

## CONTRIBUTIONS A L'HISTOIRE DE LA CONSTITUTION DE L'OEUF.

— II. *Élimination d'éléments nucléaires dans l'œuf ovarien de *Scorpaena scrofa* L.*; par Ch. Van Bambeke, membre de l'Académie.

En m'occupant de recherches sur la constitution de l'œuf ovarique, j'ai rencontré, chez un ovaire de Poisson osseux, *Scorpaena scrofa* L., des particularités assez intéressantes pour mériter une description spéciale (1).

L'organe provient d'un exemplaire ne mesurant que 4 à 5 centimètres de longueur, très jeune par conséquent, l'individu adulte, comme nous l'apprend Lacépède, parvenant quelquefois jusqu'à une longueur de plus de 4 mètres.

Le plus grand diamètre des coupes de l'ensemble de la glande ne dépasse guère 1 millimètre (2).

L'objet a été fixé par le liquide de Kleinenberg ou bien par l'acide picrique (3). La coloration a été obtenue par le carmin boraté.

(1) Les préparations dont j'ai pu disposer ont été faites au laboratoire de Naples par mon savant collègue, M. le professeur J. Mac Leod, et ont servi à ses intéressantes *Recherches sur la structure et le développement de l'appareil reproducteur femelle des Téléostéens* (15).

(2) L'auteur donne une figure grossie d'une coupe totale d'ovaire (15, fig. 1, pl. XXX).

(3) Je ne puis malheureusement rien préciser, les étiquettes des préparations microscopiques ne portant, à cet égard, aucune indication; mais je tiens de M. Mac Leod lui-même que c'est l'un de ces deux réactifs qui a servi à la fixation. La conservation des coupes ne laisse d'ailleurs rien à désirer.

Le présent travail est divisé en trois parties. La première comprend l'exposé des faits que j'ai observés; dans la deuxième, je signale les faits analogues déjà connus, en tâchant de démontrer en quoi ils se rapprochent et en quoi ils diffèrent de ceux offerts par la Scorpène; dans la troisième enfin, je m'occupe de la signification de ces derniers.

### I. — Faits observés.

Les ovules encore très petits, comme le volume si minime de l'ovaire permet de le supposer, ne présentent plus trace de divisions. On peut donc les considérer comme étant arrivés à la deuxième période d'évolution, reconnue par Éd. Van Beneden et Ch. Julin dans la spermatogénèse de l'Ascaride du Cheval (23), période qui correspond à la deuxième phase ou *phase d'accroissement*, admise par Aug. Lameere dans la spermatogénèse et l'ovogénèse (12), (*Wachstumszone*, O. Hertwig (7)).

Quoique très restreintes, les dimensions des ovules varient dans d'assez larges limites. Les plus petits, faisant encore partie de vrais nids ovulaires, ne dépassent pas  $10\ \mu$ , et le diamètre de leur vésicule germinative oscille entre  $3\ \mu$  et  $7.5\ \mu$ .

Les autres ovules, qui, pour la question qui nous occupe, nous intéressent plus particulièrement, peuvent, au point de vue de leurs dimensions et de leur aspect général, se ranger en deux catégories.

Une première catégorie comprend des ovules à vitellus en grande partie d'apparence homogène et, en général, plus fortement teinté par le carmin (pl. I, fig. 1-5 et fig. 20). Leur diamètre total varie de  $10$  à  $20\ \mu$ , celui de

la vésicule germinative de 7 à 10  $\mu$ . Mais il est à remarquer que presque tous ces ovules ont subi un retrait, d'où il résulte qu'ils ne remplissent pas exactement la capsule ovulaire, et qu'entre celle-ci et la périphérie du vitellus existe un espace vide plus ou moins prononcé; toutefois, les ovules de cette catégorie doivent être considérés comme étant moins âgés que ceux de la seconde.

Ceux-ci se caractérisent par la coloration beaucoup plus pâle et, d'après que le grossissement employé est faible ou fort, par l'aspect granuleux ou granulo-fibrillaire du vitellus. (Voir les figures, à l'exclusion de celles citées plus haut.) Le diamètre de ces ovules est compris entre 27.5 et 50  $\mu$ ; par exception, il atteint jusqu'à 55  $\mu$ ; celui de la vésicule germinative varie de 15 à 37.5  $\mu$ . Contrairement aux ovules de la première catégorie, ils n'ont pas subi de retrait appréciable et remplissent exactement la capsule qui les renferme.

Les ovules des deux catégories sont reliés par des formes intermédiaires.

Il est aussi certains caractères communs à tous ces ovules. Chez tous, la forme normale semble être la forme sphérique, mais elle est fréquemment modifiée par les pressions subies; d'où les figures variables, rondes, elliptiques, ovalaires, polygonales, etc., que montrent les coupes microscopiques.

Dans les ovules les plus volumineux de la première catégorie, l'aspect homogène et la plus grande colorabilité par le carmin portent sur une zone périphérique du vitellus. Cette zone externe limite une zone interne beaucoup plus pâle et d'apparence grenue. Elle correspond à la zone claire signalée par Ransom (15), His (8), Leydig (14) et d'autres.

J'ai aussi attiré l'attention sur la présence de cette zone chez les jeunes œufs ovariens de diverses espèces de Téléostéens (21). A l'exemple de Leydig, je la désigne sous le nom *d'espace périvésiculaire*, « Höhlung um das Keimbläschen » (pl. I, fig. 20, e. p.).

Plusieurs ovules de la seconde catégorie possèdent aussi l'espace périvésiculaire, mais la coloration plus faible du reste du vitellus le fait généralement moins bien ressortir (pl. I, fig. 6, 8, 10, 11, 17, et pl. II, fig. 21, 22, 27 e. p.). J'aurai à revenir plus loin sur cet espace et les diverticules que souvent il présente.

Une autre particularité propre aux ovules des deux catégories, mais plus fréquente chez ceux de la première, consiste en l'existence, autour de la vésicule germinative, d'une couche d'épaisseur et de forme variables, plus dense et plus teintée, qui sépare alors la paroi vésiculaire de l'espace périvésiculaire; c'est le *manteau* ou la *couche palléale*, « Mantelschicht » de Leydig (pl. I, fig. 20, 17, et pl. II, fig. 21, m.). Parfois, au lieu de former une coque continue autour de la vésicule, elle embrasse cette dernière en guise de cupule (de croissant sur les coupes) (pl. I, fig. 17, m.); ailleurs elle se prolonge en forme de cône (pl. II, fig. 21, 22, c.). La genèse de cette couche se rattachant aux phénomènes qui font l'objet principal de ce travail, il en sera encore question dans la suite.

Dans tous les ovules, la vésicule germinative est sphérique, rarement plus ou moins elliptique; centrale ou faiblement excentrique. Elle est délimitée par une membrane chromatique à double contour et montrant, à un fort grossissement, des points alternativement foncés et pâles; on peut en conclure qu'elle est poreuse.

Le contenu de la vésicule consiste en des éléments

figurés et en une substance intermédiaire (caryochyme) restée incolore. Les éléments figurés sont de deux sortes :

a. Une ou plusieurs taches, — j'en ai compté jusqu'à cinq, — de dimensions un peu variables suivant les ovules ou, dans un même ovule, quand elles sont multiples, occupant des positions quelconques à l'intérieur de la vésicule; toujours parfaitement sphériques, homogènes, à réfringence spéciale. Dans les plus jeunes ovules, atteignant de 10 à 17.5  $\mu$  de diamètre et dont la vésicule germinative mesure de 7 à 10  $\mu$ , la tache ou les taches se colorent parfois par le carmin (pl. I, fig. 1 et 2); mais, malgré cette coloration, elles conservent leur réfringence spéciale. Parmi ces jeunes ovules, on trouve d'ailleurs tous les intermédiaires entre ceux dont les taches ont plus ou moins fixé la matière colorante et ceux où ces éléments sont restés absolument incolores (pl. I, fig. 3 et 4). Ces taches sans affinité pour le carmin sont les seules que renferment les ovules plus développés, notamment ceux de la seconde catégorie (voir figures).

En l'absence de l'examen micro-chimique, ces caractères sont sans doute insuffisants pour qu'il soit permis d'émettre une opinion au sujet de la constitution de ces taches. Toutefois, eu égard à l'ensemble de leurs caractères, elles me paraissent devoir se ranger dans le groupe des *nucléoles plasmatiques* de Carnoy, des *nucléoles* de Zacharias, des *nucléoles de pyrénine* de Schwarz.

b. Des filaments moniliformes, les *chromosomes*. Les grains (microsomes) de ces chromosomes ont des dimensions variables. Je ne puis certifier si les microsomes seuls colorables sont renfermés dans un substratum achromatique (*linine* de Schwarz), ou bien s'ils forment corps avec les interfils également chromatiques

dont ils constituent de simples renflements (*nœuds* dans le sens admis par Éd. Van Benden). Il est souvent assez difficile de trancher la question de savoir si les filaments s'anastomosent et forment réticulum, ou bien si simplement ils s'entre-croisent, s'intriquent et conservent leur indépendance. Je considère toutefois cette dernière disposition comme la vraie, l'apparence réticulaire pouvant s'expliquer par l'entre-croisement et l'intrication des filaments.

Quelle que soit la partie constituante des chromosomes qui se colore par le carmin, il m'a paru qu'ils ont pour cette teinture un peu moins d'affinité que la membrane vitelline. Là où les amas de substance ou grains sont plus considérables, la coloration est naturellement plus prononcée. A part ces grains ou microsomes plus volumineux et d'autres grains paraissant isolés, mais qui correspondent la plupart à la coupe optique ou réelle de filaments, on ne rencontre pas de nucléoles chromatiques (*nucléoles nucléiniens*, Carnoy).

J'arrive maintenant à l'exposé des faits se rapportant à l'élimination de certaines parties figurées de la vésicule germinative.

*Cette élimination porte exclusivement sur les chromosomes ; les nucléoles n'y prennent aucune part.* Elle s'observe dans les œufs des deux catégories, mais elle est infinitéimellement plus fréquente dans ceux de la seconde.

L'élimination se présente sous des aspects très variés. Il faut tout d'abord établir une distinction entre les ovules où les parties en voie d'élimination ou déjà éliminées conservent encore leurs rapports avec la vésicule germinative, et ceux où les parties éliminées sont désormais séparées de cette dernière. La seconde disposition est surtout propre aux ovules les plus développés.

Il importe aussi de ne pas perdre de vue qu'à un examen superficiel, des parties éliminées peuvent paraître déjà libres, alors qu'en réalité elles se trouvent encore reliées à la vésicule germinative; en faisant varier la mise au point, on parvient souvent à trancher la question. Il se peut aussi nécessairement que le niveau et la direction de la coupe aient pour résultat d'interrompre la continuité encore existante.

*A. Éléments en voie d'élimination ou déjà éliminés, mais encore rattachés au noyau de l'œuf.*

Malgré les apparences multiples du processus d'élimination, on s'assure, par un examen attentif, qu'il est certaines formes qu'on peut considérer comme fondamentales et typiques, et dont, le plus souvent, les autres ne constituent, pour ainsi dire, que des déviations.

Une des formes fondamentales, que j'appellerais volontiers forme fondamentale principale, se présente avec les caractères suivants: une petite masse en forme de larme, de flamme ou de lame de lancette, fortement colorée par le carmin, se trouve reliée à la vésicule germinative, ou, plus exactement, à un filament intra-nucléaire, par une tigelle de même nature que ce filament, tigelle de longueur variable, droite, infléchie ou contournée (pl. I, fig. 5; 6, *t*, 7 (ovule *a*), 10, *t*,); Dans la plupart des cas, la continuité de la tigelle avec un chromosome intravésiculaire est des plus manifestes, et fournit ainsi la preuve que la partie éliminée appartient à la charpente nucléaire ou caryomiton, non aux nucléoles. Toujours, dans la forme fondamentale principale, la portion la plus large, ou ce qu'on pourrait appeler la base de la lame, correspond à l'extrémité de la tigelle, en formant angle droit avec cette extrémité.

Une forme voisine de la précédente consiste en ce que deux amas chromatiques, aussi en forme de flammes, de larmes ou de lames de lancettes, se regardent par leur base. Je désigne cette forme sous le nom de *flammes*, de *larmes* ou de *lames conjuguées* (pl. I, fig. 8, c; 9, c.). Je ne puis affirmer si ces amas chromatiques sont rattachés aux filaments nucléaires par une tigelle simple ou double, c'est-à-dire s'ils se trouvent sur la continuité d'un seul ou bien de deux chromosomes. Il m'a semblé cependant qu'une tigelle unique aboutit aux flammes conjuguées.

Il est deux autres formes qu'on peut considérer, l'une comme une simple variété, l'autre comme un dérivé des flammes ou lames conjuguées. La variété résulte de ce que les amas chromatiques, au lieu d'être en contact par leur base, se touchent par leur extrémité effilée, d'où une figure en forme de poignée ou d'haltère (pl. I, fig. 6, h.). Je n'ai rencontré cette forme que très exceptionnellement. La forme dérivée peut s'expliquer par une sorte de fusion des lames conjuguées ; de là, une apparence fungiforme (pl. I, fig. 10 et 11, f.). Si l'interprétation que je donne ici du mode de genèse de cette forme est exacte, elle vient à l'appui de ce que je disais plus haut des flammes conjuguées, car une seule tigelle supporte la dilatation piléiforme ; à moins tontefois, ce qui n'est guère probable, que les tigelles aussi se soient fusionnées.

Certaines formes d'élimination, distinctes de la forme fondamentale principale et de celle à flammes conjuguées, s'en rapprochent et n'en constituent, pour ainsi dire, que des modifications. En voici quelques exemples. Une petite flamme, plus massive que dans la forme-type, continue directement la tigelle servant de support, sans former angle avec elle (pl. I, fig. 7, b.); ailleurs, un filament plus ou moins flexueux ou tortillé semble consister en la tigelle seulement,

sans portion terminale plus forte (pl. I, fig. 12); il se peut qu'il s'agisse alors d'un hasard de coupe qui a séparé cette portion terminale du reste du filament, par suite du trajet, dans différents plans, de ce dernier. Il est des ovules où la partie éliminée, dans son ensemble, a un aspect claviforme; la massue est droite ou infléchie (pl. I, fig. 14, *m*; pl. II, fig. 27, *m.*). La forme représentée planche I, figure 8, *t*, n'est sans doute qu'une modification de celle à flammes conjuguées.

D'autres formes s'écartent davantage des deux formes-types. Telles sont celles représentées planche I, figures 13, 15, 16, 18, 19. La figure 27 de la planche II montre en *c* une série de grains chromatiques affectant une disposition moniliforme et tangentiellement situés par rapport à la paroi de la vésicule germinative. Dans les ovules des figures 18 et 19, *r*, les parties éliminées, et encore en continuité avec le noyau de l'œuf, sont représentées par des amas plus considérables et de formes variées.

Je suis amené ainsi à parler de la genèse de la couche palléale, « Mantelschicht » de Leydig, qu'à l'exemple du savant histologiste allemand, je considère comme d'origine nucléaire. J'ai déjà dit quelques mots de ses caractères et de sa fréquence plus grande dans les ovules à vitellus compact que dans ceux à vitellus clair. Dans les premiers surtout, on distingue assez souvent, à la surface de la vésicule germinative et intimement appliqués à sa membrane, des grains chromatiques de dimensions variables et plus ou moins nombreux. L'aspect bosselé du manteau, dans beaucoup d'ovules, permet de supposer qu'il résulte de la coalescence et de la fusion de ces grains (pl. I, fig. 20, *m*). Toutefois, l'aspect plus homogène de la couche palléale dans d'autres ovules, surtout dans ceux à vitellus granu-

leux et pâle, tendrait à prouver qu'elle peut aussi avoir pour origine, tout au moins partielle, une sorte de diffusion de la substance chromatique à travers la paroi nucléaire.

Une modification intéressante de la couche palléale est représentée planche II, figures 21 et 22, c. Un prolongement conique, de développement variable, embrasse par sa base une partie de la circonference de la vésicule germinative (fig. 22), ou bien se continue avec la couche palléale proprement dite (fig. 21). Le prolongement conique renferme en outre des amas plus chromatiques dont le nombre, la forme et les dimensions varient.

Dans l'ovule représenté planche I, figure 17, un filament chromatique, qui semble encore en continuité avec la vésicule germinative, occupe sensiblement l'axe du cône.

