nom de réduction caryogamique (LAMEERE, 90, et VAN BAMBEKE, 93).

Néanmoins on ne connaît rien de précis à ce sujet. En effet, pour affirmer cette réduction caryogamique, il faudrait, comme dit RÜCKERT (93, p. 566), prouver que les portions nucléiniennes sorties représentent la valeur d'autant de chromosomes qu'il y en a de perdus lors de la réduction; pour la nier, au contraire, il faudrait, d'après VAN DER STRICHT (98, p. 374), prouver que tous les chromosomes des cellules-filles de la dernière division des ovogonies persistent totalement à l'intérieur de la vésicule germinative. Comme il est impossible de fournir la preuve de ces deux assertions, on ne peut rien conclure. Mais si VAN DER STRICHT juge « imprudent de nier à la sortie d'éléments chromatiques de la vésicule germinative une signification au point de vue de la véritable réduction numérique des chromosomes », nous tenons à faire remarquer dès maintenant que ces quelques fragments nucléiniens ne sont pas les seuls à ne pas servir à la formation des bâtonnets. En effet, comme nous verrons plus tard, une quantité notable de l'élément nucléinien se désagrège et se résorbe sans participer à la constitution du peloton, qui doit se fragmenter en un nombre réduit de chromosomes. Si l'on doit attribuer à la sortie d'éléments nucléaires quelque signification au point de vue de la réduction numérique, la non-participation d'une partie de la nucléine à la formation du *peloton définitif* nous paraîtrait bien plus importante pour l'explication de ce phénomène, que la sortie de fragments nucléiniens au début de l'accroissement de l'ovule, c'est-à-dire à un stade qui précède de si loin le phénomène en question.

## CHAPITRE II.

## Protoplasme.

Le protoplasme des plus jeunes ovocytes du *Thysanozoon* est très réduit, FIG. 2, 4, 24, 45. Il forme une bande étroite entourant un noyau sphérique et présente une épaisseur variable. Il en résulte différentes formes d'ovocytes, qui d'ailleurs n'ont rien de constant et sont simplement dues à l'inégalité de l'accroissement du protoplasme dans ses diverses régions. Il est constitué par de minces trabécules granuleuses, qui s'enchevêtrent et s'anastomosent de façon à constituer un fin réticulum. Dans la zone qui entoure immédiatement le noyau, on trouve, comme nous l'avons déjà dit, des fragments nucléiniens, FIG. 4, 24, 45 b. Au fur et à mesure que ceux-ci s'éparpillent dans le protoplasme et s'y désagrègent, nous voyons apparaître dans les mailles du réseau cytoplasmique des granules chromatophiles, FIG. 10, 49. En se développant et en subissant des modifications chimiques, ces granules se transforment en enclaves ou boules vitellines; celles-ci ne se colorent plus par l'hématoxyline, mais prennent une teinte jaune qu'elles conservent pendant toute la maturation. TODARO (93, p. 92) décrit des phénomènes semblables chez le *Seps chalcides*. Par cette accumulation de boules vitellines, le réseau cytoplasmique primitif est profondément modifié. Au début, comme nous l'avons dit, il apparaît sous la forme de trabécules granuleuses, FIG. 28, 30; mais plus tard, il se confine dans de petits espaces polygonaux, occupés par un réticulum dont les extrémités s'engagent entre les boules vitellines, FIG. 19, 24, etc. VAN DER STRICHT a décrit toutes ces modifications d'une façon assez détaillée pour que nous ne nous y attardions pas.

Nous admettons, avec VAN DER STRICHT, l'intervention des fragments nucléiniens sortis du noyau dans la formation des granules chromatophiles et des enclaves vitellines du cytoplasme. Cette intervention est d'ailleurs admise par plusieurs auteurs, entre autres par BLOCHMANN (84), SCHARFF (88), VAN BAMBEKE (98), etc.

Outre cette participation d'une partie de la substance nucléaire à l'élaboration du vitellus nutritif, il y a à noter celle des cellules nutritives d'origine folliculaire.

On admet généralement que les cellules folliculaires ont une même origine que les ovocytes : ce ne seraient que des ovocytes qui n'arrivent pas à un développement complet.

SCHAEFER (80), qui a observé dans le vitellus de tout jeunes œufs de lapin, des noyaux granuleux, leur reconnaît une origine ovulaire (p. 14).

Plus récemment, VON WINIWARTER (1900) a prouvé que l'origine de l'œuf et des cellules folliculeuses est unique (p. 166) chez le lapin; de même chez l'homme, « ovule et cellules folliculeuses procèdent d'une source commune » (p. 170).

Chez le *Thysanozoon*, les cellules folliculaires sont très nombreuses. Elles sont appliquées d'abord contre la périphérie des ovocytes jeunes, sans toutefois former une enveloppe continue, et sont constituées d'une mince bande de protoplasme réticulé et d'un noyau relativement volumineux et souvent allongé. Celui-ci renferme un filament nucléinien granuleux et des granules isolés, FIG. 49.

A mesure que l'ovocyte se développe, les cellules nutritives s'enfoncent dans le cytoplasme ovulaire, soit par des mouvements amiboïdes propres, soit par suite des mouvements amiboïdes de l'œuf. La FIG. 49 montre toutes les étapes de leur migration. D'aucunes sont encore appliquées contre la membrane de l'œuf; deux autres sont engagées dans une légère dépression; d'autres y sont enfoncées plus profondément et la membrane de l'ovocyte se confond avec une de leurs faces latérales; d'autres, enfin, se trouvent à diverses profondeurs dans le cytoplasme ovulaire. Dès que les cellules folliculaires ont pénétré à l'intérieur de l'œuf, leur protoplasme propre disparaît et se confond avec le protoplasme de l'ovocyte. OBST (99) a également observé la disparition du protoplasme des cellules folliculaires après leur entrée dans le cytoplasme de l'ovocyte de *Helix pomatia* (p. 171, Textfig. II).

Réduites ainsi à leur noyau, les cellules nutritives ne tardent pas à subir une résorption graduelle. Bientôt, elles se colorent moins intensément par l'hématoxyline ferrique; leur contour devient moins net et, à certains endroits, le plus souvent les plus voisins du noyau de l'œuf, leur membrane disparaît; leur filament nucléinien se désagrège et se réduit à quelques granulations. La FIG. 49 montre toutes ces transformations successives des cellules folliculaires.

Au fur et à mesure que les ovocytes avancent en âge, les cellules nutritives y deviennent de plus en plus rares. Dans la FIG. 50, où les centrosomes ont déjà apparu, il ne s'en trouve plus à l'intérieur du cytoplasme; on n'en observe que quelques-unes à la périphérie de l'œuf. Dans les œufs, où le fuseau est constitué, on n'en trouve plus jamais de trace.

Divers auteurs ont constaté que le noyau des ovocytes est influencé par l'entrée des cellules nutritives. D'après KORSCHOLT (89), des pseudopodes nucléaires se portent vers les amas de granules issus des cellules nutritives (p. 11). DE BRUYNE (97) a observé chez le *Dytique* que, « lors du déversement des cellules nutritives vers l'ovule, la vésicule germinative se porte vers le noyau des cellules nutritives à leur entrée » (p. 60); et OBST a signalé la disparition de la membrane nucléaire à l'endroit le plus voisin des cellules nutritives (p. 172, Textfig. II).

Nous n'avons rien observé d'analogue dans l'œuf de *Thysanozoon*. Le noyau y conserve sa forme arrondie et sa membrane reste intacte. Il n'y a pas d'indication d'un échange particulier de substances entre le noyau et le protoplasme par suite de l'entrée et de la désagrégation des cellules folliculaires. Celles-ci se résorbent sur place et c'est le protoplasme seul qui semble les utiliser.

L'augmentation du cytoplasme ovulaire est corrélative à la dégradation et la disparition des cellules folliculaires. Nous pouvons en conclure que ces dernières, aussi bien que les éléments sortis du noyau, contribuent à l'élaboration du vitellus nutritif. Celui-ci apparaît, comme nous l'avons déjà dit, sous la forme de petits granules, qui se déposent dans les mailles du protoplasme et se colorent en noir par l'hématoxyline ferrique, et en rouge par la safranine. Ils augmentent de volume et prennent bientôt l'aspect des boules vitellines, qui ne présentent pas d'affinité pour les matières colorantes nucléaires. Les granules chromatophiles semblent donc constitués par de la nucléine; ils dérivent d'ailleurs de la désagrégation des noyaux nutritifs et des fragments de nucléine sortis des noyaux des ovocytes jeunes. C'est par des transformations chimiques de la nucléine que les granules chromatophiles du protoplasme deviennent les boules deutoplasmiques, qui serviront de nourriture aux premières cellules de l'embryon. Nous avons observé des embryons de huit à seize cellules, où les boules vitellines ont disparu en grande partie et ne constituent qu'une zone restreinte, non occupée par les jeunes cellules, qui sont en voie de division.

L'utilisation des cellules nutritives ou folliculaires dans l'élaboration du vitellus nutritif a été signalée par plusieurs auteurs, entre autres par VEJDOWSKY (78) dans la *Bonellia*, par PLATNER (86) dans les *Pulmonés*, par KORSCHOLT (89) chez le *Dytique*, par TODARO (93) chez le *Seps chalcides*, par WHEELER (96) chez le *Myzostoma*, par GRIFFIN (99) dans l'œuf de *Zirphæa*, où les cellules folliculaires seraient « the active agent in elaborating cytoplasmic material » (p. 616).



Nous terminerons ce chapitre traitant du protoplasme par quelques observations sur la *dégénérescence* de certains ovocytes. Dans quelques ovocytes, déjà parvenus au stade de l'apparition du centrosome, FIG. 50, nous trouvons une zone dépourvue d'enclaves. Les trabécules cytoplasmiques granuleuses qu'on observe dans tout le reste de l'œuf n'y pénètrent pas. Cette zone a la forme d'un croissant et est constituée de deux parties distinctes. La partie centrale est uniformément homogène; les deux cornes latérales présentent au contraire de petites vacuoles claires. D'autres ovocytes plus avancés, FIG. 51, sont entourés d'une enveloppe homogène continue. La membrane nucléaire y est encore intacte; un centrosome se trouve dans une dépression du noyau et est entouré d'un aster puissant, qui présente une zone plus claire près du centrosome. Un spermatozoïde se trouve près du noyau dont la membrane est encore intacte. L'élément nucléinien est parvenu au stade qui précède immédiatement la formation des bâtonnets. On en voit un tronçon constitué de granules juxtaposés et divisés à certains endroits. Les boules vitellines y sont peu abondantes et le noyau est très excentrique. Cet œuf présente un aspect différent des œufs normaux au même stade de développement, FIG. 58. Il semble donc voué à la dégénérescence. Le premier indice de cette dégradation serait la formation d'une couche homogène amorphe autour de l'œuf. La FIG. 50 en montrerait le premier début. C'est ce que VAN DER STRICHT (99, p. 38) a décrit déjà dans certains ovocytes du *Thysanozoon* au stade du premier fuseau de maturation. Nous pouvons ajouter aux observations de cet auteur que cette dégénérescence peut débiter à un stade antérieur. Nous l'avons retrouvée dans des ovocytes, FIG. 50, où le fuseau n'est pas encore formé et qui présentent au point de vue du protoplasme, du noyau, du centrosome et de l'aster le même aspect que les ovocytes normaux.

### CHAPITRE III.

#### Nucléole.

La question de l'origine du nucléole est encore très obscure. Aussi la plupart des auteurs se bornent-ils à décrire cet élément énigmatique au stade où il a acquis sa forme définitive, mais sans approfondir la genèse de celle-ci.

Touchant les planaires notamment, les données sont restreintes.

KLINCKOWSTRÖM (97, p. 590) ne fait que signaler un gros nucléole qui, à mesure que l'œuf avance, perd son affinité pour les matières colorantes.

FRANCOTTE (97, p. 19) ne donne aucune explication de la genèse du nucléole; celui-ci " prend vivement les réactifs appropriés; plus tard, il prendra beaucoup moins les réactifs colorés ".

VAN NAME (99, p. 269) a observé que le grand nucléole se colore plus intensément par l'hématoxyline dans les premiers stades que dans les stades ultérieurs; de plus, il est sphérique et limité par un contour distinct; d'abord homogène, il se vacuolise plus tard.

Quant à VAN DER STRICHT (98, p. 374), il décrit la différenciation, aux dépens du réseau chromatique, d'une tache germinative, au début très avide des matières colorantes, mais ne se colorant bientôt plus par la safranine. Ce nucléole acquiert rapidement un volume considérable.

Nous croyons, d'après des recherches précises, pouvoir expliquer quelques points encore obscurs de l'histoire du nucléole chez le *Thysanozoon*, notamment sa genèse et ses différentes formes.

#### 1° *Genèse et formes du nucléole.*

Dans les ovocytes les plus jeunes, tels que nous les avons décrits au chapitre I, p. 41, on trouve, parmi les amas irréguliers de nucléine issus de la désagrégation des anses ovogoniales, un amas plus compact et plus volumineux que les autres. C'est lui qui va se transformer en nucléole.

GRIFFIN (99, p. 589) a vu le nucléole apparaître lors de la segmentation du peloton. Sa coloration intense et son contour irrégulier donnent l'impression d'un reste irrégulier du peloton.

BANCROFT (99, p. 96 et 97) est plus catégorique quant à l'explication de l'origine du nucléole. Parmi les granules nucléiniens du noyau, il en trouve ordinairement un plus grand que les autres : il est destiné à devenir la tache germinative, en s'accroissant et en prenant une forme sphérique.

Nous pouvons affirmer qu'un processus à peu près identique à celui décrit par BANCROFT se déroule dans l'ovocyte de *Thysanozoon*.

On peut d'abord supposer *a priori* que le nucléole doit dériver de quelque élément préexistant. En effet, tandis que les ovocytes les plus jeunes n'en renferment pas de trace, il apparaît, possédant déjà sa forme caractéristique, dans les œufs seulement un peu plus âgés. Ce n'est là qu'une présomption. Mais nous pouvons prouver qu'il dérive réellement de l'amas nucléinien plus grand que les autres, et cela grâce aux trans-

formations que subit ce dernier. De plus, l'étude de ces transformations nous permettra d'expliquer les diverses formes sous lesquelles le nucléole se présente, non seulement chez le *Thysanozoon Brocchi*, mais encore ailleurs et qui ont été décrites par plusieurs biologistes.

Les FIG. 1 b, 40, 41, représentent des ovocytes très jeunes renfermant un élément nucléinien en train de se former. On y remarque un amas irrégulier et plus volumineux que les autres granules, qui sont plus abondants près de la membrane nucléaire. Cette masse colorée ou « amas nucléolaire » prend bientôt des contours plus réguliers, FIG. 42, et une petite vésicule claire apparaît sur un de ses côtés, FIG. 43. Celle-ci augmente peu à peu en s'arrondissant et atteint bientôt le volume de la masse nucléinienne elle-même. Elle finit même par dépasser le volume primitif de cette dernière, FIG. 45 b. Il en résulte que la portion chromatophile persistante prend la forme d'une calotte, qui recouvre en partie la vésicule claire par une surface concave. A la limite des deux portions de ce nucléole complexe, on aperçoit une dépression circulaire, FIG. 3 (nucléole du milieu). Par suite de l'augmentation progressive du volume de la vésicule claire, les bords de la calotte colorable s'amincissent et se continuent insensiblement avec le pourtour de la vésicule elle-même. La portion chromatophile prend ainsi la forme de croissant, FIG. 3 (à droite et en bas). Remarquons que l'amas nucléolaire primitif se trouve toujours près de la membrane du noyau. La vésicule claire apparaît le plus souvent du côté le plus rapproché de cette membrane, FIG. 43, 24. C'est ainsi que la portion colorable est portée vers le milieu du noyau. Aussi, quand le nucléole a atteint sa forme définitive, il se trouve sensiblement au centre du noyau, FIG. 5, 8, etc.

Par la dénomination de vésicule claire, nous ne voulons pas signifier une simple vacuole remplie uniquement d'un liquide, comme cette dénomination semblerait l'indiquer. Nous considérons, au contraire, la portion claire comme constituant un nucléole plasmatique massif et formé de plastine. Nous n'employons cette appellation de vésicule que pour la clarté de l'exposition.

Les modifications nucléolaires que nous venons d'étudier correspondent très bien à celles qu'a observées MUNSON (98) dans le nucléole de *Limulus*. Voici comment il s'exprime : « The central-body (notre portion « claire) may at a time be greatly enlarged; the outer crescent-shaped body « then appears as a cap at one pole of the central body; the horns of the



« crescent, in sections becoming greatly thinned out, extend along the sides of the central-body » (p. 158).

MONTGOMERY (98<sup>B</sup>) montre dans sa fig. 315, Pl. XXIX, un nucléole également composé de deux parties. Ce qu'il considère comme le « Nebennucleolus » de FLEMMING correspond à notre calotte colorable. Or, l'auteur croit que ce Nebennucleolus « would be seen to be derived from one part of the nucleus, outside of the nucleolus, since it at first lies upon the surface of the nucleolus » (p. 460).

D'après les modifications que nous avons vu se produire dans l'amas nucléolaire de l'œuf de *Thysanozoon*, cette supposition de MONTGOMERY nous paraît peu probable. Ce « Nebennucleolus » a fait partie du nucléole lui-même dès le début et n'est pas un corps étranger qui serait venu s'appliquer contre le nucléole.

STAUFFACHER (94, p. 204) avoue ne pas avoir trouvé d'explication plausible de la formation du nucléole double (voir sa fig. 7) au dépens du nucléole simple (voir sa fig. 2); mais il tend à admettre l'explication de LEYDIG (55), d'après lequel il se formerait au nucléole une sorte de bourgeon, « eine Art von Knospen ». D'après l'auteur, cette saillie se formerait donc secondairement au « Kernkörper » par une sorte de bourgeonnement. Or, nos FIG. 42, 43, 45 *b*, montrent que le Knospen de LEIDIG correspond à notre portion colorable et ne résulte par conséquent pas d'un bourgeonnement.

La forme de nucléole double, constitué d'une portion chromatophile unique et d'une portion claire, est la forme la plus simple. Elle a été observée par un grand nombre d'auteurs. La portion colorable correspond au « Nebentheil » de FLEMMING (75 et 82); la première a été appelée par HAECCKER (93, fig. 20) l'« Hauptnucleolus », et la seconde, le « Nebennucleolus ». Il arrive parfois que la vésicule claire commence à se former au milieu de l'amas nucléolaire primitif, FIG. 44; dans ce cas, elle pourra écarter deux portions colorables, qui souvent vont occuper deux pôles opposés de la portion claire en la coiffant par une face concave. Ces deux calottes sont très souvent semblables l'une à l'autre, FIG. 45 *a*. C'est là, d'après nous, l'origine des formes de nucléole décrites par LIST (96) et FLEMMING dans les *Lamellibranches*, par MONTGOMERY dans la *Polydora* (fig. 272, Pl. XXVIII), et par bien d'autres auteurs encore.

Les bords de ces deux calottes vont bientôt s'amincir et se continuer, comme dans le premier cas, avec le pourtour de la portion claire. La



FIG. 46 montre deux portions colorées de volume inégal coiffant la vésicule claire. Si, dans un troisième cas, le rejet de la matière chromatophile, débutant au centre de l'amas nucléolaire, se propage dans plus de deux directions, la calotte colorée pourra être trilobée, FIG. 3 (à droite). MONTGOMERY a figuré des formes semblables dans la *Polydora*, fig. 277, Pl. XXVIII. Parfois même, elle pourra présenter quatre lobes, d'inégal développement, FIG. 45 b. La FIG. 3 montre toutes ces diverses formes de nucléole.

Nous croyons que l'explication qui précède rend suffisamment compte des diverses formes de nucléole observées chez le *Thysanozoon* et dans d'autres objets. Elle a une valeur d'autant plus probante qu'elle est basée sur un grand nombre de préparations, où les phénomènes décrits concernant le nucléole se passent dans une succession *strictement parallèle* au développement de l'ensemble des éléments ovulaires.

Quant au *chimisme intime* de ces transformations, nous constatons que la portion chromatophile ou « Nebentheil » diminue de volume au fur et à mesure que la portion claire ou « Haupttheil » augmente. Nous pouvons donc conclure que l'une se forme aux dépens de l'autre. De plus, leur différence d'affinité pour l'hématoxyline semble prouver que ces deux portions sont de composition chimique différente, quoique dérivant l'une de l'autre.

Ces modifications chimiques pourraient peut-être s'expliquer de la façon suivante.

D'après nos observations, l'amas chromatophile primitif, ébauche du futur nucléole, possède la même composition chimique que le filament nucléinien; les deux dérivent en effet de la désagrégation d'un même élément, c'est-à-dire des anses nucléiniennes des ovogonies. Or, dans beaucoup de cas connus, la substance chromatophile (nucléine) se transforme en plastine. C'est ce qui a lieu dans les noyaux où une partie du filament nucléinien ne sert pas à la formation des bâtonnets, mais se convertit en substance plastinienne pour concourir à l'édification du fuseau. Nous pouvons donc admettre dans le nucléole une transformation identique de la portion nucléinienne destinée à donner naissance à la portion plastinienne.

Ce nucléole serait donc un nucléole plastinien dans le sens de CARNOY. Nous verrons d'ailleurs plus tard qu'il ne concourt en rien à la formation des chromosomes.

Dans des préparations moins bien réussies ou colorées à chaud à la méthode d'HEIDENHAIN, il n'est pas si aisé de distinguer les deux portions

dont est constitué le nucléole. Dans ces cas, la vésicule claire prend une coloration trop intense pour trancher suffisamment sur la ou les calottes colorées. C'est probablement par suite d'une décoloration incomplète que VAN DER STRICHT n'a pas observé les deux portions distinctes et s'est borné à mentionner, comme aussi d'ailleurs KLINCKOWSTRÖM, FRANCOTTE et VAN NAME, que le nucléole se colore plus intensément dans les premiers stades que dans les stades ultérieurs.

STAUFFACHER (94, p. 204) fait une observation semblable à la nôtre, concernant la coloration du nucléole. Par l'hématoxyline ferrique, les deux parties du nucléole se colorent également, tandis que, par le carmin boracique, la partie la plus petite (notre portion chromatophile) se colore plus intensément que l'autre.

### 2° *Volume définitif du nucléole.*

A mesure que l'ovocyte se développe, le nucléole augmente graduellement de volume. Aussitôt que se sont constituées les deux portions distinctes que nous avons décrites, on voit apparaître dans la portion claire un nombre variable de petites vésicules, FIG. 3, 6, 45 a, etc.; une grande s'y trouve souvent entourée d'autres plus petites, FIG. 5; elles occupent le plus souvent le centre du nucléole, mais elles peuvent aussi se former dans toute son étendue. Parfois même, tout le nucléole en est rempli et prend l'aspect d'une mosaïque par suite de la compression des diverses vésicules les unes contre les autres. Il arrive que les vésicules se fusionnent et forment ainsi une seule grande vésicule (nucléolule), FIG. 47, occupant presque tout le nucléole et présentant parfois une structure réticulée, FIG. 8. MONTGOMERY (98<sup>B</sup>, p. 460) a décrit un fait semblable.

La ou les calottes colorées en noir intense par l'hématoxyline ferrique et coiffant d'abord une partie assez restreinte de la portion claire ou « Haupttheil » s'étendent peu à peu sur sa surface et s'amincissent à cause de l'augmentation de volume de cette dernière. Elles prennent de moins en moins les matières colorantes et finissent par ne plus être qu'une mince bande en demi-lune, un peu plus sombre que la portion claire du nucléole, FIG. 26, 47.

### 3° *Nombre des nucléoles.*

Aussi longtemps que l'ovocyte renferme un nucléole possédant à l'intérieur une ou plusieurs vésicules et coiffé d'une ou deux calottes chroma-

trophiles, ce nucléole est toujours unique. Mais à un stade voisin de l'apparition des centrosomes, stade caractérisé par certains aspects spéciaux de l'élément nucléinien et du protoplasme, on en voit apparaître plusieurs en nombre indéterminé. Nous appelons *nucléoles secondaires* ces nucléoles nouveaux. La FIG. 26 montre le noyau d'un ovocyte qui renferme un nucléole primaire, coiffé de deux bandes foncées, et deux petits nucléoles secondaires. Quand la vésicule germinative renferme plusieurs nucléoles secondaires plus développés que ceux-ci, FIG. 54, on ne retrouve plus le nucléole primitif. Ces nucléoles secondaires ou « Nebennucleolen » se distinguent du nucléole primitif en ce qu'ils sont plus clairs, qu'ils ne renferment jamais de trace soit de vésicule à l'intérieur, soit de bande plus sombre, et que leur volume est considérablement plus petit; en outre, tandis que le nucléole primaire occupe sensiblement le centre du noyau, FIG. 5, 8, les nucléoles secondaires se rapprochent au contraire de la membrane de la vésicule germinative, FIG. 54, 52. Ces deux figures appartiennent à un même ovocyte et nous montrent jusqu'à huit nucléoles secondaires.

#### 4° *Origine des nucléoles secondaires.*

Nous croyons que les nucléoles secondaires dérivent du nucléole primitif. En effet, la FIG. 7 montre, à la périphérie d'un nucléole parvenu à son développement définitif, une petite vésicule paraissant sur le point d'en sortir. La FIG. 26 représente un ovocyte où le nucléole primitif est accompagné de deux petits nucléoles; ceux-ci sont tout fait semblables à la vésicule qui se trouve à l'intérieur du premier. Le nombre considérable de préparations où nous avons observé ces sortes de figures, le volume réduit des nucléoles secondaires ne dépassant pas, lors de leur première apparition, le volume des vésicules renfermées dans le nucléole primitif, FIG. 26, l'absence complète d'une coiffe plus sombre et de toute vésicule à leur intérieur, toutes ces circonstances nous font admettre que les nucléoles secondaires prennent naissance par la sortie successive des vésicules claires que nous avons vu apparaître de bonne heure déjà dans le nucléole primitif. Le nombre variable de ces vésicules expliquerait la variabilité du nombre des nucléoles secondaires.

MUNSON (98) a d'ailleurs observé la sortie des nucléolules formés dans le nucléole primitif. Voici ce qu'il dit : « ... the body (central) can often be seen to have been extruded (fig. 79, Pl. XV, et fig. 110, Pl. XVI); in such



cases a cavity which communicates with the exterior by means of a circular opening exists in the nucleolus ». Ce serait, d'après MUNSON, un « Neben-nucleolus », ou, ce qui est la même chose, un nucléole secondaire. Plus loin, p. 163, il ajoute que « other similar bodies may form and these likewise are extruded (fig. 4) ». Il est vrai que nous n'avons pas vu aussi distinctement que MUNSON la sortie des nucléoles secondaires du nucléole primitif. Pourtant ses fig. 79, 110, et nos FIG. 7, 48, où nous voyons d'une part, fig. 79 et FIG. 7, un nucléolule près de la périphérie du nucléole, et d'autre part, fig. 110 et FIG. 48, une ouverture communiquant avec l'extérieur, offrent une ressemblance si frappante que ce que nous ne faisons que présumer avant d'avoir pris connaissance des observations de MUNSON, nous paraît maintenant certain. Nous considérons les nucléoles secondaires comme des nucléolules sortis successivement du nucléole primitif.

