

Bibliothèque numérique

medic@

**Gilis, Paul. - Prolifération de la cellule
par karyokinèse**

1886.

***Paris : Adrien Delahaye et
Émile Lecrosnier, éditeurs***

Cote : 90975



Licence ouverte. - Exemplaire numérisé: BIU Santé
(Paris)

Adresse permanente : [http://www.biusante.parisdescartes
.fr/histmed/medica/cote?90975x1886x09x04](http://www.biusante.parisdescartes.fr/histmed/medica/cote?90975x1886x09x04)

PROLIFÉRATION DE LA CELLULE

PAR

La KARYOKINÈSE

ASSAULT
FEBRE
GILIS
GILVARD
LABOUE
NICOLAS
POURIER
QUEN
RENE
RODET
TARIN
VARIOT

HABROU
KABAS

PARIS

ADRIEN DELAUNAY, 11, RUE DE LA HARPE, 11

1888

1888

CONCOURS D'AGRÉGATION

SECTION D'ANATOMIE, DE PHYSIOLOGIE ET D'HISTOIRE NATURELLE

Membres du Jury :

Président : M. BÉCLARD, *Doyen de la Faculté.*

Juges : MM. SAPPEY.

CORNIL.

MATHIAS DUVAL.

PLANCHON, de Montpellier.

BOUCHARD, de Bordeaux.

TOURNEUX, de Lille.

MAREY, de l'Académie de Médecine.

Ch. RICHET, Secrétaire.

Candidats :

ANATOMIE, PHYSIOLOGIE

ASSAKY.

FERRÉ.

GILIS.

GUINARD.

JABOULAY.

NICOLAS.

POIRIER.

PRINCETEAU.

QUENU.

RENÉ.

RODET.

TAPIE.

VARIOT.

HISTOIRE NATURELLE

BARROIS.

NABIAS.

CONCOURS D'AGRÉGATION

SECTION D'ANATOMIE, DE PHYSIOLOGIE ET D'HISTOIRE NATURELLE

INTRODUCTION

PROLIFÉRATION DE LA CELLULE

PAR

KARYOKINÈSE

PAR

Le Docteur PAUL GILIS

Chef des travaux anatomiques (Suppléance 1884-1886)
Prosecteur à la Faculté de Montpellier
Ancien interne des Hôpitaux
Ancien aide de médecine opératoire
Lauréat de la Faculté