Partout où le prolongement conique se rencontre, un diverticule de l'espace périvésiculaire l'accompagne (pl. I, fig. 17 ; pl. II, fig. 21, 22). Ce qui est vrai pour le prolongement conique l'est en général aussi pour les autres parties éliminées. En sortant de l'espace clair périvésiculaire pour pénétrer dans la zone vitelline externe, elles refoulent en quelque sorte, devant elles, cet espace qui les entoure d'un halo clair (voir pl. I, fig. 10) (1).

A côté des formes d'élimination que je viens de décrire et que j'ai figurées, il en est d'autres encore, et qui, dans certains cas, s'éloignent assez notablement de ces dernières; mais il serait oiseux d'insister plus longuement

---

(1) Cette disposition est beaucoup plus fréquente que nos figures ne semblent l'indiquer.

sur cet objet. Toutefois, avant de dire quelques mots de la sortie elle-même et des causes qui donnent aux parties éliminées leurs divers aspects, il importe encore de faire remarquer que l'élimination se fait, le plus souvent, en plusieurs points de la surface vésiculaire, et que ces éliminations multiples ont lieu, soit simultanément, soit successivement (voir notamment pl. I, fig. 6, 8, 10, 11, 12; pl. II, fig. 27).

Quelles sont les forces en jeu dans l'élimination des éléments nucléaires? Laissant de côté le mode de genèse de la couche palléale, on peut se demander si les éléments éliminés sont seuls actifs dans le processus, ou bien si la vésicule germinative, dans son ensemble, y intervient pour une part.

La forme typique, dans laquelle une petite masse conique, très avide de carmin, termine une tigelle de longueur variable et en continuité avec un filament intranucléaire, semble indiquer que la petite masse susdite s'est fait jour à travers un des pores de la membrane de la vésicule germinative, entraînant à sa suite, à mesure qu'elle pénètre dans le vitellus, le filament qui la supporte. Cette sortie s'est-elle effectuée en vertu de mouvements amiboides du petit cône terminal? Cela est possible et même probable; mais l'étude d'objets fixés, en l'absence de l'examen sur le vif, ne permet pas de résoudre le problème.

Il semble aussi, si j'en juge d'après certaines images (pl. I, fig. 15), qu'une contraction totale de la vésicule ou de la paroi vésiculaire pourrait contribuer, au moins pour une part, à l'élimination.

Pourquoi, dans les formes typiques, l'extrémité en forme de flamme est-elle toujours plus développée que la

tigelle qui la supporte ? Voici l'explication que je crois pouvoir donner de cette particularité. Tout en admettant la possibilité d'un accroissement rapide, dès sa pénétration dans le vitellus, j'estime que l'extrémité d'un chromosome, au moment de s'insinuer dans le pore très étroit de la membrane nucléaire chromatique, emporte en même temps une partie de la substance de cette membrane, dont elle se coiffe ; de cette manière, la voie, devenue plus large, livre facilement passage au reste du filament, qui conserve son épaisseur. Si cette interprétation est exacte, j'avoue qu'elle n'est guère applicable à la forme des flammes conjuguées ; la cause de cette disposition reste pour moi une énigme.

Abstraction faite de ces cas particuliers, beaucoup de parties éliminées doivent incontestablement leur forme spéciale soit à des phénomènes d'accroissement, soit à des phénomènes de fusion, ou bien encore, et plus souvent, à une combinaison de ce double processus.

**B. Éléments définitivement séparés de la vésicule germinative.**

Le vitellus de beaucoup d'ovules, surtout de ceux dont le diamètre est le plus considérable et dont, par conséquent aussi, le développement est le plus avancé, renferment des éléments chromatiques qui ne sont plus reliés à la vésicule germinative. Ces éléments, qui tranchent par leur coloration plus forte sur le vitellus ambiant, se présentent sous différents aspects. Dans certains ovules, ils consistent en un petit amas, généralement de forme sphérique et de volume variable (pl. I, fig. 18, *n*; pl. II, fig. 23, *n*) ; dans d'autres, deux petits amas en forme de bâtonnets ou de larmes, et parallèles entre eux, sont entourés d'une zone plasmique plus dense et plus colo-

rable que le vitellus ambiant (pl. II, fig. 26 et 28, n); dans d'autres encore, les amas chromatiques sont plus nombreux et de formes variées.

Fait digne de remarque et que j'aurai à invoquer plus bas : très généralement, l'amas ou les amas chromatiques sont situés à égale distance de la vésicule germinative et de la surface du vitellus (voir figures).

Souvent aussi, dans les ovules les plus développés, ils ont pour siège une zone plus foncée et plus dense du vitellus (pl. II, fig. 23, 24, 25, a) (1).

Il sera question à la fin de ce travail de la signification probable de ces amas.

## II. — Comparaison avec les faits analogues déjà connus.

Roule (17) et Fol (5) ont, les premiers, observé le passage, dans le vitellus, de certaines parties de la vésicule germinative. Depuis lors, plusieurs auteurs, parmi lesquels Balbiani (1), Fr. Blochmann (2), Fr. Stuhlmann (20), Leydig (14), Korschelt (10), L. Will (25, 26, 27), A. Weismann et Ischikawa (24), Aug. Lameere (13), ont signalé des faits analogues.

---

(1) Cette zone correspond à celle rencontrée par R. Scharff chez *Gadus virens* et d'autres Poissons osseux, et qu'il appelle « Internal protoplasmic ring » (19); et aussi à l'anneau signalé et figuré par Henneguy dans un jeune œuf ovarien de Truite (6, p. 21, fig. 17). Certaines phases de développement de la « Dotterkernzone » décrite par Stuhlmann dans l'œuf de *Zoarces viviparus* (20, pl. II, fig. 51, 57), sont aussi les homologues de l'anneau de Scharff. J'ai également rencontré cette zone chez la Blennie vivipare, mais beaucoup plus développée que ne la figure Stuhlmann. Je me propose de revenir, dans un prochain travail, sur l'origine de cette zone vitelline.

On est loin d'être d'accord sur la vraie nature et sur la destination des parties ainsi éliminées. Il est un autre côté de la question, auquel les embryologistes n'ont pas toujours accordé toute l'importance qu'il mérite. Je veux parler du mode suivant lequel les parties se séparent de la vésicule germinative. Or, ce mode varie. En tenant compte des faits actuellement connus, on constate l'existence de deux modes principaux : dans l'un, il y a formation de véritables bourgeons à la surface de la vésicule ; dans l'autre, il y a élimination, sortie, expulsion de certains éléments nucléaires. Je désignerai le premier mode sous le nom de *réduction par bourgeons ou gemmes*, le second sous celui de *réduction par élimination*.

A la *réduction par bourgeons* se rattachent notamment les résultats obtenus par Roule, Fol, Blochmann, Stuhlmann, Aug. Lameere, et partiellement ceux auxquels est arrivé Balbiani.

D'après Fr. Blochmann, dans l'œuf ovarien de *Camponotus ligniperda* Latr., les « Nebenkerne » observés par lui débutent par un bourgeonnement de la vésicule germinative, donnant naissance à des vacuoles ; dans les vacuoles ainsi formées apparaissent alors des granules qui se colorent par le carmin ; bientôt après, les vacuoles, devenues plus volumineuses, sont nettement délimitées par une membrane ; puis les « Nebenkerne » se détachent de la vésicule germinative et commencent à émigrer vers la périphérie de l'œuf (2, pp. 145-147, fig. 1 à 10, k).

Aug. Lameere, observant de son côté le mode de genèse des « Nebenkerne » de Blochmann chez *Camponotus ligniperda* Latr., les voit aussi apparaître sous forme de bourgeons : « Les premiers bourgeons qui s'observent à la surface du noyau des jeunes œufs sont de petites hernies

claires dans lesquelles pénètrent un ou plusieurs grumeaux chromatiques (13, p. 43).

Balbiani, dans ses recherches sur l'œuf ovarien des Géophiles, a rencontré les deux modes de réduction nucléaire. Comme lui-même en fait la remarque, chez le *Geophilus longicornis*, on peut considérer les cellules du follicule « comme se produisant à l'extrémité d'une sorte de stolon formé par un prolongement du nucléus. Chez le *G. carpophagus*, ces mêmes cellules naissent par un mode de bourgeonnement qui présente plus de ressemblance avec ce que MM. Fol et Roule ont observé chez les Ascidies. »

» La membrane de la vésicule germinative commence par s'épaissir sur plusieurs points de la surface. Ces points épaissis s'allongent au dehors et constituent autant de petits culs-de-sac ou diverticules, etc. » (1).

La réduction par élimination, signalée pour la première fois par Balbiani chez *Geophilus longicornis*, est aussi celle décrite par Leydig dans l'œuf ovarique de plusieurs animaux, et par A. Weismann et C. Ischikawa dans les œufs d'hiver de *Moina paradoxa*.

Ce que j'ai observé chez les œufs ovariens de *Scorpæna scrofa* L., se rapporte également à ce mode de réduction. Dans tous ces cas, il ne s'agit pas de formation de bourgeons ou de gemmes, mais d'une véritable élimination, d'une sortie de certaines parties constituantes de la vésicule germinative à travers sa membrane-limite.

Les images fournies par les œufs ovariens de Scorpène se rapprochent, à certains égards, de ce que Balbiani a vu et décrit chez *Geophilus longicornis*, mais surtout des dispositions figurées et décrites par A. Weismann et Ischikawa chez les Daphnides, et par Fr. Leydig dans les

œufs ovariens de *Theridium*, *Phalangium*, *Geophilus longicornis* (?), *Lithobius* et *Stenobothrus*.

Dans l'œuf ovarien de *Geophilus longicornis* Leach, Balbiani décrit et figure un prolongement creux qui part de la vésicule germinative et s'avance, à une distance variable, dans le sein du vitellus (1, fig. 1, 2, 5, 6). Le savant professeur du Collège de France désigne ce prolongement tubulaire sous le nom de canal ou d'entonnoir nucléaire, à raison de ses connexions avec le nucléus de l'œuf. A son extrémité basilaire, élargie en entonnoir, le canal s'ouvre dans la cavité de la vésicule germinative par un orifice circulaire, beaucoup plus large que l'ouverture terminale également circulaire, et dont la ligne de contour est plus épaisse et plus réfringente que celle de la vésicule germinative.

Une couche mince de plasma vitellin dense, ordinairement homogène, sans délimitation nette avec le vitellus environnant, après avoir revêtu la surface extérieure de la vésicule germinative, se prolonge sur le canal en s'aminçissant graduellement vers son extrémité libre.

« Dans les très jeunes ovules, l'appendice de la vésicule germinative.... constitue plutôt un épaississement local, en forme de verre de montre, de la membrane de cette vésicule, qu'un canal proprement dit » (1, fig. 3).

« La grosse tache germinative que l'on observe dans la plupart des ovules d'une certaine taille », appliquée contre le point de la paroi de la vésicule d'où naît le canal, émet un prolongement qui traverse l'orifice interne ou nucléaire de ce dernier, et pénètre dans son intérieur en suivant la direction de l'axe. « De même que l'appendice de la vésicule germinative, celui de la tache m'a paru creusé intérieurement d'un canal rempli d'un liquide clair et homo-

gène. Ils nous présentent, par leur ensemble, un système de deux tubes emboîtés l'un dans l'autre, etc. » (1, p. 4 du tiré à part).

« Chez certaines femelles, l'appendice nucléaire a la forme d'un long cordon enroulé ou pelotonné diversement à son extrémité libre » (1, fig. 4).

Leydig, après avoir rappelé les intéressantes recherches de Balbiani, ajoute : « Ich bin zwar nicht in die Lage gekommen, dieselben in allen Stücken bestätigen zu können, wohl habe ich die Richtigkeit einiger Hauptpunkte anzuerkennen. » (14, p. 316.)

Je puis faire miennes ces paroles du savant anatomiste. J'ai rencontré, en effet, dans des ovules de *Scorpaena scrofa*, une disposition qui rappelle celle découverte par Balbiani chez *Geophilus longicornis*, mais qui ne montre pas tous les fins détails de structure décrits et figurés par le savant français.

Les particularités offertes par les ovules de Scorpène rappellent, au contraire, d'une façon frappante, celles observées dans des œufs ovariens de *Geophilus* (1) par Leydig. Pour s'en convaincre, il suffit de mettre en regard mes figures 17, 21 et 22 avec les figures 54 et 61 de la planche XIII de son mémoire.

Seulement, je ne suis pas tout à fait d'accord avec Leydig sur l'interprétation de ces figures. D'après lui, l'entonnoir de Balbiani est un diverticule, « eine Ausbucht-

---

(1) C'est seulement dans les œufs ovariens de *Geophilus longicornis* (?) que l'auteur a vu une disposition comparable à celle découverte par Balbiani. Il ne l'a pas même retrouvée dans ceux d'un autre genre de Myriapodes, *Lithobius* (14, p. 317).

tung », de l'espace clair entourant la vésicule germinative, « Höhlung um das Keimbläschen ». Le contenu de cet entonnoir est représenté soit par une substance claire ou de l'hyaloplasma, soit par une matière granuleuse, grumeleuse, rappelant par ses propriétés optiques la substance des taches germinatives, « so dass schon dadurch der Gedanke, es möchten körperliche Theile aus dem Keimbläschen heraus in besagte Lichtung getreten sein, kaum abzuweisen ist ; zudem liegt auch gern der grosse Keimfleck der Basis des Trichters nahe ».

Leydig parle aussi d'un épaississement apparent de la membrane de la vésicule germinative, qui, à un fort grossissement et à l'aide de réactifs, se montre constitué par une substance granulo-grumeleuse située en dehors de la membrane; cette substance est finement striée dans le sens radiaire. (14, pp. 316-317.)

Cette matière grumeleuse entourant la vésicule correspond bien, me semble-t-il, à la zone ou à une partie de la zone, si fréquente dans les œufs ovariens de plusieurs animaux, et désignée par Leydig sous le nom de *couche palléale*, « Mantelschicht ». Mais cette couche palléale correspond, d'autre part, à la couche plasmique qui, d'après Balbiani, entoure la vésicule germinative. Or, on l'a vu, d'après lui, c'est cette même couche qui se prolonge sur le canal en entonnoir *qu'il délimite extérieurement* (1).

---

(1) Les concrétions décrites dans l'œuf ovarien de *Zoarces viviparus* Cuv. par Fr. Stuhlmann, et formant bientôt ce que l'auteur appelle le « Dotterkernschicht », sont aussi l'homologue du « Mantelschicht » de Leydig. Pour Stuhlmann, contrairement à la manière de voir de Leydig, ces productions sont d'origine cytoplasmique (21) pp. 14-15, fig. 20-24).

Je ne puis donc considérer comme l'homologue de l'entonnoir de Balbiani le prolongement diverticulaire de l'espace périnucléaire. Aussi bien sur certains œufs de *Geophilus* observés par Leydig (14, fig. 54, 61, Taf. XIII) que sur les œufs de *Scorpaena* (fig. 17, 21, 22), ce prolongement forme gaine autour d'une autre expansion diverticulaire provenant de la couche palléale ou comparable à cette couche. C'est cette dernière expansion qui correspond en réalité à l'entonnoir ou, plus exactement, au système de deux tubes emboîtés l'un dans l'autre, dont parle Balbiani.

Un disposition très semblable aussi à celle que j'ai rencontrée dans certains œufs de Scorpène, a été décrite et figurée par Leydig chez des ovules de *Nephelis* (14, p. 297, fig. 8, Taf. XI).

Leydig n'a pu découvrir d'orifice basilaire dans l'entonnoir de Balbiani. Je n'ai rien trouvé non plus de comparable à cet orifice. Comme l'auteur allemand, j'ai lieu de supposer que les éléments nucléaires sortent de la vésicule germinative à travers les pores de la membrane. Je n'ai pas aperçu davantage la moindre trace d'un canal situé dans l'axe du diverticule palléal; toutefois, la présence d'éléments chromatiques, à ce niveau (pl. I, fig. 17), apporte une ressemblance de plus avec la description donnée par Balbiani, et permet de conclure à l'existence d'un canal virtuel axial.

Je dois ajouter que, contrairement aux résultats obtenus par Balbiani et Leydig chez *Geophilus*, les parties éliminées par la vésicule germinative de l'œuf de *Scorpaena* ne sont pas les vraies taches germinatives; rien ici ne trahit l'intervention de ces dernières dans le processus en question.

Il est des ovules de *Scorpaena scrofa* dans lesquels se voit un filament contourné, comparable au cordon enroulé ou pelotonné rencontré par Balbiani dans des œufs ovariens de *Geophilus longicornis*; mais il n'a jamais la forme massive de ce dernier et se rapproche beaucoup plus, comme nous le verrons, de certains objets décrits et figurés par Leydig (voir nos fig. 12, pp. 15 et 19, r.).