##### 5° *Sort ultérieure des nucléoles.*

Une fois sortis et individualisés, les nucléoles secondaires, de très petits qu'ils sont, se développent peu à peu, mais n'atteignent généralement pas le volume du nucléole primitif (comparez les FIG. 26, 31, 7).

Les nucléoles ne paraissent pas jouer un grand rôle dans les phénomènes importants dont les ovocytes sont le siège lors de la formation de la première figure. D'abord, ils ne quittent pas le noyau pour subir une régression dans le protoplasme. En outre, les nucléoles secondaires ne renferment pas de nucléine; ils présentent un aspect clair et homogène; il ne peut donc pas y avoir échange de substances chromatophiles entre les nucléoles et l'élément nucléinien, contrairement à ce que RHUMBLER (93) a décrit ailleurs, où le nucléole en se dissolvant s'ajouterait sous une autre forme aux figures cinétiques en formation. Les nucléoles ne contribuent donc pas à la formation des chromosomes.

Peu de temps avant la formation du peloton, les nucléoles prennent un aspect vague et indécis, qu'il est difficile de rendre dans le dessin; ils deviennent de plus en plus transparents, jusqu'à ce que, comme dans l'œuf de l'*Axolotl* (FICK, 93), ils disparaissent entièrement lors de la première apparition du fuseau par une sorte de fonte progressive. Ils ne persistent jamais dans la figure achevée, contrairement à ce que bon nombre d'auteurs (\*) ont observé dans d'autres œufs.

(\*) RÜCKERT (94) et HÆCKER, chez les Copépodes; BOVERI (95), WHEELER (97), MEAD (98), KOSTANECKI (98), KLINCKOWSTRÖM (97), FRANCOIS (97 et 98), GATHY (99), OBST (99), etc.



VAN DER STRICHT a déjà signalé chez le *Thysanozoon* la persistance des nucléoles clairs après le stade où les centrosomes sont déjà devenus très apparents. Il en conclut qu'ils n'interviennent pas dans l'édification de ces derniers. Nous pouvons confirmer, d'après ce qui précède, ces observations. Nous verrons d'ailleurs plus tard, d'une façon plus démonstrative, que les nucléoles ne constituent pas les centrosomes, comme on l'a observé parfois ailleurs. Néanmoins, remarquons dès maintenant que le nucléole primitif pourrait peut-être donner naissance au filament lisse destiné, comme nous le verrons bientôt, à devenir le centrosome, et que certains nucléoles secondaires ne sont pas sans influence dans l'apparition de ce dernier.

#### CHAPITRE IV.

##### Elément nucléinien.

Nous avons déjà décrit comment, à la suite de la désagrégation des chromosomes des ovogonies, se constitue le filament nucléinien dans les ovocytes les plus jeunes. Ce filament, comme nous l'avons dit, ne forme pas un réticulum, bien que, en coupe, il puisse en présenter l'aspect.

Nous allons poursuivre maintenant l'évolution ultérieure de ce filament, en nous attachant surtout à montrer comment il produit le peloton définitif.

Le filament nucléinien, FIG. 5, 49, est à ce stade composé de granules irréguliers juxtaposés. Le réticulum caryoplasmatique, dessiné dans les FIG. 1, 40, 41, ne peut plus se distinguer du filament nucléinien; il est caché par les nombreuses anses de ce dernier. La zone périnucléolaire que nous avons décrite plus haut, FIG. 45 *b*, disparaît bientôt et le filament nucléinien remplit par ses multiples contours tout l'espace du noyau. A mesure que l'œuf avance en âge, les disques ou granules chromatophiles deviennent plus épais et plus réguliers, et l'on voit réapparaître un réseau caryoplasmatique entre les tronçons nucléiniens, FIG. 11, 12, 13, etc. Ceux-ci, par suite de l'augmentation de volume du noyau, s'écartent les uns des autres et permettent de percevoir le réseau dans lequel ils se trouvent plongés. Ce dernier devient très apparent, même dans les ovocytes assez jeunes, si, avant la coloration, on a fait réagir pendant quelques minutes une solution diluée de potasse caustique qui dissout la nucléine.

Il est difficile de décider si tout le filament nucléinien est encore continu. On observe plusieurs bouts libres, mais ils peuvent être dus à la section du rasoir, FIG. 7, 11, 12, 13, 15, etc. D'autre part, on peut pour-

suivre certains segments nucléiniens sur une longueur assez grande. Il est donc probable que le filament est encore continu.

Ces tronçons, dus à la section du rasoir, se trouvent irrégulièrement éparpillés dans tout le noyau. Ceux qui se trouvent à la périphérie sont souvent appliqués contre la membrane nucléaire. C'est en ce moment que se déroule le phénomène de la *division longitudinale*.

Peu de temps avant l'apparition des centrosomes, quand plusieurs nucléoles secondaires ont déjà pris naissance, on observe dans beaucoup d'ovocytes que, sur certaines portions du filament nucléinien, les granules ou disques colorés s'étirent dans le sens transversal, FIG. 11, 13, 14, 16, 32, s'étranglent en leur milieu et se divisent en deux granules-filles, FIG. 18, 27, 33. Ceux-ci restent rapprochés et souvent demeurent unis entre eux aux deux extrémités de l'axe longitudinal du granule primitif. L'ensemble du filament prend ainsi la forme d'un chapelet formé de granules présentant une fente à leur intérieur, FIG. 20, 21.

Cette division successive des granules nucléiniens dans le sens de la longueur du filament, prélude de la division longitudinale du peloton définitif lui-même, a été observée souvent chez les plantes et les animaux.

La division longitudinale du filament nucléinien ne fait que s'indiquer avant l'apparition des centrosomes; parfois même, elle n'a pas encore commencé à se produire après cette apparition, FIG. 19. Néanmoins, à partir de ce moment, elle devient plus manifeste. Les granules où la scission est achevée deviennent plus nombreux, FIG. 33. Dans les granules où la division longitudinale n'était pas encore complète, celle-ci s'achève. Les tronçons du peloton se montrent alors divisés longitudinalement sur toute leur étendue, FIG. 34. On comprend pourtant qu'à certains endroits on n'observe pas cette division, car il suffit que le cordon se torde sur lui-même de 45° pour superposer les deux granules-filles et soustraire ainsi au regard la fente qui les sépare. C'est aussi cette torsion du peloton qui produit souvent l'apparence de deux filaments enroulés. Nous n'avons pas reproduit cet aspect, mais nous l'avons observé plus d'une fois.

Après avoir décrit la division longitudinale du filament nucléinien, arrêtons-nous un instant aux opinions des auteurs qui ont étudié les Planaires.

KLINCKOWSTRÖM, FRANCOTTE et VAN NAME n'ont pas observé cette division.

VAN DER STRICHT, p. 378, parle, il est vrai, d'une division longitudinale du peloton, en se basant sur sa fig. 13, où « le cordon nucléinien, occupant

la périphérie du noyau, a été sectionné et (où) en plusieurs endroits le filament est pair », mais cette figure ne nous semble pas démonstrative. D'abord, elle ne peut pas représenter une division longitudinale précoce. En effet, cette division longitudinale précoce ne s'observe, comme nous l'avons vu, que dans les noyaux résultant de la dernière division des ovogonies avant la période d'accroissement; les segments nucléiniens longitudinaux qui en résultent ne se séparent pas en laissant un intervalle considérable entre eux, mais se désagrègent pour donner naissance ensuite à un filament, où toute trace de division longitudinale a disparu. La figure en question représente, au contraire, un stade déjà très avancé du développement de l'ovocyte.

Cette fig. 13 pourrait peut-être indiquer la division longitudinale que nous avons observée au stade de l'apparition des centrosomes; elle montre, en effet, un noyau qui a le même aspect que ceux représentés par les figures voisines, 12, 14 et 15, où les centrosomes sont déjà bien développés. Nous ne le croyons cependant pas. En effet, nous avons observé nettement dans nos propres figures cette division longitudinale du filament nucléinien dès son début. Elle commence par la scission, suivant la longueur du filament, des granules qui le constituent, et les deux segments qui en résultent ne s'écartent jamais l'un de l'autre autant que l'indiqueraient les figures de VAN DER STRICHT. Aussi nos FIG. 18, 20, 34, qui représentent sans aucun doute la division longitudinale du filament nucléinien, sont bien différentes de la fig. 13 de VAN DER STRICHT. Cette figure ne démontre donc ni une division longitudinale précoce du peloton primaire, ni une division longitudinale du filament nucléinien, qui serait le prélude de la division longitudinale du peloton définitif, origine immédiate des chromosomes. Nous pensons que l'apparence « d'un filament pair » n'y est produite que par un parallélisme accidentel des tronçons du filament nucléinien.

On pourrait objecter que la division longitudinale que nous avons décrite n'est qu'apparente. Ce ne serait autre chose que la séparation de deux tronçons du peloton primitif, qui se seraient accolés intimement à un stade antérieur, comme VON WINIARTER (1900) le propose pour le lapin et comme d'ailleurs DIXON l'avait déjà admis pour le Lys en 1896. Il est impossible d'admettre cette hypothèse pour le *Thysanozoon*. En effet, nous n'avons constaté, à aucun stade, un parallélisme des tronçons du peloton en train de s'accoler. Nous n'avons jamais observé le stade synapsis qu'on a décrit souvent ailleurs, et qui, d'après VON WINIARTER, pourrait servir



de base à cette interprétation. Nous croyons, au contraire, avoir clairement démontré que dans l'ovocyte du *Thysanozoon* le filament nucléinien, durant la période d'accroissement, subit une division longitudinale, débutant par le clivage suivant la longueur du filament, des granules élémentaires. Les figures que nous avons présentées à l'appui de notre manière de voir nous semblent pleinement démonstratives.

Étudions maintenant l'évolution ultérieure du filament nucléinien.

En même temps que s'opère la division longitudinale, nous voyons le filament nucléinien subir d'autres modifications. A la périphérie du noyau, il persiste souvent des portions du filament formées de granules plus minces, où l'on n'observe pas de division longitudinale, FIG. 16, 18, 27, 33. Or, ces portions plus ténues se désagrègent et disparaissent peu à peu, ainsi que d'autres segments du filament nucléinien éparpillés dans tout le noyau. Il en résulte un grand nombre de granules isolés et dispersés dans toute l'étendue de la vésicule germinative, FIG. 15, 19, 34. Ces granules finissent par se dissoudre. C'est probablement par suite de cette diffusion de la nucléine dans le noyau que celui-ci prend à ce stade une teinte plus foncée, FIG. 15, 50. Nous n'avons pu que difficilement rendre cet aspect dans plusieurs de nos dessins, où nous n'avons représenté que les portions du filament les plus visibles. Nous pensons aussi que les fig. 5, 6, 7, 10, de VAN DER STRICHT représentent des noyaux dans lesquels la nucléine a diffusé. C'est ce qui leur donne ce fond sombre sur lequel on ne parvient pas à distinguer l'élément nucléinien.

En présence d'un noyau sectionné, il est difficile de décider si le filament nucléinien est encore continu, FIG. 18, 34, etc. Mais le fait de la désagregation et de la fonte progressive de certaines de ses parties nous fait pencher vers le sentiment contraire. Les FIG. 20, 21, 34, montrent bon nombre de tronçons divisés longitudinalement d'une façon plus ou moins complète. Ces tronçons ne constituent pourtant pas encore les chromosomes définitifs; ils sont, en effet, trop nombreux, comme on peut s'en convaincre en examinant les coupes suivante et précédente.

Il résulte de la description qui précède qu'une partie notable de la nucléine ne prend pas part à la formation des chromosomes. En parlant du fuseau, nous toucherons encore ce point.

Au fur et à mesure que les portions nucléiniennes désagrégées se décolorent et se résorbent, il se forme aux dépens des tronçons persistants



un peloton assez épais, divisé longitudinalement sur toute sa longueur, FIG. 36; par quel mécanisme, nous ne le savons pas avec certitude. C'est probablement par la fusion bout à bout de ces tronçons. Mais le fait de la reformation d'un peloton est certain. En effet, dans les FIG. 20, 33, 34, on observe divers tronçons de l'élément nucléinien nettement distincts, tandis que, à un stade un peu plus avancé, où le fuseau commence à se former, on ne trouve plus qu'un peloton continu, présentant une mince fente longitudinale, comme on peut s'en convaincre par l'examen des FIG. 29, 36, empruntées à un même œuf. Il en est de même dans les FIG. 61, 62. Dans ces dernières, on voit, il est vrai, des tronçons séparés; mais ils sont trop peu nombreux et on peut les poursuivre sur une longueur trop grande pour qu'ils représentent la valeur d'un seul chromosome. Nous pensons donc que ces tronçons ont été séparés par le rasoir.

Ce peloton, bien différent de celui représenté dans la fig. 13 de VAN DER STRICHT, n'occupe pas la périphérie du noyau, mais se trouve ramassé vers l'intérieur.

D'après RÜCKERT (93), la constitution du peloton définitif, qui doit se segmenter en un nombre réduit de chromosomes, se fait, dans l'œuf des Sélaciens, d'une façon analogue à celle que nous venons de décrire : « ... offenbar ist er (le peloton continu) durch die kettenartige Vereinigung der Chromosomen entstanden » (p. 562). Le peloton s'y forme donc également par soudure bout à bout des tronçons nucléiniens; mais d'après l'auteur, ceux-ci représentent des individus distincts ou des chromosomes, tandis que, chez le *Thysanozoon*, ils ne semblent pas avoir cette signification.

C'est pendant la formation du peloton définitif que la partie caryoplasmatique du noyau commence à s'orienter pour concourir à la formation du fuseau, comme nous le verrons plus tard, FIG. 56.

A ce moment, la membrane du noyau est encore très apparente; les nucléoles et les granules chromatophiles résiduels ont totalement disparu et les asters possèdent leur développement complet.

C'est de ce peloton nucléinien, dont nous venons d'étudier la genèse assez compliquée, que dérivent les chromosomes.

Touchant l'évolution du peloton, VAN DER STRICHT s'explique en ces termes : « Le filament nucléinien s'épaissit, se raccourcit. Il devient épais et homogène; en même temps il s'étrangle et se résout en neuf tronçons chromatiques plus ou moins irréguliers. »

Cette description répond assez bien à ce que nous avons dit. Ce

n'est d'ailleurs, dans ces termes généraux, que la traduction du schéma admis ailleurs. Malheureusement, l'auteur ne donne aucune figure à l'appui de sa description. Nous croyons avoir comblé cette lacune par nos FIG. 29, 36, 61, 62, où l'on voit manifestement un peloton, qui ne tardera pas à se segmenter, vu qu'il appartient à des ovocytes en tout semblables à ceux où les chromosomes sont déjà formés et individualisés, FIG. 56.

Malgré le nombre considérable de préparations que nous avons examinées, nous n'avons retrouvé la forme de peloton définitif bien caractéristique que dans quatre ou cinq cas. Nous pouvons en conclure que cette forme ne persiste pas longtemps. SELENKA (81, p. 493) a fait la même constatation pour l'ovocyte du *Thysanozoon Diesingii*.

Nous n'étudierons pas ici l'évolution des chromosomes et la constitution des cinèses polaires; nous espérons, comme nous l'avons déjà dit, faire cette étude dans un travail ultérieur. Nous nous bornerons, pour le moment, à confirmer les observations de VAN DER STRICHT au sujet du nombre des chromosomes. Ceux ci sont au nombre de neuf dans les ovocytes, tandis que les figures de segmentation en comprennent dix-huit. Il en résulte que l'œuf du *Thysanozoon* répond au schéma général de la réduction, c'est-à-dire que la réduction de nombre n'y est pas, comme dans certains cas, retardée jusqu'après la fécondation [BOLLES LEE (97), DANGEARD (99), GATHY (99)], mais qu'elle se fait pendant la maturation.

A côté de la réduction du nombre des bâtonnets, nous avons constaté une réduction quantitative de la nucléine, dans ce sens que toute la nucléine de la phase d'accroissement ne se transmet pas à la première figure sous la forme de chromosomes.

Outre le passage d'éléments nucléiniens dans le protoplasme pour y servir à la production des enclaves vitellines, nous avons signalé la désagrégation d'une partie notable de la nucléine lors de la formation du peloton définitif. Cette « nucléine résiduelle » se dissout et disparaît comme telle, sans participer à la constitution du peloton.

On n'a pas de preuve pour attribuer à ce phénomène, pas plus qu'à la sortie d'éléments nucléiniens au début de l'accroissement, une signification au point de vue de l'explication de la réduction numérique. Nous avons déjà touché ce sujet. Il semble plutôt, comme nous le verrons plus tard, être en rapport avec la formation du fuseau. Aussi, nous ne nous y attardons pas davantage ici. Nous nous bornerons, pour terminer ce chapitre,

à faire remarquer que la non-participation d'une partie de la nucléine à la formation des bâtonnets a été signalée déjà maintes fois dans des objets autres que le *Thysanozoon*.

Ainsi, GARDINER (98) a observé dans l'œuf de *Polychærus* que « but a portion of these clumps (tronçons de nucléine) are taken to form the chromosomes » (p. 97).

KORSCHOLT (95) admet que la réduction considérable de la masse de l'élément nucléinien, lors de la formation des chromosomes, est due non seulement à sa condensation, mais aussi à la dispersion dans l'espace nucléaire d'une partie de l'élément nucléinien. Cette nucléine dispersée, que KORSCHOLT appelle « intermediäre Substanz », correspond à notre nucléine résiduelle.

VAN BENEDEN et JULIN (84) ont signalé que, dans les spermatomères de l'*Ascaris megalocephala*, plusieurs anses chromatiques sont expulsées au stade de la couronne équatoriale; elles ne servent par conséquent pas à constituer les bâtonnets.

HEIDENHAIN (93) a admis également la dégénérescence d'une portion considérable de la nucléine. WILSON (95), RÜCKERT (93), FOL (79), TODARO (93), etc., ont décrit des faits analogues.

Les citations qui précèdent montrent que le phénomène en question a déjà frappé souvent l'attention des auteurs. Aussi, le fait de l'avoir signalé dans l'ovocyte de premier ordre du *Thysanozoon Brocchi* ne nous semble pas dénué de quelque importance.

## CHAPITRE V.

### Filament lisse ou centrosome-bâtonnet.

Nous voici arrivé à la description de l'élément qui constitue l'objet le plus intéressant de notre mémoire. C'est dans les ovocytes les plus jeunes, FIG. 4, 24, où le filament nucléinien vient de se constituer de la façon que nous avons décrite au chapitre I, que nous voyons apparaître l'organite en question sous l'aspect d'un filament arciforme, à extrémités effilées. Nous le désignerons sous le nom de *filament lisse*, parce qu'il n'est pas formé de granules juxtaposés, constitution qui caractérise l'élément nucléinien à ce stade.

Au premier moment de son apparition, il se trouve près du nucléole,



vers lequel il tourne sa concavité, et possède une longueur sensiblement égale au diamètre de celui-ci.

Chose importante à signaler, au stade d'ovocyte très jeune, ne possédant encore qu'une mince bande de protoplasme homogène, nous n'avons jamais pu découvrir qu'un seul filament lisse, malgré le nombre considérable de préparations que nous avons minutieusement examinées. Plus tard, à mesure que les parties constituant le noyau, c'est-à-dire le filament nucléinien et le nucléole, se développent, le filament lisse augmente en épaisseur et surtout en longueur. Il présente généralement alors en son milieu une légère ondulation et courbe ses extrémités acuminées en sens inverse, FIG. 7; sa position n'offre rien de constant; parfois, il atteint à peu près la longueur du diamètre du noyau, FIG. 9.

La première idée qui se présente à l'esprit est de le considérer comme une portion du filament nucléinien. Il n'en est cependant pas ainsi. Dès qu'il apparaît, il se montre nettement isolé du filament nucléinien; jamais nous n'avons pu observer de continuité entre ce filament lisse et le peloton. En outre, dans des préparations décolorées au point de ne plus laisser apparaître l'élément nucléinien, le filament persiste avec une netteté remarquable, FIG. 10.

Très souvent, ce filament ne demeure pas longtemps unique. Après que des granules chromatophiles ont apparu dans les mailles du protoplasme, on observe fréquemment deux filaments lisses dans le noyau, FIG. 6, 5. Ces deux figures représentent un noyau appartenant à des ovocytes, dont le protoplasme contient des granules chromatophiles. On pourrait, peut-être, devant cette observation fréquente de deux filaments lisses dans le noyau, présumer qu'il y en a toujours deux, même quand on ne parvient à en découvrir qu'un seul, en supposant que l'un des deux pourrait être sectionné transversalement et que, par conséquent, la surface de section ne se distinguerait plus des autres granulations chromatophiles du noyau. C'est ainsi, d'ailleurs, que nous expliquons le fait que dans plusieurs ovocytes nous n'avons pu observer aucune trace de filament lisse, alors que dans d'autres ovocytes, voisins dans la même préparation et arrivés au même stade de développement, il apparaît nettement.

A cette objection, nous répondrons que dans de nombreux ovocytes, décolorés au point de ne plus rien laisser voir du filament nucléinien, il nous a été impossible de découvrir une trace quelconque d'un second filament lisse; de plus, quand il en existe deux, ils sont en général moins volumineux pour le même stade que quand il n'y en a qu'un seul (comparez les



FIG. 5, 6, avec les FIG. 7, 9). D'ailleurs, ce que nous dirons plus tard de l'apparition des centrosomes concorde avec l'existence, dans certains cas, d'un seul filament lisse dans le noyau.

*Origine du filament lisse.*

La solution de cette question présente de très grandes difficultés. En effet, dans les ovocytes très jeunes, où nous observons la première apparition du filament lisse, il y a dans le noyau, outre le filament nucléinien en voie de formation, un grand nombre de granules chromatophiles occupant surtout la périphérie, FIG. 4, 24. Il n'est donc pas aisé d'aller à la recherche de l'origine d'un élément aussi petit que l'organite en question au milieu de cet ensemble d'éléments chromatophiles. De plus, il faut d'excellentes préparations, irréprochables quant à la conservation et à la coloration, pour pouvoir le mettre en évidence. Nous devons nous borner jusqu'ici à constater sa présence et à faire des suppositions plus ou moins admissibles au sujet de son origine.

1° Le filament lisse pourrait être un élément de nouvelle formation dépendant du filament nucléinien. Pourtant, il paraîtrait étrange qu'une partie du filament nucléinien fusionne ses granules pour produire un segment continu, non granuleux et à extrémités effilées, et ne présentant avec lui aucune connexion bien visible. De plus, le fait que ce filament possède une affinité plus grande pour l'hématoxyline que l'élément nucléinien et cela dès l'instant de son apparition nous permet d'exclure cette origine.

2° Le filament lisse pourrait dériver des ovogonies, par transmission directe d'un élément préexistant dans les ovogonies avant leur dernière division. Malheureusement, nous sommes ici en présence d'un stade très difficile à débrouiller et nous n'avons fait aucune constatation qui puisse appuyer cette supposition.

3° Enfin troisième hypothèse : le filament lisse pourrait dériver du nucléole par le détachement d'une petite bande chromatophile, semblable aux calottes que nous avons décrites. C'est cette piste que nous avons d'abord suivie, à cause de la grande ressemblance que le filament lisse présente parfois avec les calottes chromatophiles. Mais, comme nous l'avons dit dans notre communication au *Vierde Vlaamsch Natuur- en Geneeskundig Congres* de Bruxelles, la présence simultanée de ce filament et de une, deux ou même trois calottes, nous a fait abandonner cette présomption. Malgré cela, la position de l'organite en question dans le voisinage immé-

diat du nucléole, FIG. 45 *a*, vers lequel il présente toujours sa concavité, sans interposition d'une partie de l'élément nucléinien, FIG. 4, 24, sans faire naître une conviction, peut cependant faire pencher à considérer cette interprétation comme la plus acceptable.

*Origine du second filament lisse.*

Nous avons dit que très souvent on rencontre deux filaments lisses dans le noyau de l'ovocyte du *Thysanozoon*, alors que dans les tout premiers stades il n'y en a qu'un seul. Comment donc le second filament prend-il naissance?

Le fait qu'à un stade on n'en trouve qu'un seul et qu'à un stade ultérieur on en trouve deux peut déjà faire supposer que le second dérive du premier. En réalité, l'élément en question ne peut, d'après ce que nous avons déjà dit, dériver du filament nucléinien. Il ne peut pas non plus dériver d'une calotte chromatophile nucléolaire. En effet, quelque temps après l'apparition du premier filament, les calottes chromatophiles se modifient et se décolorent peu à peu, avant qu'on ne trouve un second filament lisse dans le noyau, FIG. 5, 6. C'est d'ailleurs bien par division du premier filament que les deux filaments se produisent. Les FIG. 26, 30, 48, ne laissent pas de doute sur ce point; elles montrent nettement la division transversale du filament lisse unique.

En effet, les FIG. 26, 48, montrent un filament lisse, semblable à celui qui est représenté dans la FIG. 49, et présentant au milieu de sa longueur un léger étranglement, au niveau duquel les deux moitiés sont effilées et se touchent encore très visiblement. La FIG. 30 montre un stade plus avancé; les deux filaments-sœurs se trouvent dans la même direction; les deux bouts effilés s'avancent l'un vers l'autre, mais ils sont séparés maintenant par un point clair.

On pourrait objecter que ces apparences d'un filament étranglé et de deux filaments séparés sont dues à la section du rasoir. Si on suppose, en effet, les filaments coudés dans un plan perpendiculaire au plan de la section, celle-ci pourra enlever, au point de courbure, une portion plus ou moins considérable. Il pourra en résulter l'apparence d'un étranglement du filament, si la portion enlevée est peu considérable; si, au contraire, elle est plus notable, il en résultera l'aspect de deux filaments-sœurs séparés. A ne considérer que les dessins, où nous n'avons représenté qu'un seul plan, cette objection serait sérieuse et enlèverait toute valeur probante à nos figures. Mais, dans les préparations qui ont servi à nos dessins, les deux

filaments lisses sont situés dans le prolongement l'un de l'autre et dans une direction oblique au plan de la section, de sorte qu'il faut abaisser graduellement la vis du microscope pour pouvoir les poursuivre sur toute leur longueur. Le rasoir n'a donc pas passé au niveau de l'étranglement ou de la division. L'objection tombe par conséquent et il est acquis que les deux filaments lisses prennent naissance par la division transversale, au milieu de sa longueur, du filament primitivement unique.