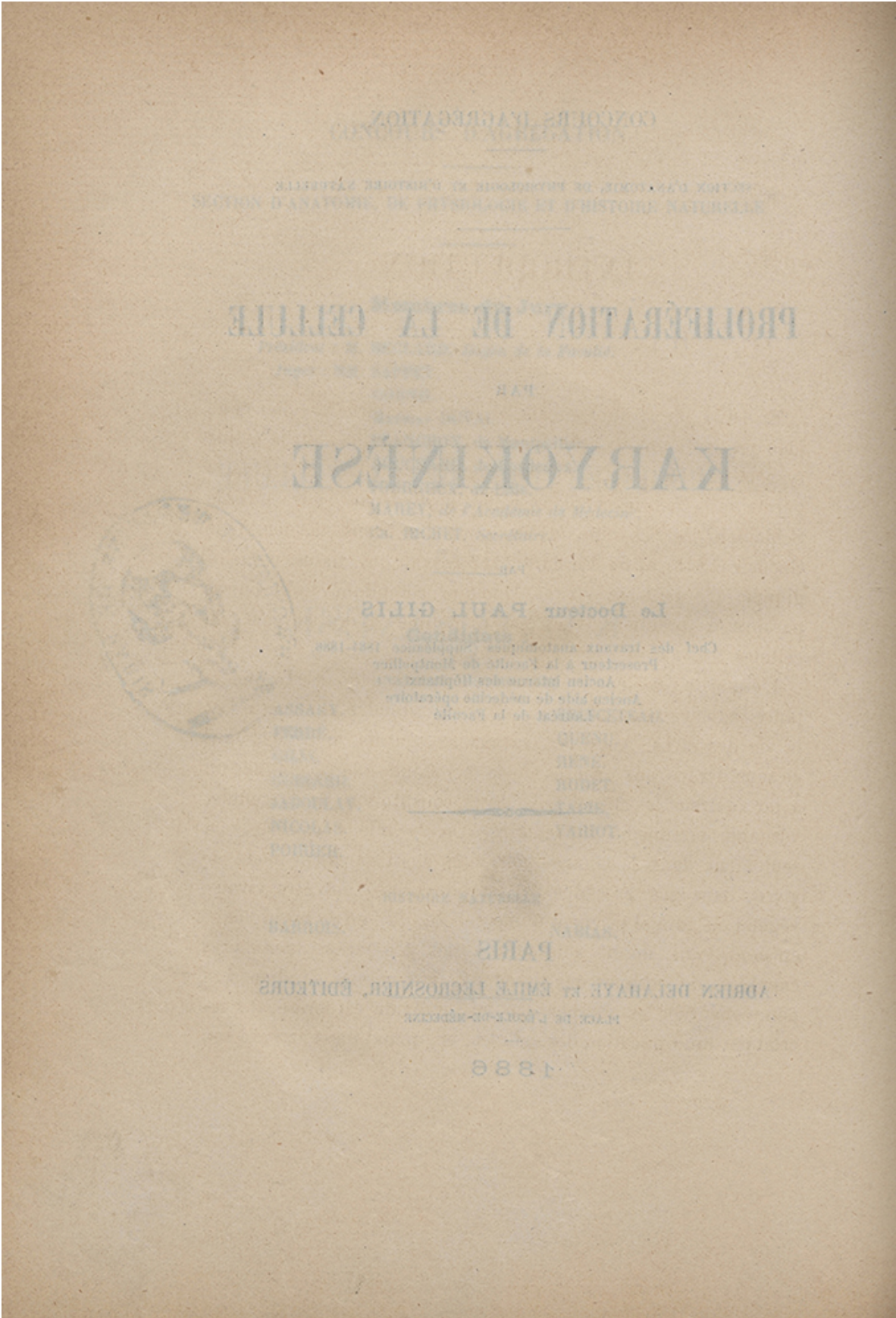
PARIS

ADRIEN DELAHAYE ET ÉMILE LECROSNIER, ÉDITEURS

PLACE DE L'ÉCOLE-DE-MÉDECINE

1886

0 1 2 3 4 5 (cm)



INTRODUCTION

En 1824, un savant français, Dutrochet, émit le premier cette idée que les animaux et les végétaux sont organisés sur le même type et que tout dérive évidemment de la cellule. Ce fut là le germe de la théorie cellulaire édifiée surtout par les travaux de Schleiden, de Schwann (1839) pour les tissus normaux, de Goodsir (1845) et de Virchow (1859) pour les tissus pathologiques. L'organisme vivant, quelque compliqué qu'il puisse paraître à première vue, est réductible à un agrégat de cellules.

L'étude de cet élément cellulaire devenait donc d'une importance majeure pour pénétrer, pour comprendre la structure et la vie des êtres. Aussi les travaux se sont-ils multipliés dans ce sens. Grâce aux progrès de la technique microscopique, on a pu analyser les fins détails de la constitution de la cellule, véritable organisme élémentaire. On l'a mieux connue, non seulement dans sa composition, mais aussi dans son mode de vivre, dans ses procédés de reproduction. Tout être vivant, végétal ou animal provient d'une cellule, qui, en se multipliant, en *proliférant*, donne naissance à des générations cellulaires capables de former des tissus qui eux-mêmes se disposent pour constituer les organes. Quand l'individu est formé, il s'accroît par multiplication des cellules, et, quand il est arrivé à son

complet développement, il conserve encore son intégrité organique par prolifération cellulaire. Car, au milieu de l'organisme vivant, il se produit à chaque instant des morts cellulaires nombreuses. Ainsi la prolifération cellulaire domine la génèse, l'accroissement et la conservation de tout être. Son étude est un chapitre d'embryogénie générale indispensable pour comprendre le développement des tissus et des organes ; la biologie cellulaire doit être la base de la biologie organique et individuelle.

Comment se fait cette prolifération ? On n'admet plus aujourd'hui la formation libre des cellules. Une cellule provient toujours d'une cellule, mais ce phénomène peut s'opérer de deux façons. Dans le premier mode, le noyau de la cellule s'étrangle sans présenter d'autres modifications, puis le corps cellulaire se segmente à son tour : c'est la *division directe*. Dans le second mode, la division cellulaire est précédée de métamorphoses nucléaires. Le noyau présente des mouvements, et l'on voit apparaître dans son épaisseur des figures constituées par des filaments ; il s'agit ici d'un processus beaucoup plus compliqué que l'on désigne par l'expression de *division indirecte*.

Le premier procédé ne se manifeste que sur un nombre restreint de cellules. On l'admet encore dans les leucocytes, dans les cellules parenchymateuses âgées des végétaux, dans diverses algues (Schmitz)... etc. Mais en somme, tous les jours, on restreint son importance et on limite ses manifestations au bénéfice de la division indirecte. Celle-ci préside à la prolifération du plus grand nombre des cellules. De découverte récente, elle a été très étudiée dans ces dernières années et c'est encore un sujet à l'étude.

On a aussi désigné ce procédé de division par le mot de karyokinèse (κάρυον (noyau), κίνησις (mouvement), à cause des métamorphoses et des mouvements du noyau. C'est ce procédé dont nous devons tracer l'histoire.

Avant d'entrer dans le cœur de notre sujet, avant de décrire la cellule en voie de prolifération, il nous semble utile de donner une idée succincte de la cellule et surtout du noyau à l'état de repos ou statique. Les éléments constitutifs de ce corps élémentaire étant connus, il nous sera plus aisé d'en suivre les métamorphoses. Ce sera la première partie de ce travail.