Les faits observés par A. Weismann et C. Ischikawa dans l'œuf des Daphnides, notamment chez *Moina paradoxa*, peuvent se résumer comme il suit :

a. Dans les jeunes cellules ovulaires, à vésicule relativement volumineuse par rapport au corps cellulaire dont le protoplasme est encore entièrement homogène, les auteurs ont vu, à diverses reprises, un certain nombre de grains chromatiques, présentant absolument l'aspect de ceux renfermés dans la vésicule, sortir manifestement de cette dernière (24, p. 175, pl. VII, fig. 1).

b. La substance évacuée se transforme en un noyau, « Nebenkern » ou « paranucleus », qui s'entoure ensuite d'une zone de protoplasme, l'ensemble formant la *cellule copulatrice* « die Copulationszelle » (24, p. 176, fig. 3, 4, 8, 10, 13).

c. Weismann et Ischikawa concluent de là que la cellule copulatrice est un produit de l'œuf, qui doit son origine première à la sortie, de la vésicule germinative, de substance nucléaire colorable, et qui se complète par la formation d'un corps cellulaire (24 p. 176).

d. Examinée sur les coupes, la membrane de la vésicule germinative est invisible ou peu apparente; elle ne présente pas de déchirures, mais semble avoir subi des modifications chimiques ou moléculaires.

e. La sortie elle-même doit être attribuée au mouvement

actif de la substance pâle, hyaline du noyau, laquelle entoure chaque grain chromatique.

f. On doit admettre que la sortie de groupes de granules se répète à diverses reprises, et qu'elle a toujours lieu au même endroit ou en des endroits très rapprochés de la vésicule germinative (24, p. 177).

Les phénomènes dont les jeunes œufs ovariens de *Scorpaena scrofa* sont le siège, présentent incontestablement plus d'un point de contact avec ceux observés dans les œufs de *Moina* par le savant professeur de Fribourg et son élève.

Dans les deux cas, il s'agit bien de l'expulsion de *grains chromatiques*, non de vrais nucléoles (1).

Chez *Scorpaena* comme chez *Moina*, les grains expulsés sont manifestement en continuité avec des grains homologues (chromosomes) renfermés dans la vésicule germinative. (Comparez plusieurs de nos figures avec la figure 1 du mémoire de Weismann et Ischikawa.)

Dans les ovules de Scorpène, les éléments chromatiques éliminés, et désormais sans connexion avec la vésicule germinative, s'entourent parfois d'une zone protoplasmique, nettement distincte du vitellus ambiant (pl. II, fig. 26, 28, n). Dans ces conditions, le corps ainsi formé n'est pas sans présenter une certaine ressemblance avec la « Copulationszelle » de Weismann et Ischikawa; toutefois, rien, dans ce corps, ne dénote la présence d'un noyau.

Sous d'autres rapports, les résultats auxquels sont

---

(1) Dans les œufs de *Leptodora hyalina* et de *Bythotrephes*, le paranucléus serait, par contre, d'origine nucléolaire (24, pp. 178-180),

arrivés Weismann et Ischikawa ne concordent pas avec les nôtres.

Ainsi, sur nos ovules, la membrane de la vésicule germinative n'est ni invisible, ni moins apparente aux endroits où s'opère l'évacuation; elle ne semble pas avoir subi de modifications chimiques ou moléculaires. Dans l'œuf de *Scorpaena*, la membrane de la vésicule germinative est poreuse, et c'est à travers ses pores que les filaments nucléaires se font jour.

D'après Weismann et Ischikawa, la sortie des éléments nucléaires doit être attribuée au mouvement actif de la substance pâle, hyaline du noyau, laquelle entoure chaque grain chromatique. Comme je l'ai dit dans la première partie de ce travail, chez *Scorpaena*, on constate fréquemment la présence, autour des parties éliminées, d'une zone claire et plus homogène que le vitellus ambiant; mais, comme Leydig, je considère cette zone comme formée aux dépens du protoplasme de l'espace périvésiculaire (1).

Weismann et Ischikawa admettent encore que la sortie des grains chromatiques se répète à diverses reprises et que toujours elle se fait au même endroit ou en des endroits très rapprochés de la vésicule. Chez *Scorpaena*, l'élimination a lieu, non seulement à diverses reprises, mais aussi simultanément, et cela en des points de la

---

(1) Leydig, il est vrai, a vu, dans des œufs ovariens de *Bufo cinereus* examinés dans la salive, le halo clair entourant chaque tache germinative se confondre peu à peu avec l'espace périnucléaire, et il ajoute : « Es schwand allmählich die Membran des Keimbläschens an dem unzweifelhaft noch lebenden Ei » (14, p. 551, fig. 406, « oberes Ei »).

surface de la vésicule germinative souvent très distants les uns des autres.

J'aurai à revenir plus loin sur l'interprétation donnée par Weismann et Ischikawa de l'élimination des éléments nucléaires.

A propos de la description donnée par Balbiani de l'œuf ovarien de *Geophilus longicornis*, j'ai déjà exposé certains résultats obtenus par Leydig en ce qui concerne les œufs ovariens de la même espèce (?) et l'œuf ovarien de *Nephelis*.

Je n'insisterai pas sur la sortie d'éléments nucléaires, — il s'agit de taches germinatives, — observée par Leydig chez les Poissons (*Gasterosteus aculeatus*), les Amphibiens (*Triton taeniatus*, *Salamandra maculosa*, *Bufo cinereus*, *Rana esculenta*) et certains Mammifères, notamment *Myoxus nitela*. Je rappellerai seulement que, dans l'œuf ovarien de *Triton taeniatus*, l'auteur a vu les taches germinatives quitter la vésicule germinative à la manière des amibes (14, p. 343, fig. 91 a).

Sans doute, ces faits se rattachent à la question qui nous occupe; mais je tiens surtout à rappeler les observations de Leydig qui se rapprochent le plus de nos propres observations.

Les recherches de Leydig auxquelles il est fait allusion se rapportent aux œufs ovariens de *Theridium*, de *Phalangium*, de *Geophilus*, de *Lithobius*, et de *Stenobothrus*.

Plusieurs ovules de *Scorpaena* nous ont fourni des images qui présentent une très grande analogie avec celles d'ovules ovariens de *Theridium* décrites et figurées par Leydig. J'engage encore une fois le lecteur à mettre en regard certaines de nos figures, par exemple les figures 12 et 15 et les figures 24 et 25 du mémoire de Leydig.

Dans l'œuf de *Scorpaena* comme dans celui de *Theridium*, on voit un boyau granuleux, faisant saillie dans le vitellus, et en continuité avec des filaments de même nature renfermés dans la vésicule germinative. Dans ce cas particulier, la différence entre les ovules de *Scorpaena* et ceux de *Theridium* résulte surtout de l'absence, dans les premiers, de l'espace périnucléaire et de diverticules de cet espace; mais dans d'autres ovules de Scorpène, cet espace et ses diverticules existent, et, comme je l'ai déjà remarqué plus haut, cette disposition y est beaucoup plus fréquente que nos figures ne semblent l'indiquer.

La figure 64 du mémoire de Leydig représente un ovule de *Lithobius*, avec sortie d'éléments nucléaires à travers les parois de la membrane vitelline. Parmi les parties éliminées, deux tigelles moniliformes se terminent, du côté du vitellus, par une petite masse granuleuse et sphérique. Cette disposition n'est-elle pas comparable à celle où, dans les ovules de *Scorpaena*, une tigelle, aussi le plus souvent moniliforme, aboutit à un petit amas terminal fungiforme (fig. 10, 11, f.)?

Dans les œufs ovariens de *Scorpaena*, des grains nucléaires éliminés ou en voie d'élimination (fig. 27, c) rappellent aussi, jusqu'à un certain point, ce que Leydig a vu chez *Stenobothrus* (14, p. 331, fig. 80).

La couche munie de saillies ou de bosselures (aspect particulier de la couche palléale) rencontrée par Leydig, autour de la vésicule germinative d'ovules de *Phalangium* (14, p. 306, fig. 46, 47), se retrouve aussi chez des œufs ovariens de Scorpène (pl. I, fig. 20).

En résumé, les faits que j'ai observés chez *Scorpaena scrofa* confirment, en ce qu'ils ont d'essentiel, les résultats obtenus par Leydig, notamment chez les Arachnides

(*Theridium*, *Phalangium*), les Myriapodes (*Geophilus*, *Lithobius*) et les Insectes (*Stenobothrus*).

Comme le savant naturaliste allemand, je constate :

- a) Le passage, dans le vitellus, d'éléments nucléaires.
- b) L'existence fréquente, dans les œufs ovariens de Scorpène, d'un *espace périvésiculaire*, « Höhlung um das Keimbläschen », plus clair que le reste du vitellus et d'épaisseur variable, suivant les cas.
- c) La présence de diverticules de cet espace, coiffant et entourant les parties éliminées.
- d) L'existence d'une couche dense, d'épaisseur et d'apparence variables, la *couche palléale* ou le *manteau* (« Mantelschicht »), embrassant partiellement ou entourant la vésicule germinative, et intimement appliquée à sa surface.

Pour Leydig, les parties éliminées sont des taches germinatives. Partout, dans son travail, il n'est question que de la sortie de ces taches. J'ai démontré que, dans les ovules de Scorpène, les vraies taches germinatives ne quittent pas la vésicule, et qu'il s'agit du passage, à travers ses parois, des filaments de la charpente nucléaire.

Mais, dans certains cas, le désaccord entre les résultats de Leydig et les nôtres est plus apparent que réel. Je citerai comme exemple ce qui a trait à l'œuf de *Theridium*. Ce que Leydig y désigne sous le nom de nucléole principal consiste, en réalité, en des filaments pelotonnés, et les parties éliminées appartiennent précisément à ce nucléole principal. Or, ces filaments enroulés sont bien comparables aux chromosomes de nos ovules; et les nucléoles accessoires figurés par Leydig, lesquels ne quittent pas la vésicule, ne sont pas sans rappeler les taches germinatives des ovules de Scorpène.

Parlant de la sortie des taches germinatives chez *Geophilus*, Leydig s'exprime comme il suit : « Ich glaube... dass Keimflecke nicht als Ganzes durch eine grössere Oeffnung nach aussen gelangen, sondern nachdem sie sich zuvor in Theilstücke zerlegt haben ; diese erst schienen mir durch die Poren der Membran des Keimbläschen zu dringen, um sich alsdann wieder zu einem 'einzigen Ballen zu vereinigen » (14, p. 318).

Dans l'œuf de *Scorpæna*, les dimensions des parties éliminées ne nécessitent nullement une réduction ou une fragmentation pour permettre leur passage à travers les pores de la membrane nucléaire ; mais je puis admettre que tout comme, d'après Leydig, les nucléoles se reconstruisent ensuite par l'union de ces fragments, les grains des chromosomes éliminés ont une tendance à se fusionner, donnant ainsi naissance à des amas plus massifs. Ce fait, joint à l'accroissement des microsomes dès leur entrée dans le vitellus, rend compte, en effet, de la présence, dans ce dernier, d'amas ou de grumeaux chromatiques parfois assez considérables (1).

L'accroissement, à l'intérieur du vitellus, des éléments chromatiques d'origine nucléaire a été observé aussi par Fr. Blockmann dans ses « Nebenkerne » (3, p. 145) ; Weismann et Ischikawa constatent, au contraire, dans le paranucléus chez *Moina*, une diminution du volume des grains chromatiques (24, p. 175, fig. 6, 7, 8).

---

(1) Dans certains ovules, ces masses présentent assez d'analogie avec quelques-unes de celles décrites et figurées par G. Jatta dans les œufs ovariens de *Pholcus phalangioides*, et considérées par cet auteur comme représentant des noyaux vitellins (9, voir fig. 19).

Il est certaines formes d'élimination, — et ce sont précisément les formes typiques, — propres aux œufs ovariens de *Scorpæna scrofa*, au sujet desquelles je ne trouve nulle indication parmi les faits connus jusqu'alors. Nulle part, en effet, il n'est question de tigelle surmontée, à son extrémité libre, soit par un seul amas chromatique plus développé, en forme de flamme, soit par deux amas semblables conjugués. Je constate néanmoins une ressemblance, mais très lointaine, entre cette dernière disposition et la figure que revêtent, d'après Aug. Lameere, les chromosomes des corpuscules résiduels, à certains stades de leur dégénérescence, dans l'ovogenèse de l'Ascaride du Cheval (13, fig. 25 et 27).

### III. — Interprétation des faits.

Dans son mémoire déjà cité, A. Lameere relate et discute les divers faits établissant que la vésicule germinative subit une perte de substance au cours de l'évolution de l'œuf.

Après avoir parlé des travaux de Leydig, de Roule, de Fol et de Balbiani, il ajoute : « Nous avons tenu à passer en revue ces divers faits, quelque doutex qu'ils soient encore aujourd'hui, car il est bien probable que l'avenir démontrera qu'au moins une partie d'entre eux représentent une expulsion de corpuscules résiduels dans l'ovogenèse des divers animaux précités. Nous sommes autorisé à penser ainsi par suite de découvertes très positives qui ont été faites chez les Insectes, découvertes sur lesquelles l'attention n'a guère encore été attirée et dont on n'a pas donné jusqu'ici d'interprétation » (13, p. 42). L'auteur fait allusion aux recherches de Blochmann,

confirmées par lui, chez *Camponotus ligniperda* Latr., et à celles de Stuhlmann.

Si, comparés à ces découvertes très précises, A. Lameere qualifie les autres faits de douteux, c'est surtout parce que certains auteurs « négligeant l'emploi des réactifs colorants, n'ont pas cherché à se rendre compte de la nature exacte des éléments qu'ils considèrent comme expulsés de la vésicule germinative. » Il vise surtout les faits consignés dans le mémoire de Leydig et fait remarquer « qu'il nous est difficile de savoir si les portions de substance qui sortent de la vésicule sont chromatiques ou non, si elles constituent une élimination du plasma héréditaire, si elles peuvent être considérées comme corpuscules résiduels » (13, pp. 39-40). Et plus loin : « Quant aux éléments plus ou moins obscurs dont Leydig a constaté la sortie de la vésicule germinative, notamment sur le vivant chez une Araignée (*Theridium*), sont-ils de nature chromatique, et ont-ils la même signification que ces corpuscules résiduels offrant tous les caractères de petits noyaux, qui naissent de la vésicule germinative chez certains Insectes, alors que l'œuf est encore jeune ?... C'est ce qui est fort probable, mais des études ultérieures sont nécessaires pour l'établir positivement » (13, p. 40).

Les faits que j'ai observés ne sont pas passibles des mêmes reproches. Si, chez *Scorpæna scrofa*, nous sommes réellement en présence d'une sortie d'éléments nucléaires à travers la paroi de la vésicule germinative, — et je ne vois guère d'autre explication possible des images que j'ai eues sous les yeux, — il faut admettre aussi, eu égard à la coloration de ces éléments par le carmin et à leur continuité avec les chromosomes intra-nucléaires, qu'ils sont de nature chromatique et qu'ils n'ont rien de commun avec les vrais nucléoles que renferme le noyau de l'œuf.

Les phénomènes d'élimination chez *Scorpæna* se rapprochent fréquemment de ceux observés par Leydig chez *Theridium*. Or, comme j'en ai fait la remarque, le rapprochement devient plus intime encore si l'on considère que la masse enroulée, désignée par Leydig sous le nom de nucléole principal, correspond, en réalité, aux chromosomes nucléaires, et que les deux nucléoles accessoires figurés par lui sont, au contraire, comparables aux nucléoles non colorés par le carmin que renferme la vésicule germinative des ovules ovariens de Scorpène. Les observations de Leydig et les nôtres se complètent ainsi mutuellement. Je crois devoir insister d'autant plus sur ce rapprochement, que les premières ont porté sur des œufs ovariens d'un Invertébré, les secondes sur ceux d'un Vertébré.

A. Lameere se demande aussi si les éléments éliminés chez *Theridium* ont la même signification que ces corpuscules résiduels offrant tous les caractères de petits noyaux, qui naissent de la vésicule germinative chez certains Insectes, alors que l'œuf est encore jeune.

La différence entre la réduction par gemmes et celle par élimination entraîne nécessairement certaines différences dans la constitution des éléments morphologiques nés de ces processus.

Ainsi, dans l'élimination, la membrane de la vésicule germinative n'entre pas ou n'intervient que pour une part très minime dans cette constitution. Contrairement aux gemmes, les parties nucléaires éliminées n'offrent donc pas les caractères de petits noyaux.