Nous devons pourtant reconnaître que nous n'avons observé cette division que dans des ovocytes où le protoplasme renferme déjà des boules vitellines, et non pas dans des ovocytes qui ne possèdent encore que des granules chromatophiles et qui néanmoins présentent assez souvent déjà deux filaments lisses dans le noyau. Mais, on peut admettre que cette division ne se produit pas toujours précisément au même stade et qu'elle peut se montrer dans des ovocytes plus ou moins développés. On trouve du reste ailleurs de nombreux exemples de certains phénomènes se produisant à des stades variables de l'évolution de l'œuf. L'observation d'un pareil fait tient d'ailleurs beaucoup à un heureux hasard.

Les deux filaments lisses ainsi constitués s'écartent l'un de l'autre et augmentent en longueur et en épaisseur, FIG. 5, 6. Ils prennent des formes semblables à celles du filament unique, telles que nous les avons décrites, et subissent les mêmes modifications, que nous allons étudier maintenant.

#### *Évolution ultérieure du filament lisse.*

A mesure que l'ovocyte s'approche du stade de l'apparition des centrosomes, le ou les filaments lisses subissent des modifications parallèles à son développement.

Après avoir présenté une longueur maxima, FIG. 7, 9, le filament lisse se raccourcit et courbe ses extrémités effilées dans le même sens, de façon à former un segment de cercle, FIG. 31.

A ce stade, le noyau renferme plusieurs nucléoles décolorés, ne possédant ni calotte chromatophile, ni vacuoles, ni nucléolule unique à structure réticulée. C'est contre un de ces nucléoles que le filament lisse vient s'appliquer. Il s'y applique tout d'abord par une de ses extrémités ou par sa partie médiane, de sorte qu'il est libre encore sur une partie de sa longueur, FIG. 28, 32. En même temps qu'il s'accole davantage contre le nucléole, il se réduit peu à peu; il ne forme bientôt plus qu'une mince bande, intensément colorée en noir et appliquée sur toute sa longueur contre le nucléole clair, FIG. 11.



La FIG. 32 montre deux filaments lisses ainsi modifiés. Les extrémités s'effilent de plus en plus et se continuent insensiblement avec le pourtour du nucléole. Dans la FIG. 12, ces deux extrémités ne sont pas dans un même plan; on voit l'une d'elles passer au-dessus du nucléole. Cette bande colorée, appliquée contre le nucléole, ne peut pas être la bande plus ou moins sombre que nous avons vu coiffer le nucléole primitif, mais représente bien le filament lisse qui est venu s'accoler contre un nucléole clair. En effet, sa coloration est bien plus intense et le nucléole qui le porte n'est pas un nucléole primaire, mais un des nucléoles secondaires qui, comme nous le savons déjà, ne possèdent jamais de calotte plus ou moins sombre. Ce qui prouve que c'est là un nucléole secondaire, c'est qu'il ne renferme pas de nucléolule et qu'il est sensiblement plus petit que le nucléole primitif. Les FIG. 26, 28, 30, 32, 37, montrent bien la différence du filament lisse et de la calotte plus ou moins sombre qui coiffe le nucléole primitif.

Comme dernier stade de l'évolution du filament lisse, on observe une mince bande qui présente au milieu de sa longueur un petit granule et qui, de chaque côté de celui-ci, s'amincit insensiblement jusqu'à se confondre, par ses deux extrémités, avec le pourtour du nucléole clair, FIG. 15. La FIG. 37 est très intéressante; elle montre le filament lisse au même stade, mais vu de face.

Ces sortes de figures, vu la difficulté de distinguer un élément aussi petit au milieu des nombreux et divers éléments nucléiniens qui se trouvent à ce stade dans le noyau, s'observent moins fréquemment que celles où le filament lisse est encore volumineux et tranche bien sur le filament nucléinien. Néanmoins, la netteté avec laquelle elles se présentent dans quelques préparations ne laisse pas de doute sur la signification de la bande colorée qui est appliquée contre un nucléole clair et qui montre un petit renflement en son milieu; c'est réellement le filament lisse transformé, tel qu'il se présente au stade précédant immédiatement l'apparition des centrosomes.

Avant de discuter la nature et la signification de ce filament, nous remarquerons d'abord que nous n'avons pu le mettre en évidence que dans des préparations colorées à la méthode d'HEIDENHAIN. L'hématoxyline de DELAFIELD, la safranine, la triple coloration de FLEMMING, etc., ne nous ont pas permis de le déceler. Nous avons même décoloré des préparations colorées à l'hématoxyline au fer, après avoir annoté exactement les cellules où le filament lisse se montrait à toute évidence; nous les avons ensuite



recolorées aux colorants cités plus haut, et jamais il ne nous a été possible de le retrouver avec certitude là où pourtant il devait se trouver. Ce fait nous explique que VAN DER STRICHT n'a pas signalé un filament lisse dans l'ovocyte de *Thysanozoon*. Cet auteur s'est surtout servi de la safranine et toutes ses figures sont empruntées à des préparations colorées par ce réactif. Ce colorant est sans doute excellent pour les ovocytes où le fuseau s'est déjà formé, mais il nous paraît insuffisant pour montrer la structure intime des noyaux ovulaires avant ce stade, comme on peut s'en convaincre en jetant un coup d'œil sur les fig. 2, 5, 6, 7, 10, de VAN DER STRICHT.

Après cette remarque préliminaire, voyons ce qu'il faut penser de la nature de ce filament lisse. La première hypothèse qui s'offre à l'esprit est de le comparer à certains cristalloïdes, décrits plusieurs fois déjà dans des cellules animales et végétales.

Nous croyons pouvoir écarter de la discussion les cristalloïdes des cellules végétales et les cristalloïdes strictement protoplasmiques des cellules animales. Ils présentent en effet peu d'intérêt pour nous. Aussi, nous ne parlerons que des cristalloïdes qu'on a signalés dans le noyau des cellules animales. Les auteurs qui ont décrit ces sortes de formations sont peu nombreux; il n'y a à citer que CARNOY (84), VON LENNOSEK (97), PRENANT (97), KÖLLIKER (89), LIST (97) et VAN BAMBEKE (98).

Les cristalloïdes nucléaires qui présentent la plus grande ressemblance avec notre filament lisse sont ceux qu'ont décrits VAN BAMBEKE et PRENANT. Nous ne nous attacherons donc qu'aux observations de ces deux auteurs.

VAN BAMBEKE distingue, dans l'ovocyte de *Pholcus phalangioïdes*, trois sortes de cristalloïdes : notamment des cristalloïdes nucléaires, nucléolaires et cytoplasmiques. Certaines vésicules germinatives ne renferment qu'un seul cristalloïde, fig. 5; ailleurs, les cristalloïdes nucléaires sont plus nombreux; le nucléole peut en renfermer un ou deux. La longueur et l'épaisseur des cristalloïdes sont variables. Leur forme est variable : les uns possèdent la forme de bâtonnet ou de fuseau, fig. 6, *f*, 9, *f*, 10, *f. f'*; d'autres sont claviformes, fig. 6 *c*, 7; d'autres sont incurvés ou plus ou moins flexueux, fig. 4, 8; on en trouve qui présentent un étranglement au milieu de leur longueur, fig. 5; d'autres enfin sont conjugués ou géminés, fig. 8, 12.

En comparant ce court aperçu du travail de VAN BAMBEKE avec la description que nous avons donnée du filament lisse du *Thysanozoon*, on saisira facilement les multiples points de ressemblances qui rapprochent notre

filament lisse des cristalloïdes décrits par le professeur gantois. Ces nombreux rapprochements pourraient faire conclure à l'identité des deux formations.

Nous croyons qu'il n'en est pourtant pas ainsi. Remarquons toutefois que nous n'affirmons pas que notre filament est distinct de certaines productions, *qu'on a décrites sous le nom* de cristalloïdes. Notre assertion serait peut-être trop générale. Mais pour ce qui concerne les observations de VAN BAMBEKE, nous avons des raisons de croire que notre filament lisse n'a rien de commun avec les formations décrites par cet auteur. En effet :

1° La forme de notre filament lisse est constante pour un même stade de développement de l'ovocyte et ses transformations s'opèrent parallèlement à ce développement jusqu'à l'apparition des centrosomes. Or les cristalloïdes de *Pholcus* n'offrent rien de semblable.

2° Les cristalloïdes de *Pholcus* se forment par l'aggrégation de granules ou d'amas de granules, qui représentent la première ébauche de la formation cristalloïde. Notre filament lisse, au contraire, se montre de prime abord sous sa forme caractéristique.

3° Dans l'ovocyte de *Thysanozoon*, on n'observe jamais de filament lisse dans le protoplasme : c'est donc une formation propre au noyau, à l'inverse des cristalloïdes de *Pholcus*.

4° Dans l'œuf de *Pholcus*, le nombre des cristalloïdes est indéterminé. Chez le *Thysanozoon* au contraire, on peut observer soit un seul, soit deux filaments lisses; mais en tout cas, on n'en trouve jamais plus de deux. Cette constance de nombre constitue un fait important : elle prouve que notre filament lisse est une formation fixe et déterminée, qui n'est nullement produite par une sorte de cristallisation aveugle et capricieuse, telle qu'elle se montre dans l'ovocyte de *Pholcus*.

Ces différences morphologiques semblent exclure tout rapport entre notre filament-centrosome et les formations décrites par VAN BAMBEKE.

La question est plus délicate, si nous comparons nos observations avec celles que PRENANT a faites dans les cellules nerveuses sympathiques du hérisson. Les dernières raisons que nous venons d'exposer sous les nos 3 et 4 n'atteignent pas en effet les corpuscules décrits par le professeur de Nancy. Cet auteur a observé des bâtonnets cristalloïdes assez semblables à notre filament lisse : ils sont eux aussi strictement nucléaires et on en trouve habituellement un seul et quelquefois deux dans un même noyau. On pourrait donc considérer notre filament lisse comme l'homologue, non pas des cristalloïdes spéciaux du *Pholcus*, mais bien des cristalloïdes décrits par PRENANT.

Nous ferons remarquer que notre première raison écarte déjà ce rap-

prochement. De plus, notre filament lisse, s'il n'était réellement qu'un cristalloïde, devrait être l'homologue de ceux décrits dans les ovocytes, et non pas de ceux qui se forment dans les cellules nerveuses.

Enfin, et ceci est le point capital, nous n'attribuons pas à ces caractères morphologiques une trop grande importance. Lorsque nous démontrerons, avec évidence nous semble-t-il, que notre filament lisse devient, après de simples transformations, le centrosome du premier fuseau, nous excluons définitivement toute identification de cet organite avec des cristalloïdes. S'il présente des caractères de ressemblance morphologique avec certains cristalloïdes, ce n'est là qu'un côté de son histoire. C'est la valeur fonctionnelle de ce filament qui lui assigne une place à part parmi les éléments cellulaires.

## CHAPITRE VI.

### Centrosome.

La première apparition du centrosome se fait dans des ovocytes, FIG. 19, qui sont encore au même stade de développement que ceux où nous avons décrit la dernière étape des transformations du filament lisse, FIG. 15.

Le centrosome s'y montre sous la forme d'une mince bande, présentant en son milieu un petit renflement et dont les extrémités effilées se continuent avec le pourtour d'une ampoule claire, contre laquelle elle est appliquée. D'abord, il est évident que c'est bien là le centrosome; il est, en effet, déjà le centre de quelques irradiations. Nous allons montrer maintenant que ce centrosome, de forme si spéciale, n'est autre chose que le filament lisse que nous avons décrit jusque maintenant et qui est sorti du noyau pour jouer son rôle.

1° L'apparition des centrosomes coïncide toujours avec la disparition de tout filament lisse dans le noyau.

2° Le centrosome, lors de sa première apparition, possède la même forme que le filament lisse au moment où le centrosome va apparaître.

3° Les variations dans l'apparition du centrosome dans l'ovocyte de premier ordre du *Thysanozoon* s'expliquent naturellement d'après nos données.

4° Enfin, toute son évolution permet d'expliquer les divergences d'opinion des auteurs qui ont étudié les Planaires concernant l'origine et l'apparition des centrosomes.



Reprenons chacun de ces points.

1° Malgré le nombre considérable de préparations que nous avons examinées, nous n'avons jamais constaté de trace du filament lisse dans les ovocytes où les centrosomes viennent d'apparaître. Cette coïncidence parfaite a une valeur d'autant plus probante que ces ovocytes sont au même stade de développement que ceux où nous avons décrit un filament lisse, parvenu au stade de ses dernières transformations (comparez les FIG. 15, 37, avec la FIG. 19).

2° Au cours de son évolution que nous avons passée en revue, le filament lisse acquiert une forme tout à fait semblable au centrosome lors de sa première apparition. On n'a qu'à rapprocher les FIG. 15, 37, d'une part, et la FIG. 19, d'autre part, pour s'en convaincre. La ressemblance est parfaite tant entre la bande colorée et le centrosome, qu'entre le nucléole décoloré, qui porte la bande colorée, et l'ampoule claire, qui porte le centrosome.

Ces deux raisons, coïncidence de la disparition de tout filament lisse et de l'apparition des centrosomes, et ressemblance parfaite entre le centrosome lors de sa première apparition et le filament lisse arrivé au dernier stade de ses transformations, nous semblent démonstratives. Elles suffisent à elles seules pour prouver que notre filament lisse est bien distinct des formations qu'on a décrites jusque maintenant sous le nom de cristalloïdes. Quelle que soit sa nature, organique ou autre, fût-elle même cristalloïde, il est dans tous les cas destiné à devenir le centrosome. La dénomination d'« organite nouveau », que nous lui avons donnée dans notre note préliminaire, est donc pleinement justifiée, et les objections qu'on pourrait tirer de la présence de certains cristalloïdes nucléaires dans l'ovocyte de *Pholcus* et dans d'autres cellules n'ont aucune valeur pour renverser notre manière de voir.

3° Pour ce qui regarde les deux derniers points, nous les développerons ensemble.

Nous tenons pourtant à exprimer d'abord une opinion que nous nous sommes faite au cours de nos recherches. Les phénomènes de la maturation de l'ovocyte chez les diverses espèces de Planaires présentent une ressemblance si frappante en plusieurs points, que nous croyons que les centrosomes y prennent naissance de la même façon que chez le *Thysanozoon*. Nous penchons d'autant plus vers cette opinion que, quelque temps après nous, un camarade de laboratoire a découvert, dans le noyau de l'ovocyte du *Prosthecercæus vittatus*, un filament lisse, semblable au nôtre et qui donne également naissance au centrosome.



Voyons donc comment, d'après notre manière de voir, s'expliquent les divergences d'observation et d'opinion touchant le centrosome.

*Premièrement*, nos observations rendent compte des cas où il apparaît un centrosome unique.

FRANCOTTE, dans ses *Recherches sur les Polyclades* (97, p. 12, et 98, p. 218) affirme l'apparition dans certains cas d'un centrosome unique et sa division en deux corpuscules.

VAN DER STRICHT (p. 30) a vu apparaître le plus souvent les deux centrosomes l'un à côté de l'autre. Bien qu'il n'ait pas vu la division d'un centrosome unique, il admet néanmoins cette division, en se basant sur les observations d'autres auteurs.

Nous-même nous avons observé très souvent deux corpuscules portés par une même ampoule et qui sont déjà le centre de quelques irradiations de l'aster futur, FIG. 17, 18, 53. Ces figures indiquent, nous semble-t-il, la division d'un centrosome unique. Il est vrai que nous n'avons pas été aussi heureux que FRANCOTTE : nous n'avons pas surpris cette division au moment où elle se produit. Mais nous ne doutons pas que réellement dans beaucoup de cas les deux centrosomes dérivent de la division d'un corpuscule unique. Ce qui nous porte à le croire, c'est la constatation fréquente de deux corpuscules voisins, situés souvent côte à côte sur une seule et même ampoule ne différant en rien d'autres ampoules qui ne portaient qu'un centrosome. Nous disons donc qu'il est facile, dans notre opinion, de rendre compte de l'apparition d'un centrosome unique et de sa division en deux corpuscules. Ce fait trouve en effet son explication dans la présence antérieure d'un filament lisse unique dans le noyau, comme nous l'avons décrit, et sa division ultérieure près de la membrane nucléaire après avoir quitté le noyau. Ce ne serait qu'une division un peu plus tardive que celle que nous avons observée dans les FIG. 26, 30, où notre filament lisse se divise en deux à l'intérieur même du noyau.

On pourrait objecter que, même quand il y aurait deux filaments lisses dans le noyau, ils pourraient sortir du noyau l'un tout près de l'autre ; ils se trouveraient ainsi sur une seule vésicule claire et simuleraient la division d'un corpuscule unique, quoique en réalité il y ait eu d'emblée deux centrosomes.

Nous répondrons que les filaments lisses ou les centrosomes-bâtonnets, quand ils sont deux dans le noyau, sont toujours, à l'intérieur de celui-ci, très écartés l'un de l'autre peu de temps après leur apparition, FIG. 6, 32.

*Deuxièmement*, l'apparition simultanée des deux centrosomes s'explique facilement dans notre opinion.

VAN DER STRICHT (p. 25) a vu parfois apparaître les deux centrosomes à la fois « aux deux pôles opposés de la vésicule germinative ».

Nous-même nous avons observé ce phénomène.

FRANCOTTE et KLINCKOWSTRÖM ont fait la même constatation.

Nous ne doutons pas que souvent, dans l'ovocyte de *Thysanozoon*, les deux centrosomes apparaissent simultanément. Nous pouvons faire valoir les raisons que KLINCKOWSTRÖM a données pour admettre « einen selbstständigen Ursprung der beiden Polkörperchen ». Jamais, comme nous le verrons plus loin, il n'y a de « Centralspindel » dans le sens de HERMANN; de plus, dans la supposition qu'ils dérivent de la division d'un centrosome unique, les centrosomes des FIG. 16, 33, ne paraissent pas avoir eu le temps de s'écarter si loin l'un de l'autre. En effet, ils sont encore constitués d'une bande aplatie, présentant un épaississement au milieu et appliquée contre une ampoule claire, tels enfin qu'ils se montrent lors de leur première apparition. (Voir notre FIG. 19 et fig. 5 de VAN DER STRICHT.) Or, cette apparition simultanée des deux centrosomes à des pôles opposés du noyau s'explique parfaitement par la présence antérieure de deux filaments lisses dans le noyau, FIG. 5, 6, 30, et leur sortie individuelle sous la forme de centrosomes.

VAN NAME (p. 271) n'a pas constaté non plus la division d'un corpuscule unique en deux centrosomes. Néanmoins, en ne s'appuyant, il est vrai, sur aucun fait, il admet que « this of course may occur before the formation of the aster rays enables us to distinguish them ».

Sans attacher une grande importance à cet énoncé hypothétique, nous tenons pourtant à faire remarquer que cette supposition de VAN NAME concorde très bien avec la division de notre filament unique en deux filaments lisses en dedans du noyau, et la sortie individuelle de ceux-ci pour devenir les centrosomes.

Disons quelques mots maintenant des opinions des auteurs concernant l'origine du centrosome.

VAN DER STRICHT attribue au corpuscule de division une origine nucléaire, parce que, lors de sa première apparition, il « fait corps avec la membrane nucléaire » (p. 26) « qu'on doit considérer comme appartenant au noyau » (p. 25).

Or, la raison qu'invoque VAN DER STRICHT n'a pas, nous semble-t-il, la valeur d'une preuve. En effet, le centrosome, même s'il prenait son origine dans le cytoplasme, aurait pu venir s'appliquer contre la membrane nucléaire. En outre, nous croyons même que le centrosome ne fait pas corps avec la membrane nucléaire. Pour prouver l'opinion de VAN DER STRICHT, il faudrait démontrer que la vésicule claire sur laquelle il apparaît d'abord est « produite par un soulèvement de la membrane nucléaire. » Nous pensons au contraire que ce n'est pas la membrane nucléaire qui recouvre ces éminences. En effet, cette membrane est très distincte en dessous de l'ampoule qui porte le centrosome, aussi distincte qu'elle l'est sur le reste du pourtour nucléaire, FIG. 16, 19, 18, 34, etc. (voir aussi fig. 5 de VAN DER STRICHT). Si la membrane nucléaire existe encore aussi épaisse sous la vésicule que partout ailleurs, elle ne peut pas en outre recouvrir ces éminences. De plus, la mince pellicule qui limite l'ampoule est bien plus ténue que la membrane nucléaire. Ceci est surtout manifeste sur les préparations mêmes. Nous penchons à admettre que ces petites éminences qui portent le centrosome ne sont que les nucléoles clairs qui ont porté le filament lisse parvenu à son dernier stade, et cela à cause de la ressemblance parfaite entre ces deux éléments (comparez FIG. 15, 19).

La FIG. 22 semble également prouver l'identité de l'ampoule centrosomique et du nucléole secondaire qui porte le filament lisse. Nous y voyons, en effet, deux centrosomes écartés de la membrane nucléaire et séparés par une vésicule arrondie, semblable à un nucléole. Cette vésicule ne constitue vraisemblablement pas une boule vitelline, parce qu'elle se trouve au centre de la région astérienne, non occupée par les enclaves. Ce ne peut être que l'ampoule centrosomique ou nucléole secondaire, qui a été séparée du noyau par la traction qu'y ont exercée les centrosomes. Cette figure parle en outre en faveur de l'apparition et de la division d'un centrosome unique sur une même ampoule, ce qui est conforme à notre opinion touchant l'existence fréquente d'un seul centrosome-bâtonnet en dedans du noyau, et sa division en dehors du noyau pour donner les deux centrosomes.

Il est vrai que nous n'avons pas trouvé d'indication de la rupture de la membrane nucléaire derrière le centrosome, comme WILSON et MATHEWS (195, p. 334) l'ont observé dans l'ovocyte de l'*Asterias*, et comme BRAUER (93, FIG. 131) l'a figuré dans les spermatocytes de l'*Ascaris megalocephala univalens*. Remarquons toutefois que, lors de la sortie des granules chromaphiles du jeune noyau ovulaire, ceux-ci n'ont pas laissé de trace non plus de leur passage à travers la membrane nucléaire. On a déjà décrit d'ailleurs



cette absence de déchirure ou rupture de la membrane du noyau à la suite de la sortie des corpuscules.

CARNOY et LEBRUN (97) ont prouvé que les centrosomes de segmentation de *Ascaris megalocephala* préexistent dans le noyau sous la forme de nucléoles. Ceux-ci quittent certainement le noyau; néanmoins, les auteurs n'ont « pu saisir la moindre boursoufflure, la moindre ouverture ou déchirure de la membrane nucléaire » (p. 48). Cette absence de rupture de la membrane nucléaire derrière le centrosome nous semble due à ce que, sur le vivant, cette membrane n'est pas aussi résistante qu'elle paraît l'être après la fixation. Si de fait elle constitue une véritable membrane séparant le cytoplasme du caryoplasme, elle pourrait se comporter par exemple comme une goutte de mercure. La dépression qu'on peut produire sur celle-ci par une pointe s'efface aussitôt qu'on retire la pointe. Il en serait de même de la membrane nucléaire : celle-ci se refait aussitôt que le nucléole, porteur du centrosome, est sorti du noyau. Le nucléole devenu « ampoule centrosomique » reste accolé à la membrane nucléaire et la forme arrondie qu'il présente encore dans la FIG. 19 se modifie ultérieurement, comme nous le verrons plus loin.

Les autres auteurs, qui ont étudié les Planaires, n'ont pas énoncé une opinion bien décisive concernant l'origine des centrosomes.

FRANCOTTE (97) n'a pu apporter un seul fait à l'appui de l'origine nucléaire du corpuscule central dans l'ovule avant le commencement de la maturation (p. 60). Il semble même admettre l'origine cytoplasmique du centrosome, en se basant sur la différence de coloration, par la liqueur de BIONDI, des segments nucléiniens et des centrosomes.

VAN DER STRICHT fait remarquer à juste titre que cette différence de coloration prouve leur composition chimique différente de la nucléine, mais qu'elle n'exclut pas leur origine nucléaire.

Dans un travail ultérieur (98, p. 282), il n'a pas été possible non plus à FRANCOTTE de se rallier « à l'hypothèse en vertu de laquelle ces formations (centrosome et corpuscule central) naîtraient dans le noyau ». Ces formations ne naissent, en effet, ni aux dépens du nucléole vrai, ni aux dépens de corps analogues aux nucléoles, ni aux dépens d'une partie de la nucléine.

Remarquons à ce sujet qu'aucune de ces raisons n'est pleinement probante d'après ce que nous avons dit de la naissance des centrosomes aux dépens de notre filament lisse. Elles ne le seraient que si l'on peut prouver avec certitude qu'en dehors de ces éléments, c'est-à-dire du nucléole et de ce que l'auteur appelle provisoirement « pseudonucléoles » ou des corps ayant de



l'analogie avec les centrosomes et les corpuscules centraux au point de vue de la coloration par divers réactifs, il n'existe dans le noyau aucun autre élément qui puisse devenir le centrosome. Or, nous avons montré qu'il existe, du moins dans l'ovocyte de *Thysanozoon*, un filament lisse destiné à devenir le centrosome.

FRANCOTTE allègue encore un autre motif pour exclure l'origine nucléaire des centrosomes; c'est qu'il a vu la division du centrosome primaire donnant naissance aux deux centrosomes secondaires de la première figure de maturation. Partant de ce fait, il ne lui paraît pas admissible que les centrosomes puissent avoir une origine nucléaire (p. 283).

C'est là le résumé du raisonnement de FRANCOTTE.

Nous devons avouer que nous ne voyons pas quelle relation d'opposition pourrait exister entre la division d'un centrosome primaire en deux centrosomes secondaires et l'origine nucléaire de ce centrosome primaire. Le fait de la division du centrosome prouve-t-il l'origine cytoplasmique de ce dernier? Pourquoi le centrosome d'origine nucléaire ne pourrait-il pas se diviser en deux corpuscules aussi bien que le centrosome d'origine cytoplasmique? En effet, l'origine nucléaire du centrosome n'implique pas que les deux centrosomes soient produits dans le noyau *avant de s'engager dans le protoplasme*.

Nous n'en dirons pas davantage. Il nous suffit de faire remarquer que la question de l'origine des centrosomes dans les planaires n'a pas été résolue par FRANCOTTE; c'est encore une question ouverte.

Quant à KLINCKOWSTRÖM, cet auteur n'a observé qu'un seul cas qui plaide en faveur de l'origine nucléaire du centrosome. Il n'a vu qu'une fois un centrosome en dedans de la membrane nucléaire, « was natürlich stark genug für seinen intranucleären Ursprung spricht » (p. 591, fig. 1<sup>a</sup>).

On doit reconnaître qu'un fait observé une seule fois ne peut servir de base à une conclusion générale certaine. En effet, en présence d'une objection qui attribuerait la position intranucléaire du centrosome à un artifice de préparation, on ne peut faire valoir la constance ou la fréquence du phénomène. Remarquons bien que nous ne contestons pas l'origine nucléaire du centrosome chez le *Prostheceraeus vittatus*; nous avons au contraire des raisons de l'admettre; notre intention est uniquement de montrer que la conclusion de KLINCKOWSTRÖM, telle qu'elle est présentée par cet auteur, ne peut avoir qu'un caractère de probabilité plus ou moins grande, et non pas un caractère de certitude; elle ne repose pas sur un nombre suffisant d'observations.