Nous décrirons ensuite d'une manière générale les figures successives que présente le noyau et qui méritent plus spécialement le nom de figures karyokinétiques. Quand nous aurons vu le noyau se diviser, nous dirons comment se divise le corps de la cellule. Cette étude fera l'objet de la seconde partie.

Dans la dernière partie de notre travail nous examinerons ce que la karyokinèse présente de spécial chez les végétaux, dans les œufs des animaux, dans les cellules des tissus des Méta-zoaires, chez les Protozoaires et nous essayerons de tirer de cette étude quelques considérations générales sur la nature et le caractère du processus (1).

Qu'il me soit maintenant permis d'exprimer ici ma gratitude à tous ceux qui, de près ou de loin, m'ont aidé pendant cette période de travail. Je me fais un devoir et un plaisir de remercier en particulier MM. Lannegrâce, Carrieu, Retterer qui m'ont rendu facile la connaissance de la littérature étrangère sur la question, et enfin M. Henneguy en qui j'ai trouvé un conseiller aussi précieux que bienveillant.

(1) Pour les ouvrages cités, voir l'index bibliographique. Quand le même auteur a plusieurs travaux nous les désignons dans notre texte par les lettres (a), (b)... etc. placées à côté du nom.

PREMIÈRE PARTIE

LA CELLULE A L'ÉTAT DE REPOS

CHAPITRE I^{er}

Notions générales sur la cellule

La cellule nous apparaît aujourd'hui dans un état de complication que ne soupçonnaient pas les premiers anatomistes qui l'ont étudiée. Elle fut découverte dans les plantes en 1665 par Robert Hooke; mais l'importance de cet élément ne fut bien comprise que par Marcello Malpighi, de Bologne, qui l'appela *utricule*, par Nehemia Grew et Leeuwenhock qui la désignaient sous le nom de *vésicule*. Le mot *cellule* n'a été employé qu'en 1800 par Brisseau-Mirbel.

Pour ces premiers observateurs les cellules étaient des vessies, ayant une membrane propre et remplies d'un liquide homogène. Cette notion se maintint pendant plus d'un siècle. En 1781 seulement, Fontana découvrit le noyau dont Richard Brown fit un élément normal de la cellule (1831). Ce nouvel élément fut particulièrement étudié. Meyen, Schleiden, Unger, Schwann et

surtout Nœgeli, en 1844, en saisissent toute l'importance et le considèrent comme un élément essentiel. Schleiden (1838) lui donne le nom de *cytoblaste* voulant faire entendre par cette dénomination le rôle prépondérant du noyau dans la formation cellulaire.

Quand Valentin (1836) eut décrit le *nucleolus* ou *Kernkörperchen*, tous les éléments anatomiques de la cellule étaient connus et dès lors on pût en comprendre la signification. Turpin le premier, Mirbel et Schleiden ensuite font de la cellule un petit organisme ayant son individualité ; Hugo von Mohl établit que le corps du végétal est entièrement formé de cellules. Nous avons déjà dit que cette conception fut généralisée aux animaux par Schwann, Valentin, Goodsir, Virchow sous le nom de théorie cellulaire. On admet alors que la cellule est constituée par une membrane d'enveloppe, et un contenu comprenant une substance demi-liquide dans laquelle est plongé le noyau avec son nucléole.

Le noyau et le nucléole, devant nous occuper plus spécialement dans ce travail, feront l'objet du chapitre suivant. Occupons-nous donc ici des deux autres éléments de la cellule.

1° *Protoplasma cellulaire*. — Il avait été d'abord peu étudié. Brisseau-Mirbel, après Duhamel, lui donna le nom de *cambium* ; Schleiden, celui de *mucilage*. En 1835, Dujardin étudie la cellule sur les Infusoires et il porte surtout son attention sur les propriétés intimes du contenu cellulaire ; il met en relief l'irritabilité et la contractilité de la matière vivante qu'il désigne sous le nom de *sarcode*. Les faits établis par Dujardin ne furent pas généralisés d'abord et le sarcode fut considéré comme une matière propre aux animaux inférieurs jusqu'en 1861. A cette époque, Max Schultze identifie les cellules animales en général avec le sarcode ; d'un autre côté les botanistes constatent dans les Champignons et les Algues des mouvements

analogues à ceux du sarcode, si bien qu'après les travaux de Brücke (1861), de Schultze (1863), de Kühne (1864), on admet dans les deux règnes l'identité de la matière vivante envisagée surtout au point de vue de ses deux propriétés physiques fondamentales, l'irritabilité et la contractilité. La conception de Dujardin était ainsi généralisée; sa dénomination de sarcode n'a pas eu autant de fortune: elle a été remplacée par l'expression de *protoplasma*. C'est Purkinje, le premier (1839), qui a employé ce mot pour désigner le contenu des cellules de l'embryon animal. En 1846, Hugo von Mohl « se crut autorisé à donner le nom de protoplasma à la substance demi-fluide, azotée, jaunie par l'iode qui est répandue dans la cavité cellulaire et qui fournit les matériaux pour la formation de l'utricule primordiale et du noyau. »

Ainsi le contenu de la cellule était désigné par le même mot, dans les cellules végétales et animales. Nous venons de voir qu'on lui avait aussi reconnu les mêmes propriétés physiques. Aujourd'hui, avec Remak et Schultze, on donne le nom de protoplasma ou protoplasme à la matière vivante comprise entre le noyau et la membrane.