Mais ces différences impliquent-elles une signification essentiellement différente entre les éléments issus d'une gemmation et ceux provenant d'une élimination? Non, sans doute.

Aug. Lameere, après avoir comparé les corpuscules résiduels de l'*Ascaris megalcephala* avec les « *Reifungsballen* » ou « *Nebenkerne* » du *Camponotus ligniperda*, et fait ressortir les ressemblances et les dissemblances entre les deux produits, ajoute : « Ces divergences ne peuvent néanmoins nous empêcher de considérer l'expulsion de ces corps de rebut comme ayant la même signification que l'élimination des corpuscules résiduels de l'*Ascaris megalcephala* » (13, p. 44).

Ce qui importe, en effet, c'est que les parties éliminées soient bien de la nature de celles considérées comme servant de support aux propriétés héréditaires. C'est le cas pour les jeunes ovules ovariens de Scorpène, et je ne crois pas trop m'aventurer en disant que l'élimination dont ils sont le siège correspond à une réduction karyogamique.

Mais nous voici en présence d'une question controversée. Dans leur travail sur la spermatogenèse chez l'Ascaride mégalocéphale, Ed. Van Beneden et Julin comparaient les corpuscules résiduels des spermatomères aux globules polaires des ovules (23). Pour Aug. Lameere, la réduction karyogamique se produit dans la première ou dans la deuxième phase de l'évolution des gonocytes, et, chez l'*Ascaris megalcephala*, à des stades qui se correspondent dans l'ovogenèse et la spermatogenèse (13, p. 68).

Chez *Pterotrachea*, *Sagitta bipunctata* et *Echinus microtuberculatus*, Boveri ne rencontre, peu de temps avant la maturation proprement dite de l'œuf, que la moitié du nombre de chromosomes, typique pour l'espèce; il en conclut que la réduction karyogamique doit se faire, *au plus tard, dans la vésicule germinative* (4, p. 62). Discutant la question de la réduction karyogamique, dans son article « *Refruchtung* », Boveri dit aussi que cette réduction doit avoir lieu avant la formation des corpuscules polaires,

au plus tard dans les oocytes de premier ordre, mais pas plus tôt, du moins en ce qui concerne l'Ascaride mégalocéphale (4<sup>a</sup>, p. 459).

En somme, d'après les embryologistes que je viens de citer, en laissant de côté la comparaison autrefois établie par Éd. Van Beneden et Ch. Julin entre les corpuscules résiduels et les globules polaires, le processus de réduction précède la troisième phase ou phase de multiplication des produits sexuels.

D'après O. Hertwig (*Ascaris megalcephala*) et J. Rückert (Elasmobranches), ce même processus correspond, au contraire, à la phase de multiplication (Reifezone, O. Hertwig); il est le résultat de la formation des corpuscules polaires.

Parmi les conclusions formulées par O. Hertwig, à la suite de son étude comparée de l'ovogenèse et de la spermatogenèse chez les Nématodes, nous trouvons la suivante : « Die im Keimbläschen und in dem Samenmutterkern vorbereitete Menge wirksamer Kernsubstanz ist gleich gross, wie in jedem andern Kern vor der Theilung. Ein Reduction durch Ausstossung oder Rückbildung hat nicht statt gefunden » (7, p. 70). Aussi considère-t-il les globules résiduels décrits par Éd. Van Benedem et Julin, globules qu'il désigne sous le nom de « Hodenzwischenkörperchen », comme des cellules testiculaires atrophiées ou en voie de dégénérescence (7, p. 17) (1).

De son côté, Rückert, dont les recherches ont porté sur les œufs ovariens de *Scyllium*, *Torpedo*, et surtout de

---

(1) Comme l'auteur nous l'apprend dans une note, à la fin de son mémoire, il n'a pu prendre connaissance, en temps opportun, des résultats obtenus par Aug. Lameere.

*Pristiurus*, après avoir décrit les caractères de la vésicule germinative des plus jeunes ovules, constate que, dans la suite du développement jusqu'à maturation complète, les chromosomes de la charpente nucléaire éprouvent simplement des modifications de volume, de structure, de colorabilité et de siège (18, p. 109).

Je ne veux nullement prétendre que les faits observés chez *Scorpaena* sont de nature à résoudre le problème en litige ; mais j'estime que, joints aux faits analogues déjà connus, ils apportent un argument nouveau en faveur de la première opinion, celle d'après laquelle la réduction karyogamique existe et précède la phase de multiplication des produits sexuels (1).

Je puis répéter ici ces paroles d'Aug. Lameere, lorsque, après avoir assimilé les corpuscules résiduels aux « *Reifungsballen* » et aux « *Nebenkerne* », il dit : « Si cette élimination n'est pas un phénomène de réduction karyogamique, quelle signification peut-on bien lui attacher ? Pour notre part, nous n'en voyons pas d'autre » (13, p. 44).

J'ajouterais : A moins de considérer les faits d'élimination connus jusqu'à présent comme résultant des réactifs employés, ou comme étant du domaine de la pathologie. Une telle manière de voir n'est pas admissible, surtout pour les motifs suivants :

1° Quand l'élimination a lieu, elle s'observe dans tous les ovules ou presque tous les ovules ovariens arrivés à une certaine phase du développement, et ne se retrouve ni

---

(1) Je laisse de côté ici les résultats obtenus par Henking, chez les insectes, me contentant de renvoyer aux travaux de cet auteur (5<sup>a</sup>, 5<sup>b</sup>) et à l'appréciation qu'en a faite Boveri (4<sup>a</sup>, p. 465).

dans les ovules plus jeunes, ni dans ceux plus âgés du même ovaire ;

2<sup>o</sup> Les ovules, siège de phénomènes d'élimination, paraissent absolument sains, et ne présentent non plus aucun des caractères propres aux ovules en voie d'involution ;

3<sup>o</sup> Les phénomènes d'élimination ont été observés non seulement sur des objets fixés, mais encore sur le vivant (dans l'œuf de *Theridium* par Leydig) ;

4<sup>o</sup> La presque similitude que présentent parfois les phénomènes de réduction par élimination dans des ovules appartenant à des groupes très éloignés les uns des autres, et dont, par conséquent, les représentants vivent dans des conditions très différentes (*Moina*, *Theridium*, *Stenobothrus*, *Scorpaena*) ;

5<sup>o</sup> La destination des parties éliminées et déjà séparées de la vésicule germinative.

Qu'advient-il des éléments nucléaires éliminés et déjà séparés de la vésicule germinative ? Sur cette question aussi, les embryologistes ne sont pas d'accord.

Ainsi, d'après Fol (5), Roule (17) (Ascidies), Balbiani (1) (Myriapodes), Will (25, 26, 27) (Insectes), les parties séparées de la vésicule germinative ou éliminées par elle donnent naissance à des noyaux, puis, s'entourant de protoplasme, à des cellules, notamment aux cellules folliculaires.

Korschelt, après avoir rappelé que, d'après les recherches de Wielowiejski, Stuhlmann et les siennes propres, ce mode de genèse des cellules folliculaires n'est rien moins que probable chez les Insectes, croit pouvoir admettre qu'il en est de même dans les autres groupes

du règne animal. Et il continue : « Findet bei diesen wirklich eine Abgabe von Substanz durch den Kern statt, so muss hierfür wie bei den Insecten eine andere Erklärung gesucht werden » (10, p. 117).

Pour Weismann et Ischikawa, les parties expulsées par la vésicule germinative de l'œuf d'hiver des Daphnides, deviennent, soit le paranucléus (*Leptodora hyalina*, *Bythotrephes longimanus*), soit la « Copulationszelle » (*Moina paradoxa*) (24).

D'après Will (25), Schartff (19) et d'autres, les éléments distraits de la vésicule germinative se transforment en éléments vitellins.

D'après Blochmann (3), ils dégénèrent.

Leydig émet l'opinion que, chez les Arthropodes, ils deviennent les noyaux blastodermiques (14).

D'autres embryologistes, parmi lesquels Balbiani (1) et Henneguy (6), considèrent ces éléments comme donnant origine au *corps vitellin* ou *de Balbiani*.

Avant de pouvoir se prononcer en connaissance de cause sur la destination ultime des éléments expulsés, par la vésicule germinative, dans l'œuf ovarien jeune de *Scorpaena*, il serait indispensable d'examiner les stades ultérieurs du développement des ovules jusqu'à la maturation complète. Jusqu'à présent, les matériaux nécessaires pour cet examen m'ont fait défaut. Cela étant, je crois inutile ou tout au moins prématuré d'entrer, à ce sujet, dans de longues considérations. Je me bornerai à quelques remarques qui me sont suggérées par la comparaison des faits fournis par les ovules de Scorpène avec ce que j'ai vu dans d'autres œufs, et avec les résultats consignés par Henneguy dans un récent et important mémoire (6).

Il est incontestable que, par leur siège, l'époque de leur

apparition, souvent par leur constitution, et partiellement aussi par leur origine, les éléments éliminés, devenus libres, rappellent les productions connues sous les noms de *noyau vitellin*, *vésicule embryogène*, *vésicule ou noyau de Balbiani*, et qu'il vaut mieux appeler, à l'exemple de Henneguy, *corps vitellin* ou *corps vitellin de Balbiani*.

J'ai fait remarquer qu'en général les parties nucléaires éliminées, devenues libres, viennent se placer à égale distance de la vésicule germinative et de la périphérie du vitellus. Or, cela s'observe fréquemment aussi pour le corps vitellin de Balbiani. Plusieurs figures du mémoire de Henneguy, pour ne citer que celui-là, en fournissent la preuve. Telles notamment les figures 6 (Chatte), 11 (*Rana temporaria*), 17 (Truite), 24-28 (*Syngnathus acus*). Voici, du reste, comment s'exprime l'auteur à propos de la genèse du corps vitellin chez ce dernier Téléostéen : « Le corpuscule réfringent qui apparaît ainsi en contact avec la vésicule germinative, s'en éloigne, grossit, s'arrondit, et se place à peu près à égale distance de la vésicule et de la périphérie de l'œuf » (6, p. 23).

Mais il y a plus. Dans les œufs ovariens de Truite où existe l'anneau protoplasmique interne à teinte plus foncée que le reste du vitellus, c'est dans la partie externe de cet anneau que Henneguy rencontre le corps vitellin de Balbiani (6, p. 21, fig. 17). Dans les œufs de Scorpène possédant l'anneau, les éléments éliminés occupent exactement le même siège (voir fig. 23, n). J'ai trouvé une disposition analogue dans de jeunes œufs ovariens de *Zoarces viviparus* Cuv.

Nous avons vu apparaître les phénomènes d'élimination, dans l'œuf de *Scorpaena*, pendant la deuxième phase de l'ovogenèse ou phase d'accroissement. Cela s'observe

aussi, d'après Henneguy, pour le corps vitellin : « Tant que les ovules primordiaux se multiplient par division, on ne trouve pas de corps vitellin dans leur intérieur; celui-ci n'apparaît que lorsque l'ovule primordial s'individualise, etc. » (6, p. 28); et plus loin : « Il (le corps vitellin) n'apparaît que lorsque l'ovule primordial a cessé de se multiplier et commence à s'accroître » (6, p. 35).

D'après Henneguy, qui confirme en cela les recherches antérieures de Balbiani, le corps vitellin consiste en un corpuscule central entouré d'une zone de protoplasme plus ou moins modifié, ce qui donne à l'ensemble l'apparence d'un élément cellulaire (6, p. 35). Les faits fournis par les œufs de Scorpène ne rentrent pas exactement dans cette définition. Il est vrai qu'en la donnant, Henneguy a soin d'ajouter que la constitution du corps vitellin présente d'assez nombreuses variations. C'est ainsi que, dans un ovule de jeune Chatte, il trouve un corps vitellin arrondi, finement granuleux, coloré par la safranine, et dans l'intérieur duquel « on ne pouvait observer aucun corpuscule central »; et il ajoute : « J'ai retrouvé un corps à peu près identique dans un ovule d'un embryon de Mouton de 47 centimètres » (6, p. 17, fig. 6).

Dans certains ovules de Scorpène, les parties éliminées devenues libres se présentent sous un facies très analogue à ce dernier (fig. 18 *n*, 23 *n*). D'ailleurs, chez les Téléostéens, qui touchent de plus près à l'objet qui nous occupe, l'auteur constate la variabilité d'aspect du corps vitellin. « Tandis que, dans les ovules de Salmonidés, il est constitué par un corpuscule central, environné d'une petite zone plasmique plus colorable que le reste du plasma ovulaire, chez la Limande, le Belone, le Syngnathe, il se présente, au terme de son évolution, sous forme d'un amas granuleux nettement circonscrit » (6, p. 27).

Il est des ovules de Scorpène où, tout comme chez ceux de Salmonidés, les éléments chromatiques éliminés se sont entourés d'une petite zone plasmique, plus dense et plus colorable que le vitellus ambiant (fig. 26 et 28). Il est vrai, au lieu d'un seul corpuscule, la zone plasmique en renferme souvent deux, parallèlement placés. On peut se demander toutefois si ces corpuscules, d'abord distincts et séparés, ne se fusionnent pas, plus tard, en un corpuscule unique. La même remarque est applicable aux grumeaux chromatiques, parfois plus nombreux, mais toujours très rapprochés, que quelques ovules renferment (fig. 24, n).

Je dois encore ajouter que, dans les ovules de Scorpène, les éléments chromatiques éliminés se comportent, vis-à-vis du carmin horaté, exactement comme le fait le corps vitellin de Balbiani des ovules de Blennie vivipare, après fixation par le liquide de Kleinenberg ou l'acide chromatique.

Reste la question de l'origine. Il résulte des recherches de Balbiani (1) (Myriapodes) et de Henneguy (6) (Vertébrés, notamment *Syngnathus acus*) que le corps vitellin provient de la vésicule germinative. Les éléments chromatiques libres que renferment, à une certaine période, les ovules de Scorpène, ont une semblable origine. Mais là s'arrête l'analogie. En effet, pour les savants français, le corps vitellin serait constitué par de la substance nucléolaire; dans les ovules de Scorpène, du moins dans ceux où se fait l'élimination, les nucléoles, qui se présentent d'ailleurs avec l'aspect de nucléoles plasmatiques, ne prennent aucune part au processus; seuls les filaments de la charpente ou chromosomes sortent de la vésicule et pénètrent dans le vitellus.

Si les éléments éliminés et devenus libres de l'œuf

ovarien de Scorpène correspondent en réalité au corps vitellin d'autres ovules, l'hypothèse ingénieuse et séduisante de Henneguy, d'après laquelle ce dernier « est un organe ancestral qui, avec les éléments nucléolaires de la vésicule germinative, correspond au macronucléus des Infusoires, le micronucléus étant représenté par le réseau chromatique, prenant seul part aux phénomènes de la fécondation » (6, p. 35), cette hypothèse ne leur serait pas applicable. Mais j'ai hâte de le répéter : avant de rien affirmer à ce sujet, il serait indispensable de suivre plus avant l'ovogenèse de la Scorpène ; il serait désirable aussi de pouvoir contrôler, à l'aide des réactifs actuellement en usage, les faits sur lesquels j'ai cru utile d'attirer l'attention.

---

## BIBLIOGRAPHIE.

1. BALBIANI, *Sur l'origine du follicule et du noyau vitellin de l'œuf chez les Géophiles*. — *Zoologischer Anzeiger*, 1883, nos 155 et 156.
2. BLOCKMANN (Fr.), *Ueber die Metamorphose der Kerne in den Ovarialeiern und über den Beginn der Blastodermbildung bei den Ameisen*. — *Verhandl. d. naturh. medicin. Ver. Heidelberg. N. F.*, III, p. 243, 1884.
3. IDEM. *Ueber Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen*. Heidelberg, 1886.
4. BOVERI, *Zellenstudien*, Heft. 3. Iena, 1890.
- 4<sup>a</sup>. IDEM, *Befruchtung*, in *Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Fr. Merkel und R. Bonnet*, I Band, 1892, s. 586-485.
5. FOL (H.), *Sur l'origine des cellules du follicule et de l'ovule chez les Ascidiens*. — *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 28 mai 1883.

5<sup>a</sup>. HENKING (H.), *Ueber Reduktionsteilung der Chromosomen in den Samenzellen von Insekten.* — Internat. monatschr. f. Anat. u. Physiol., VII, 1890.

5<sup>b</sup>. IDEM, *Untersuchungen über die ersten Entwickelungsvorgänge in den Eiern der Insekten.* — II, Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. 81, 1891.