VAN NAME n'a pas pu résoudre non plus la question de l'origine du centrosome; il n'a pas trouvé d'indication qui pût lui servir de base pour asseoir une opinion : « I have not demonstrated any connection between the centrosomes and the nuclear membrane » (p. 271).

Il résulte de ce court aperçu que les auteurs cités n'ont pas apporté de solution péremptoire à la question de l'origine du centrosome; ou bien leurs recherches ont été négatives, ou bien les raisons qu'ils émettent en faveur d'une opinion n'ont pas la valeur d'une preuve.

Nous croyons donc avoir été le premier à *prouver* clairement que le centrosome, chez les Planaires, a une origine nucléaire. Nous avons, en effet, démontré que, dans l'ovocyte de premier ordre du *Thysanozoon Brocchi*, il dérive du filament lisse ou centrosome-bâtonnet, que nous avons observé de bonne heure dans le noyau. C'est dans une note préliminaire (*Anatomischer Anzeiger*, XVIII. B., N. 1, 1900) que nous avons publié la première fois ce résultat important.

Plusieurs auteurs ont signalé déjà l'origine nucléaire du centrosome, c'est-à-dire sa présence à l'intérieur de la vésicule germinative, sous la forme d'un corpuscule qu'on peut assimiler à un nucléole. Nous en citerons quelques-uns :

CARNOY et LEBRUN (97), dans le noyau de segmentation de l'*Ascaris megalocephala*.

JULIN (93), dans le spermatocyte de premier ordre de *Styelopsis grossularia*.

BRAUER (93), dans le spermatocyte de l'*Ascaris megalocephala univalens*.

RÜCKERT (94), dans les Copépodes.

HERTWIG (92, p. 165) a également soutenu l'origine nucléaire du centrosome.

ISHIKAWA (94) n'a pas pu découvrir l'origine du centrosome dans la cinèse de *Noctiluca miliaris*; dans quelques cas cependant, le centrosome paraît provenir du noyau.

CALKINS (99) a dessiné dans ses fig. 3, 4, 6, 7, un corpuscule inclus dans le noyau, « which differs considerably in appearance from chromatic granules » (p. 768). Ce serait là le futur centrosome, qui aurait donc ici aussi une origine nucléaire (1).

WILSON et MATHEWS (95, p. 324) ont toujours observé la rupture de la

(1) Remarquons que DOFLEIN (1900) n'a pas pu confirmer l'opinion de CALKINS et d'ISHIKAWA au sujet de l'existence du centrosome à l'intérieur même du noyau ovulaire de *Noctiluca miliaris*.

membrane nucléaire au niveau du centrosome, ce qui semble indiquer l'origine nucléaire de celui-ci. Ces auteurs l'ont d'ailleurs trouvé fréquemment à l'intérieur même de la membrane de la vésicule germinative.

Nous terminerons en résumant en quelques mots toute la question de l'origine et de l'apparition du centrosome. Dans l'ovocyte de premier ordre du *Thysanozoon Brocchi*, les centrosomes dérivent d'un filament lisse ou « centrosome-bâtonnet », qui apparaît de bonne heure dans le noyau de l'ovocyte. Ce filament se divise en deux; mais il peut le faire avant de sortir du noyau, ou bien après sa sortie. Le premier cas explique l'apparition des deux centrosomes à des endroits plus ou moins éloignés l'un de l'autre. Le second cas explique, au contraire, la formation de deux centrosomes dans le protoplasme aux dépens d'un corpuscule unique.

#### Evolution ultérieure des centrosomes.

##### Forme.

Les centrosomes se présentent d'abord, comme nous l'avons déjà décrit, sous la forme d'une mince bande colorable, légèrement renflée en son milieu et dont les extrémités effilées se continuent insensiblement avec le pourtour d'une ampoule claire, FIG. 16, 19, 33.

Ces centrosomes aplatis se modifient bientôt. Leurs bouts acuminés disparaissent peu à peu et leur substance semble se condenser. Il en résulte de petits corpuscules arrondis, ayant un volume sensiblement égal au renflement médian des centrosomes aplatis, FIG. 17, 52, 54. Ces centrosomes arrondis ne tardent pas à se développer, FIG. 53, 57, 58, etc., tout en restant appliqués contre la vésicule claire. En cet endroit, ils présentent une face légèrement aplatie ou même concave parfois, FIG. 53, 58, ce qui leur donne une forme plus ou moins ellipsoïdale. VAN DER STRICHT a déjà décrit ces diverses formes en 1894. Quand les centrosomes ont atteint leur volume définitif, ils sont parfaitement sphériques, et c'est ainsi qu'ils se présentent durant toute l'évolution de la première figure, FIG. 22, 38, 67, etc.

Les contours des centrosomes ne sont pas toujours nets et unis : on y voit souvent de petites aspérités qui sont en continuité avec les filaments de l'aster, FIG. 68. Cette irrégularité du pourtour centrosomique est surtout évidente dans les œufs pondus, FIG. 64 b.

Dorénavant, nous donnerons, d'après BOVERI, le nom de centrosome à toute la masse centrale, à laquelle viennent s'insérer les fibres de l'aster et du fuseau.



### Constitution.

Avant que le centrosome n'ait atteint son volume définitif, c'est-à-dire aussi longtemps qu'il a la forme d'une bande renflée en son milieu, FIG. 16, 19, ou d'un petit corpuscule sphérique, FIG. 17, 52, nous n'y avons jamais découvert un granule central. Une décoloration plus ou moins prolongée le laisse intact ou le fait disparaître d'emblée. Ce n'est que dans les centrosomes complètement développés qu'on distingue parfois un corpuscule plus ou moins sphérique au centre d'une zone claire homogène, d'où partent les irradiations de l'aster et qui reproduit la forme et le volume d'autres centrosomes de la même préparation colorés en totalité, FIG. 27, 62. Cette apparition du granule central est assez rare dans les ovocytes où la membrane nucléaire existe encore; elle est plus fréquente après la constitution du fuseau et s'observe généralement dans les ovocytes après la ponte. MAC FARLAND (97) a fait la même constatation dans l'œuf de *Diaulula*. D'après cet auteur, les centrosomes qui montrent un « Centralkorn » sont assez rares dans les premiers stades; ultérieurement, ces figures deviennent plus nombreuses.

Dans les préparations colorées à la safranine, comme celles de VAN DER STRICHT, les centrosomes des œufs ovariens montrent plus souvent un granule central que dans les préparations colorées à la méthode d'HEIDENHAIN. C'est une preuve qu'ils présentent une affinité plus grande pour l'hématoxyline ferrique que pour la safranine. Nous avons néanmoins pu observer dans nos préparations un nombre suffisant de centrosomes décolorés pour en faire l'étude, FIG. 27, 62, 64.

La zone claire homogène où s'insèrent les rayons de l'aster constitue la « couche médullaire (de la sphère attractive) » de VAN DER STRICHT, ou le « Centroplasma » de BOVERI. Elle correspond à la « centrosphère » de STRASBURGER et à « l'astrosphère » de FOL. Le granule central, que nous appelons comme BOVERI du nom de « centriole », correspond au « corpuscule central » de VAN DER STRICHT et de FRANCOTTE (98), au « centrosome » de VAN NAME, et au « Centralkorn » des auteurs allemands.

Nous n'assimilerons pas notre centriole au corpuscule central ou cyto-centre de VAN BENEDEN, pour ne pas entrer dans les discussions que BOVERI (1901, p. 81 et 198) soulève au sujet de cette identification.

Ici on peut se poser trois questions.

1° Comment se produit l'accroissement du corpuscule plus ou moins sphérique qui constitue le centrosome au début, FIG. 17, 52, 54?



2° La présence d'un granule central dans le centrosome définitif n'est-elle pas l'effet d'une décoloration plus ou moins intense?

3° Quel élément doit-on considérer comme le *corpuscule de division*, c'est-à-dire comme l'agent immédiat de la figure cinétique?

Quant au *premier point*, les divergences d'opinion au sujet de l'augmentation de volume du centrosome pendant la cinèse prouvent suffisamment que l'explication n'en est pas facile.

KOSTANECKI et SIEDLECKI (97, p. 263) attribuent l'accroissement du centrosome pendant la cinèse, signalé par divers auteurs (FLEMMING, HERTWIG, VOM RATH, PRENANT, VON ERLANGER, HEIDENHAIN), à ce qu'une partie de l'aster a été colorée en même temps que le centrosome.

L'explication de KOSTANECKI et SIEDLECKI ne nous semble pourtant pas applicable au centrosome du *Thysanozoon*. En effet, quand le centrosome, déjà devenu volumineux, se décolore en partie, FIG. 28, 62, 66, on ne voit pas les irradiations de l'aster se dégager dans la partie décolorée ou la centrosphère, mais toutes s'arrêtent à sa périphérie. C'est une preuve qu'elles ont été refoulées tout autour par une masse étrangère à l'aster et que l'augmentation de volume du centrosome n'est pas due à la diffusion d'une partie de sa substance dans un périmètre circulaire entre les rayons astériens.

BOVERI (88) a signalé que le centrosome se gonfle pendant la cinèse et se dégonfle après. On pourrait trouver dans ce fait l'explication des variations de volume que subit le centrosome pendant la période de son activité. Nous ferons remarquer que, chez le *Thysanozoon*, le centrosome se comporte tout autrement. Il ne se produit pas ici un dégonflement qui ramènerait le centrosome à son volume initial, mais il reste autour du centriole un substratum très net ou centrosphère, reproduisant la forme et le volume que possédait le centrosome au stade où il se colorait en totalité et servant, comme lui, d'insertion aux rayons astériens, FIG. 27, 62.

Par quel mécanisme s'est donc opéré l'accroissement du centrosome primitif?

Au point où nous en sommes, deux hypothèses sont encore plausibles.

On peut concevoir que le granule primitif, FIG. 17, 52, 54, s'est gonflé, pour ainsi dire, tout entier, qu'il s'est donc accru par voie endogène pour produire le centrosome volumineux de la première figure. Mais on peut aussi supposer qu'il demeure invariable dans son volume et qu'il se produit à sa périphérie un amas sphérique de matières étrangères qui repousseraient les terminaisons centrales des filaments astériens. Ces matières, en

se colorant de la même façon que le granule primitif, le rendraient totalement imperceptible pendant un certain temps.

Nous n'avons pas à ce stade les éléments nécessaires pour nous prononcer entre ces deux hypothèses; mais les observations que nous allons décrire en réponse à notre seconde question nous fourniront de nouveaux éléments de discussion.

Cette seconde question concerne *l'apparition d'un granule central* ou centriole à l'intérieur du centrosome.

Le centrosome perd sa colorabilité graduellement de la périphérie vers le centre. Au début, il existe seulement autour d'une masse centrale colorable un mince liseré clair, FIG. 56. Finalement, il n'existe plus comme portion colorable dans le centrosome qu'un petit granule central, assez irrégulier d'abord, FIG. 27, s'arrondissant ensuite, FIG. 62, et entouré d'une large zone circulaire incolore ou centrosphère.

On pourrait d'abord attribuer ces apparences à des degrés divers dans la décoloration des coupes, de sorte que les centrioles ne seraient que des productions artificielles.

Il n'en est pas ainsi dans nos préparations. En effet, le granule central ou centriole garde sa grande colorabilité jusqu'à l'expulsion du premier globule polaire et se divise, à des époques variables, pour donner les corpuscules polaires de la deuxième figure, FIG. 66, 64. VAN DER STRICHT (p. 389) a déjà décrit cette division.

Or, l'aspect bien distinct et la division ultérieure du centriole ne pourraient s'expliquer dans la supposition qu'il ne constitue qu'une simple production artificielle, due à une décoloration plus ou moins intense des centrosomes.

Nous considérons donc le centriole comme un véritable organite cellulaire, qui se transmet de la première division à la seconde.

Le centriole qui apparaît à l'intérieur du centrosome décoloré a sensiblement la même forme et le même volume que le centrosome sphérique primitif (comparez les FIG. 17, 52, 54, avec les FIG. 27, 62). C'est en considérant cette ressemblance frappante que nous penchons plutôt vers la deuxième hypothèse que nous avons proposée au sujet de l'accroissement du centrosome. Nous croyons que l'apparition du centriole n'est que le dégagement du corpuscule primitif à l'intérieur d'un amas sphérique de matières, qui est venu entourer et masquer ce corpuscule. Les substances colorables disparaissant au fur et à mesure que le réticulum général de

l'ovocyte s'oriente pour produire l'aster et le fuseau, le centrosome primitif devient de nouveau nettement distinct sous la forme de centriole, au centre d'un substratum organique ou centroplasme qui a porté les substances colorables.

Cette apparition constante d'un granule central à l'intérieur du centrosome rend probable l'hypothèse de l'accumulation de substances chromatophiles autour du corpuscule primitif. En effet, si ce corpuscule se gonflait en une masse homogène jusqu'à former le volumineux centrosome, on comprend difficilement que par la disparition centripétale de ses substances, il s'y dégage toujours un nodule central persistant, qui doit se diviser ultérieurement. La forme caractéristique et la division subséquente du centriole lui donnent la valeur d'un organite vital et ne permettent pas, d'après nous, de le considérer comme une partie condensée des substances chromatophiles d'un centrosome homogène. Par conséquent, l'augmentation de volume du centrosome ne nous semble pas due au gonflement en masse du corpuscule sphérique primitif, dérivé de notre filament lisse, mais bien à l'accumulation à sa périphérie de substances colorables, portées par un substratum incolore.

Il est vrai que nous n'avons pas observé les dépôts successifs de couches colorables autour du corpuscule primitif. Nous avons simplement constaté l'augmentation graduelle de son volume et puis sa décoloration partielle, sans avoir pu pénétrer le mécanisme intime de ces transformations. Aussi l'interprétation que nous en avons donnée ne peut avoir que la valeur d'une hypothèse. Nous croyons néanmoins qu'elle concorde très bien avec les faits et rend suffisamment compte de l'évolution tout entière du centrosome.

On pourrait se demander quelle est l'origine des substances qui sont venues entourer le corpuscule primitif. Cette question touche au phénomène vital de la croissance cellulaire, dont l'explication paraît aussi difficile que celle du développement du filament nucléinien et d'autres éléments de la cellule. Toutefois, s'il est permis de proposer une hypothèse à ce sujet, nous ferons remarquer que les centrosomes de la première figure de maturation, FIG. 65, 67, sont beaucoup plus volumineux que ceux de la seconde, FIG. 64 e, quoique, au début de leur existence comme *centrosomes*, ils soient sensiblement égaux (comparez FIG. 17, 64 e). Cette différence pourrait bien trouver sa raison d'être dans la présence dans l'œuf d'une quantité plus ou moins considérable de nucléine étrangère aux chromosomes. Nous avons vu en effet que lors de l'apparition des centrosomes et de l'élaboration du peloton définitif, le noyau ovulaire renferme une quantité notable de nucléine,



dérivée de la désagrégation de certaines portions du filament nucléinien, qui ne doivent pas entrer dans la constitution des bâtonnets. C'est la *nucléine résiduelle*. Au contraire, pour le dire dès maintenant, après l'expulsion du premier globule polaire, l'œuf ne renferme pas de nucléine en dehors des chromosomes : on n'y voit plus de granules chromatophiles dispersés, FIG. 64 e. La coïncidence de la petitesse du centrosome de la seconde figure avec l'absence de nucléine résiduelle dans les ovocytes qui se trouvent à ce stade permet, nous semble-t-il, de conclure que l'augmentation considérable de volume du centrosome de la première figure est due à l'accumulation, autour du centrosome primitif et sous l'influence de ce dernier, d'une partie de la nucléine résiduelle sortie du noyau.

Ce n'est là encore, nous l'avouons, qu'une hypothèse. Néanmoins, d'après la remarque que nous venons de faire, elle ne nous semble pas dénuée de quelque fondement. Elle se rapproche d'ailleurs de l'opinion de FISCHER (99, p. 250) au sujet de l'intervention de substances nucléaires dans l'élaboration de la sphère. D'après cet auteur, lors de l'ouverture de la membrane nucléaire aux pôles de la future figure, certaines substances nucléaires et cytoplasmiques pourraient se mélanger et exercer les unes sur les autres une action réciproque, surtout aux deux pôles. Il ajoute : « Sicher hat es nichts abenteuerliches an sich, vorauszusetzen, dass an den Polen sehr leicht vitale Ausfällungen, die sich sphärenartig um die Polkörperchen herumlegen, entstehen können. » Remarquons toutefois que la partie de la sphère qui, d'après le professeur de Leipzig, naîtrait aux dépens de substances nucléaires, ne semble pas correspondre à la zone, qui, dans notre hypothèse, est venue augmenter, en s'y ajoutant, le volume du corpuscule primitif; elle correspond plutôt à la couche corticale de la sphère ou à la partie centrale de l'aster qui entoure immédiatement le centrosome et dont nous parlerons plus loin.

Pour compléter notre hypothèse au sujet de l'augmentation de volume et de l'évolution tout entière du centrosome, nous croyons pouvoir admettre que les substances chromatophiles accumulées autour du corpuscule primitif donnent naissance, par des transformations chimiques, à un substratum incolore, homogène d'abord, FIG. 62, 66, et devenant réticulé plus tard, FIG. 64. Les substances colorables du centrosome disparaissant au fur et à mesure que l'œuf s'approche du stade de l'expulsion du premier globule polaire, il reste le substratum incolore qui constitue la couche médullaire, le centroplasme ou la centrosphère, et au milieu duquel se trouve le corpuscule primitif ou centriole. Cette supposition est basée sur l'opinion



admise par plusieurs auteurs, d'après laquelle la nucléine pourrait se transformer en une substance plastinienne, qui ne fixe plus les matières colorantes. Nous aurons encore l'occasion de parler de cette opinion, lorsque nous étudierons la formation du fuseau. Il nous semble naturel de l'admettre également dans le cas présent pour l'explication de l'apparition de la centrosphère.

On pourrait encore, il est vrai, considérer cette production comme l'effet d'une différenciation progressive du cytoplasme autour du corpuscule primitif, comme VAN NAME (p. 274) tend à l'admettre. Nous croyons pourtant que cette explication n'est pas en concordance avec les phénomènes qui s'observent dans l'ovocyte du *Thysanozoon*. En effet, dès son apparition, le centrosome primitif est le point de départ, le centre d'insertion, des irradiations astériennes. Si la centrosphère se formait aux dépens du cytoplasme, ce ne pourrait être qu'aux dépens de la partie centrale de l'aster. Or, nous avons vu que dans les centrosomes décolorés la centrosphère présente toujours un aspect clair homogène et ne montre pas de trace d'une structure radiée qui pourrait lui assigner une origine astérienne.

Pour résumer les longues considérations auxquelles nos deux premières questions, au sujet du centrosome, ont donné lieu, nous pouvons dire que l'augmentation de volume du centrosome pourrait être due à l'accumulation autour du corpuscule primitif de substances chromatophiles nucléaires. Celles-ci donneraient naissance à un substratum plastinien ou centrosphère, au milieu duquel le corpuscule primitif persiste comme tel et qui ne devient évident qu'après la disparition des substances colorables.

Venons en à la troisième question que nous nous sommes posée antérieurement.

Quel élément, *centrosome* ou *centriole*, faut-il considérer comme le corpuscule de division, l'agent immédiat de la production de la première figure fusoriale?

Les deux hypothèses que nous avons proposées au sujet de l'accroissement du centrosome ont leur contrecoup dans la solution de cette question.

Dans la supposition que l'accroissement du centrosome sphérique primitif, FIG. 17, 52, 54, serait dû au gonflement en masse de celui-ci, le volumineux centrosome qui en résulte devrait être considéré tout entier comme le corpuscule de division. En effet, le granule primitif, qui a été de prime abord le centre producteur des irradiations naissantes, serait resté tout

entier, en s'accroissant ultérieurement, le centre de l'aster jusqu'à l'achèvement complet de celui-ci.

Si on accepte le gonflement en masse, l'accroissement endogène du corpuscule sphérique primitif, on doit admettre nécessairement, nous semble-t-il, la conséquence suivante : c'est que le centriole, qui y fait ultérieurement son apparition, ne peut pas être considéré comme identique au corpuscule primitif, c'est-à-dire au corpuscule de division de la première figure. En effet, ce centriole se serait différencié au sein du centrosome qui, dans cette hypothèse, ne serait que le corpuscule primitif, considérablement accru ; le centriole constituerait donc un élément de nouvelle formation, produit aux dépens du gros centrosome ; il n'a jamais été en rapport avec les irradiations astériennes, qui s'arrêtent toutes à la périphérie de ce dernier, FIG. 62, 66 ; il ne peut pas avoir été la cause de l'orientation qui a produit l'aster de la première figure, puisqu'il s'est formé après que l'aster était déjà constitué en grande partie.

Ces conclusions, c'est-à-dire différenciation *de novo* du centriole aux dépens du centrosome et impossibilité de le considérer comme le corpuscule de division de la première figure, découlent naturellement de la discussion de nos figures, en admettant la première hypothèse touchant l'accroissement du centrosome sphérique primitif. Elle sont été admises, d'ailleurs, par VEJDOWSKY (88) pour le centrosome de segmentation de *Rhynchelmis*, et par WILSON (95) pour le centrosome de segmentation de *Toxopneustes*. D'après le premier, il se forme au sein de la centrosphère (centrosome de BOVERI) un centriole ou « Enkelperiplast » par « neue Assimilation des aufgenommenen Materials » (p. 85). Le centriole n'aurait donc pas une existence individuelle persistante, mais il se formerait *de novo* aux dépens de la substance du centrosome. C'est là aussi l'opinion que WILSON (p. 465) a émise en 1895 et que VAN DER STRICHT semble admettre, lorsqu'il dit : « ... on voit apparaître à l'intérieur du corpuscule, au début *homogène*, « une granulation centrale, plus avide encore de matières colorantes que le « substratum safraninophile, *au sein duquel elle s'est différenciée* » (p. 388).

D'après ces opinions, qui sont conformes aux conclusions que nous avons tirées de notre première hypothèse touchant l'accroissement du centrosome, le centriole ne pourrait donc pas être considéré comme le corpuscule de division de la première figure.

Si, au contraire, on admet la seconde hypothèse, celle qui considère le centrosome volumineux comme produit par un dépôt de substance *autour*

du corpuscule primitif, demeurant invariable, c'est le centriole et le centriole seul qui constitue le corpuscule de division. En effet, il est d'abord clair, nous semble-t-il, que le granule primitif sphérique, FIG. 17, 19, 52, doit être considéré comme le corpuscule de division, puisque c'est lui qui préside au début de la formation de la première figure; dès qu'il apparaît, il produit des irradiations qui toutes y convergent comme en un centre. Si plus tard il est masqué par un amas sphérique de substances colorables qui sont venues l'entourer, il n'en reste pas moins l'agent actif, le centre producteur de l'orientation du réticulum ovulaire. Or, dans cette seconde hypothèse, le centriole n'est que le granule primitif dégagé. Il doit, par conséquent, être considéré, au même titre que celui-ci, comme le centre producteur des irradiations ou comme le corpuscule de division de la première figure.

C'est d'après cette interprétation seule que s'explique la permanence du corpuscule de division de la première à la deuxième figure. Le granule primitif, qui produit la première figure, se maintenant sous la forme de centriole jusqu'après l'expulsion du premier globule polaire, il devient aussi, en se divisant en deux corpuscules, l'agent actif de la deuxième figure, FIG. 64 e. De cette façon, le centriole peut produire deux asters. Au contraire, dans la supposition que le centriole est un élément de nouvelle formation (*de novo*) à l'intérieur du centrosome, il ne peut pas être considéré comme le corpuscule de division de la première figure, puisqu'il n'a pas eu de rapport direct avec les irradiations de cette figure; il ne pourrait constituer que le corpuscule de division de la seconde et, par conséquent, il n'y aurait pas de transmission d'un même corpuscule de division de la première à la deuxième figure de maturation.

Ici, nous devons faire une remarque par anticipation à l'étude que nous ferons plus loin de la formation du fuseau, pour prévenir une objection dont le lecteur ne manquera pas de saisir l'à-propos.

Il est vrai que, dans notre hypothèse sur l'accroissement du centrosome, le centriole peut être considéré comme le centre producteur, l'agent actif de l'aster de la première figure, puisqu'il a présidé à sa formation et qu'il a même été au début le point d'insertion de ses irradiations. Mais il n'en est pas ainsi pour le fuseau. En effet, comme nous le verrons plus tard, celui-ci se forme longtemps après que l'aster est entièrement constitué. A ce moment, le centrosome a atteint son volume définitif, FIG. 62, 67, etc., et le centriole est séparé des fibres fusoriales par la centrosphère colorée ou non.



Il semblerait que le centriole ne puisse pas être considéré comme le centre producteur du fuseau, puisqu'il n'a pas eu de rapport immédiat avec lui, c'est-à-dire qu'il n'a jamais été en contact avec ses fibres. Ce serait, au contraire, au centrosome que reviendrait le titre d'agent actif, de centre producteur des fibres fusoriales.

Nous reconnaissons volontiers qu'il y a une certaine différence entre la formation du fuseau et celle de l'aster; mais rien n'empêche que le centriole ne fasse sentir son influence sur le substratum du noyau, à travers la centrosphère, pour produire le fuseau. Il nous semblerait d'ailleurs peu rationnel d'admettre un agent producteur différent pour deux formations, telles que l'aster et le fuseau, qui sont si semblables entre elles et ne sont produites que par l'orientation du substratum général de la cellule, orientation qui, dans les deux cas, doit être soumise à des mêmes lois. Aussi, nous croyons que le centriole peut être considéré comme le centre producteur, l'agent actif, non seulement de l'aster, mais aussi du fuseau, c'est-à-dire de la figure entière. D'ailleurs, ce que nous dirons tantôt de la formation du fuseau de la seconde figure corroborera pour sa part cette manière de voir. Nous verrons, en effet, que les deux centrioles dérivés de la division du centriole primitif constituent le centre producteur des irradiations qui doivent donner naissance au second fuseau de direction.

BOVERI (1901), dans une étude toute récente sur le centrosome, s'est également demandé quel élément, centroplasma ou centriole, doit être considéré comme l'agent actif de la sphère. Reproduisons ses propres termes : « ... ist es das Centroplasma oder das Centriol, welches die Strahlung erregt und, sie beeinflussend oder von ihr beeinflusst, als ihr « Centrum » in irgend einem Sinne anzusehen ist » (p. 117).