Le protoplasme fut considéré, jusques il y a quinze ans, comme une masse homogène et sans structure visible. Les derniers travaux ont singulièrement modifié cette manière de voir. Dans une cellule végétale jeune, le protoplasme remplit toute la cavité cellulaire et contient, dans son épaisseur, le noyau. A mesure que la cellule vieillit, on voit le protoplasme se creuser de vacuoles remplies de liquide désigné sous le nom de *suc cellulaire*. Ces vacuoles se fusionnent, et le protoplasme se trouve réparti en deux couches, l'une entourant le noyau, l'autre appliquée contre la membrane limitante. Ces deux couches sont réunies l'une à l'autre par des tractus protoplasmiques traversant le suc nucléaire. Ces tractus peuvent disparaître et le protoplasme peut être réduit à la portion appliquée à la face interne

de la paroi ; c'est à cette dernière disposition qu'Hugo von Mohl donnait le nom d'*utricule primordiale*.

On comprend ainsi les diverses configurations sous lesquelles peut se présenter le protoplasme. Quelle est sa structure ?

Brücke (1861) en avait soupçonné la complexité ; Frommann de 1865 à 1867 s'appliqua à démontrer que le protoplasme offrait une disposition fibrillaire. Heitzmann (1873) décrivit le protoplasme et le noyau comme constitué par une sorte de réticulum contractile ; les nœuds de ce réseau seraient les granulations que l'on connaissait déjà, le noyau lui-même ne serait que le principal nœud de cette charpente présentant en petit la structure de la cellule. Les mailles du réseau étaient occupées par un fluide sans contractilité.

Flemming s'éleva contre ces descriptions qui ne tenaient aucun compte de l'indépendance relative du noyau et de sa structure particulière. Kupffer (1875) avance que le protoplasme cellulaire est formé par un réticulum fibrillaire (*protoplasma*) et par une substance hyaline remplissant les mailles (*paraplasma*.)

Les travaux se multiplient alors : Flemming et Schleicher (1878), Klein démontrent la présence d'un réticulum filamenteux, les premiers dans les cellules du cartilage, le second dans l'épithélium buccal du Triton.

Hanstein (1880) distingue trois éléments dans le protoplasme :

- 1° L'*Hyaloplasma* ou masse hyaline fondamentale ;
- 2° L'*Enchylema* ou liquide plastique pouvant circuler dans les mailles de l'*hyaloplasma* ;
- 3° Les *Microsomata* ou granules répandus dans la masse hyaline.

Nous arrivons ainsi aux travaux récents de Flemming, Strasburger, de Carnoy (a) 1884.

Le protoplasme cellulaire est formé par deux substances : l'une se présentant sous l'aspect de filaments, très réfringente l'autre moins réfringente. Il n'est pas sûr pour Flemming que la première soit disposée en réseau, ce qui ne fait pas de doute pour Carnoy. La seconde (Enchylema) occuperait les mailles du réticulum. Le noyau aurait une membrane propre.

Strasburger a donné une nomenclature qui est la plus fréquemment employée. Par protoplasme il désigne toute la matière protéique vivante de la cellule et il distingue : le *cytoplasma* ou protoplasma cellulaire, le *nucleoplasma* et le *chromatoplasma* ou matière protéique des noyaux et des chromatophores. Quelle que soit la variété dont il s'agisse, le protoplasme se compose : 1° d'une matière fondamentale (*hyaloplasma*) ; 2° de corpuscules plongés dans l'épaisseur de cette dernière (*microsoma*). Dans les mailles du protoplasma circule un suc aqueux (*chylema*).

Flemming (a) donne le nom de *mitom* au réticulum de (Carnoy) ou protoplasma de Kupffer, celui de *paramitom* au paroplasma de Kupffer et à l'enchylema de Carnoy.

Toutes ces subdivisions compliquent déjà l'idée qu'il faut se faire du protoplasme. D'autres auteurs ont encore établi de plus subtiles distinctions dans le corps cellulaire. Ainsi Brass y distingue quatre couches à fonctions spéciales : la plus extérieure serait une couche de mouvement, pousserait des prolongements, puis viendrait une couche respiratoire, plus loin une couche digestive et enfin, la couche de nutrition. Il nous paraît y avoir beaucoup d'imagination dans cette distribution fonctionnelle. Nous n'insisterons point davantage sur le protoplasme, il nous suffit d'avoir dit sur le sujet ce qui est nécessaire pour comprendre les auteurs.