6. HENNEGUY (L.-F.), *Le corps vitellin de Balbiani dans l'œuf des vertébrés.* — Journal de l'Anat. et de la Physiol., 1895, n° 4 pp. 4-59, pl. I.

7. HERTWIG (OSKAR), *Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden.* — Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 56, Heft. 1, 1890, pp. 1-158, Taf. I-IV.

8. HIS (W.), *Untersuchungen über das Ei und die Eientwicklung bei Knochenfischen*, 1873.

9. JATTA (G.), *Sulle forme che assume il nucleo vitellino delle Asterie e di alcuni Ragni.* Napoli, 1882.

10. KORSCHELT (EUGEN), *Ueber die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellenelemente des Insekten-Ovariums.*

11. IDEM, *Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes.* — Spengel's Zoologische Jahrbücher, Bd. IV, 1. Heft, 1889, s. 1-154, Taf. I-VI.

12. LAMEERE (AUG.), *La réduction karyogamique dans l'ovogenèse.* — Bull. de l'Acad. roy. de Belgique. 5<sup>e</sup> série, tome XVIII, n° 12, pp. 712-714, 1889.

13. IDEM, *Recherches sur la réduction karyogamique.* Bruxelles, 1890.

14. LEYDIG (FRANZ), *Beiträge zur Kenntniss des thierischen Eies im unbefruchteten Zustande.* — Spengel's Zool. Jahrbüchern. Abth. f. Anat. u. Ontogenie der Thiere, Bd. III, 1888.

15. MAC LEOD (JULES), *Recherches sur la structure et le développement de l'appareil reproducteur femelle des Téléostéens.* — Archives de Biologie, vol. II, 1881, pp. 497-552, pl. XXIX et XXX.

16. RANSOM, *Observations on the Ovum of osseous Fishes.* Philos. Transactions, 1867, vol. 157, pars II, p. 440.

17. ROULE, *La structure de l'ovaire et la formation des œufs chez les*

*Phallusiadées.* — Comptes rendus de l'Acad. des sciences, 9 avril 1883.

18. RÜCKERT (J.), *Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern.* — Anat. Anz., VII Jahrg., 1892, n° 4 u. 5, s. 107-158.
19. SCHARFF (ROBERT), *On the intra-ovarian Egg of some osseous Fishes.* — Quarterly Journal of microscopical Science, 1888, Vol. XXVIII, N. S., pp. 55-74, pl. V.
20. STUHLMANN (FRANZ), *Die Reifung des Arthropodeneies nach Beobachtungen an Insekten, Spinnen, Myriapoden und Peripatus.* — Berichten der Naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. B., Bd. I (1886), s. 101, Taf. V-X.
21. IDEM, *Zur Kenntniss des Ovariums der Aalmutter (Zoarcæ viviparus Cuv.)* — Abhandl. aus dem Gebiete der Naturwissenschaften. Hamburg, 1887.
22. VAN BAMBÉKE (Cn.), *Contributions à l'histoire de la constitution de l'œuf.* — I *Rapport médiat de la vésicule germinative avec la périphérie du vitellus.* — Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, 52<sup>e</sup> année, 1885; 5<sup>e</sup> série, t. VI, n° 12; et Archives de Biologie, t. IV.
23. VAN BENEDEK (ÉD.) et JULIN (Cn.), *La spermatogenèse chez l'Ascaride mégalocéphale.* — Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, 5<sup>e</sup> série, VII, 1884.
24. WEISMANN (A.) und ISHIKAWA (C), *Ueber die Paracopulation im Daphnidenci sowie über Reifung und Befruchtung desselben.* — Spengel's Zool. Jahrb. — Abth. f. Anat. u. Ontogenie, Bd. IV, 4. Heft, 1889, s. 455-496, Taf. VII-XIII.
25. WILL. (L.), *Ueber die Entstehung des Dotters und des Epithelzellen bei den Amphibien und Insecten.* — Zool. Anzeiger, Bd. VII, 1884.
26. IDEM, *Bildungsgeschichte und morphologischer Werth des Eies von Nepa cinerea und Notonecta glauca.* — Zeitschr. f. Wiss. Zool., Bd. 41, 1885.
27. IDEM, *Oogenetische Studien. I. Die Entstehung des Eies von Colymbetus fuscus L.* — Ebenda, Bd. 43, 1886.

## EXPLICATION DES PLANCHES.

---

Toutes les figures sont dessinées à la chambre claire, à l'aide du système à sec (5 mm. ; ouverture mm. 0.95) et de l'oculaire compensateur 6 de Zeiss. — Les détails ont été contrôlés avec l'immersion homogène de 1.40 d'ouverture.

### PLANCHE I.

Fig. 1-4. — Jeunes ovules dans lesquels on ne constate pas d'élimination.

Fig. 5. — Élimination typique. Tigelle incurvée terminée par un petit amas chromatique en forme de larme ou de lame de lancette.

Fig. 6. — Même mode d'élimination en *t*; *h*, élimination en forme d'haltère; *e. p.*, espace périvésiculaire.

Fig. 7. — Élimination typique dans l'ovule *a*; dans l'ovule *b*, légère modification de la forme typique.

Fig. 8. — Légère modification de la forme typique en *t*; en *c*, larmes ou lames conjuguées; *l*, modification de ce type; *e. p.*, espace périvésiculaire.

Fig. 9. — *c*, élimination sous forme de larmes conjuguées.

Fig. 10. — En *t*, élimination typique; *f*, élimination fungiforme; *e. p.*, espace périvésiculaire.

Fig. 11. — *f*, élimination fungiforme; *e. p.*, espace périvésiculaire.

Fig. 12. — *p*, élimination sous forme de filament tortillé.

Fig. 13. — Forme déviée de la forme typique.

Fig. 14. — *m*, élimination en forme de massue incurvée.

Fig. 15. — Forme déviée de la forme typique.

Fig. 16. — Idem.

Fig. 17 — *m*, couche palléale avec prolongement conique renfermant un filament chromatique éliminé; *e. p.*, espace périvésiculaire.

Fig. 18. — *r*, forme d'élimination déviée de la forme typique; *n*, masse chromatique sphérique séparée de la vésicule germinative et entourée d'une zone plasmique distincte du vitellus ambiant.

Fig. 19. — Formes déviées.

Fig. 20 — Ovule à vitellus périphérique homogène; *m*, couche palléale; *c. p.*, espace périvésiculaire.

## PLANCHE II.

Fig. 21. — *m*, manteau ou couche palléale; *c*, son prolongement conique avec amas plus chromatiques; *c. p.*, espace périvésiculaire et son diverticule conique.

Fig. 22. — *c*, prolongement conique avec amas plus chromatiques; *c. p.*, espace périvésiculaire avec diverticule entourant le prolongement conique; *n*, masse chromatique séparée de la vésicule.

Fig. 23. — *n*, petite masse chromatique non reliée à la vésicule germinative, située dans la partie périphérique de *a*, anneau vitellin plus dense et plus coloré.

Fig. 24. — *a*, anneau vitellin plus coloré et plus dense, renfermant en *n* quelques amas chromatiques.

Fig. 25. — *a* et *n*, comme dans l'ovule qui précède.

Fig. 26. — *n*, deux petits amas chromatiques en forme de bâtonnets ou de virgules, parallèlement placés et entourés d'une zone plasmique plus dense et plus colorée.

Fig. 27. — *m*, élimination en forme de masse; *c*, élimination en forme de chapelet; *c. p.*, espace périvésiculaire.

Fig. 28. — *n*, deux amas chromatiques en forme de bâtonnets ou de virgules, parallèles, et entourés d'une zone plasmique plus dense et plus colorée.



Fig. 1.



Fig. 3.

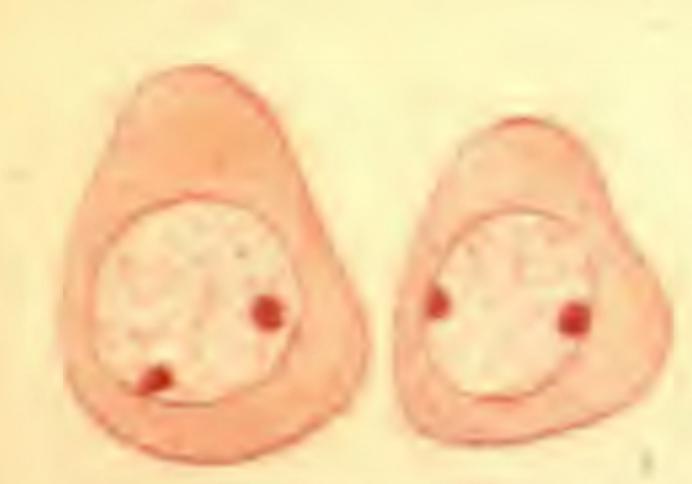


Fig. 2.



Fig. 4.

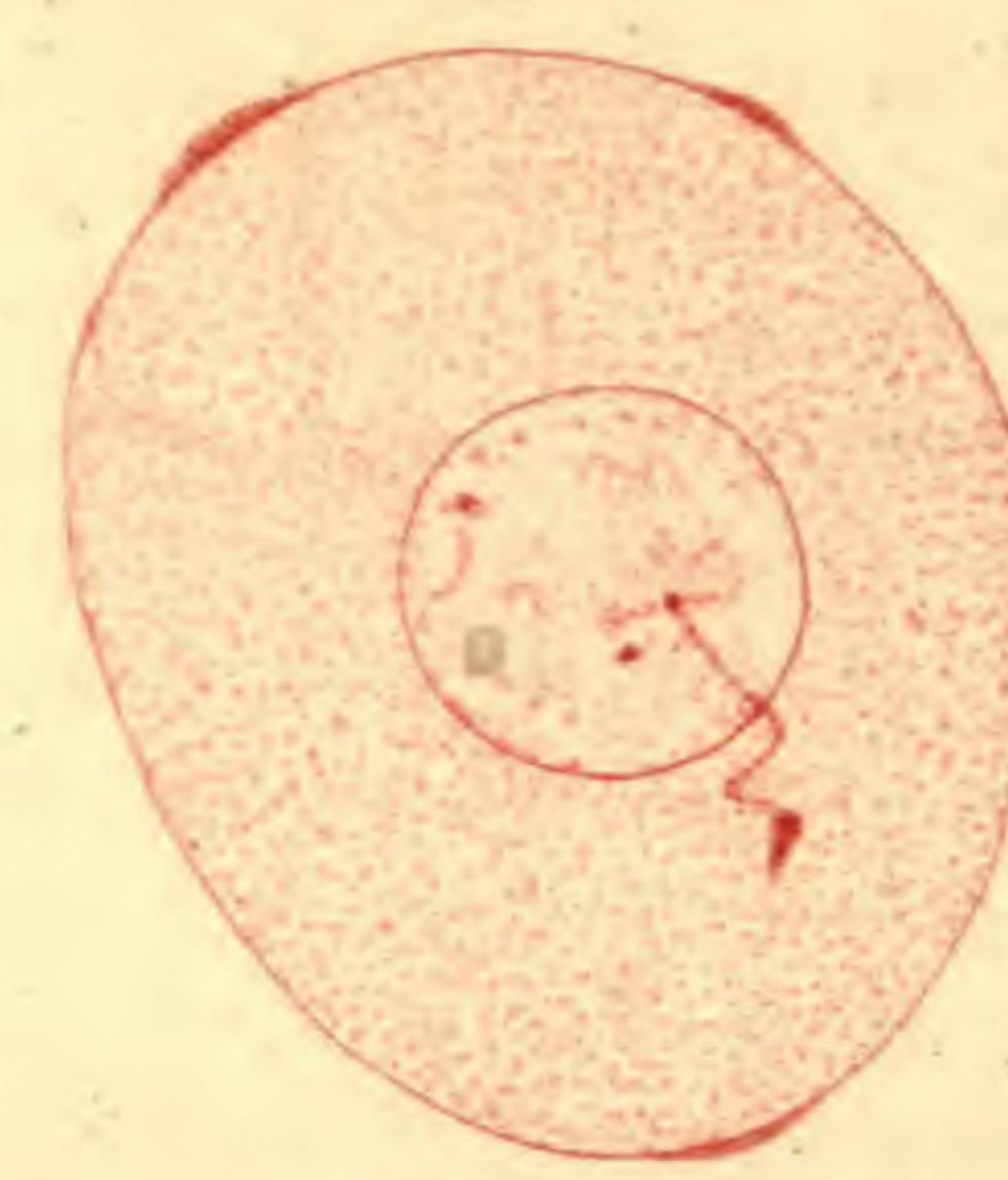


Fig. 5.

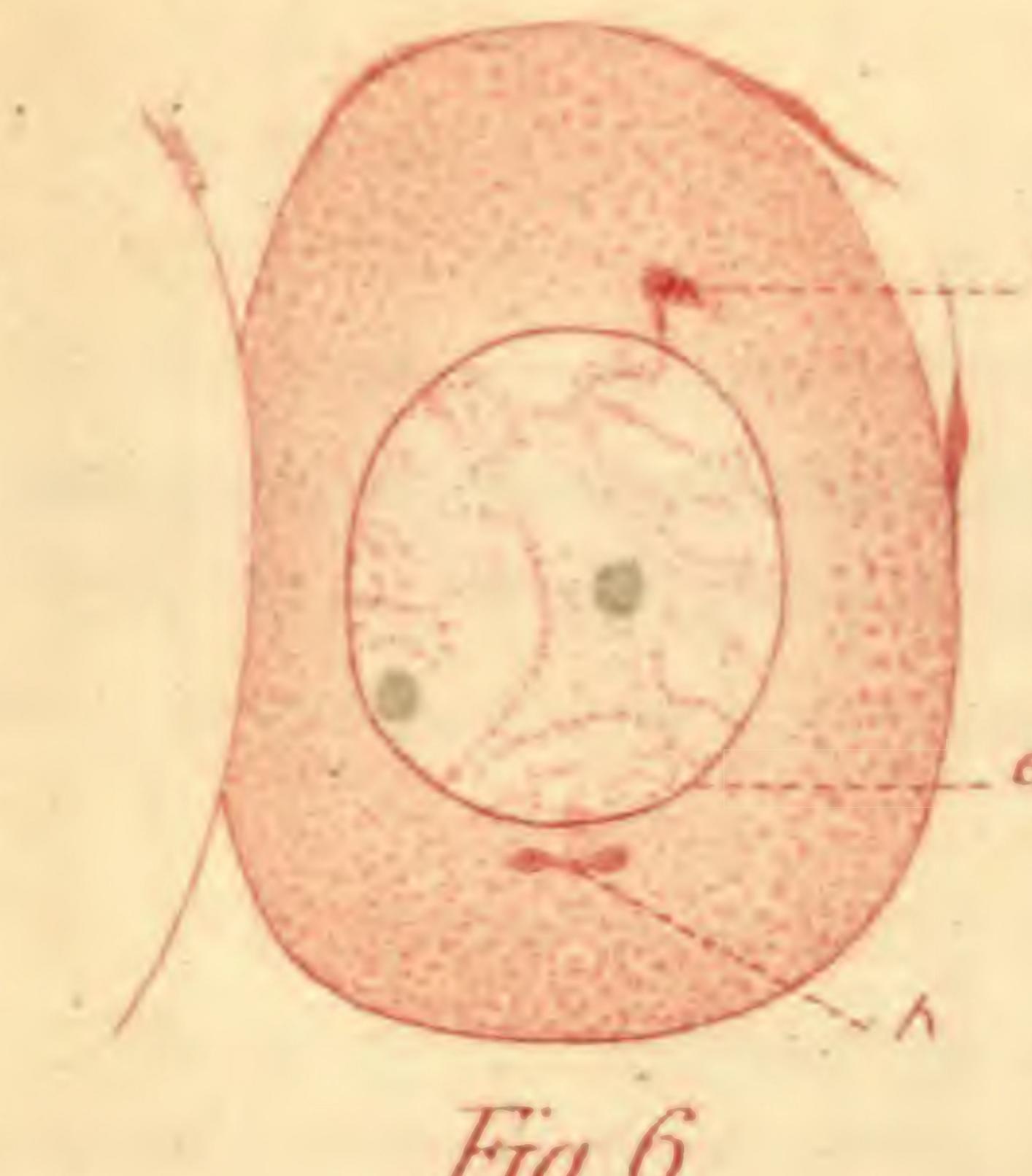


Fig. 6.



Fig. 7.