L'auteur fait d'abord remarquer que les irradiations n'arrivent pas jusqu'au centriole, ou, ce qui revient au même, que le centroplasme n'a pas de structure radiée. Si le centriole peut constituer de quelque façon que ce soit un « Radiencentrum », il ne pourra pas être considéré comme un *organe d'insertion* des irradiations. En second lieu, l'auteur ne croit pas pouvoir admettre que le centriole *produise* l'irradiation, parce que, lors de la formation de la deuxième figure de maturation dans les œufs de l'oursin, les rayons des deux systèmes astériens, formés aux dépens du centrosome resté dans l'ovocyte, ne convergent pas vers les centrioles. Il s'appuie en outre sur une observation analogue de MAC FARLAND (97) dans l'ovocyte de *Diaulula*. Sa conclusion est « dass das Centriol weder als Insertionspunkt



« der Radien noch als Erregungscentrum für dieselben angesehen werden kann, ... » (p. 119).

Nous croyons que la thèse du savant professeur de Würzburg n'est pas applicable à l'ovocyte du *Thysanozoon*.

Nous tâcherons de prouver notre manière de voir, contraire à celle de BOVERI, en nous basant sur l'étude que nous avons faite du centrosome de la première figure, et surtout en nous appuyant sur nos observations concernant le début de la deuxième figure.

Quant au premier point, nous n'avons plus à y revenir. En effet, nous avons montré plus haut que, dans notre hypothèse sur l'augmentation de volume du centrosome, le centriole peut être considéré comme le corpuscule primitif, dégagé au milieu de la centrosphère, lorsque celle-ci perd ses matières colorables. Si le corpuscule primitif constitue le centre producteur de l'irradiation, comme il l'est de fait, le centriole revendique, au même titre que lui, l'attribut d'agent actif, de centre producteur de la sphère; il a été même au début le point d'insertion des fibres astériennes.

Nous n'en dirons pas davantage touchant ce raisonnement, puisqu'il n'a de valeur que pour autant qu'on admette notre manière de voir au sujet de l'augmentation de volume du centrosome. Mais nous emprunterons aux figures qui représentent le début de la formation du second fuseau de direction le principal argument en faveur de notre manière de voir.

Contrairement à ce que BOVERI a décrit chez l'*Echinus* et MAC FARLAND chez le *Dialulula*, les fibres naissantes de la deuxième figure de maturation du *Thysanozoon* pénètrent toutes jusqu'aux centrioles issus de la division du centriole unique : il n'y a pas une zone amorphe de centroplasme interposée entre les centrioles et l'extrémité centrale des irradiances : celles-ci s'attachent directement aux centrioles et sont par conséquent produites par l'action immédiate de ces derniers. Nos figures ne laissent aucun doute à ce sujet.

Les FIG. 27, 62, montrent un centrosome décoloré, renfermant un centriole unique; dans les FIG. 64 a, 66, le centriole s'est divisé en deux granules restant encore rapprochés l'un de l'autre; dans la FIG. 64 b, c, les centrioles dérivés se sont écartés l'un de l'autre, mais n'ont pas encore produit d'irradiances; les filaments qui convergent vers le centrosome de la FIG. 64 c constituent la partie centrale de l'aster resté dans l'œuf après l'expulsion du premier globule polaire; dans la FIG. 64 d, un des centrioles se trouve à la périphérie du centrosome et constitue le centre d'une touffe d'irradiances

bien plus abondantes que les irradiations qui convergent autour du centrosome; le second centriole se trouve près du bord du centrosome et quelques fibres périphériques semblent s'avancer jusqu'à lui; de plus, dans la partie latérale du centrosome, on voit manifestement des irradiations s'orientant entre les deux centrioles : c'est la première ébauche de la formation de la deuxième figure. La FIG. 64 *e* montre le premier début de la seconde cinèse. Nous y voyons, à gauche, un certain nombre de chromosomes et à droite, la figure fusoriale : celle-ci est constituée de deux asters et d'un magnifique fuseau qui semble s'être formé tout entier aux dépens de la centrosphère de la première figure. *Les fibres de ces deux formations pénètrent toutes jusqu'aux centrioles.*

Les quelques figures que nous venons de décrire nous montrent toutes les étapes du début de la deuxième cinèse polaire. D'abord, il n'y a pas d'orientation autour des centrioles; mais au fur et à mesure que ceux-ci s'écartent l'un de l'autre et s'approchent de la périphérie de la centrosphère, on voit apparaître, à l'intérieur de celle-ci, des irradiations *qui toutes convergent vers les centrioles, sans interposition d'une zone non radiée*. Nous pouvons en conclure que les centrioles constituent les *agents actifs*, les *centres producteurs immédiats* et les *centres d'insertion* des asters et du fuseau de la deuxième figure.

Qu'on ne dise pas que l'aspect d'une structure radiée qui entoure immédiatement le centriole, c'est-à-dire la portion centrale de l'aster et la portion polaire du fuseau, peut être l'effet d'une illusion d'optique, comme le suggère BOVERI en s'appuyant sur une expérience graphique de FÜRST. Nous avons, en effet, pu constater clairement que, dès leur apparition, les fibres astériennes et fusoriales s'insèrent directement aux centrioles; nous n'avons pas le moindre doute sur la réalité de cet aspect. VAN DER STRICHT a d'ailleurs déjà signalé, dans l'objet qui nous occupe, cette insertion directe des irradiations aux centrioles. LILIE (98) l'a également décrite dans l'ovocyte de l'*Unio*, et MEAD (98) dans l'ovocyte de *Chætöpterus*. Qu'on ne dise pas non plus que le granule où aboutissent les irradiations constitue non pas un centriole, mais un véritable centrosome dans le sens de BOVERI. En effet, dans toutes nos figures, FIG. 66, 64, ce granule a sensiblement la même forme et le même volume et n'est jamais entouré par une zone dépourvue de structure radiée, comme dans les figures de BOVERI et de MAC FARLAND. Nous regrettons beaucoup de ne pouvoir donner ici plus de figures des stades qui nous occupent. Nous croyons qu'elles seraient

assez uniformes pour pouvoir en tirer des conclusions sur la structure des cytocentres et des sphères du second fuseau de maturation et qu'elles ne mériteraient pas le reproche que BOVERI a fait, à tort selon nous, aux figures de VAN DER STRICHT (p. 111). Si même les centrioles présentaient parfois une minime différence de volume, on ne pourrait pas, d'après nous, attribuer cette différence à la présence ou à l'absence d'une centrosphère, parce que, à aucune étape de l'évolution de la deuxième figure, nous n'avons pu constater une centrosphère entourant un centriole; le centre de l'aster est toujours constitué par un granule homogène.

Nous pouvons donc conclure que, chez le *Thysanozoon*, le centriole doit être considéré comme l'agent actif, le centre producteur ou « Erregungs-centrum » des irradiations. Par conséquent, la thèse de BOVERI, d'après laquelle cet attribut reviendrait au centrosome tout entier, ne peut pas être généralisée.

Après avoir étudié la constitution du centrosome, il nous reste à décrire sa position, ainsi que la constitution et le sort de l'ampoule centrosomique.

#### *Position du centrosome.*

Comme nous l'avons vu, les centrosomes apparaissent soit à des endroits rapprochés l'un de l'autre, soit à des pôles opposés du noyau. Le second cas s'observe le plus souvent quand le noyau occupe le centre de l'œuf : les centrosomes y restent sur place pour exercer leur activité spéciale, FIG. 16, 33. Dans le premier cas, ils s'écartent peu à peu l'un de l'autre. C'est ce qu'on peut conclure du fait que, malgré le grand nombre d'ovocytes où les centrosomes apparaissent l'un près de l'autre, FIG. 18, 22, 27, 34, 53, on les voit le plus souvent ailleurs, à deux pôles sensiblement opposés du noyau, quand le fuseau commence à se former, FIG. 38, 55, 67. Entre ces deux cas extrêmes, on trouve toutes les positions intermédiaires. Dans cette migration, les centrosomes restent le plus souvent appliqués contre l'ampoule claire; rarement, ils s'en détachent, FIG. 22, 34.

#### *Constitution de l'ampoule centrosomique.*

Déjà lors de sa première apparition, le centrosome est porté par une vésicule claire homogène. Le plus souvent, on observe deux ampoules, FIG. 16, 33, 58; parfois cependant, il n'y en a qu'une seule, contre laquelle les deux centrosomes sont appliqués par une face aplatie, FIG. 18, 53.



L'ampoule centrosomique présente dans nos préparations un aspect clair, homogène, ressemblant assez bien à celui des boules vitellines décolorées et des nucléoles clairs. Elle a un contour net, qui la délimite bien du protoplasme avoisinant; la membrane nucléaire est très distincte en dessous de l'ampoule et présente souvent en cet endroit un léger enfoncement, FIG. 16, 53, 58. Nous avons déjà donné nos raisons de croire que cette ampoule ne serait qu'un nucléole secondaire, contre lequel le filament lisse (centrosome-bâtonnet) est venu s'appliquer et qui sort du noyau en portant le centrosome.

La forme sphérique qu'elle possède d'abord, FIG. 19 et fig. 5 de VAN DER STRICHT, se modifie bientôt par suite de la traction qu'elle subit de la part du centrosome, lorsque celui-ci s'éloigne de la membrane nucléaire. Il en résulte une sorte de cône, FIG. 16, 33, 58, etc. Quand les centrosomes ont apparu sur une même ampoule, celle-ci s'étire et produit une proéminence assez volumineuse, FIG. 34, 53.

Il est remarquable que l'ampoule centrosomique n'est jamais traversée par les filaments de l'aster avant la formation du fuseau. Certains aspects pourraient le faire croire; mais ce n'est qu'une illusion. En effet, dans la préparation où nous avons pris les FIG. 52, 54, nous voyons, le microscope étant installé à un certain niveau, un cône de fibres correspondant à l'ampoule. On pourrait croire que celle-ci est de fait traversée par des irradiations. Il n'en est pourtant pas ainsi, car il suffit de remonter ou de descendre la vis du microscope pour les voir disparaître; par le fait même, l'ampoule acquiert un contour plus distinct, et c'est à ce moment seulement qu'elle se délimite nettement des fibres astériennes avoisinantes. Ce fait prouve que les fibres qui semblaient traverser l'ampoule ne sont que les fibres de l'aster tangentielles à sa surface.

La FIG. 58 est très intéressante à ce point de vue. Elle nous montre deux ampoules, dont l'une est homogène et sans structure et dont l'autre renferme des fibrilles. L'absence manifeste d'irradiations dans la première ampoule permet de conclure que l'aspect filamenteux dans la seconde n'est qu'une apparence. En effet, si cet aspect représentait la réalité, il faudrait supposer que les deux ampoules, tout en appartenant à un même œuf, évoluent diversément. Cette diversité n'a pas de raison d'être et ne s'observe d'ailleurs jamais. Nous pouvons, au contraire, facilement nous rendre compte de cet aspect d'après ce que nous avons dit des FIG. 52, 54. Dans la FIG. 58, les deux ampoules n'ont pas été coupées suivant un même plan;



la première aurait été coupée suivant un plan passant par la perpendiculaire abaissée de son sommet sur le centre de sa base; la seconde, au contraire, aurait été sectionnée suivant un plan plus ou moins excentrique. Si la première section ne renferme pas de fibrilles, les filaments qui semblent traverser la seconde ne peuvent être que les rayons de l'aster qui effleurent l'ampoule centrosomique.

Nous croyons que c'est à la suite d'une illusion d'optique que VAN DER STRICHT a dessiné dans sa fig. 10, où il n'y a pas encore de trace de fuseau dans le noyau, une ampoule étrangement semblable par sa forme à celles de nos FIG. 16, 33, 52, et formant « un petit cône de filaments très distincts des filaments de l'aster, dont le sommet correspond au centrosome et dont la base est appliquée à la surface de la membrane de la vésicule germinative » (p. 390). D'après nous, ces filaments ne passeraient pas directement du centrosome à la membrane nucléaire en traversant l'ampoule, mais seraient simplement des fibres astériennes tangentielles à sa surface. Un examen attentif de nos propres figures ne laisse aucun doute à ce sujet.

FRANCOTTE (97) a observé et figuré un cône de filaments assez semblable à ce que nous avons prouvé n'être qu'une apparence chez le *Thysanozoon* (v. sa fig. 7, Pl. II). Mais n'ayant pas examiné les objets étudiés par le professeur de Bruxelles, nous ne pouvons nous prononcer sur l'identification possible de ces deux formations.

Voyons maintenant quel est le *sort ultérieur* de l'ampoule centrosomique.

Quand les centrosomes ont atteint leur volume définitif, les ampoules s'aplatissent et s'étendent sur le noyau, FIG. 57. Cet aplatissement nous semble dû à ce que le noyau, dont la membrane a un contour irrégulier lors de la première apparition des centrosomes, FIG. 16, 19, 54, etc., prend un contour plus arrondi, à mesure que l'ovocyte s'approche du stade de la formation du fuseau, FIG. 55, 65. L'ampoule en arrive même le plus souvent à ne plus se distinguer du pourtour nucléaire, et alors le centrosome est appliqué directement contre la membrane du noyau, FIG. 25, 27, qui ne tarde pas à se résoudre à cet endroit dès le début de la formation du fuseau, FIG. 29, 35, 62. Parfois, mais c'est exceptionnel, les centrosomes ne sont pas appliqués directement contre la membrane nucléaire lors de la formation du fuseau, FIG. 23, 56. Il y a un petit espace entre le centrosome et le noyau. Dans la FIG. 23, cet espace reproduit assez bien la forme de l'ampoule cen-

trosomique. Il est manifestement traversé par des filaments, qui ne s'arrêtent pas au pourtour nucléaire, mais qui sont en continuité avec des filaments situés à l'intérieur du noyau. Il est assez naturel d'admettre que cet espace correspond à l'ampoule centrosomique, qui, dès le début de la figure, a séparé le centrosome de la membrane du noyau. Alors que, dans la plupart des cas, cette ampoule disparaît par suite de l'accolement ultérieur du centrosome contre le noyau, dans les figures en question, le centrosome serait resté séparé de la vésicule germinative par l'ampoule centrosomique. Celle-ci ne tarde pourtant pas à perdre la netteté de ses contours et ne persisterait que par les fibres auxquelles elle pourrait donner naissance. C'est ce que nous étudierons plus loin.

## CHAPITRE VII.

### L'aster.

Après avoir décrit longuement l'origine et l'évolution du corpuscule de division, nous nous proposons d'étudier dans le présent chapitre la première production de son activité, c'est-à-dire l'aster.

Dès leur première apparition, les centrosomes sont le centre de quelques rares irradiations qui s'engagent entre les boules vitellines, FIG. 16, 17, 19. Dans la zone voisine des centrosomes, on observe souvent des espaces réticulés, où se forment les rayons, FIG. 19. Ces espaces réticulés disparaissent en cet endroit au fur et à mesure que les irradiations deviennent plus nombreuses. Ultérieurement, on trouve à la périphérie de l'aster en développement de petits corpuscules décolorés, qui ont le même aspect que les boules vitellines et qui sont d'autant plus grands qu'ils sont plus éloignés des centrosomes, FIG. 33, 52, 53, 54.

A mesure que les centrosomes s'arrondissent et augmentent de volume, les irradiations astériennes, qui d'abord s'étendaient dans un rayon assez restreint autour d'eux, s'engagent plus loin entre les enclaves; périphériquement, elles sont en continuité avec les trabécules cytoplasmiques non orientées, FIG. 27, 29, 50, 65, 67. C'est là une preuve, nous semble-t-il, qu'elles sont produites sur place par l'orientation du réticulum général de l'œuf sous l'influence des centrosomes et qu'elles ne constituent nullement des excroissances de ceux-ci. Cette continuité entre les rayons astériens et

les trabécules du réticulum est généralement admise aujourd'hui par les auteurs, entre autres par CARNOY, WILSON (\*), MEVES, FLEMMING, VAN DER STRICHT, etc.

En dedans, les fibres de l'aster s'insèrent sur tout le pourtour du centrosome, excepté à l'endroit où celui-ci est appliqué contre l'ampoule claire. Elles ne pénètrent jamais à l'intérieur de cette ampoule, aussi longtemps que celle-ci se délimite nettement des rayons astériens; elles ne font que longer tangentiellement son pourtour, FIG. 33, 53, etc. Nous avons déjà mentionné cette particularité.

Contrairement à ce que FRANCOTTE (98, p. 248) a observé chez le *Prostheceraeus vittatus*, et KOSTANECKI et WIERZEJSKI (96, p. 322) chez la *Physa fontinalis*, les fibres astériennes, dans l'ovocyte du *Thysanozoon*, ne pénètrent jamais jusqu'au corpuscule central ou centriole avant la formation de la première ébauche du fuseau de la seconde figure, FIG. 64. VAN DER STRICHT a d'ailleurs déjà signalé ce fait.

Sur les fibres de l'aster, on trouve souvent, quand la décoloration n'est pas trop forte, de petites sphérules colorées, FIG. 50; parfois même, tout près du centrosome, ces fibres sont entièrement colorées en noir par l'héματοxyline ferrique. Quand la décoloration est plus intense, on n'observe plus des granules colorés sur les rayons de l'aster, mais ceux-ci conservent un aspect granuleux que nous n'avons pu que difficilement rendre dans le dessin, FIG. 25, 35, 58. Nous n'y avons pas, d'ailleurs, attaché d'importance. Remarquons que les trabécules protoplasmiques qui se trouvent entre les enclaves portent souvent des fins granules chromatophiles, alors que les fibres astériennes, qui sont en continuité avec elles, n'en montrent pas de traces, FIG. 27, 65, 67.

Quand les centrosomes se trouvent à des endroits plus ou moins rapprochés l'un de l'autre, les filaments de l'aster, qui se trouvent dans la région située entre les deux centrosomes, s'entrecroisent latéralement, FIG. 22, 27, 34, 65 : on peut distinguer nettement les fibres de chaque aster au milieu de cet enchevêtrement. Les centrosomes se trouvent-ils à deux pôles opposés du noyau, les rayons longent la surface du noyau sans y pénétrer et s'entrecroisent tout autour au niveau de l'équateur, FIG. 38, 67. Les boules vitel-lines en cet endroit sont repoussées en dehors. Il en résulte un espace libre de toute enclave et uniquement constitué par l'aster.

(\*) WILSON : *The cell in development and inheritance*; edit. 1900, p. 317.



VAN DER STRICHT fait remarquer que, à la périphérie de l'aster, « les stries radiaires ne continuent plus en divergeant, mais convergent pour s'insinuer sous forme de filaments épais ou de faisceaux de fibrilles entre les boules vitellines voisines ». Nous avons également observé cette disposition spéciale des rayons à la périphérie de l'aster; elle est néanmoins surtout accentuée dans les ovocytes qui présentent un aspect anormal.

Dans les figures telles que FIG. 34, 35, 38, 57, 58, 67, nous voyons immédiatement en contact avec le centrosome une zone claire, où les fibres sont plus minces et moins sombres; dans les FIG. 57, 58, elle manque en dedans de l'ampoule qui porte le centrosome; dans les FIG. 38, 67, où le fuseau est déjà formé et où la membrane nucléaire ne se distingue plus guère, cette zone claire entoure complètement le centrosome.

C'est cette zone plus claire de l'aster que VAN DER STRICHT appelle « couche corticale de la sphère attractive de VAN BENEDEN » (87). Elle correspond au « Helle Hof » de BOVERI et de BRAUER.

Arrêtons-nous un instant à l'étude de cette soi-disant couche corticale.

VAN DER STRICHT admet que la couche corticale est d'origine centrosomique. Il se base d'abord sur l'identité de coloration de cette couche d'une part, et de la couche médullaire d'autre part. Il s'appuie en outre sur un fait qu'il décrit de la façon suivante (p. 390) : « A mesure que le centrosome s'éloigne de la membrane nucléaire encore intacte, fig. 10, on aperçoit un petit cône de filaments très distincts des filaments de l'aster, dont le sommet correspond au centrosome et dont la base est appliquée à la surface de la membrane de la vésicule germinative. Ce petit cône, le futur segment polaire du fuseau achromatique, semble provenir du centrosome lui-même, dont les diamètres augmentent rapidement. En effet, entre le centrosome et la membrane nucléaire il n'existe pas de cytoplasma : s'il s'éloigne de la membrane nucléaire, c'est grâce à l'apparition d'une partie de la couche corticale de la sphère qui se forme aux dépens du centrosome lui-même. Si ce petit cône, cette portion de la couche corticale (future partie polaire du fuseau achromatique) dérive du centrosome, il faut admettre que le reste de la couche corticale se forme de la même manière. »

Ces deux argumentations du professeur gantois nous semblent loin d'être démonstratives. En effet :

1° Du fait que la couche corticale prend sous le réactif une même teinte que la couche médullaire, on ne peut pas conclure qu'elle a la même origine que celle-ci; ce n'est là qu'un point de ressemblance assez secondaire.

2° Quant à la deuxième argumentation, examinons-la en détail.

a) L'interprétation que l'auteur donne de sa fig. 10 nous semble en désaccord avec son interprétation de sa fig. 5.

Dans sa fig. 5, en effet, l'auteur a représenté une vésicule portant le centrosome et produite, d'après lui, par le soulèvement de la membrane nucléaire avec laquelle le centrosome se confond. Remarquons que cette figure est reproduite dans notre FIG. 19, où nous voyons le centrosome porté par une ampoule claire. D'autre part, il admet que, dans sa fig. 10, le centrosome est séparé de la membrane nucléaire par une portion de la couche corticale. Or, il nous semble que sa fig. 10 reproduit la même chose que sa fig. 5; toutes deux représentent l'ampoule qui porte le centrosome. Il suffit de comparer sa fig. 10 à nos FIG. 16, 33, 52, 54, pour s'en convaincre. Nous ne voyons donc pas pourquoi, dans la fig. 5, le centrosome ferait corps avec la membrane nucléaire, tandis que, dans la fig. 10, il en serait éloigné par la portion interne de la couche corticale.

b) De plus, il n'est pas nécessaire d'admettre la production d'une couche corticale pour expliquer comment le centrosome s'écarte du noyau. Il n'existe pas, il est vrai, de cytoplasme entre le centrosome et le noyau, mais il s'y trouve au moins l'ampoule claire qui, par suite de la traction qu'y exerce le centrosome, peut s'étirer et augmenter de volume, de sorte que c'est toujours cette ampoule claire qui est interposée entre le centrosome et la membrane nucléaire pendant que le centrosome s'éloigne du noyau.

c) Nous n'avons jamais pu constater, en dedans de l'ampoule claire, la présence de fibres ou le petit cône de filaments dont parle VAN DER STRICHT, avant la disparition de la membrane nucléaire et la formation du fuseau. Il est vrai qu'en installant le microscope à certains niveaux, on observe l'aspect de fibres traversant l'ampoule et formant un « cône de filaments distincts des filaments de l'aster, dont le sommet correspond au centrosome et dont la base est appliquée à la surface de la membrane nucléaire ». Mais, comme nous l'avons déjà prouvé, ces filaments ne pénètrent pas à l'intérieur de l'ampoule et ne font que longer son contour.

Encore, même si ces filaments existaient à l'intérieur de l'ampoule, nous ne voyons pas pourquoi ils dériveraient nécessairement du centrosome. Il serait, nous semble-t-il, assez rationnel d'admettre qu'ils se différencient aux dépens de la substance de l'ampoule, interposée entre le centrosome et la membrane nucléaire.

Nos FIG. 34, 57, 58, montrent clairement que la couche corticale ne

prend pas naissance de la façon décrite par VAN DER STRICHT. Nous y voyons en effet une zone claire, où les filaments de l'aster sont moins sombres qu'ailleurs et qui entoure immédiatement le centrosome coloré encore en totalité : c'est la soi-disant zone corticale de la sphère attractive de VAN BENEDEN. Or, ces filaments clairs manquent précisément entre le centrosome et la membrane nucléaire. La couche corticale est donc formée sur la plus grande partie du pourtour du centrosome avant de se constituer entre le centrosome et la membrane nucléaire. Toute l'argumentation de VAN DER STRICHT, basée sur l'aspect d'un cône de filaments entre le centrosome et la membrane nucléaire dans sa fig. 10, ne peut pas, par le fait même, se soutenir et ne permet pas d'attribuer une origine centrosomique à la couche corticale.

Les figures que nous venons d'examiner ont une valeur d'autant plus probante que les centrosomes y ont à peu près atteint leur volume définitif. Ce n'est en effet qu'à ce stade qu'ils se présentent entourés d'une zone plus claire de l'aster ou *couche corticale*. Au stade de la fig. 10 de VAN DER STRICHT, reproduite par nos FIG. 16, 33, 52, on n'observe jamais de couche plus claire.

Il résulte de ces quelques considérations que la couche corticale n'est pas une formation particulière et distincte, effectuée aux dépens du centrosome.

Comment faut-il expliquer sa genèse?

Nous n'y voyons pas de grandes difficultés. La présence de cette couche s'explique simplement par la modification de la portion péricentrosomique de l'aster. Remarquons, en effet, que cette couche n'existe pas lorsque se différencient les premières fibres de l'aster autour du centrosome; ces fibres augmentent peu à peu de nombre et de longueur, mais conservent un aspect homogène sur tout leur parcours jusqu'au stade où le centrosome a atteint son volume définitif, FIG. 16, 19, 33, 53, 56. C'est alors seulement qu'apparaît la couche corticale, qui ne peut donc provenir du centrosome; elle n'est que la portion centrale de l'aster, modifiée sur place par des influences émanées probablement du centrosome.

VAN DER STRICHT conçoit tout différemment la formation de la figure bipolaire. Si nous avons bien saisi sa pensée, ce serait la sphère attractive, composée du corpuscule central, de la couche médullaire et de la couche corticale, qui se formerait d'abord et qui ensuite, par les fibres de la couche corticale, se mettrait en rapport avec le réticulum de l'œuf. Citons ses propres paroles (p. 390) : « Nous sommes amené ainsi à considérer toute la sphère attrac-



« tive comme un tout, une unité, à l'origine représentée par un corpuscule  
 « homogène, au sein duquel se différencie un corpuscule central et émettant  
 « à sa surface de petits filaments qui se mettent en rapport avec la charpente  
 « filaire du cytoplasma, qui sous l'influence de l'impulsion imprimée par le  
 « centrosome, gagne en épaisseur et se dispose radiairement par rapport à  
 « la sphère attractive ». Plus loin (p. 398), il dit encore : « ..., elle (la  
 « sphère attractive) se forme aux dépens du centrosome primitif ovulaire;  
 « plus tard seulement, ses parties constituantes contractent des rapports  
 « avec la charpente filaire cytoplasmique ».

FRANCOTTE (98) semble admettre l'opinion de VAN DER STRICHT lorsqu'il dit (p. 220) : « Les asters résultent de l'orientation suivant deux centres du réseau cytoplasmique tout entier, sous l'influence du centrosome et de la *sphère attractive* ».

Nous avons prouvé qu'il n'en est pas ainsi. Ce n'est qu'une modification locale des fibres astériennes existantes qui donne naissance à la soi-disant « zone corticale » de la sphère attractive de VAN BENEDEN : il y a de *prime abord* continuité parfaite entre la partie de l'aster voisine du centrosome et le reste de l'aster. Bien plus, *on ne distingue cette zone corticale que lorsque l'aster est déjà bien développé et que les centrosomes sont volumineux*; elle n'est donc que l'effet d'une modification toute secondaire de l'aster et ne constitue nullement une formation particulière.