2° *Membrane d'enveloppe*. — Celle-ci fut reconnue et admise en même temps que l'on découvrit les cellules. Elle est due à une différenciation de la couche périphérique du protoplasme et

elle participe aux propriétés vitales de ce dernier. La membrane d'une cellule vivante est vivante : elle s'accroît et s'épaissit non seulement par apposition, mais par intussusception ; sa consistance change avec l'âge. Pour la mettre en évidence, on fait agir l'eau sur la cellule : l'eau pénètre par osmose et la membrane éclate. Celle-ci présente des aspects variés, et l'on trouve toutes les transitions depuis une mince couche presque imperceptible jusqu'à la membrane la plus solide. Dans son jeune âge, la membrane est amorphe, transparente et homogène, offrant sous le microscope un simple ou double contour suivant son épaisseur. Elle peut être douée d'une grande élasticité ou bien elle est rigide. Dans les végétaux, elle est au début formée de cellulose, plus tard une membrane secondaire azotée vient s'ajouter à la première. Chez les animaux, la membrane est azotée. Cependant la différence n'est pas absolument tranchée : chez les Ascidies, on trouve de la tunicine qui est identique à la cellulose.

Pour Carnoy (a. p. 301), les membranes ont une structure réticulée qui rappelle leur origine protoplasmique. Il y distingue donc au début un réticulum et un enchylema. Bientôt les trabécules deviennent plus puissantes et plus résistantes : elles sont alors formées de plastine, de kératine, d'élastine. L'enchylème se remplit de substances particulières, ici de matières cellulosiques, là de chondrine, de gélatine, de conchioline, de chitine, etc. Dans bien des cas, la membrane s'incruste de substances minérales, calcaires et siliceuses.

Nous avons décrit le type général de la cellule. Dans ces dernières années on a modifié cette manière de comprendre la cellule et l'on s'est écarté de la description donnée.

Déjà Schwann avait vu que la membrane manque souvent ; en 1856, pour Leydig, la cellule n'est qu'une masse de proto-

plasme munie d'un noyau ; Schultze (1861) sacrifie définitivement la membrane et lui enlève toute importance caractéristique dans la notion qu'il faut se faire de l'élément cellulaire.

Le noyau n'a pas été lui-même épargné. Brücke doute de la constance de son existence (1861) ; Hæckel établit le groupe des Monères ou des Cytodes sur l'absence ou la présence du noyau. Pour beaucoup la cellule n'est plus qu'une sphérule de protoplasme.

On peut alors admettre plusieurs variétés de cellules : 1° une simple masse de protoplasme (monère) ; 2° un noyau enveloppé de protoplasme (gymnocytoïde ou gymnocyte) ; 3° un noyau, du protoplasme, une membrane (oëkocyste) ; 4° cellule complète avec vacuoles dans le protoplasme ; 5° cellule avec élaborations dans le protoplasme (gouttes de graisse ou de glycogène, etc.) ; 6° cellule avec cystolithes dans le protoplasme (cristaux).

Les trois dernières variétés ne sont établies que sur des caractères secondaires. La première n'est pas admise par tous les auteurs. Grand nombre de ceux-ci en effet se refusent à accepter une cellule sans noyau. Sur les embryons, jamais M. Mathias Duval n'a constaté l'absence du noyau que nous allons étudier maintenant.

CHAPITRE II

Le noyau à l'état de repos.

§ 1. — NOTIONS GÉNÉRALES.

Le noyau à l'état de repos est un corps sphérique régulier qui « brille au milieu du protoplasma comme une perle fine » (Carnoy). Pendant longtemps on a admis l'existence de noyaux

libres. Aujourd'hui on ne les admet que dans une masse de protoplasme non différenciée comme les myxomycètes.

Les noyaux peuvent n'exister que pendant un certain temps dans la cellule, puis ils disparaissent. L'absence complète est une exception et même il est permis de la nier, si l'on admet que la substance nucléaire peut être uniformément répandue dans le protoplasme. On observe en revanche des noyaux multiples; la pluralité des noyaux est même la règle chez les leucocytes. La forme, généralement arrondie, est variable; il en est en forme de disques, d'autres sont lenticulaires, plan-convexes, allongés en bâtonnets, il en est même d'anguleux.