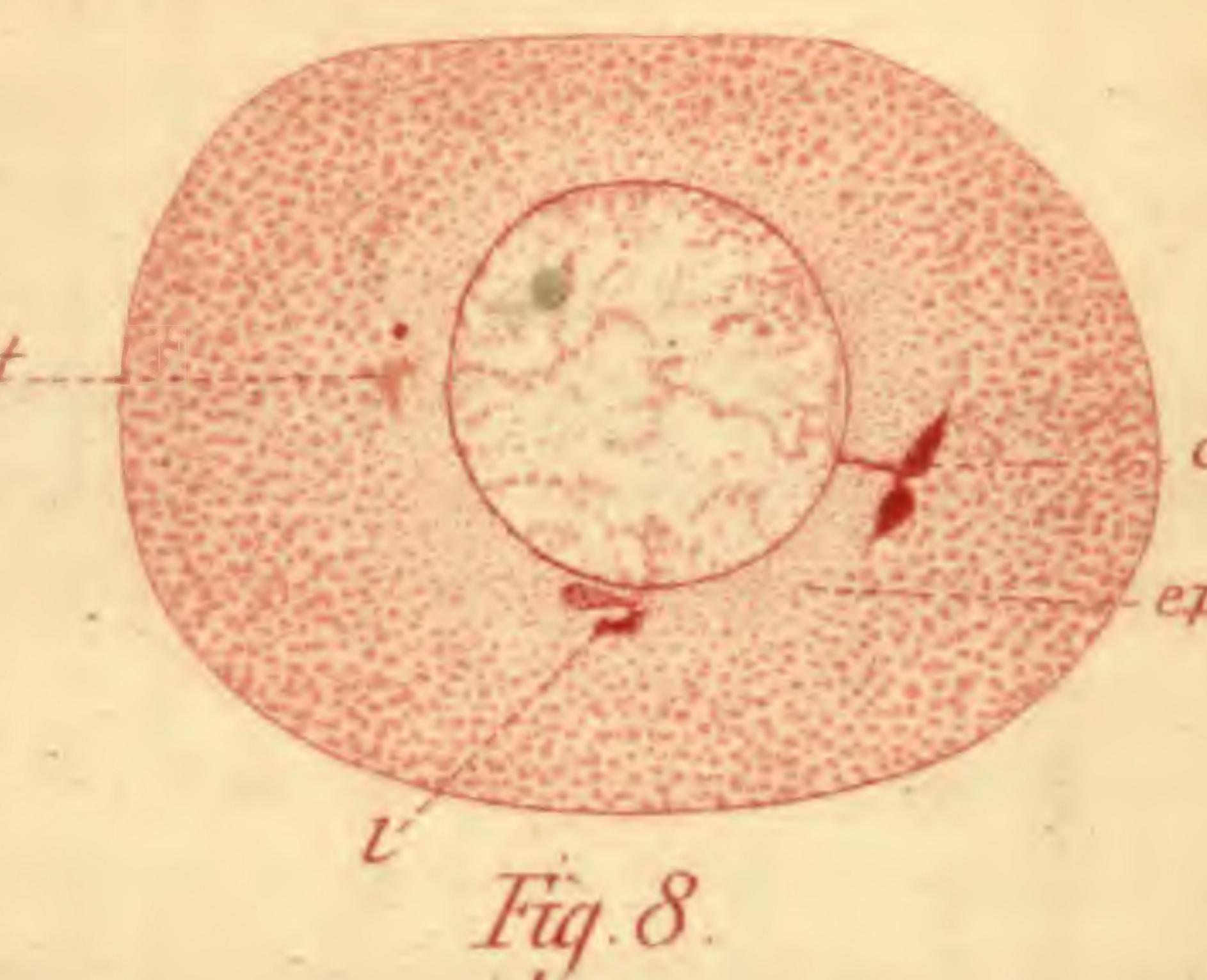


Fig. 8.



Fig. 9.

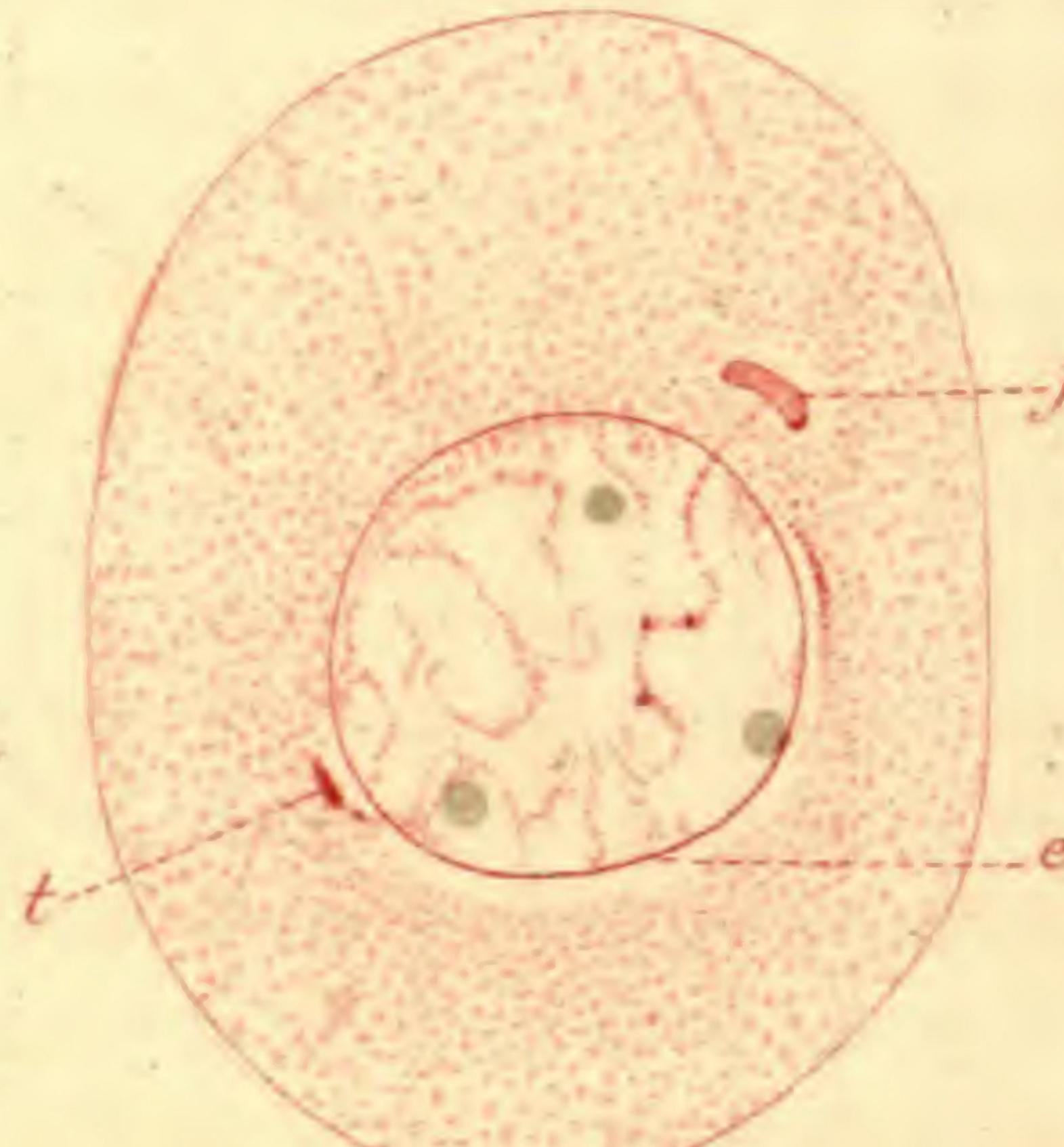


Fig. 10.



Fig. 11.



Fig. 12.



Fig. 13.

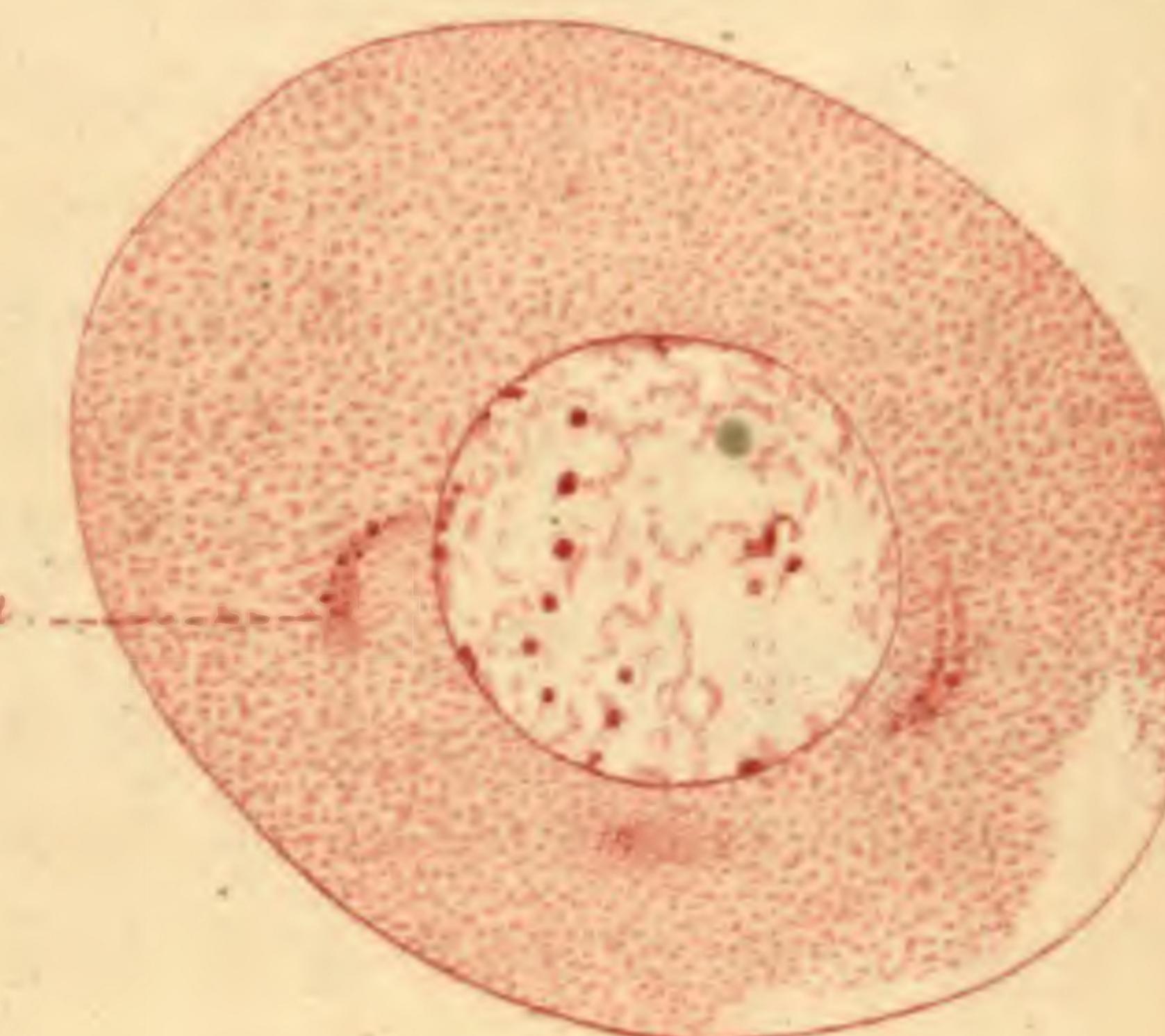


Fig. 14.

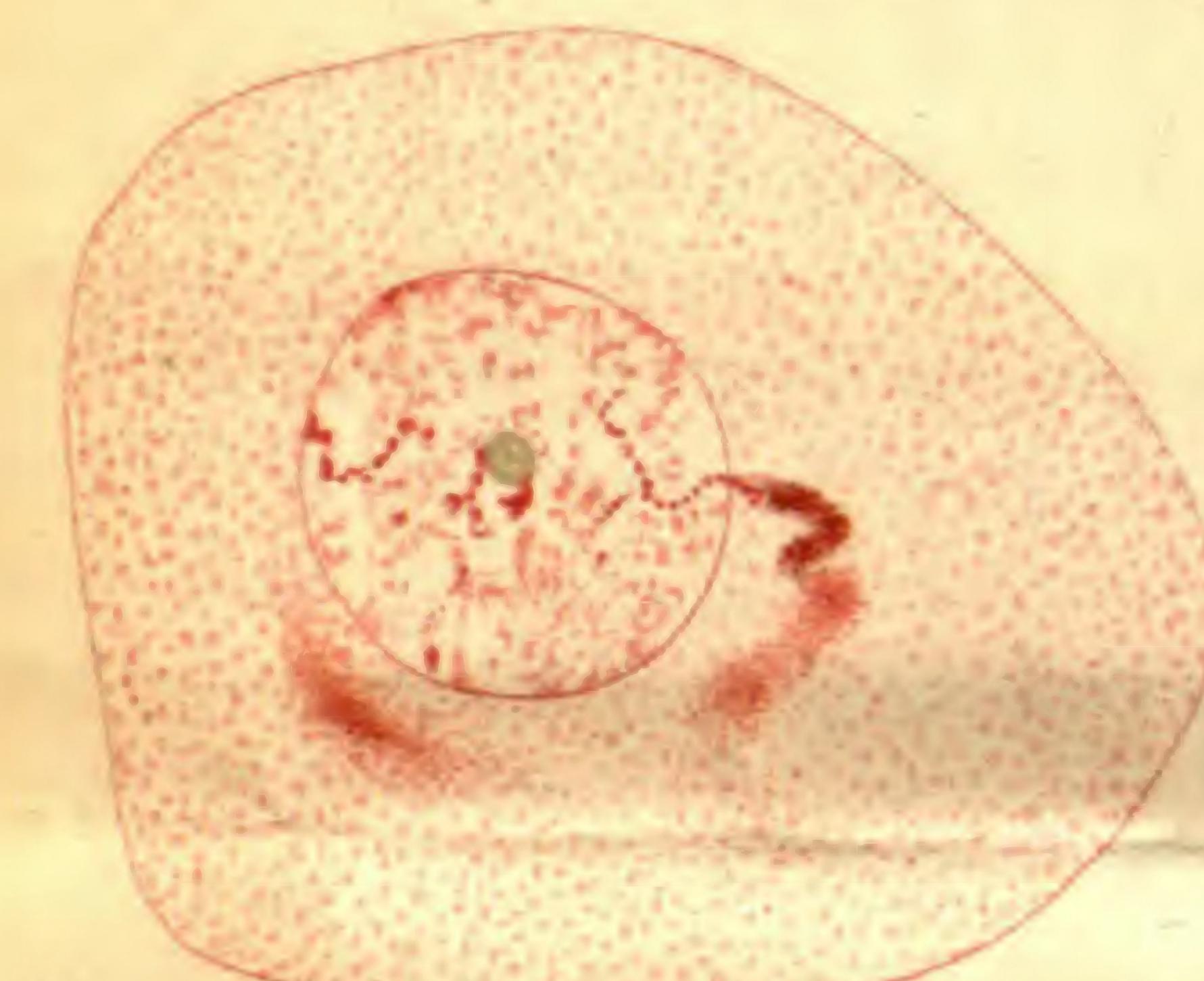


Fig. 15.