BRAUER (93, p. 194) a également fait remarquer que la zone corticale de VAN BENEDEN (Rindenzone) n'est qu'une apparition concomitante et non constituante du centrosome, qui se montre quand le centrosome s'avance dans le protoplasme; ce n'est qu'une résultante de l'action (Einwirkung) du centrosome sur le protoplasme. HENNEGUY (91) et VIALLETON (92) ont émis une opinion analogue.

Nous pouvons ajouter que dans nos préparations la couche corticale ne s'observe pas dans tous les ovocytes, soit avant la ponte, FIG. 27, 29, soit après la ponte. KOSTANECKI et WIERZEJSKI (96, p. 323) ont signalé un phénomène semblable dans les œufs de *Physa fontinalis*. La sphère qui est produite par la différence d'épaisseur des rayons protoplasmiques se montre dans certains ovocytes, tandis que dans d'autres elle est complètement absente. D'après ces auteurs, la variabilité d'épaisseur des fibres astériennes au voisinage des corpuscules polaires, ou ce qui, d'après nous, revient au même, la présence ou l'absence d'une couche corticale, « erklärt sich, ...., aus dem verschiedenen physiologischen Erregungszustand der protoplasma-

tischen Strahlen ». Cette explication pourrait s'appliquer également à l'aster de l'ovocyte du *Thysanozoon*.

D'après ce que nous venons de dire de la couche corticale, nous pouvons maintenant examiner ce qu'il faut penser de l'existence, chez le *Thysanozoon*, d'une sphère attractive, comme organe indépendant et permanent de la cellule, dans le cas des ovocytes (\*).

Ce qui, d'après VAN DER STRICHT, constitue chez le *Thysanozoon* la sphère attractive de VAN BENEDEN, c'est le corpuscule central, la couche médullaire et la zone corticale. Or, ces trois parties ne constituent pas un tout, une unité et, comme telles, un organe indépendant et permanent de la cellule; elles ne sont qu'une formation transitoire. En effet, une partie de cette sphère attractive, la couche corticale, n'est qu'une partie différenciée du réticulum général de l'œuf sous l'influence du centrosome et ne dérive pas, comme nous l'avons vu, du centrosome. Elle ne peut donc, pas plus que le reste de l'aster, être considérée comme faisant partie d'un organe indépendant et permanent de la cellule.

Quant au centrosome, où l'on peut distinguer à certains stades, FIG. 27, 62, 66, un centriole et une centrosphère, ou ce que VAN DER STRICHT appelle « couche médullaire de la sphère attractive », il présente, à vrai dire, une certaine persistance. En effet, il dérive en partie du filament-centrosome que nous avons observé déjà dans les ovocytes très jeunes et en voie d'accroissement. Le petit granule sphérique, FIG. 17, 52, 54, qui résulte immédiatement de la transformation du centrosome aplati, FIG. 16, 19, persiste sous la forme de centriole pendant l'augmentation en volume du centrosome et se transmet de la première à la seconde division de maturation. Mais, pour le dire dès maintenant, après l'expulsion du second globule polaire, tout corpuscule de division disparaît. Quant à la centrosphère ou couche médullaire, après l'expulsion du premier globule, elle fournit une bonne partie du deuxième fuseau de direction, puisque c'est à l'intérieur de cette centrosphère que se forme le *Centralspindel*, au moment de l'écartement des deux corpuscules issus de la division du centriole primitif, FIG. 66, 64 d, e. Néanmoins, nous avons observé que, lors de la formation du pronucleus femelle, toute trace de l'aster et du fuseau ovulaires disparaît; ces deux for-

(\*) Nous disons « dans le cas des ovocytes », pour ne rien préjuger sur la sphère attractive des œufs fécondés, d'autant plus que c'est dans les figures de segmentation de *l'Ascaris* que VAN BENEDEN a décrit la sphère attractive comme organe permanent de la cellule.

mations se confondent finalement avec le réticulum général de l'œuf, dont l'orientation, sous l'influence du corpuscule de division, avait donné naissance à l'aster et au fuseau comme productions secondaires.

Il résulte de ces quelques considérations au sujet de la genèse et de l'évolution ultérieure du corpuscule central, de la couche médullaire et de la zone corticale, qu'on ne peut pas admettre, dans l'ovocyte du *Thysanozoon*, l'existence d'une *sphère attractive* de VAN BENEDEN en tant qu'« organe permanent de la cellule ». Néanmoins si, par le fait de la transmission du centrosome de la première à la deuxième division de maturation, on voulait admettre l'existence d'un organe jouissant d'une certaine permanence et d'une certaine indépendance, ces deux attributs ne pourraient s'appliquer qu'au centrosome, c'est-à-dire à la couche médullaire et au corpuscule central, et non pas à la couche corticale. En effet, celle-ci n'est, comme nous l'avons déjà dit, que la partie interne de l'aster, sans signification particulière ni genèse spéciale. Dans tous les cas donc, on ne peut se rallier à la conclusion du professeur de Gand qui admet (p. 407) que la sphère attractive telle qu'il l'entend, c'est-à-dire formée d'un corpuscule central, d'une zone médullaire et d'une zone corticale, constitue un organe permanent de la cellule (\*).

La dénomination de *sphère attractive* dans l'ovocyte du *Thysanozoon* ne peut pas, d'après ce qui précède, être employée pour désigner un organe propre, existant comme tel et individualisé, comme le sont le noyau et le protoplasme. Ceux-ci persistent toujours par leurs éléments propres, quoique leur forme puisse se modifier; mais les sphères attractives ne sont que des productions secondaires, consécutives à l'action des corpuscules de division et constituées aux dépens d'éléments appartenant au substratum général de l'œuf. C'est là aussi l'opinion de WILSON (1900), de BÜTSCHLI (92), de VON ERLANGER (97<sup>A</sup>), de CARNOY (97), de HERTWIG (98), de RHUMBLER (96), de BOVERI (1901), etc.

Nous terminons ainsi l'étude de la première production de l'activité du corpuscule de division, c'est-à-dire de l'aster. Il nous reste à étudier la seconde production, le fuseau.

---

(\*) VAN NAME (p. 273) a également nié l'existence d'une sphère attractive dans l'ovocyte de l'*Eustylochus* et de la *Planocera*, comme organe permanent de la cellule.



## CHAPITRE VIII.

## Le fuseau.

La question de l'origine du fuseau n'est pas moins importante que celle de l'origine du centrosome. Aussi a-t-elle été l'objet de multiples controverses. Nous nous bornerons à exposer les opinions des auteurs qui ont étudié les Planaires et dont les travaux ont, par conséquent, une plus grande connexion avec notre sujet.

Déterminons d'abord le sens exact des mots pour éviter tout malentendu.

Nous attribuons ici au mot « Centralspindel » le sens que HERMANN (91) lui a donné en 1891. Ce serait l'ensemble des fibres différenciées aux dépens du pont qui unirait, lors de leur écartement, les deux centrosomes dérivés de la division d'un centrosome unique. Il est vrai que, dans un sens plus large, les auteurs appellent parfois *fuseau central* les fibres bipolaires (quelle que soit leur origine), qui relient les deux centrosomes et ne servent pas d'attache aux chromosomes.

Le *fuseau périphérique* est l'ensemble des fibres qui, partant des centrosomes, servent d'attache aux chromosomes et entourent le fuseau central. Ce sont les *Zugfasern* ou *Mantelfasern*, les *cônes principaux* de VAN BENEDEEN ou les *filaments rétracteurs*.

Voyons avant tout quelle est, à ce sujet, l'opinion des auteurs qui ont étudié les Planaires.

KLINCKOWSTRÖM (p. 591) affirme qu'il n'y a pas de « Centralspindel » reliant les deux centrosomes; il croit que les fibres bipolaires se forment par réunion secondaire entre les deux systèmes de rayons qui partent des centrosomes.

VAN NAME (p. 274) estime également qu'il n'y a pas de « Centralspindel », et pense que le fuseau se forme par la réunion des rayons de chaque aster, s'anastomosant les uns avec les autres.

FRANCOTTE, dans son travail de 1898 sur les Polyclades, admet (p. 222) que l'origine du fuseau est à la fois cytoplasmique et nucléaire et nie l'existence d'une centrodosome ou, ce qui est la même chose, d'un « Centralspindel » de HERMANN.

VAN DER STRICHT (p. 393) s'exprime comme il suit au sujet de l'apparition du fuseau central : « ..... on observe des figures qui à première vue

suggèrent des interprétations contradictoires. Dans les unes, et ce sont les plus fréquentes, les fibres bipolaires réunissant les deux centrosomes, sont situées à côté de la membrane nucléaire, au sein du cytoplasma. Des figures de ce genre portent à attribuer une origine cytoplasmique au fuseau central.... D'autres images sont toutes différentes.... A l'intérieur du noyau, dont la membrane est intacte, on aperçoit un très grand nombre de filaments intranucléaires réunissant les deux centrosomes..... Ces dernières images prouvent évidemment en faveur d'une origine nucléaire du fuseau central. »

Or, pour expliquer cette origine apparemment différente, [qui, d'après lui, n'est pas acceptable chez le même animal et dans la même cellule (p. 397)], cet auteur admet comme origine ou comme ébauche du fuseau central un véritable « Centralspindel » (HERMANN), c'est-à-dire un pont unissant, lors de leur écartement, les deux cytocentres issus de la division d'un centrosome unique. Puisque les centrosomes ont une origine nucléaire, l'auteur arrive à la conclusion que le fuseau central, qui dérive des centrosomes, a toujours, lui aussi, une origine nucléaire, soit qu'il se forme dans le noyau, soit qu'il se forme dans le cytoplasme.

C'est de cette dernière opinion que nous allons spécialement nous occuper, puisque, par l'étude du même objet, nous sommes mieux à même de la discuter.

Nous croyons que l'interprétation de VAN DER STRICHT, concernant l'origine du fuseau central, n'est pas admissible. Tâchons de le prouver en montrant :

1° Que ce qu'il suppose comme base de son interprétation, c'est-à-dire l'existence d'un « Centralspindel », est *impossible dans certains cas*;

2° Que *de fait* il n'y a jamais de « Centralspindel ».

Pour ce qui regarde *le premier point*, nous savons que, dans l'ovocyte du *Thysanozoon*, les deux centrosomes apparaissent souvent à la fois, à des endroits plus ou moins écartés l'un de l'autre, parfois même à deux pôles opposés de la vésicule germinative, FIG. 16, 33. VAN DER STRICHT a également constaté ce fait (p. 391). Nous en avons donné l'explication par la présence antérieure dans le noyau de deux filaments lisses et leur sortie individuelle sous la forme de centrosomes.

S'il en est ainsi, il ne peut pas exister de pont unissant, lorsqu'ils s'écartent l'un de l'autre, les deux cytocentres dérivés de la division d'un centrosome unique, et représentant par conséquent l'ébauche du fuseau central.

Quant au second point, il n'y a de fait jamais de « Centralspindel » entre les deux centrosomes, soit qu'ils apparaissent l'un près de l'autre, soit qu'ils apparaissent à des endroits opposés du pourtour nucléaire.

En effet, dans les FIG. 17, 18, 53, où nous voyons les deux centrosomes encore *rapprochés l'un de l'autre* et portés par une même ampoule claire, il nous est impossible de découvrir une trace quelconque d'un pont de filaments unissant les deux centrosomes. On pourrait penser que le fuseau central fait au début corps avec la membrane nucléaire et est par le fait même invisible. C'est là l'interprétation de VAN DER STRICHT (p. 397). Cette hypothèse n'est pas justifiable. En effet, la membrane nucléaire est probablement éloignée des centrosomes de toute l'épaisseur de l'ampoule centrosomique, car nous avons des raisons de croire que les éminences qui portent les centrosomes ne sont pas produites par le soulèvement de la membrane nucléaire. Et si même on supposait que c'est la membrane nucléaire qui recouvre ces éminences, il n'en resterait pas moins vrai que le fuseau central ne fait pas corps avec elle. En effet, la mince pellicule qui limite l'ampoule n'est pas plus épaisse entre les deux centrosomes qu'ailleurs et ne peut pas, par conséquent, masquer le soi-disant « Centralspindel ». Bien plus, dans les figures telles que FIG. 22, 53, où les deux centrosomes, très développés déjà et éloignés de la membrane nucléaire, se trouvent dans un espace clair du cytoplasme, où donc « le substratum, au milieu duquel » se trouverait l'ébauche du fuseau central (p. 397), ne semble pas pouvoir la soustraire à nos regards, dans ces figures, disons-nous, il n'y a pas de trace d'un « Centralspindel ».

Nous pensons que VAN DER STRICHT a cru pouvoir appliquer, par analogie, à l'ovocyte de premier ordre du *Thysanozoon*, ce que divers auteurs, surtout HERMANN (91), FLEMMING (91) et HEIDENHAIN (94), ont décrit ailleurs. Les figures que nous venons d'étudier montrent clairement qu'il n'y a pas lieu d'admettre cette analogie.

Néanmoins, dans le cas qui nous occupe, c'est-à-dire lorsque les centrosomes sortent du noyau par le même pôle, de façon à se trouver rapprochés l'un de l'autre et séparés de la membrane nucléaire, on rencontre parfois des images qui peuvent donner l'illusion d'un « Centralspindel » de HERMANN. Notre FIG. 59, où les deux centrosomes ont été séparés du noyau par la section du rasoir, représente une de ces images.

Nous croyons cependant que ces images ne correspondent pas réellement à un fuseau central, tel que le conçoit le professeur de Gand.



On trouve, il est vrai, entre les deux centrosomes une sorte de fuseau bipolaire. Mais ce n'est là qu'une apparence produite par l'entrecroisement des rayons astériens dans la région située entre les deux centrosomes. Ce qui le prouve d'abord, c'est qu'il existe, suivant l'axe du fuseau apparent, une portion dépourvue de filaments; de plus, tous les filaments sont coudés à l'équateur à un angle d'autant plus obtus qu'ils se rapprochent plus de l'axe du fuseau apparent. Cette disposition ne peut s'expliquer que par l'entrecroisement de filaments indépendants appartenant aux asters. En outre, l'absence de fibres reliant les deux centrosomes dans les FIG. 17, 53, prouve que l'apparence de fuseau dans les FIG. 34, 59, n'est produite que par la rencontre des rayons astériens et ne constitue, par conséquent, pas un « Centralspindel ».

Dans les cas où les deux centrosomes apparaissent à des endroits très écartés l'un de l'autre, à deux pôles opposés du noyau, par exemple, le fuseau central se constitue, d'après VAN DER STRICHT, dans le noyau (p. 397). Mais, ajoute cet auteur, « dans ces conditions, l'ébauche du fuseau central, « cachée par les différentes parties constituant de la vésicule germinative, « ne devient visible que très tardivement, alors que la membrane nucléaire « est sur le point de disparaître ».

Cette supposition pourrait avoir quelque valeur de probabilité si du moins elle était basée sur une préparation montrant ne fût-ce qu'un indice de l'ébauche d'un « Centralspindel », située à l'intérieur même du noyau. Or, l'auteur n'en donne aucune figure. Pour admettre un « Centralspindel », dans le cas où les centrosomes apparaissent à deux pôles opposés du noyau, il faudrait observer la division d'un centrosome unique à l'intérieur même du noyau, et l'existence de fibres continues reliant les deux centrosomes dérivés, pendant que ceux-ci s'écartent l'un de l'autre. Malheureusement, pas plus que VAN DER STRICHT, nous n'avons jamais pu découvrir dans le noyau de l'ovocyte du *Thysanozoon* quelque structure particulière, quelque trace de la soi-disant ébauche du fuseau central, « constituant une partie étirée de la substance dont les corpuscules centraux sont formés ».

C'est pourquoi nous affirmons qu'il n'y a pas de « Centralspindel » de HERMANN dans l'ovocyte de premier ordre du *Thysanozoon*. Nous répétons volontiers ce que VAN NAME (p. 274) fait remarquer au sujet de l'opinion de VAN DER STRICHT admettant l'existence d'un « Centralspindel » qui resterait caché dans les premiers stades : « It is probable however, that if such a

« structure did exist and were sufficiently substantial to persist while the centrosomes move to opposite sides of the germinal vesicle, it would at the same time be distinct enough to be visible ».

Des discussions qui précèdent, il se dégage nettement que la conclusion du professeur gantois que « ce fuseau central doit être rattaché à une ébauche qui reste cachée pendant un certain temps, et qui résulte de la division d'un centrosome unique en deux » (p. 404), n'est nullement justifiée, mais se heurte à des faits positifs certains. Par conséquent, contrairement à l'opinion de VAN DER STRICHT (p. 404), on ne peut pas appliquer à l'ovocyte de premier ordre du *Thysanozoon* la thèse d'HEIDENHAIN : « Centralspindel und Centrosomen bilden mithin der Genese nach ein Ganzes ». Nos préparations ne permettent aucun doute à ce sujet.

Nous allons expliquer maintenant la genèse du fuseau d'après nos propres figures, que nous mettrons à l'occasion en regard de celles de VAN DER STRICHT.

Distinguons deux cas :

1° Les centrosomes ont apparu à *deux pôles opposés* de la vésicule germinative;

2° Les centrosomes sont *rapprochés l'un de l'autre*.

Dans le *premier cas*, le fuseau est manifestement tout entier d'origine nucléaire.

Quand les centrosomes viennent d'apparaître, il n'y a pas encore de trace du futur fuseau; il n'y a pas même de filaments qui, partant du centrosome, traverseraient l'ampoule centrosomique pour aller aboutir à la membrane nucléaire, FIG. 33, 52, 57, alors que, en dehors de cette ampoule, les centrosomes sont déjà le centre d'irradiations astériennes très abondantes. Le premier indice de la formation du fuseau ne se montre que lorsqu'une partie de la nucléine s'est désagrégée en fins microsomes. A ce stade, l'élément nucléinien n'occupe plus toute l'aire du noyau, mais se trouve ramassé sous la forme de peloton définitif, divisé longitudinalement, FIG. 29, 36, 61, 62. Souvent même, les bâtonnets sont déjà formés, FIG. 55. Le réticulum caryoplasmique est devenu plus distinct et présente sur ses trabécules des granules colorés, issus de la désagrégation de cette portion de la nucléine qui ne doit pas servir, comme nous l'avons déjà dit, à la formation du peloton définitif. C'est à ce stade que l'on voit se pro-

duire entre les deux centrosomes une orientation des trabécules du réseau caryoplasmique. Cette orientation est progressive : elle se produit tout d'abord dans la région du noyau située entre les deux centrosomes. La FIG. 55 montre très bien cette orientation progressive. Du centrosome, unique dans cette coupe, partent des irradiations à l'intérieur du noyau dans la direction du centrosome qui se trouve dans la coupe suivante, tandis que, de chaque côté de ces fibres orientées, on voit encore une partie du réseau primitif du noyau dont les trabécules ne sont pas encore orientées. Cette figure nous paraît très importante, parce qu'elle montre que ces fibres ne parviennent pas du dehors, mais se forment sur place. Cette orientation se produisant à partir de chaque centrosome comme d'un centre, il en résultera naturellement des fibres qui vont unir les deux centrosomes. La FIG. 38 montre un fuseau de fibres bipolaires très distinctes et de chaque côté on voit encore quelques filaments du réticulum primitif, dépourvu maintenant de granules colorés.

L'orientation se poursuit et bientôt tout le noyau est rempli de fibres qui s'irradient de chaque centrosome comme d'un centre, FIG. 67. Dans cette dernière figure, les fibres les plus externes décrivent des courbes parallèles au pourtour nucléaire; les fibres centrales passent en ligne plus ou moins droite d'un centrosome à l'autre. Le fuseau ainsi constitué a la forme de tonneau, reproduisant sensiblement la forme primitive du noyau. Il n'y a pas moyen d'y distinguer les trois formations dont parle VAN DER STRICHT, c'est-à-dire le fuseau central, les cônes principaux et les cônes accessoires; il n'y a que le *fuseau*. La membrane nucléaire, vague et indistincte, se confond avec les irradiations voisines. Toutefois, la région nucléaire tranche nettement sur la région cytoplasmique par sa teinte plus foncée. Les chromosomes sont encore éparpillés dans toute l'étendue de l'aire nucléaire, mais ils ne tarderont pas à se mettre à l'équateur du fuseau. Au fur et à mesure que l'œuf s'approche du stade de la couronne équatoriale, la forme arrondie du fuseau se modifie; l'écartement des deux centrosomes l'un de l'autre s'accroît, FIG. 68; par le fait même, le fuseau s'allonge et se rétrécit. A ce moment, la figure de première direction est achevée. On y voit deux volumineux centrosomes colorés encore en totalité et présentant des bords frangés. Ils sont reliés par un mince faisceau de fibres fusoriales, bien distinctes des filaments astériens. Les bâtonnets occupent toute l'étendue de l'équateur du fuseau. Un spermatozoïde filamenteux se trouve entre les rayons de l'un des asters; sa présence à l'intérieur de la figure



s'observe généralement à ce stade. C'est dans cet état que l'œuf est pondu, pour subir, bientôt après la ponte, les modifications qui président à l'expulsion du premier globule polaire.

L'examen de nos FIG. 20, 34, 58, 55, 60, 61, 62, 67, 38, 68, semble favorable à l'opinion de WILSON (95, p. 457), de KORSCHOLT (95<sup>B</sup>, p. 582) et de HEIDENHAIN (94, p. 542, etc.), touchant le concours pris par la nucléine dans la formation du fuseau. Passons-les successivement en revue.

Dans les FIG. 20, 34, 58, 60, où le peloton définitif n'est pas encore constitué, on observe une bonne partie de la nucléine dispersée sous la forme de granules isolés et distincts des tronçons nucléiniens, qui devront former le peloton; le fuseau n'y est pas encore en voie de formation et le noyau ne renferme que fort peu de trabécules plastiniennes. Dans les FIG. 55, 61, 62, les granules colorés isolés sont remplacés par de fins microsomes appliqués sur le réticulum caryoplasmique qui a commencé à s'orienter. Dans la FIG. 67, les fibres fusoriales sont déjà bien distinctes, mais portent encore de la nucléine étrangère aux chromosomes, qui sont déjà constitués. Dans la FIG. 38, le fuseau est presque entièrement formé, mais toute trace de nucléine en dehors des bâtonnets a disparu. La FIG. 68 nous montre le premier fuseau de direction entièrement constitué. Les fibres fusoriales ne portent plus de granules colorés et ne se distinguent des filaments astériens que par une teinte plus foncée.

L'ensemble des figures que nous venons de passer en revue nous montre que la formation du fuseau se fait parallèlement à la disparition de la nucléine résiduelle. Le noyau, qui primitivement renferme peu de trabécules caryoplasmiques, acquiert une quantité de fibrilles d'autant plus abondantes que la nucléine résiduelle se désagrège et se dissout. Quand le fuseau est entièrement formé, il n'y a plus de trace de substance nucléinienne en dehors des chromosomes.

Nous pouvons conclure de ces observations que les matériaux du premier fuseau de direction sont fournis, non seulement par le réticulum caryoplasmique, mais aussi par la nucléine résiduelle du noyau ovulaire, qui ne contribue pas à la formation du peloton définitif ou des chromosomes. Cette nucléine se transformerait en une substance plastinienne, aux dépens de laquelle se formeraient en partie les fibres fusoriales.

Les FIG. 23, 24, semblent corroborer encore cette manière de voir. Elles représentent deux sections d'un même ovocyte. Les centrosomes s'y trouvent à deux pôles opposés du noyau, dont la membrane est encore intacte. En

dehors de celle-ci se trouve un spermatozoïde. Dans le noyau, nous voyons des masses nucléiniennes allongées et irrégulières, semblables aux chromosomes de la fig. 11 de VAN DER STRICHT. Nous croyons qu'elles représentent également des chromosomes. Ce qu'il y a de caractéristique, c'est que les tronçons du filament nucléinien, constitués de granules simples, s'orientent suivant l'axe qui réunit les deux centrosomes. Les granules qui constituent ces tronçons sont beaucoup moins volumineux que les granules qui doivent former le peloton définitif dans d'autres figures, FIG. 15, 34, etc. Ils ne présentent d'ailleurs aucune trace d'étirement dans le sens transversal, ni de division suivant l'axe du filament. Ces tronçons ne contribueront donc pas à la formation des bâtonnets, qui sont du reste déjà constitués. Le noyau ne renferme pas ou presque pas de caryoplasme. Si cet œuf doit évoluer jusqu'au stade du premier fuseau de direction, ce ne sont que les tronçons du filament nucléinien qui pourront donner naissance aux fibres fusoriales. Ces tronçons, qui ne contribuent pas à la formation des chromosomes, ont la valeur de la nucléine résiduelle de nos autres figures. Par conséquent, notre manière de voir au sujet de la participation de la nucléine à la formation du fuseau trouve, d'après nous, dans ces deux figures, une démonstration nouvelle.

Il est vrai que nous n'avons pas observé souvent des œufs semblables. On pourrait en conclure que l'œuf en question est anormal et voué à la dégénérescence. Nous devons remarquer pourtant qu'il ne présente aucun des indices de la dégénérescence, dont nous avons parlé plus haut et à laquelle VAN DER STRICHT (99) a consacré une étude minutieuse. Nous croyons que l'aspect spécial que présente cet œuf est dû à la présence du spermatozoïde : celui-ci a pénétré dans le protoplasme avant la disparition de la membrane nucléaire et la formation de la figure, ce qui ne s'observe que rarement. D'après VAN NAME (p. 276), l'entrée du spermatozoïde dans l'œuf serait le stimulant, qui détermine la disparition de la membrane nucléaire et la formation du fuseau. Nous pensons que, pour l'œuf du *Thysanozoon*, l'entrée précoce du spermatozoïde a pu, sinon produire, au moins modifier, en le stimulant, le processus de la formation du fuseau et des chromosomes. Quoi qu'il en soit, l'orientation des tronçons du filament nucléinien entre les deux centrosomes nous semble favorable à notre opinion concernant la contribution de la nucléine à la constitution du fuseau.

Remarquons pourtant qu'on peut faire à ce sujet une seconde hypothèse : c'est que la nucléine résiduelle, en se dissolvant, stimulerait

l'irritabilité du réseau caryoplasmique, qui, dès ce moment, pourrait subir l'influence du centrosome, pour s'orienter à l'intérieur du noyau. Cette hypothèse est conforme à l'idée de plusieurs auteurs, d'après laquelle le fuseau se forme par l'orientation des trabécules caryoplasmiques préexistantes. Rien ne s'oppose à ce que nous admettions cette explication pour l'ovocyte du *Thysanozoon*. Nous croyons néanmoins, d'après les considérations qui précèdent, qu'en dehors de cette stimulation possible, on doit attribuer à la nucléine résiduelle une participation plus directe à la formation du fuseau : comme nous l'avons déjà dit, la nucléine résiduelle se transformerait en plastine et donnerait de cette façon naissance à des fibres de nouvelle formation, qui entrent dans la constitution même du fuseau.