Nous avons écrit en tête de ce chapitre : le noyau à l'état de repos ou quiescent; il ne faut pas prendre cette indication dans un sens absolu. En parlant ainsi on veut signifier qu'il faut distinguer deux phases dans la vie du noyau : dans la première, il vit, mais ne présente pas de modifications dans sa structure apparente; il est au repos. Dans la seconde, il entre dans sa période d'activité essentielle, il se modifie, offre dans sa configuration, dans sa structure des changements nombreux : c'est le noyau à l'état de mouvement ou de division. Mais n'oublions pas qu'à l'état de repos il présente des mouvements de translation qui lui sont propres, qui peuvent se produire dans un sens opposé aux courants qui sillonnent la masse protoplasmique. Pendant ce temps, il change de forme et s'allonge dans la direction de son mouvement. Ces faits ont été mis en lumière par Hanstein (1872) chez les végétaux, par Flemming, Schleicher, Stricker, Weissmann chez les cellules animales. Nous n'insisterons pas sur la physiologie du noyau. La structure doit nous occuper plutôt, car elle nous permettra de bien suivre le noyau à l'état de division.

§ 2. — STRUCTURE.

Il y a peu de temps encore, avant le traité de Flemming (1882),

on considérait le noyau de la cellule comme un corps plein ou plus souvent vésiculeux, dépourvu de toute structure interne, contenant un ou plusieurs nucléoles dont la constitution était aussi bien inconnue.

Mais les travaux du professeur de Kiel bientôt suivis de ceux de Strasburger (1882), de Leydig (1883), de Pfitzner (1883), de Van Beneden (1883), de Carnoy (1884), de Frommann (1884), de Brass (1884), de Rabl (1884) pour ne citer que les principaux, ont montré la texture complexe de cet élément; et si, sur quelques points de détail, ces auteurs ont émis des opinions différentes, ils s'accordent pourtant à distinguer dans le noyau :

- 1° Des éléments figurés, d'une certaine consistance;
- 2° Une substance intermédiaire amorphe, plus molle.

La synonymie est riche inévitablement, et les noms de *substance nucléolaire* (Schwalbe), de *matière nucléaire* (Bütschli), de *substance nucléaire* (R. Hertwig), de *substance spongieuse* (Leydig), de *nucléoplasma* (Strasburger), de *chromatine* (Flemming), désignent tous l'ensemble des éléments figurés du noyau.

La substance intermédiaire a aussi reçu les noms de *liquide nucléaire* (Bütschli), de *suc* ou *sève nucléaire* (R. Hertwig, Schwalbe, Van Beneden), de *caryenchyme* (Flemming), de *matière intermédiaire* (Leydig), de *nucleochylema* (Strasburger), de *substance intermédiaire homogène et achromatique* (Retzius), d'*achromatine* (Pfitzner), d'*enchylème granuleux* (Carnoy), de *substance fondamentale claire* ou *plasma nucléaire actif* (Brass), de *substance fondamentale achromatique* (Jickeli).

Cette seule énumération nous apprend déjà que les éléments figurés se colorent par des réactifs histologiques, que la substance intermédiaire ne fixe pas, ou fixe moins les agents colorants. C'est cette différenciation première que les auteurs ont voulu mettre en relief par les appellations de *substance chromatique* et *substance achromatique*, *chromatine* et *achromatine*.

D'après Brass et Schmitz on devrait encore admettre des noyaux appelés *homogènes* parce que les deux substances ne sont pas distinctes. Flemming n'admet pas ce fait, peu important d'ailleurs, vu sa rareté. Examinons successivement les opinions émises sur chacun des éléments constitutifs du noyau.

1° Éléments figurés.

D'après les recherches récentes, les éléments figurés sont représentés :

- a) par des *filaments*, continus ou fragmentés, disposés en *reticulum*, ou peletonnés, tortillés parfois structurés;
- b) par des *granulations* ou *grains*;
- c) par des *nucléoles*;
- d) par une *paroi*;

a. — Filaments.

Cette masse est plus consistante que la substance intermédiaire; elle possède une réfringence spéciale, généralement distincte de celle des nucléoles; elle est le siège par excellence de la chromatine à laquelle elle doit ses principales propriétés.

Ces points sont hors de conteste pour tous les auteurs; mais où commencent les divergences, c'est sur la structure de cette masse filloïde.

1° Pour Flemming, Pfitzner, Retzius, Leydig, Van Beneden, il s'agit d'un véritable *reticulum*. Ce réticulum constitue en général la masse la plus considérable et la plus consistante de la substance figurée du noyau. Son étendue, son développement, sa densité, sa forme, varient dans chaque noyau. Les travées du réticulum sont d'épaisseur variable, quelquefois assez uniformes, mais le plus souvent irrégulières, présentant alors par places, des *nodosités* ou *cordons* plus épais, qu'il ne

faut pas confondre avec les vrais *nucléoles*. Les travées, dit aussi Van Beneden, sont moniliformes. Ce même auteur les suppose souvent formées de faisceaux de fibrilles plus petites.

Le réseau est continu; il n'existe pas à côté de lui de granulations libres (Flemming). Des travées principales partent de fins prolongements en continuité avec le réticulum; c'est une sorte de diffusion de ce réticulum.

Les éléments du réseau présentent souvent un strié transversal, rappelant le strié musculaire, qui permet de conclure à l'existence de segments de constitution différents (Flemming confirmant Balbiani).