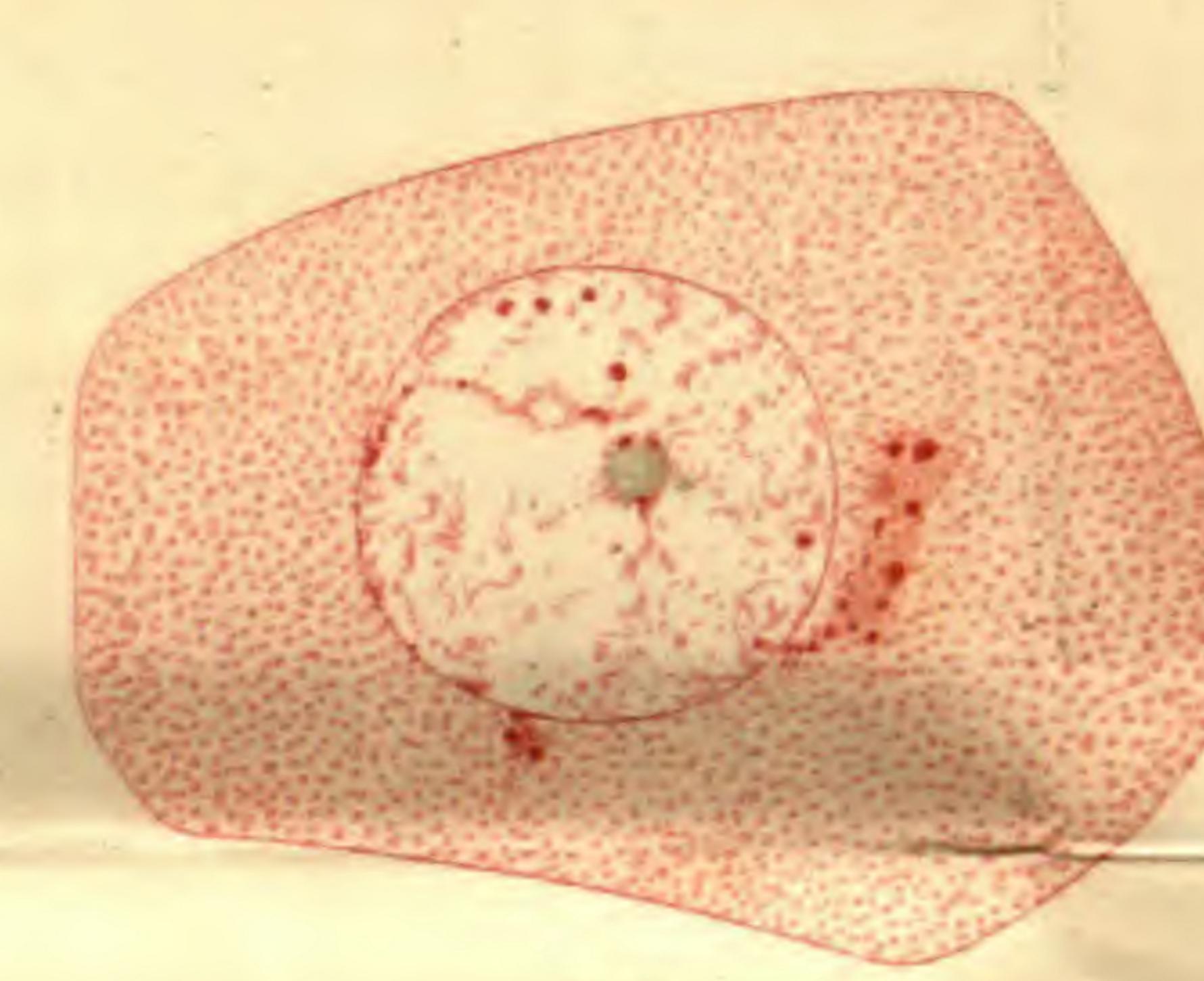


Fig. 16.



Fig. 17.

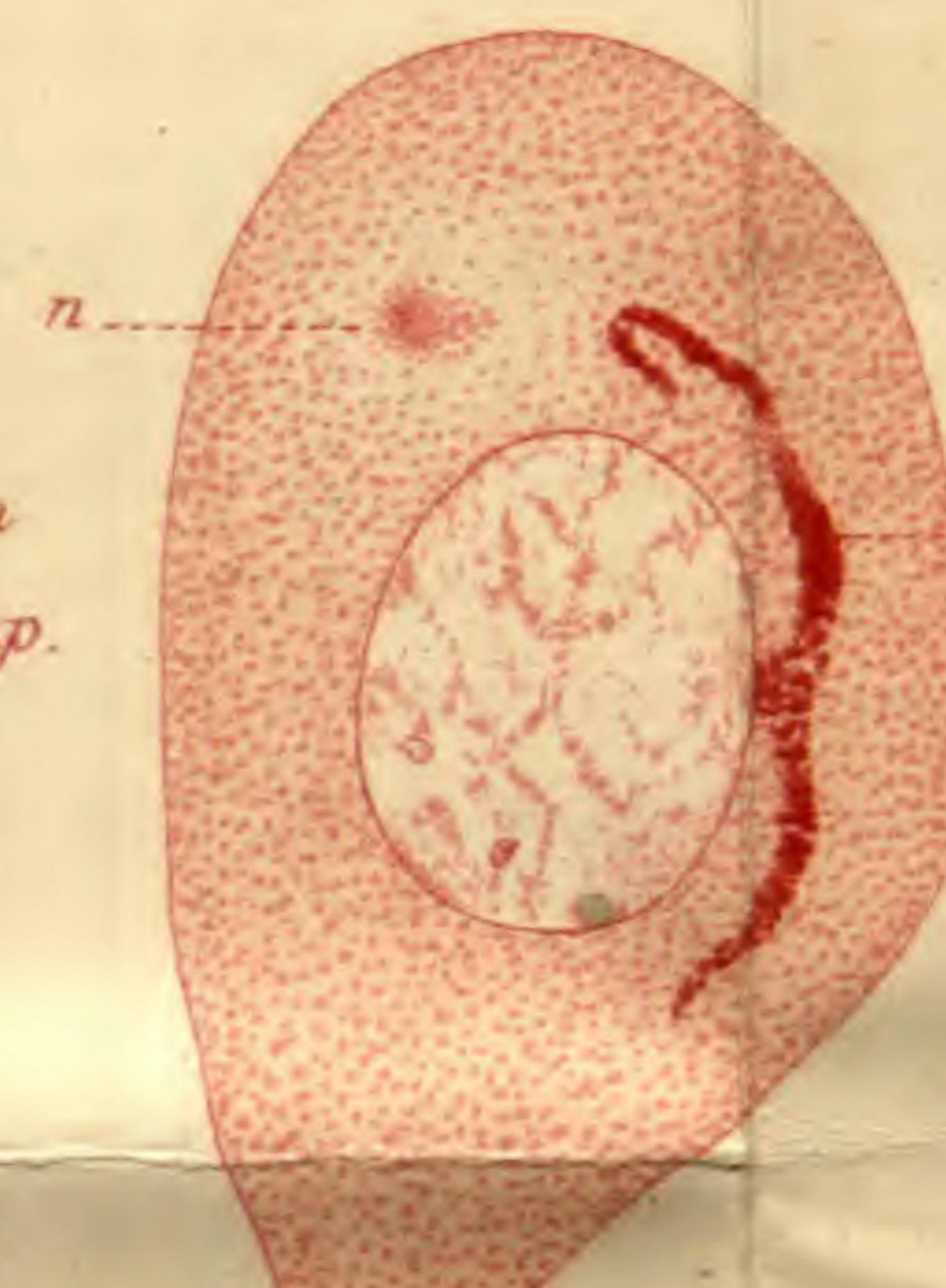


Fig. 18.

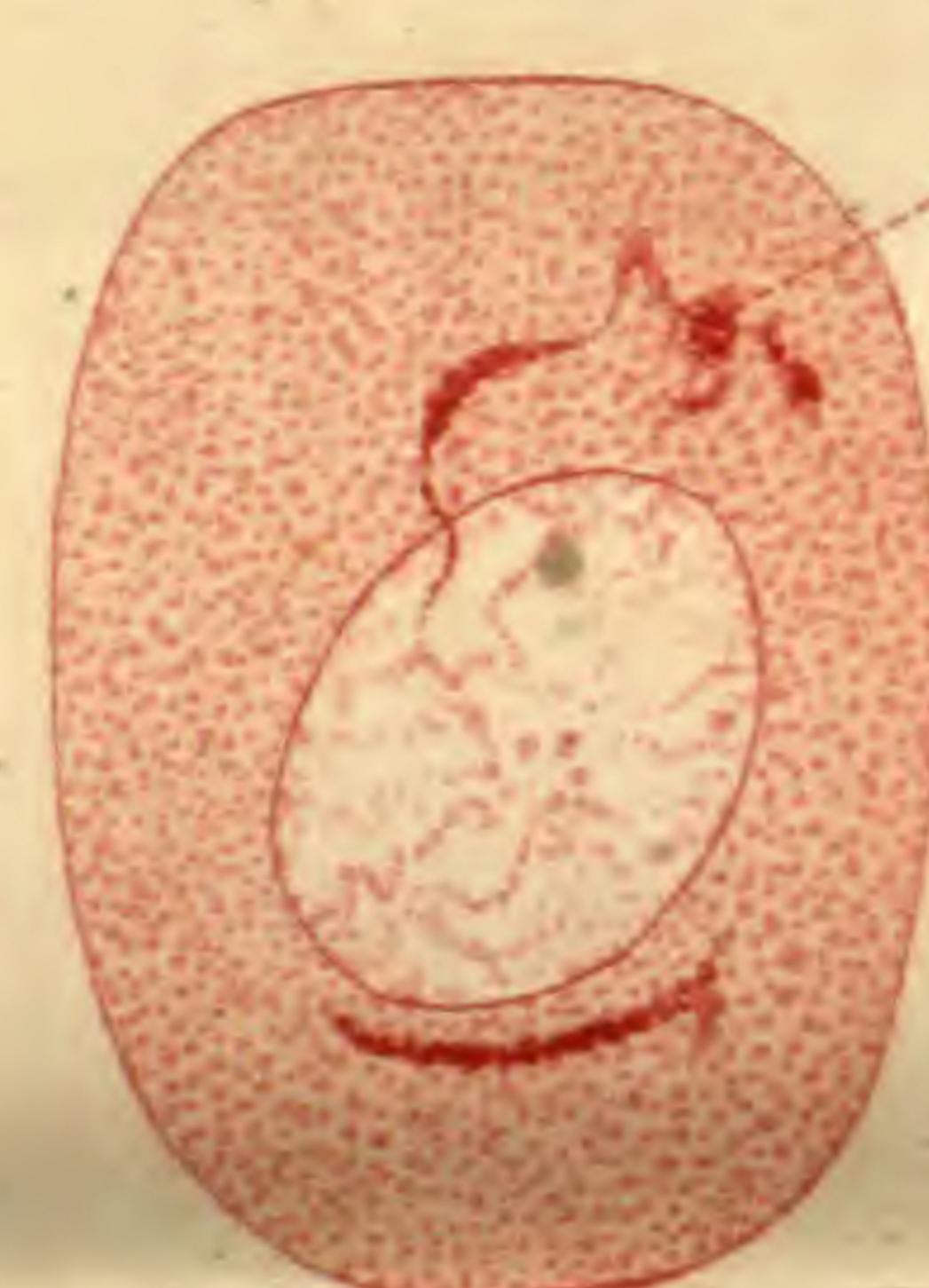


Fig. 19.

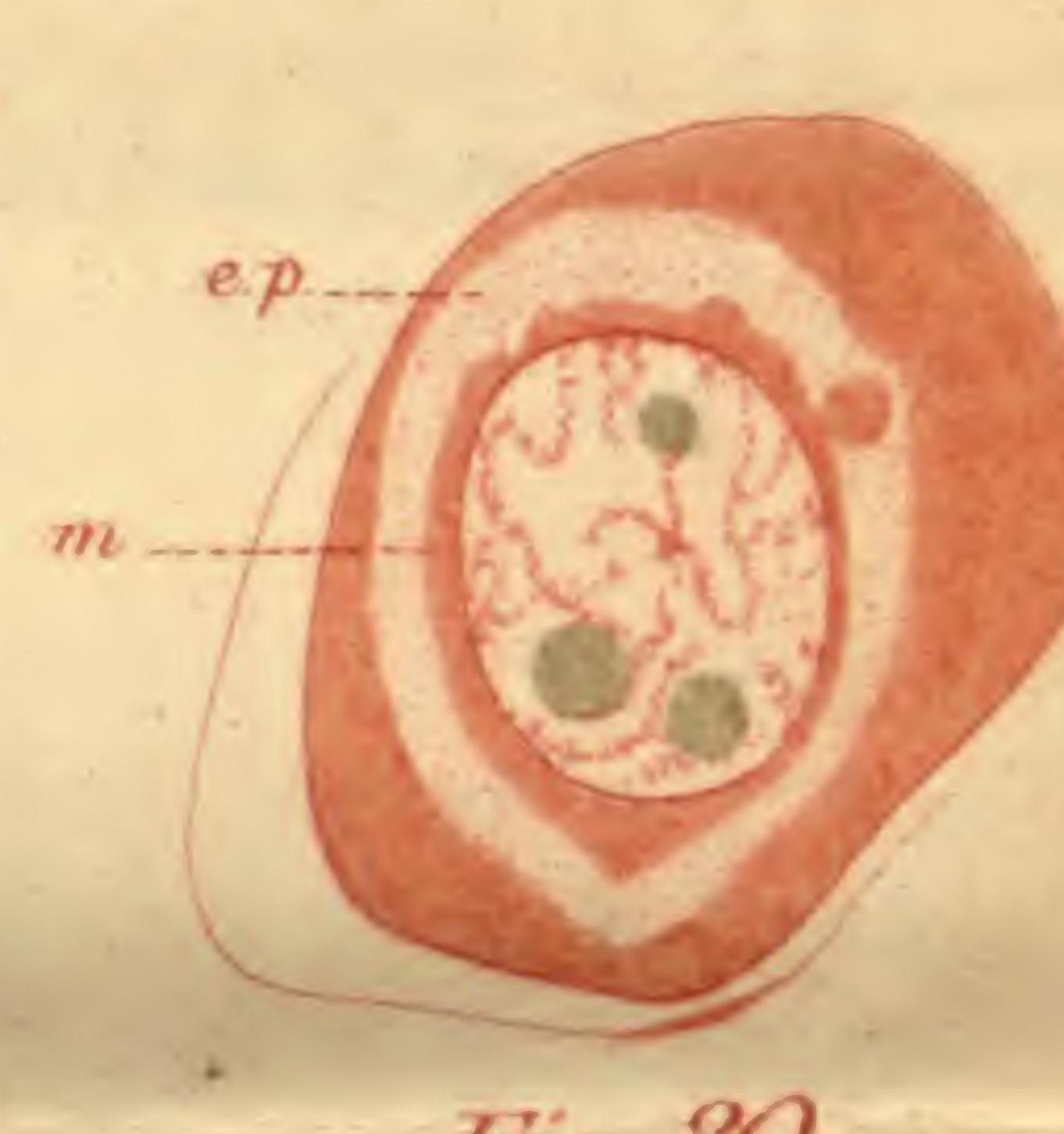


Fig. 20.

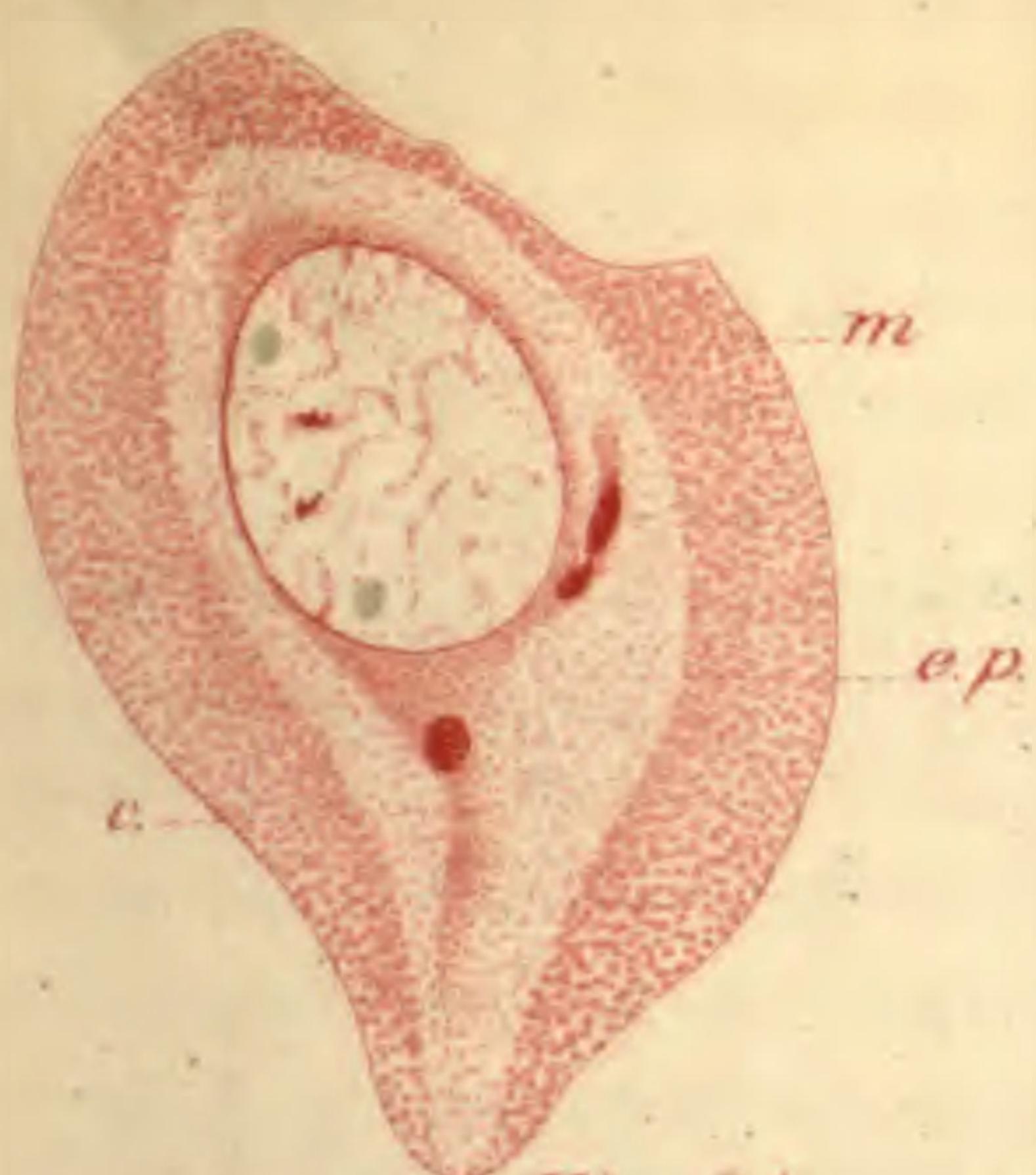


Fig. 21.