D'après ce que nous venons de voir, le fuseau se forme aux dépens des trabécules caryoplasmiques et de la nucléine résiduelle transformée en plastine. Primitivement, il n'y a pas de trace d'un pont de fibres unissant les deux centrosomes, mais toutes les fibres fusoriales se forment par orientation progressive du substratum caryoplasmique. Aussi, il n'y a pas lieu d'admettre dans l'ovocyte de premier ordre du *Thysanozoon* un fuseau central, existant comme une entité à part et pouvant s'accroître, non pas aux dépens du cytoplasme ou du caryoplasme, mais « aux dépens de la propriété d'accroissement » dont il serait doué, comme le pense VAN DER STRICHT (p. 395). Le fuseau ne renferme pas deux formations distinctes ayant une genèse spéciale, mais il se forme tout entier par une même différenciation du substratum nucléaire.

Jusqu'ici nous n'avons parlé que du fuseau qui se forme *totale*ment à l'intérieur de la vésicule germinative. Ce cas s'observe lorsque les deux centrosomes, occupant deux pôles opposés du noyau, sont venus s'appliquer directement contre la membrane nucléaire. Mais, comme nous l'avons vu plus haut, il arrive aussi, quoique très rarement, qu'au début de la formation du fuseau, les centrosomes sont un peu écartés de la membrane nucléaire. Les irradiations qui remplissent cet espace sont en continuité avec les irradiations siégeant à l'intérieur du noyau, FIG. 23, 56. Nous pouvons considérer la portion extranucléaire de ces fibres comme la future portion polaire du fuseau. La question qui se pose concerne l'origine de cette partie du fuseau.

VAN DER STRICHT admet que, dans tous les cas, la portion polaire du fuseau fait partie de la couche corticale de la sphère attractive et dérive, par



conséquent, du centrosome. D'après ce que nous avons dit de la genèse de la couche corticale, nous pouvons déjà, pour les cas où les centrosomes sont appliqués directement contre la membrane nucléaire, éliminer l'origine centrosomique de la portion polaire du fuseau. Celle-ci dérive du substratum général du noyau, au même titre que le reste du fuseau. La question paraît plus difficile pour les ovocytes, dont nous allons parler maintenant, où les centrosomes ne sont pas accolés contre la membrane du noyau, FIG. 23, 56. La portion polaire du fuseau aurait, semble-t-il, dans ces figures, une origine cytoplasmique, puisqu'elle se forme en dehors du noyau.

FRANCOTTE, qui a figuré des cônes de filaments analogues à notre ampoule centrosomique (97, fig. 7, Pl. II, et 98, p. 245), admet que le fuseau comprend deux parties : une portion nucléaire formée aux dépens du réseau achromatique du noyau, et une portion extranucléaire formée à l'intérieur du cône primitif. Cette dernière partie, correspondant à la future portion polaire du fuseau de nos FIG. 23, 56, a, d'après l'auteur, une origine cytoplasmique.

Nous croyons ne pas devoir admettre, dans le cas qui nous occupe, une origine cytoplasmique de la portion polaire du fuseau.

Remarquons d'abord que l'existence *très exceptionnelle* d'une mince bande d'irradiations, interposée entre le centrosome et la membrane nucléaire, ne peut pas infirmer notre thèse générale concernant l'origine nucléaire du fuseau tout entier; dans presque tous les cas où les centrosomes occupent deux pôles opposés du noyau, nous avons, en effet, *dûment constaté cette origine*. Ensuite, et ceci nous semble plus important, on peut considérer la portion extranucléaire du fuseau elle-même comme ayant une origine nucléaire.

En effet, nous avons vu que le centrosome est de prime abord porté par une ampoule qui est accolée contre le noyau. Quelle que soit la signification de cette ampoule, qu'elle soit produite par le soulèvement de la membrane nucléaire, ou qu'elle constitue, comme nous le croyons, le nucléole clair, porteur du centrosome-bâtonnet, elle est en tout cas une dépendance du noyau. Tout ce qui peut s'y former ultérieurement devra être considéré comme ayant une origine nucléaire. Or, nous pouvons admettre que, dans les FIG. 23, 56, l'espace compris entre le centrosome et la membrane du noyau correspond à l'ampoule centrosomique; dans la FIG. 23, il en présente même encore la forme. Par conséquent, même la portion polaire du fuseau, quoiqu'elle se forme parfois en dehors du noyau, doit être

considérée comme ayant une origine nucléaire. La substance de l'ampoule centrosomique se serait transformée en fibrilles et participerait de cette façon à la formation du fuseau, qui se mettrait en rapport avec les fibres formées à l'intérieur même du noyau par une orientation marchant de la périphérie vers le centre.

Cette conclusion ne comporte rien d'extraordinaire, même dans la supposition que l'ampoule constitue un nucléole secondaire. On a, en effet, signalé divers cas où le nucléole constitue une réserve de matériaux, aux dépens de laquelle le fuseau s'élabore partiellement. C'est ainsi que, d'après STRASBURGER (95 et 97), confirmé par GRÉGOIRE (99), les nucléoles de certaines cellules végétales participent à la formation des fibres fusoriales. Le même phénomène a été observé dans des cellules animales, entre autres dans les cellules ganglionnaires en division de l'écorce cérébrale du cobaye (LEVI, 98) (\*) et dans les spermatogonies de *Batrachoseps* (EISEN, 99).

Nous venons de voir que même la portion polaire du fuseau, formée exceptionnellement en dehors du noyau, doit être considérée comme dérivant du noyau. Nous arrivons ainsi à la conclusion que, dans les cas où les centrosomes ont apparu à deux pôles opposés de la vésicule germinative, le fuseau tout entier a une origine nucléaire.

Remarquons que VAN DER STRICHT est arrivé à la même conclusion, mais indirectement. Il suppose, en effet, qu'une partie du fuseau, notamment le fuseau central et la portion polaire, dérive de la substance même du centrosome qu'il admet provenir du noyau. Nous avons prouvé que cette supposition n'est pas admissible. Par conséquent, la description détaillée que nous avons faite de la formation du fuseau ne nous semble pas avoir été inutile.

Divers auteurs ont signalé des cas où le fuseau se forme exclusivement aux dépens du noyau, sans intervention du cytoplasme.

CARNOY, dans sa *Biologie* en 1885, a décrit plusieurs cas d'origine nucléaire du fuseau. Plus tard, cet auteur, en collaboration avec LEBRUN (97, p. 125), a confirmé sa manière de voir. Dans l'œuf fécondé de l'*Ascaris*, il a surpris « la transformation graduelle des trabécules caryoplasmiques en filaments continus... Ces filaments se forment donc aussi sur place et ne sont amenés de nulle part ». Plusieurs auteurs ont signalé des phénomènes ana-

---

(\*) MEVES (98, p. 478) a contesté la valeur des observations et des conclusions de LEVI.

logues. Ainsi, d'après WILSON (95, p. 453), les fibres fusoriales de l'œuf fécondé de *Toxopneustes* « are differentiated in situ out of the achromatic nuclear network » et le réticulum nucléaire « disappears pari passu with the development of the spindle ».

D'après MONTGOMERY (98<sup>A</sup>), le fuseau définitif des spermatocytes de *Pentatoma* dérive de même de la substance du noyau. BOLLES LEE (96) a observé le même fait dans les spermatocytes de *Helix*, ainsi que VON ERLANGER (97) dans les cellules du disque germinatif de *Loligo*.

Citons encore : WEISMANN et ISHIKAWA (89), BRAUER (93), RÜCKERT (94), KORSCHOLT (95), COE (99), GATHY (99), HERTWIG (84 et 98), et plusieurs botanistes.

Voyons maintenant quelle est l'origine du fuseau dans les ovocytes où les deux centrosomes apparaissent *l'un près de l'autre*.

Nous avons déjà dit que les centrosomes peuvent voyager sur le pourtour du noyau. Nous l'avons déduit de ce que le plus souvent ils occupent deux pôles opposés du noyau lors de la formation du fuseau, bien que généralement, dans les œufs moins avancés, ils se trouvent assez rapprochés l'un de l'autre. Ce qu'il nous importe d'élucider maintenant, c'est la question de savoir si, lors de leur migration sur le pourtour du noyau, les centrosomes sont reliés par des fibres qui vont constituer plus tard une partie du fuseau.

Pour faire cette étude, nous examinerons quelques-unes de nos figures; ensuite nous discuterons les figures de VAN DER STRICHT.

Dans nos FIG. 34, 59, nous voyons deux centrosomes reliés l'un à l'autre par des fibres qui représentent une espèce de fuseau situé au sein du cytoplasme. Ces fibres, comme nous l'avons vu, ne dérivent pas du centrosome par centrodosome, mais sont produites par la rencontre des rayons astériens. Dans les FIG. 18, 22, 27, 53, les deux centrosomes sont également voisins l'un de l'autre, mais ne sont pas réunis par des filaments. Les FIG. 38, 67, montrent deux centrosomes occupant des pôles opposés du noyau et reliés l'un à l'autre par un véritable fuseau d'origine nucléaire.

En présence des FIG. 34, 59, d'une part, et les FIG. 38, 67, d'autre part, on pourrait penser que la formation du fuseau central, dans le sens de fibres bipolaires, peut se faire suivant deux types bien distincts. Ainsi, d'après les premières, il se formerait dans le cytoplasma, et d'après les secondes, il se constituerait dans le noyau. Il faudrait donc lui attribuer tantôt une origine cytoplasmique et tantôt une origine nucléaire. C'est pour échapper à cette



conséquence que VAN DER STRICHT, qui a observé des figures semblables, a admis l'existence d'un « Centralspindel », dérivant du centrosome par centrodesmose et constituant l'origine du fuseau central.

Nous croyons pouvoir admettre une origine unique du fuseau, même en n'acceptant pas l'existence d'un « Centralspindel ». Nous avons déjà posé la question; elle se réduit à savoir si les fibres qui semblent relier les deux centrosomes situés en dehors du noyau, FIG. 59, 34, feront réellement partie du fuseau définitif comme fibres bipolaires ou fuseau central.

Nous pensons que ces fibres bipolaires ne persistent pas comme telles jusqu'à la constitution définitive de la figure, ou, en d'autres termes, que cette connexion entre les fibres astériennes, qui donne l'apparence d'un fuseau central, sera brisée plus tard par l'éloignement des asters l'un de l'autre. En effet, alors que les FIG. 59, 34, montrent deux centrosomes reliés par des fibres des deux asters, qui devraient constituer le futur fuseau central, les FIG. 18, 22, 27, 53, n'offrent rien de semblable; il n'y a pas de trace de filaments reliant les deux centrosomes. De cette absence fréquente de fibres extranucléaires reliant les deux centrosomes, nous pouvons conclure à la non-existence d'un fuseau central extranucléaire. En effet, si celui-ci était une formation réelle, il devrait toujours exister. Nous croyons donc que les filaments, qui réunissent parfois les deux centrosomes séparés de la membrane nucléaire, ne persistent pas comme fibres bipolaires et ne représentent pas le fuseau central du fuseau définitif de la première figure.

KORSCHOLT (95<sup>B</sup>, p. 587) a prouvé également que l'espèce de fuseau central extranucléaire chez l'*Ophryotrocha* ne tarde pas à disparaître et ne joue aucun rôle dans la constitution du fuseau de première direction. FRANCOTTE (98, p. 269) de même a observé, dans l'œuf de *Cycloporus*, que les fibres de l'aster, qui relient les deux centrosomes dérivés de la division du centrosome unique, ne les relient plus quand ces éléments s'éloignent l'un de l'autre et « ne forment, par conséquent, pas le fuseau central ».

Il y a même des cas où le fuseau central véritable, c'est-à-dire le « Centralspindel » de HERMANN, qui reliait les deux centrosomes au moment même de leur écartement, disparaît comme tel et ne prend pas part à la formation du fuseau définitif. Ainsi, d'après MONTGOMERY (98<sup>A</sup>), le « Centralspindel » des spermatocytes de *Pentatoma* se défait rapidement et est remplacé ultérieurement par un fuseau secondaire d'origine nucléaire. D'après MEYER (95), le « Centralspindel », qui réunit les deux centrosomes

dans l'œuf fécondé de certains Nématodes, ne persiste pas jusqu'à la formation de la figure de première segmentation.

Ce qui nous fait encore admettre que les fibres extranucléaires reliant les deux centrosomes ne feront pas partie du fuseau définitif, c'est qu'au stade où on rencontre parfois ces fibres, FIG. 34, le noyau ne présente nullement l'aspect des noyaux, où le fuseau complet va se former, FIG. 29, 38, 55. Le peloton définitif ou les chromosomes n'y sont pas encore constitués; la nucléine résiduelle n'y est pas encore désagrégée en fins microsomes, comme dans les FIG. 29, 55; aucune irradiation du caryoplasme ne s'y dessine. C'est pourtant à la suite de cette orientation nucléaire que la figure entière va se constituer. Si l'on admettait que les fibres extranucléaires reliant les deux centrosomes représentent le fuseau central, il faudrait supposer que les deux parties du fuseau, fuseau central et fuseau périphérique, qui, comme nous le verrons, se confondent ultérieurement en un fuseau unique, se forment à des étapes assez distantes l'une de l'autre. Il semble plus naturel d'admettre que, pendant l'élaboration du peloton définitif dans les noyaux des FIG. 27, 34, etc., les deux centrosomes s'écartent davantage l'un de l'autre jusqu'à aller occuper deux pôles sensiblement opposés. C'est pendant cette migration que le noyau se dispose, par suite de la dissolution et de la transformation de la nucléine résiduelle, à subir l'action des centrosomes pour produire le fuseau à son intérieur. La raison de cette manière de voir, c'est que nous n'avons jamais observé de véritable fuseau bien constitué que dans des noyaux présentant les centrosomes à deux pôles plus ou moins opposés, FIG. 38, 67.

Les FIG. 63, 65, représentent des étapes intermédiaires entre celle qui est représentée par les FIG. 38, 67, d'une part, et les FIG. 18, 27, 34, d'autre part. Dans ces dernières, les deux centrosomes se trouvent assez rapprochés l'un de l'autre sur le pourtour de la vésicule germinative, à l'intérieur de laquelle il n'y a encore aucune indication du fuseau. Pendant que les centrosomes s'écartent davantage l'un de l'autre, l'ovocyte s'approche peu à peu du stade de la formation du fuseau, par suite de modifications identiques à celles que nous avons vu se produire dans les ovocytes où les centrosomes auraient apparu à deux pôles opposés du noyau. On comprend que les irradiations nucléaires, auxquelles le corpuscule polaire donne naissance à ce moment et qui réunissent les deux centrosomes, puissent occuper la partie latérale du noyau. La FIG. 63 représente le premier début de la formation du fuseau dans une partie latérale de la vésicule germinative; dans la FIG. 65,

les centrosomes sont écartés davantage l'un de l'autre sur le pourtour nucléaire et le fuseau occupe une plus grande partie du noyau. Si les centrosomes de la FIG. 65 s'éloignent encore plus l'un de l'autre, il est aisé de s'imaginer que les fibres orientées entre les deux centrosomes et réunies en un fuseau unique finiront par occuper toute l'étendue du noyau et donneront naissance à une figure semblable à la FIG. 67, où les centrosomes se trouvent à deux pôles opposés du noyau. De cette façon, le fuseau aurait tout entier une origine nucléaire et serait constitué finalement par des filaments qui semblent tous bipolaires.

Nous croyons donc que le fuseau se forme toujours en totalité dans le noyau, soit que les centrosomes apparaissent à deux pôles opposés du pourtour nucléaire, soit qu'ils apparaissent à des endroits plus ou moins rapprochés l'un de l'autre.

Après avoir étudié la formation du fuseau d'après nos propres figures, il nous reste à examiner les fig. 20, 22, de VAN DER STRICHT, qui, d'après l'auteur, « portent à attribuer une origine cytoplasmique au fuseau central ». Nous croyons que ces figures ne peuvent pas être invoquées en faveur de cette manière de voir.

D'abord, l'absence très fréquente de fibres extranucléaires reliant les centrosomes et la formation constante du fuseau dans le noyau, telle que nous l'avons observée dans nos figures, peuvent déjà nous faire présumer que les fibres intercentrosomiques des fig. 20 et 22 de VAN DER STRICHT, si toutefois elles constituent le fuseau central, ne sont pas cytoplasmiques. De plus, nous ne pouvons pas admettre que la fig. 22 représente une vésicule germinative encore intacte se trouvant à droite du fuseau. Nous n'avons jamais observé des noyaux sous cet aspect ; ses limites, si limites il y a, sont tellement vagues qu'on n'oserait s'appuyer sur cette figure pour admettre que le fuseau central se trouve en dehors du noyau, d'autant plus que la dite figure présente un aspect tout à fait semblable aux figures où il n'y a plus trace de noyau (comparez fig. 23 et fig. 30 de VAN DER STRICHT). Quant à la fig. 20, où, d'après VAN DER STRICHT, le fuseau central siège également à l'extérieur du noyau, elle ne nous semble pas non plus démonstrative. En effet, si l'on prolonge la membrane nucléaire pour reconstituer le noyau, on arrive à inclure les fibres bipolaires en dedans de l'aire nucléaire ; ces fibres peuvent appartenir aussi bien à la vésicule germinative qu'au cytoplasme, à moins qu'on ne considère le tronçon coloré allongé,



situé entre les deux centrosomes, comme un fragment de la membrane nucléaire. Nous ferons pourtant remarquer que, même si ce tronçon représentait la membrane nucléaire, on pourrait supposer qu'à la suite des irradiations produites par les centrosomes, il se soit déplacé et n'indique plus, par conséquent, la limite du noyau. Ce qui nous semble plus compromettant pour la valeur probante de cette fig. 20, c'est que jamais nous n'avons observé une membrane nucléaire qui soit aussi épaisse que celle représentée par la dite figure. Cette épaisseur considérable de la membrane du noyau nous a frappé dès le début de nos recherches; elle contraste manifestement avec celle qui est représentée dans nos figures et même dans les autres figures de VAN DER STRICHT. Nous ne pouvons donc admettre que le tronçon coloré allongé, qui, dans cette fig. 20, se trouve entre les deux centrosomes et qui ressemble plutôt à un tronçon de peloton, représente la membrane nucléaire et puisse servir de preuve de l'existence du fuseau central en dehors du noyau. Par conséquent, les déductions que nous avons tirées de l'étude de nos propres figures pour établir la formation constante du fuseau définitif à l'intérieur du noyau ne perdent pas leur valeur en présence des apparences contraires des fig. 20 et 22 de VAN DER STRICHT. Nous croyons donc que toutes les fibres fusoriales ont une origine nucléaire.

Jusqu'ici, nous n'avons pas étudié *ex professo* les « cônes principaux » et les « cônes accessoires » de VAN BENEDEN, que VAN DER STRICHT a décrits dans l'ovocyte de premier ordre du *Thysanozoon*.

D'après ce dernier, les cônes accessoires sont constitués par l'ensemble des fibres nucléaires qui n'ont pas de connexion avec les chromosomes et se terminent à la membrane du noyau; après la disparition de celle-ci, elles ne se distinguent plus des rayons astériens cytoplasmiques et s'entrecroisent au niveau de l'équateur de la figure. Quant aux cônes principaux, leur sommet correspond au centrosome et leur base s'attache aux chromosomes. Tel est le résumé de la description du professeur de Gand.

Nos FIG. 63, 65, correspondent aux figures où VAN DER STRICHT a décrit les deux formations dont nous venons de parler. Nous y voyons, à gauche, des fibres intercentrosomiques réunies en un faisceau très net, d'autres fibres nucléaires orientées radialement autour des centrosomes de la même façon que les rayons astériens et s'entrecroisant les unes avec les autres. Rien n'empêche d'appeler les fibres les plus externes du nom de

cônes accessoires et les plus internes du nom de cônes principaux. Nous ferons pourtant remarquer qu'aucune différence d'aspect ne permet de les distinguer les unes des autres. Nous ne croyons pas non plus que leur rapport avec les chromosomes établisse une limite nette entre ces fibres comme formations distinctes. En effet, dans ces figures, ainsi que dans les fig. 16, 17, 18, 20, de VAN DER STRICHT, les chromosomes sont éparpillés d'une façon irrégulière à l'intérieur du noyau. Bien plus, dans le cas où les centrosomes occupent deux pôles opposés du noyau, FIG. 67, il n'y a pas, comme nous l'avons déjà dit, de distinction à établir entre le fuseau central, les cônes principaux et les cônes accessoires; mais toutes les fibres nucléaires, même les plus externes, semblent se continuer d'un centrosome à l'autre et ne s'entrecroisent pas au niveau de l'équateur du fuseau. Quand la première figure de direction est entièrement constituée, c'est-à-dire au stade de la couronne équatoriale, FIG. 68, il n'y a certainement plus lieu de faire une distinction entre un fuseau périphérique, ou cônes principaux dont les fibres s'attacheraient aux chromosomes, et un fuseau central, qui n'aurait pas de rapport avec les chromosomes. En effet, on n'y observe plus que des fibres nettement disposées en un fuseau allongé, bien distinct, par sa teinte plus foncée, des filaments astériens qui l'entourent; de plus, les chromosomes occupent toute l'étendue de ce fuseau.

Nous croyons donc que la distinction d'un fuseau central et d'un fuseau périphérique dans l'ovocyte de premier ordre du *Thysanozoon* n'a pas sa raison d'être; il n'y a que *le fuseau*.

Divers auteurs ont fait des observations analogues. Ainsi, d'après ZIEGLER (98), dans beaucoup de cas où le fuseau ne se forme qu'après la disparition (Auflösung) de la membrane nucléaire, on ne peut pas distinguer une séparation nette entre le fuseau central et le fuseau périphérique. von ERLANGER (97<sup>B</sup>) n'est pas parvenu non plus à établir une distinction entre les Zug- ou Mantelfasern (fuseau périphérique) et les Stütz- ou Centralspindelfasern. Le même fait se constate, d'après GRIFFIN (99), dans l'ovocyte de *Thalassema*. MEVES (98, p. 486) a clairement exposé le sens dans lequel on peut employer la dénomination de fuseau périphérique et de fuseau central. Voici son texte : « Der Ausdruck « Centralspindel » muss, wenn er Sinn « haben soll, auf solche doppelfaserigen Spindeln beschränkt bleiben, bei « denen die durchgehenden Fasern die Mitte der Spindel einnehmen und « die Chromosomen mit den an sie herantretenden Halbspindelfasern an « der Peripherie gelegen sind ». Cette remarque de MEVES nous semble

très juste et trouve son application dans l'objet qui nous occupe. Il n'y a pas, comme nous l'avons déjà dit, une délimitation nette entre des fibres centrales n'ayant pas de connexion avec les chromosomes et des fibres qui présentent cette connexion.

Nous admettrons donc pour le moment l'existence, dans l'ovocyte du *Thysanozoon*, d'un *fuseau mixte*, dans le sens d'un fuseau composé d'un mélange irrégulier de fibres bipolaires, sans connexion avec les chromosomes, et de fibres qui sont en contact avec les chromosomes. Nous disons *contact*, pour ne rien préjuger quant à la signification de ces fibres. Ce contact peut être, en effet, un simple accollement des bâtonnets contre des fibres fusoriales, ou bien constituer un véritable point d'attache pour ces fibres. Dans le premier cas, celles-ci seraient toutes bipolaires; dans le second, il existerait des fibres de demi-fuseau ou filaments rétracteurs. Nous ne pouvons nous prononcer en faveur de l'une ou de l'autre de ces deux alternatives. Dans la **FIG. 68**, on voit, il est vrai, certaines fibres bipolaires, allant sans interruption d'un centrosome à l'autre, et d'autres fibres qui semblent s'arrêter aux bâtonnets; mais il est impossible de décider si celles-ci se continuent, oui ou non, sur toute la longueur des chromosomes, parce que, même dans le cas de continuité de ces fibres, on ne parviendrait pas à les distinguer au niveau des chromosomes. Les fibres fusoriales qui sont en connexion avec les chromosomes semblent pourtant se continuer de part et d'autre de ceux-ci dans une même direction; mais on ne peut pas non plus tirer de cette disposition aucune conclusion sûre au sujet de la continuité de ces fibres. Nous laisserons donc la question encore indécise pour le moment. Plus tard, lorsque dans un travail ultérieur nous étudierons le retour polaire de la première figure, nous aurons de nouveaux éléments pour élucider la véritable constitution du fuseau, c'est-à-dire pour trancher la question de l'existence ou de la non-existence de filaments rétracteurs ou de Zugfasern au milieu des fibres bipolaires.

### CONCLUSIONS.

Nous jugeons utile, en terminant, de réunir en un résumé succinct les faits principaux que nous croyons avoir établis au cours de ce travail.

1° Les tronçons nucléiniens dérivés de la dernière division des ovogonies présentent, au début de l'accroissement de l'ovocyte, une division longitudinale. Celle-ci n'est pourtant pas l'apparition précoce de la division



longitudinale, que montrent plus tard les bâtonnets des figures de maturation. En effet, ces tronçons se désagrègent bientôt en granules qui, en se juxtaposant, donnent naissance au filament nucléinien.

2° Pendant que s'élabore le filament nucléinien, un grand nombre de fragments de nucléine émigrent dans le protoplasme.

3° Le vitellus nutritif s'édifie aux dépens des cellules folliculaires et des granules nucléiniens sortis du noyau.

Le vitellus apparaît d'abord sous la forme de granules chromatophiles déposés dans les mailles du protoplasme, qui est primitivement homogène. Ces granules s'agrandissent au fur et à mesure que les fragments nucléiniens et les cellules folliculaires immigrées dans le protoplasme se désagrègent et se dissolvent; finalement, ils se transforment en enclaves vitellines jaunes qui ne fixent plus les matières colorantes de la nucléine.

4° Le premier indice de dégénérescence de certains ovocytes est la formation, à la périphérie du protoplasme, d'une couche amorphe et homogène. Cet indice peut déjà apparaître avant la constitution de la première figure.

5° Le nucléole dérive d'un amas nucléinien plus grand que le reste des granules issus de la désagrégation des anses ovogoniales. C'est l'*amas nucléolaire*. Bientôt, on voit apparaître, en des endroits variables de celui-ci, une vésicule claire qui, en s'accroissant, va constituer le nucléole décoloré ou nucléole plastinien. Si la portion claire se forme sur le côté de l'amas primitif, le nucléole sera coiffé d'une seule calotte colorée; si elle apparaît au centre, le nucléole pourra être coiffé de deux ou même de trois calottes. C'est là l'explication des diverses formes de nucléoles qui s'observent dans l'ovocyte du *Thysanozoon* et qui ont été décrites ailleurs par plusieurs biologistes.