Le système trabéculaire peut renfermer des *espaces* plus volumineux, mais dont la signification n'est pas différente de celle des interstices plus petits.

2° Un second groupe de savants (Strasburger, Balbiani, Korschelt) nient cette disposition en réticulum. Pour eux, il n'existe qu'un cordon, un seul, continu (Strasburger) ou quelquefois segmenté (Balbiani). Les replis de ce cordon forment un peleton plus ou moins lâche ou plus ou moins serré, et la forme réticulée tient à ce que les réactifs déterminent l'agglutination des circonvolutions à leurs points d'entrecroisement (Balbiani).

Ce cordon est relié à la membrane nucléaire par l'intermédiaire de filaments (Leydig); d'après Balbiani, dans les noyaux des glandes salivaires de la larve du *Chironomus*, il s'épanouit quelquefois par une de ses extrémités sur cette prétendue membrane; mais le plus souvent on constate que les deux extrémités du cordon sont implantées dans les nucléoles (Balbiani, Leydig, Korschelt). Ce cordon est cylindrique (Strasburger) ou moniliforme (Balbiani). Il est strié transversalement. Ces stries sont dues à la présence de disques minces demi-solides, séparés par une substance liquide (Balbiani) ou simplement à des replis

de la surface, et non à la présence de couches différenciées; ils tiendraient même, d'après Korschelt, à l'action des réactifs. Ce dernier auteur n'admet pas que le cordon soit limité par une membrane, comme Balbiani est porté à le croire.

3° Enfin, des auteurs moins absolus dans leur manière de voir, plus hypothétiques peut-être, comme Brass, Rabl, admettent que, d'après le genre d'anastomoses que les filaments ou leurs ramifications contractent, pourront naître des formes nucléaires différentes. « Les filaments viennent-ils à s'unir réciproquement par leurs extrémités, il devra en résulter un filament unique, continu, et, en suite de la structure transversale du filament pelotonné, strié transversalement (Rabl). » Peut-être cette structure est-elle caractéristique pour les noyaux et les cellules à croissance rapide. D'autres fois, il pourra arriver que les filaments nucléaires primaires s'unissent au niveau de leurs angles polaires, soit par des prolongements, soit par juxtaposition et fusion directes; c'est alors le réticulum. Dans d'autres cas encore, tous les filaments ou certains d'entre eux pourront éprouver un raccourcissement et un épaissement notables et donner lieu ainsi à des formations massives, irrégulières, plus ou moins distinctes des parties avoisinantes. Enfin, de la même manière, pourront se former de vrais nucléoles, si certaines parties de la charpente nucléaire se délimitent plus nettement, s'arrondissent, et acquièrent plus d'indépendance. Autour de ces nucléoles pourront apparaître des champs clairs, délimités par de petites granulations secondaires, c'est-à-dire des formations semblables à l'hyaloïde et à la couronne granuleuse de Eimer. En un mot, la structure du noyau quiescent pourra varier dans une large mesure (Rabl).

Des travaux d'un autre ordre ont été entrepris concernant spécialement la composition chimique du noyau. Zacharias donne le nom de *nucléine* à la substance qui se colore par les réactifs;

c'est la *chromatine* des auteurs, c'est-à-dire l'ensemble des éléments figurés du noyau. Il désigne sous le nom de *plastine* ce qui constitue la substance intermédiaire; c'est l'*achromatine* des auteurs. A côté de la plastine, qui est la substance amorphe, existerait ce que Pfitzner appelle la *parachromatine*, substance se colorant faiblement par les agents tinctoriaux, qu'on trouverait toujours dans le noyau dont elle serait partie constituante, constante, mais augmentant surtout au moment de la karyokinèse; elle servirait à l'édification de la figure nucléaire achromatique.

Ces données ont conduit Carnoy à résumer dans les termes suivants la structure du noyau à l'état de repos : *Le noyau est une manière de petite cellule logeant un boyau ou filament tortillé de nucléine.*

Ce boyau ou filament nucléinien est, au point de vue chimique comme au point de vue organique, l'élément caractéristique du noyau. Il renferme, en effet, un corps chimique spécial, la nucléine. Carnoy émet, au sujet de sa constitution, les propositions suivantes (a, page 228) :

- 1° La nucléine se présente normalement dans le noyau sous une forme figurée.
- 2° Sa forme primitive et typique est la forme filamenteuse et pelotonnée; c'est d'elle que les autres dérivent; en effet :
- 3° La forme réticulée n'en est qu'une modification peu importante;
- 4° La forme globulaire emprunte son origine à la scission ou à la fusion subéquente des tronçons du boyau. Lorsque cette fusion est plus complète, elle amène à
- 5° L'état amorphe sous lequel la nucléine se présente dans certains éléments déterminés, les spermatozoïdes, par exemple;
- 6° Enfin, dans quelques cas particuliers, cette substance dis-

paraît de la cellule vivante, soit définitivement, soit temporairement peut-être.