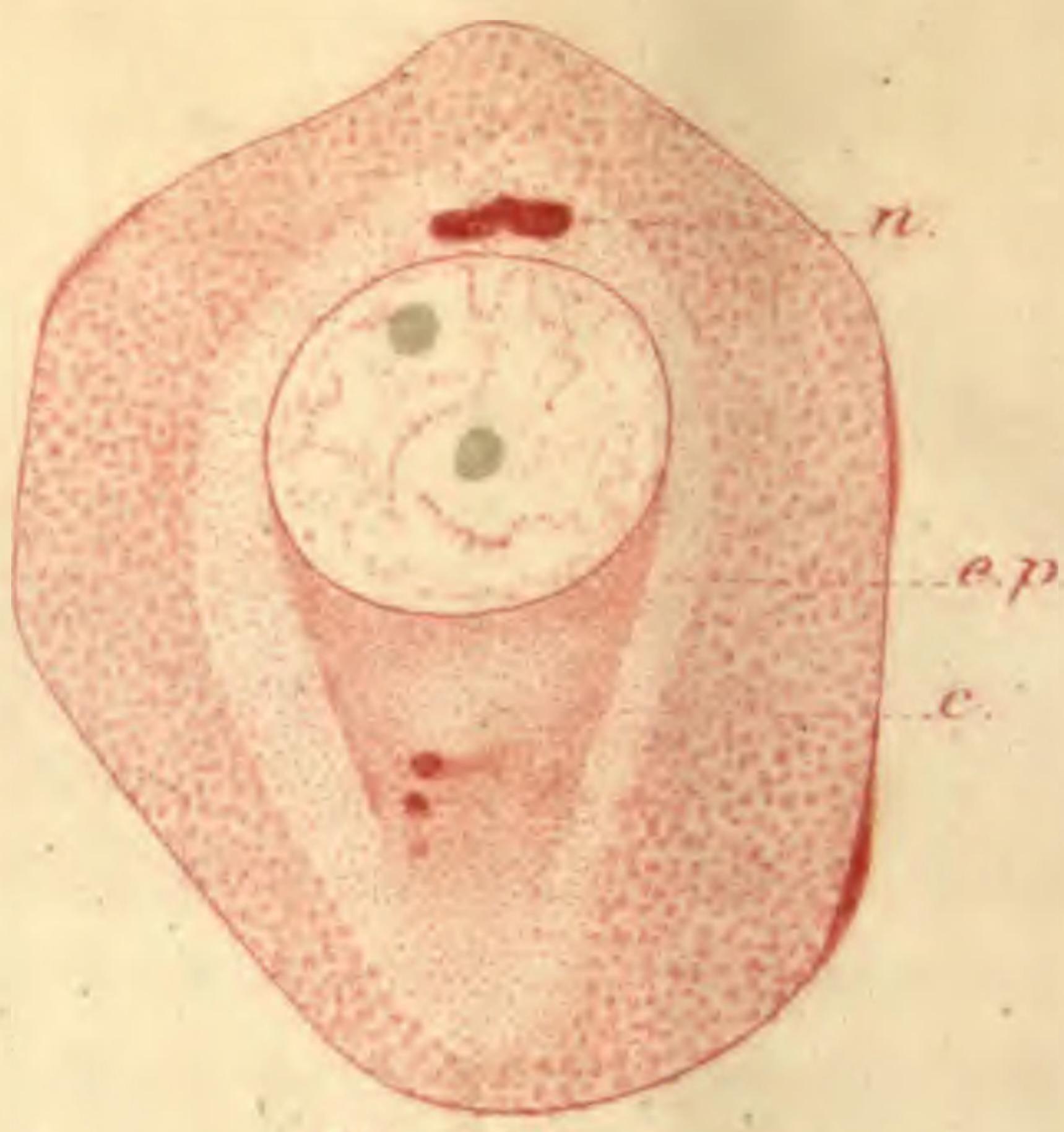


Fig. 22.



Fig. 23.

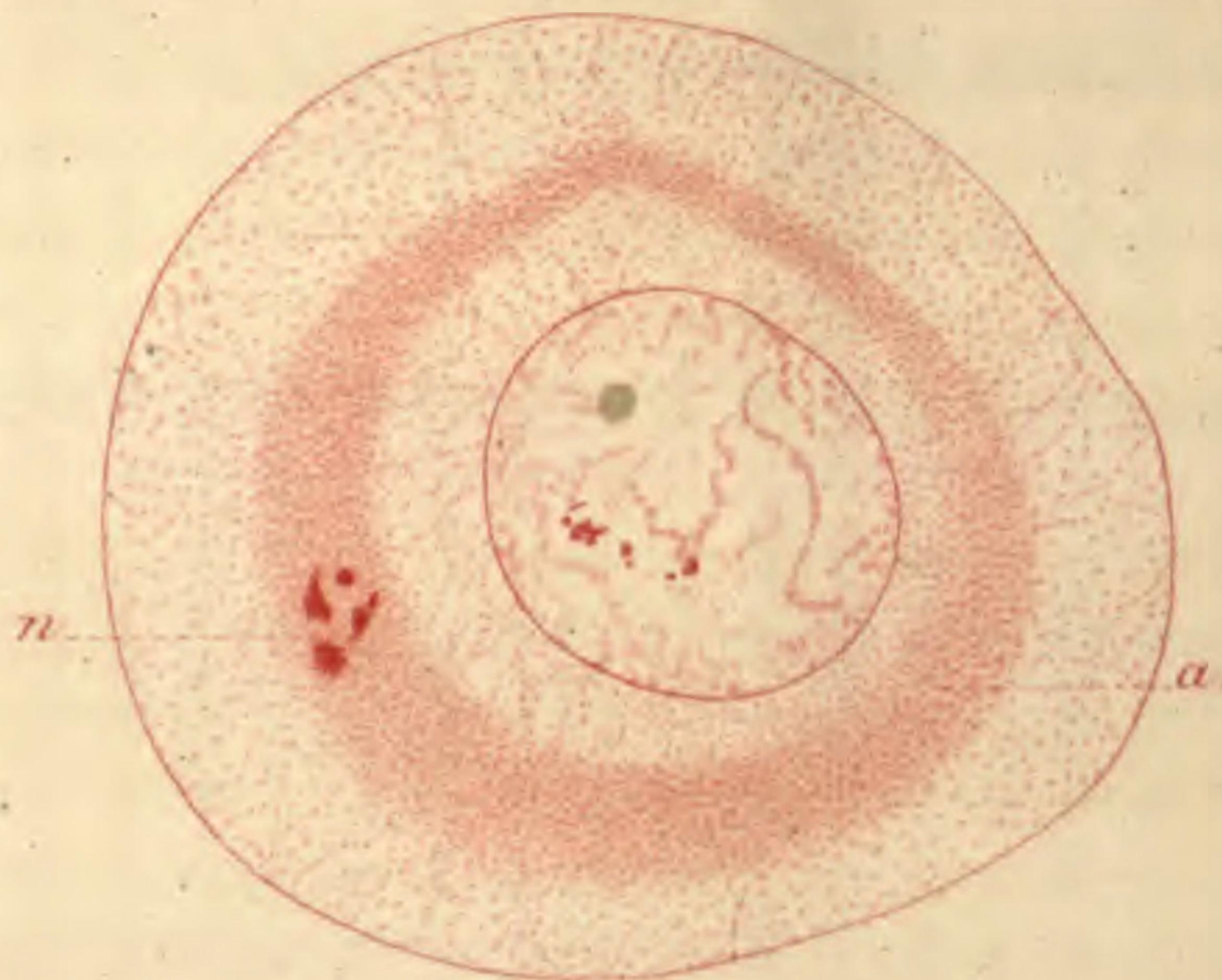


Fig. 24.



Fig. 25.



Fig. 26.

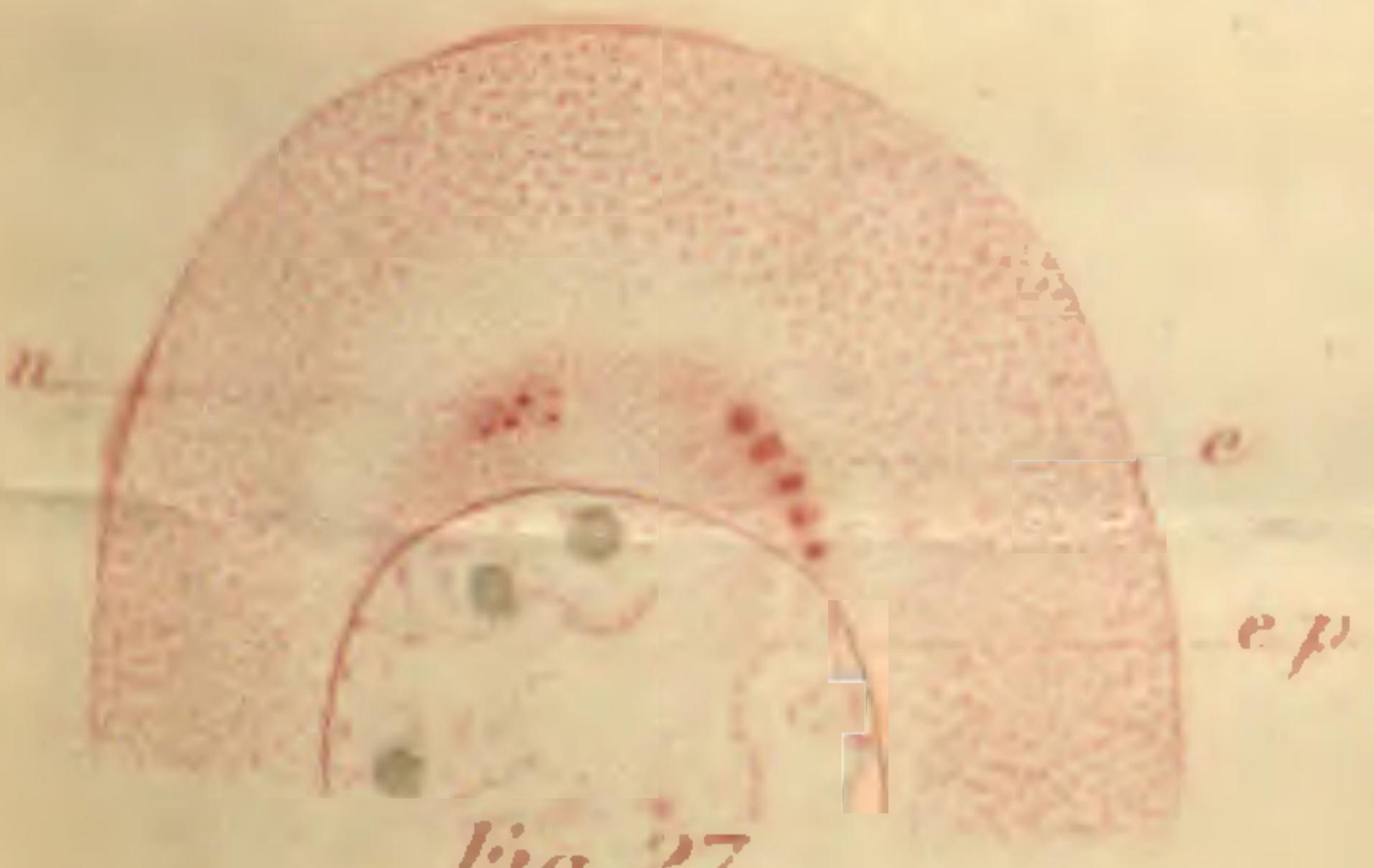


Fig. 27.

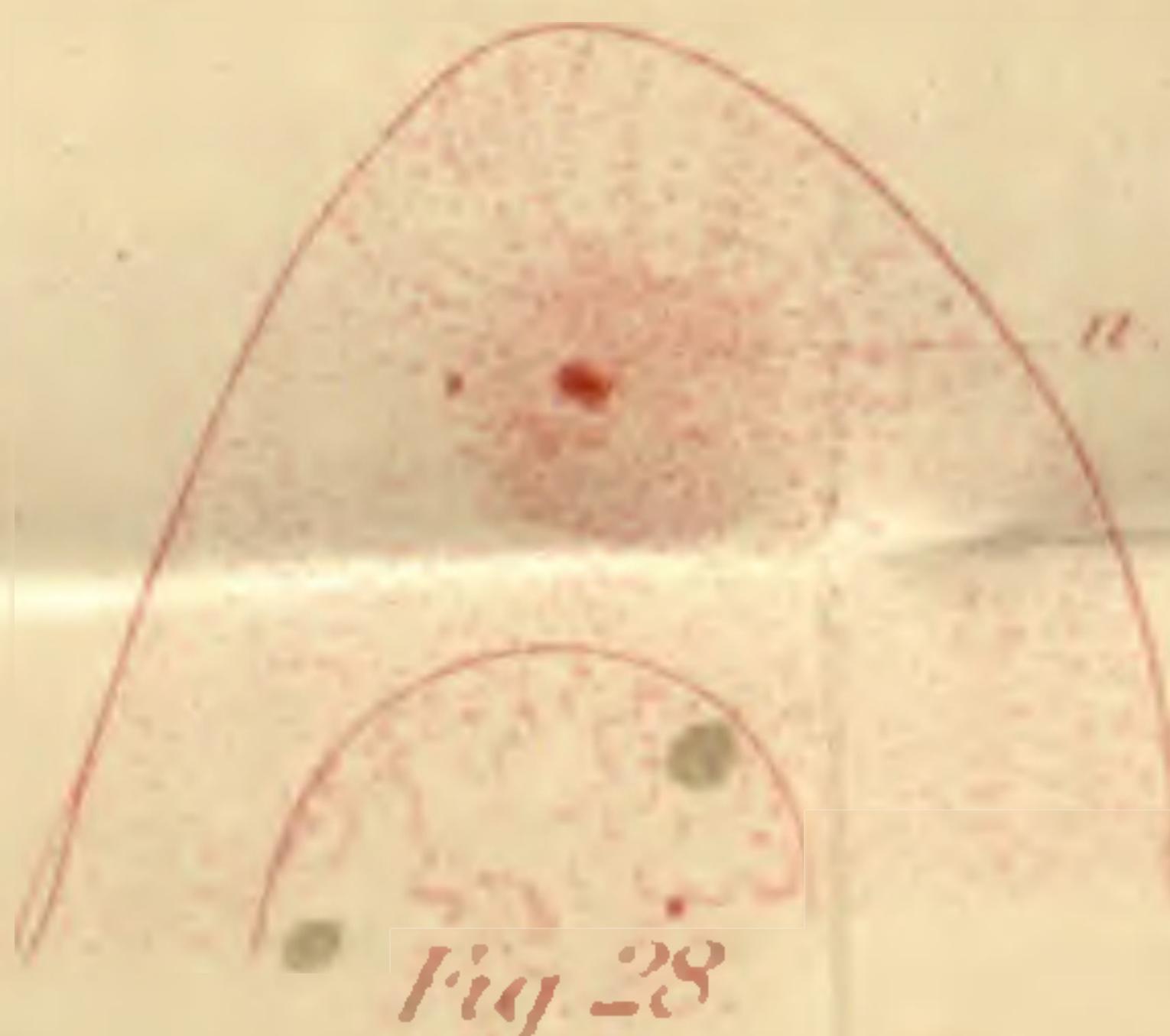


Fig. 28.