Au fur et à mesure que la portion claire, ou "Haupttheil", se développe, la ou les portions colorées diminuent de volume, jusqu'à ce qu'elles ne forment plus qu'une mince bande plus ou moins sombre appliquée contre la portion claire. Peu de temps après la formation de la portion claire, on voit apparaître, à l'intérieur de celle-ci, un nombre indéterminé de nucléolules; ces derniers sortent du nucléole primitif et se transforment en nucléoles secondaires, que l'on observe en nombre variable dans le noyau quelque temps avant l'apparition du centrosome. Les nucléoles, quels qu'ils soient, ne contribuent pas à la formation du peloton définitif ou des chromosomes; ils disparaissent par une espèce de fonte progressive avant la constitution du fuseau.

6° Au stade de l'apparition des centrosomes, le filament nucléinien subit une division longitudinale par suite du *clivage successif* des granules élémentaires qui le constituent. Cette division longitudinale ne représente donc pas la séparation de deux tronçons d'un peloton primitif qui se seraient accolés antérieurement, d'autant plus qu'on n'observe pas, dans l'ovocyte du *Thysanozoon*, le stade synapsis, qu'on a cru, à tort, pouvoir faire servir de base à cette interprétation. En même temps que se produit la division longitudinale, certaines portions du filament nucléinien se désagrègent; elles donnent naissance à ce que nous appelons la *nucléine résiduelle*, qui ne prend pas part à la formation du *peloton définitif*. Ce dernier se constitue par la fusion bout à bout des tronçons nucléiniens qui ont persisté comme tels; il est divisé longitudinalement sur toute sa longueur et se fragmente ultérieurement en un nombre réduit de chromosomes.

7° Dans les ovocytes très jeunes, il apparaît un filament non granuleux et bien distinct du filament nucléinien. D'abord arciforme, il ne tarde pas à incurver ses deux extrémités effilées en sens contraire. Nous l'appelons *filament lisse* ou *centrosome-bâtonnet*. Le filament lisse ne reste pas toujours unique; souvent, il donne naissance, par division transversale, à deux filaments-sœurs. Le ou les deux filaments lisses subissent des modifications parallèles au développement de l'ovocyte. Ils s'allongent et s'épaississent jusque vers le stade de l'apparition des centrosomes. A ce stade, le noyau renferme plusieurs nucléoles secondaires. Le filament lisse vient s'appliquer contre un de ces nucléoles et se réduit peu à peu jusqu'à ne plus former qu'une mince bande colorée entourant en partie le nucléole. Finalement, il présente un léger renflement au milieu de sa longueur.

Notre filament lisse ne peut pas être assimilé à des productions assez semblables décrites par plusieurs auteurs sous le nom de cristalloïdes; il constitue, au contraire, un *organite cellulaire* ayant une valeur fonctionnelle importante; il est destiné, en effet, à devenir le centrosome.

8° Le *centrosome* apparaît sous la forme d'une mince bande renflée au milieu de sa longueur et appliquée contre une ampoule claire. Il n'est, d'après nous, que le filament lisse sorti du noyau. En effet, il a absolument la même forme que celui-ci. En outre, son apparition coïncide toujours avec la disparition d'un filament lisse dans le noyau. Enfin, cette origine du centrosome rend bien compte des différents modes d'apparition de ce dernier.

Les centrosomes, en effet, lors de leur première apparition, se trouvent

soit à deux pôles opposés du pourtour nucléaire, soit à des endroits rapprochés l'un de l'autre. Cette différence d'apparition trouve son explication dans la présence antérieure dans le noyau de l'ovocyte d'un ou de deux filaments lisses. Si le filament lisse primitif est resté unique, les deux centrosomes naîtront l'un près de l'autre par sa division en dehors du noyau; s'il s'est divisé en deux filaments-sœurs à l'intérieur même du noyau, les deux centrosomes pourront apparaître à des endroits plus ou moins écartés l'un de l'autre. Ces explications rendent compte des divergences d'opinion des auteurs qui ont étudié les Planaires au sujet de l'origine et de l'apparition des centrosomes.

9° Le centrosome aplati se transforme, par la disparition de ses deux extrémités effilées, en un corpuscule arrondi. Ce corpuscule constitue le *centre producteur* des premières irradiations de l'aster et s'accroît peu à peu jusqu'à la formation du fuseau. Lorsqu'il a atteint son volume définitif, il se décolore souvent et laisse apparaître un *centriole* au milieu d'une zone amorphe ou *centrosphère* qui a le même volume et la même forme que les centrosomes colorés en totalité. L'augmentation de volume du corpuscule primitif ne semble pas due au gonflement endogène de celui-ci, mais bien à l'accumulation à sa périphérie d'un amas de substances chromatophiles d'origine nucléaire. Dans cette supposition, on peut considérer le centriole comme identique au corpuscule primitif qui se désagrégerait au milieu de la centrosphère après la disparition des substances colorables. Le centriole revendiquerait donc, au même titre que le corpuscule primitif, l'attribut d'agent actif, de centre producteur des irradiations. Ce qui plaide encore en faveur de cette opinion, c'est que les deux centrioles qui dérivent de la division du centriole primitif constituent également, dans le centrosome restant dans l'œuf après l'expulsion du premier globule polaire, les centres producteurs des fibres de la deuxième figure. Par conséquent, la thèse de BOVERI (1901), d'après laquelle l'attribut de centre producteur des irradiations ne reviendrait pas au centriole, mais bien au centrosome tout entier, n'est pas applicable à l'ovocyte du *Thysanozoon Brocchi*.

10° Les fibres de l'aster sont produites par l'orientation des trabécules cytoplasmiques avec lesquelles elles sont en continuité. D'abord, elles sont homogènes sur toute leur longueur; mais, après le développement complet du centrosome, la partie centrale de l'aster présente un aspect plus clair que le reste. Cette zone a été appelée par VAN DER STRICHT la *couche corticale* de la sphère attractive de VAN BENEDEN et dériverait, d'après lui, du



centrosome. Nous ne pouvons pas admettre cette opinion : la couche corticale n'a pas une origine différente de celle du reste de l'aster; elle n'est produite que par une différenciation secondaire et locale de la partie centrale de l'aster.

11° On ne peut pas admettre dans l'ovocyte de premier ordre du *Thysanozoon* l'existence d'un *Centralspindel* de HERMANN, c'est-à-dire d'un pont de fibres d'origine centrosomique réunissant les deux centrosomes dérivés de la division d'un centrosome unique. Dans le cas où les deux centrosomes apparaissent à deux pôles opposés du noyau, il ne saurait du reste y avoir de «Centralspindel»; dans le cas où ils se trouvent l'un près de l'autre, il n'y a de fait jamais un «Centralspindel». L'espèce de fuseau extranucléaire, qui réunit parfois les deux centrosomes, est produit par la rencontre des rayons astériens et ne persiste d'ailleurs pas pour prendre part à la constitution du fuseau définitif. Celui-ci se forme exclusivement aux dépens du noyau par l'orientation progressive du substratum nucléaire, soit que les centrosomes apparaissent l'un près de l'autre, soit qu'ils apparaissent à deux pôles opposés du noyau. Nous croyons, en outre, que la nucléine résiduelle, en se transformant en une substance plasmienne, participe également à la constitution du fuseau.

12° Il n'y a pas lieu de distinguer un fuseau central et un fuseau périphérique dans l'ovocyte de premier ordre du *Thysanozoon*. On peut tout au plus admettre l'existence d'un *fuseau mixte*, dans le sens d'un fuseau composé d'un mélange irrégulier de fibres, dont les unes vont directement d'un centrosome à l'autre, sans être en connexion avec les chromosomes, et dont les autres sont en contact avec des chromosomes. Ce contact peut être un simple accollement des bâtonnets contre les fibres fusoriales ou bien il peut constituer un véritable point d'attache pour ces fibres. Il ne nous a pas été possible de trancher cette question.

Nous terminons ainsi l'exposé d'une partie de nos recherches sur la maturation de l'ovocyte de premier ordre du *Thysanozoon Brocchi*. Pendant tout le cours de ces recherches, Messieurs les professeurs GRÉGOIRE et JANSSENS nous ont prodigué conseils et encouragements. Nous sommes heureux de leur présenter ici l'hommage de notre vive reconnaissance.

## LISTE DES OUVRAGES CITÉS.

- 99        *Bancroft, Fr.* : Ovogenis in *Distaplia occidentalis* Ritter (M.S.), with remarks on other species; Bull. Mus. of compar. Zool. at Harvard College, vol. XXXV, n° 4.
- 84        *Blochmann, F.* : Ueber eine Metamorphose der Kerne in der Ovarialeiern und den Beginn der Blastodermbildung bei den Ameisen; Verhandl. nat.-med. Ver., Heidelberg, III.
- 96        *Bolles Lee, A.* : Sur le Nebenkern et la formation du fuseau dans les spermatocytes de *Helix*; La Cellule, t. XI.
- 97        *Id.* : Les cinèses spermatogénétiques chez l'*Helix pomatia*; La Cellule, t. XIII, 1<sup>er</sup> fasc.
- 88        *Boveri, Th.* : Zellen-studien, II; Jena. Zeitschr. f. Naturw., B. 22.
- 95        *Id.* : Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies, nebst allgemeinen Bemerkungen über Centrosomen und Verwandtes; Verhand. phys.-med. Ges., Würzburg, n. F., 29. B., n. 1.
- 1901      *Id.* : Zellen-studien, Heft 4 : Ueber die Natur der Centrosomen; Jena.
- 93        *Brauer, A.* : Zur Kenntniss der Spermatogenese von *Ascaris megalocephala*; Arch. f. mikr. Anat., B. 42.
- 92        *Bütschli, O.* : Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma; Leipzig.
- 99        *Calkins, G. N.* : Mitosis in *Noctiluca miliaris* and its bearing on the nuclear relations of the protozoa and metazoa; Journ. of Morph., vol. XV, n° 3.
- 84        *Carnoy, J. B.* : La Biologie cellulaire, fasc. 1<sup>er</sup>; Lierre et Louvain. Voir p. 247, fig. 111.
- 97        *Carnoy, J. B.* } La cytodièrese de l'œuf. La vésicule germinative et  
           *et Lebrun, H.* } les globules polaires chez les batraciens : Salamandre et Pleurodèle; La Cellule, t. XII, 2<sup>e</sup> fasc.
- 97        *Id.* : La fécondation chez l'*Ascaris megalocephala*; La Cellule, t. XIII, 1<sup>er</sup> fasc.
- 98        *Id.* : La cytodièrese de l'œuf. La vésicule germinative et les globules polaires chez les batraciens : Axolotl et Triton; La Cellule, t. XIV, 1<sup>er</sup> fasc.

FIG. 15. Noyau d'un ovocyte présentant le même aspect que ceux où le centrosome vient d'apparaître (FIG. 19). Nucléine désagrégée. Le peloton n'est pas encore divisé longitudinalement. Filament lisse appliqué contre un nucléole secondaire et présentant un renflement médian. Z., obj. 1,30, oc. 12

FIG. 16. Les deux centrosomes viennent d'apparaître à deux pôles opposés du noyau. Z., obj. 1,18, oc. 3.

FIG. 17. Les deux centrosomes viennent d'apparaître sur une seule ampoule : division probable d'un centrosome primitivement unique. Z., obj. 1,30, oc. 8.

FIG. 18. Id., mais stade plus avancé. Division longitudinale des tronçons qui doivent donner naissance au peloton continu. Obj. Kor., oc. 8.

FIG. 19. Centrosome au début; ressemble bien au filament lisse des FIG. 15, 37. Nucléine désagrégée. Z., ob. 1,30, oc. 8.

FIG. 20, 21. Divers tronçons du filament nucléinien, présentant le début de la division longitudinale.

FIG. 22. Les deux centrosomes sont séparés de la membrane nucléaire; entre les deux se trouve une vésicule, assimilable à un nucléole secondaire. Obj. Kor., oc. 8.

FIG. 23. Voir FIG. 25.

## PLANCHE II.

FIG. 24. Jeune ovocyte, renfermant un filament lisse arciforme. Début des transformations de l'amas nucléolaire. Sortie de granules chromatophiles du noyau. Z., obj. 1,30, oc. 6.

FIG. 25. Ovocyte renfermant déjà un spermatozoïde, quoique la membrane nucléaire persiste encore. Orientation de plusieurs tronçons du filament nucléinien entre les deux centrosomes. Z., ob. 1,30, oc. 8.

FIG. 26. Filament lisse étranglé en son milieu. Nucléole primitif coiffé de deux calottes sombres. Deux nucléoles secondaires, semblables à la vésicule renfermée dans le nucléole primitif. Z., ob. 1,30, oc. 6.

FIG. 27. Deux centrosomes appliqués contre la membrane nucléaire, et différenciés en centrosphère et centriole. Division de certains granules du filament nucléinien. Granules isolés qui ne participeront pas à la formation du peloton définitif. Obj. Kor., oc. 8.

FIG. 28. Filament lisse s'enroulant autour d'un nucléole secondaire. Granules isolés dérivant de la désagrégation d'une partie de l'élément nucléinien. Z., obj. 1,30, oc. 6.

FIG. 29. Tronçons du peloton définitif divisés longitudinalement. La FIG 36, qui représente la coupe suivante du même œuf, montre un peloton continu. Obj. Kor., oc. 8.



FIG. 30. Filament lisse divisé transversalement. Calotte sombre coiffant le nucléole primitif et bien distinct du filament lisse. Z., obj. 1,30, oc. 8.

FIG. 31. Filament lisse encore volumineux et s'incurvant vers un nucléole secondaire. Z., obj. 1,30, oc. 8.

FIG. 32. Ovocyte un peu plus avancé; deux filaments lisses appliqués chacun contre un nucléole secondaire. Étirement des granules nucléiniens dans le sens transversal, début de la division longitudinale du peloton. Z., obj. 1,30, oc. 8.

FIG. 33. Ovocyte où les centrosomes viennent d'apparaître à deux pôles opposés du noyau. D'aucuns granules nucléiniens sont étirés dans le sens transversal, d'autres sont déjà divisés. Les deux ampoules centrosomiques présentent, dans la préparation, le même aspect que les nucléoles. Z., obj. 1,30, oc. 8.

FIG. 34. Les deux centrosomes ont apparu l'un près de l'autre. Les fibres qui semblent les réunir sont produites par la rencontre des rayons de l'aster. L'un des deux centrosomes s'est détaché de l'ampoule. La portion centrale de l'aster présente un aspect plus clair que le reste : c'est la soi-disant couche corticale. Plusieurs tronçons du filament nucléinien sont divisés longitudinalement, tout en conservant leur structure granuleuse primitive. Granules colorés isolés constituant la nucléine résiduelle. Z., obj. 1,30, oc. 8.

FIG. 35. Formation du fuseau. Noyau rempli de fibres qui sont orientées entre les deux centrosomes. Voir FIG. 38.

FIG. 36. Suit la FIG. 29. Peloton continu et divisé longitudinalement. Des granules colorés se trouvent éparpillés sur les irradiations nucléaires. Obj. Kor., oc. 8.

FIG. 37. Filament lisse appliqué contre un nucléole clair et présentant un granule en son milieu. Granules nucléiniens isolés. Z., obj. 1,30, oc. 6.

FIG. 38. Montre avec la FIG. 35 les 9 chromosomes de la première figure de maturation. Couche corticale de la sphère attractive entourant complètement le centrosome. Entre les deux centrosomes, on voit des fibres bipolaires et, de chaque côté de celles-ci, persiste un fin réticulum, qui ne tardera pas à s'orienter. C'est le début de la formation du fuseau. Z., obj. 1,30, oc. 8.

### PLANCHE III.

FIG. 39a. Section d'un ovocyte qui dérive de la dernière division des ovogonies. Les segments nucléiniens sont pleins et réguliers. Un mince liseré de protoplasme semble entourer le noyau. Z., obj. 1,30, oc. 8.

FIG. 39b. Stade un peu plus avancé que le précédent. Les segments nucléiniens, devenus granuleux, présentent un indice de division longitudinale. Il n'y a pas encore de réticulum. Obj. Kor., oc. 8.

FIG. 40. Noyau, où les anses ovogoniales sont désagrégées. Granules isolés; début de la formation du filament nucléinien. Parmi les granules colorés se trouve un amas plus grand que les autres : c'est l'amas nucléolaire. Obj. KOR, oc. 8.

FIG. 41. Idem. Z., obj. 1,16, oc. 6.

FIG. 42. Noyau où le filament nucléinien est déjà plus apparent. L'amas nucléolaire est devenu sphérique. Pas encore de trace du filament lisse. Z., obj. 1,18, oc. 6.

FIG. 43. Amas nucléolaire présentant une partie décolorée. Début de la formation du nucléole plastinien. Z., obj. 1,18, oc. 6.

FIG. 44. Amas nucléolaire où le rejet des substances chromatophiles se produit à plusieurs endroits. Obj. KOR., oc. 8.

FIG. 45a. Nucléole coiffé de deux calottes colorées. Filament lisse en contact avec l'une des calottes.

FIG. 45b. Nucléole clair, coiffé d'une calotte assez volumineuse et de trois granules plus petits. Le filament nucléinien n'occupe pas l'espace voisin du nucléole. Obj. KOR., oc. 8.

FIG. 46. Nucléole coiffé de deux calottes colorées. Z., obj. 1,18, oc. 6.

FIG. 47. Nucléole renfermant un nucléolule et coiffé d'une bande sombre correspondant à la calotte colorée primitive. Même grossissement.

FIG. 48. Filament lisse étranglé en son milieu. Nucléole présentant un pertuis communicant avec l'extérieur. Même grossissement.

FIG. 49. Ovocyte déjà très développé. Le filament nucléinien occupe tout le noyau. Nucléole renfermant trois petites vésicules. Filament lisse incurvé à ses deux extrémités. Dans les mailles du réticulum protoplasmique se sont déposés des granules chromatophiles. Quelques granules colorés, d'origine nucléaire, se trouvent à la périphérie du noyau. Cellules folliculaires appliquées contre l'ovule ou engagées dans le protoplasme. Z., obj. 1,18, oc. 6, réduit de moitié.

FIG. 50. Nucléine diffuse dans le noyau. Granules colorés éparpillés sur les filaments de l'aster, qui sont en continuité avec le réticulum protoplasmique. A droite de l'ovocyte, on observe une zone amorphe qui est le prélude de la dégénérescence. Z., obj. 1,30, oc. 6.

FIG. 51. Ovocyte enveloppé dans une zone amorphe continue. Même grossissement.

FIG. 52 et 54. Deux sections d'un même ovocyte. Le centrosome a sensiblement le même volume que le renflement médian du centrosome aplati primitif (FIG. 19, PL. I, etc.) et que le centriole des centrosomes développés (FIG. 27, PL. II, et FIG. 62, PL. IV). Les deux sections renferment 8 nucléoles secondaires. Z., obj. 1,30, oc. 8.

FIG. 53. Deux centrosomes portés par une même ampoule, contre laquelle ils sont appliqués par une face concave. Pas encore de couche corticale; les irradiations de l'aster ne pénètrent pas l'ampoule. Z., obj. 1,30, oc. 8.

FIG. 55. Début de la formation du fuseau : réticulum encore inorienté de chaque côté des irradiations intercentrosomiques. Microsomes chromatophiles dispersés. Z., obj. 1,30, oc. 8.

FIG. 56. Centrosome montrant un mince liseré clair qui entoure la masse colorée centrale. Z, obj. 1,30, oc. 6.

FIG. 57. Couche corticale n'entourant les deux centrosomes qu'en dehors des ampoules. Même grossissement.

FIG. 58. L'une des ampoules semble être traversée par des irradiations : ce sont des fibres tangentiellles à sa surface. Granules colorés isolés ou nucléine résiduelle. Filament nucléinien non encore divisé longitudinalement. Même grossissement.

FIG. 59. Espèce de fuseau central produit par la rencontre des rayons astériens. Même grossissement.

#### PLANCHE IV.

FIG. 60. Granules isolés ou nucléine résiduelle. Début de la formation du peloton définitif; un tronçon montre déjà une division longitudinale. Z, obj. 1,30, oc. 8.

FIG. 61 et 62. Deux sections d'un même ovocyte. Le peloton définitif, divisé longitudinalement, semble continu. La fig. 62 montre un centrosome renfermant un centriole. Même grossissement.

FIG. 63. Œuf un peu anormal, appliqué par sa surface plane contre un autre ovocyte. Le fuseau central est manifestement nucléaire. Les autres irradiations nucléaires correspondent aux cônes principaux et aux cônes accessoires, tels que VAN DER STRICHT les a décrits. Z., obj. 1,30, oc. 6.

FIG. 64a et b. Centrosome d'œufs pondus au stade de la couronne équatoriale.

FIG. 64c. Centrosome restant dans l'œuf après l'expulsion du premier globule polaire. Pas encore de trace d'irradiations autour des centrioles.

FIG. 64d. Id. Les deux centrioles sont les centres producteurs des irradiations naissantes de la deuxième figure.

FIG. 64e. Les deux centrioles sont reliés l'un à l'autre par des fibres qui sont toutes bipolaires. Les filaments astériens et fusoriaux s'attachent directement aux centrioles sans interposition d'une centrosphère.

FIG. 65. Deux centrosomes se trouvant un peu sur le côté du noyau. A droite, on voit des fibres bipolaires; à gauche, les fibres s'entrecroisent. Des granules chromatophiles sont encore éparpillés sur les irradiations : ils constituent le restant de la nucléine résiduelle. Obj. Kor., oc. 8.

FIG. 66. Centrosome renfermant deux centrioles dérivés de la division du centriole, qui est primitivement unique de la fig. 62. Z., obj. 1,30, oc. 6.



FIG. 67. Fibres fusoriales remplissant tout le noyau. Le fuseau a la même forme que le noyau et est très distinct des irradiations astériennes. Nucléine résiduelle, comme dans la FIG. 65. Couche corticale entourant tout le centrosome. Obj. Kor., oc. 6.

FIG. 68. Première figure de maturation achevée. Les fibres fusoriales sont réunies en un mince faisceau, très distinct des irradiations astériennes par sa teinte plus sombre. Les chromosomes occupent l'équateur du fuseau. Les centrosomes ont des contours frangés. Un fragment du spermatozoïde se trouve à droite de la figure. Obj. Kor., oc. 8.

## TABLE DES MATIÈRES.

---

	PAG.
Introduction . . . . .	37
Méthodes . . . . .	38
Fixation . . . . .	38
Enrobage . . . . .	38
Coloration . . . . .	39
Remarque au sujet des figures. . . . .	40
Division du travail . . . . .	40

### CHAPITRE I.

#### Constitution des ovocytes les plus jeunes.

Ovocytes issus de la dernière division des ovogonies . . . . .	41
Division longitudinale précoce des tronçons nucléiniens . . . . .	41
Désagrégation des anses ovogoniales et formation du filament nucléinien . . . . .	42
Sortie de fragments nucléiniens du noyau . . . . .	43

### CHAPITRE II.

#### Le protoplasme.

Constitution du protoplasme . . . . .	44
Intervention de fragments nucléiniens dans l'élaboration du vitellus nutritif . . . . .	44
Description et rôle nutritif des cellules folliculaires . . . . .	45
Dégénérescence de certains ovocytes . . . . .	47

### CHAPITRE III.

#### Le Nucléole.

État de la question au sujet du nucléole chez les Planaires . . . . .	47
1° Genèse et formes du nucléole . . . . .	48
Chimisme des transformations du nucléole . . . . .	51
2° Volume définitif du nucléole . . . . .	52
3° Nombre des nucléoles . . . . .	52
4° Origine des nucléoles secondaires. . . . .	53
5° Sort ultérieur des nucléoles . . . . .	54

### CHAPITRE IV.

#### L'élément nucléinien.

Constitution du filament nucléinien . . . . .	55
Division longitudinale du filament nucléinien . . . . .	56

	PAG.
Désagrégation de certaines portions du filament nucléinien . . . . .	58
Formation du peloton définitif. . . . .	59
Nucléine résiduelle . . . . .	60

## CHAPITRE V.

## Le filament lisse ou centrosome-bâtonnet.

Apparition du filament lisse . . . . .	61
Origine du filament lisse. . . . .	63
Division transversale du filament lisse donnant naissance à deux filaments . . . . .	64
Évolution ultérieure du filament lisse. . . . .	65
Nature du filament lisse : peut-il être assimilé à certaines formations décrites sous le nom de cristalloïdes? . . . . .	67

## CHAPITRE VI.

## Le Centrosome.

Origine du centrosome . . . . .	69
Apparition des centrosomes à des endroits rapprochés l'un de l'autre . . . . .	71
Apparition à deux pôles opposés du noyau. . . . .	72
Opinion des auteurs qui ont étudié les Planaires concernant l'origine du centrosome . . . . .	72
Auteurs qui ont signalé l'origine nucléaire du centrosome dans les cellules animales . . . . .	76
Forme du centrosome . . . . .	77
Constitution définitive . . . . .	78
Mécanisme de l'accroissement du centrosome et de l'apparition du centriole . . . . .	79
Centriole comme centre producteur des irradiations . . . . .	83
Discussion de l'opinion de BOYER au sujet du centrosome . . . . .	86
Positions du centrosome . . . . .	89
Constitution de l'ampoule centrosomique . . . . .	89
Sort ultérieur de l'ampoule centrosomique . . . . .	91

## CHAPITRE VII.

## L'aster.

Formation et constitution de l'aster . . . . .	92
Discussion de l'opinion de VAN DER STRICHT au sujet de l'origine de la couche corticale de la sphère attractive de VAN BENEDEN . . . . .	94
Genèse de la couche corticale . . . . .	96
Faut-il admettre l'existence d'une sphère attractive en tant qu'organe permanent de la cellule? . . . . .	99

## CHAPITRE VIII.

## Le fuseau.

Opinion des auteurs qui ont étudié les Planaires au sujet de l'origine du fuseau . . . . .	100
Discussion de l'opinion de VAN DER STRICHT au sujet de l'existence d'un Centralspindel de HERMANN. . . . .	101
Genèse du fuseau dans les ovocytes où les centrosomes ont apparu à deux pôles opposés du noyau . . . . .	104
Intervention de la nucléine résiduelle dans la formation du fuseau . . . . .	106



	PAG.
Origine de la portion polaire du fuseau dans le cas où les centrosomes ne seraient pas appliqués contre le noyau . . . . .	108
Auteurs qui ont décrit l'origine nucléaire du fuseau . . . . .	110
Genèse du fuseau dans les ovocytes où les centrosomes ont apparu l'un près de l'autre .	111
Discussion des figures de VAN DER STRICHT qui porteraient à attribuer une origine cytoplasmique au fuseau central . . . . .	114
Faut-il admettre un fuseau central et un fuseau périphérique dans l'ovocyte de premier ordre du Thysanozoon Brocchi? . . . . .	115
Conclusions . . . . .	117
Liste des ouvrages cités . . . . .	123
Explication des figures. . . . .	129