7^o Le boyau nucléinien est structuré. On y distingue, en effet, une *paroi*, sorte d'étui, et un *contenu*.

L'étui est une membrane mince, mais résistante, qui ferme entièrement le boyau; il est formé de plasmine.

La nucléine logée à l'intérieur du boyau, s'y présente d'une manière variable :

a) Répandue uniformément dans le boyau de minime épaisseur).

b) Sous forme de manteau.

c) Sous forme de disque. La striation du boyau est due à l'alternance régulière des disques qui renferment la nucléine et des disques qui sont dépourvus de cette substance. Les disques incolores sont formés par un plasma hyalin. Les disques nucléinifères sont pleins ou creux; leur hauteur est variable; ils sont parfois organisés;

8^o En général, le boyau de nucléine n'occupe pas de position déterminée; cependant il se localise parfois au centre du noyau pour y former un nucléole-noyau.

b. — *Granulations ou grains.*

Nous avons vu, en étudiant la charpente nucléaire, quelles étaient les diverses formations (entrecroisement de fibrilles, nœuds du réticulum, etc.) qui pouvaient donner l'apparence de granulations. Mais il est des biologistes qui admettent l'existence de granulations nucléaires situées en dehors du *reticulum*, et distinctes de ce que l'on est convenu de désigner sous le nom de nucléoles. D'après Brass, la chromatine, sous son état figuré le plus simple, affecte la forme de *granulations* plongées dans la substance fondamentale.

c. — Nucléoles.

Ce titre au pluriel n'a rien qui doive surprendre, car un noyau, en dehors de toute phase évolutive, un noyau au repos peut normalement contenir plusieurs nucléoles. On connaît le nom de *noyau multinucléolaire*. Par contre Auerbach a distingué des noyaux *énucléolaires*, et Flemming se résigne à en admettre l'existence, quoique il soutienne avec raison que les nucléoles représentent un élément essentiel du noyau.

Au fait, peu nous importe le nombre, éminemment variable d'ailleurs; mieux vaut s'inquiéter de ce que les auteurs récents entendent par le mot nucléole.

Flemming (a) en donne la définition suivante : « Les nucléoles sont des portions de la substance nucléaire, de constitution distincte de celle du réticulum et du suc nucléaire, délimitées par des contours lisses, à surface toujours arrondie, le plus souvent suspendues au réticulum, mais situées, dans beaucoup de cas, en dehors de ce dernier. »

Ce sont donc des formations morphologiquement délinées, qui prennent naissance dans le réticulum, mais qui ne sauraient être confondues avec lui. Elles prennent naissance, d'après Flemming (et c'est aussi l'opinion de Strasburger, Pfitzner, Retzius, Leydig), vers la fin du processus karyokinétique, aux dépens de la masse filarde du noyau. Après s'être mêlés, au début du processus, aux éléments chromatiques pour former le filament pelotonné, les nucléoles réapparaissent comme éléments distincts quand se constituent les noyaux-filles.

Mise à part l'influence des réactifs, qui peut modifier bien des choses, on peut admettre avec Leydig, Balbiani, Korschelt, une union constante des nucléoles à la trame réticulaire; alors même que les nucléoles semblent isolés, dit Leydig, l'emploi de forts grossissements fait découvrir de fins filaments qui les

relient soit au réticulum, soit à la paroi nucléaire. Pour Pfitzner et Carnoy, cependant, les nucléoles sont situés en dehors de la charpente réticulaire dont ils occupent librement les mailles.

Abstraction faite de ce détail, le siège des nucléoles varie. En général, d'après Flemming, ils sont situés à l'intérieur du noyau, sans se mettre en contact avec la paroi nucléaire. Ils peuvent aussi être rapprochés de cette paroi (ovules d'un certain âge d'amphibiens), ou être absolument périphériques (cellules ganglionnaires de la rétine); mais ces cas constituent l'exception.

Leur forme est variable. Leydig leur décrit un bord dentelé d'où partent des prolongements qui les réunissent au réseau ou à la membrane nucléaire.

En général, mais pas toujours, dit Flemming, le volume absolu des nucléoles est sensiblement proportionnel au volume du noyau. Cependant la fusion de plusieurs nucléoles peut donner lieu à de vrais nucléoles géants (Leydig).

Parmi les nucléoles d'un même noyau, il en est un, fréquemment, qui attire l'attention par son volume plus considérable; c'est le premier entre ses égaux, « ein Erster unter den Gleichen, » comme le qualifie très bien Leydig. Ce nucléole plus volumineux, qui souvent aussi possède une constitution spéciale, est désigné par Flemming sous le nom de *nucléole principal*; l'auteur appelle les petits nucléoles, *nucléoles accessoires*. Le nucléole principal est considéré par Valentin comme une espèce de second noyau. S'il s'agit d'un ovule, c'est le *corpuscule germinatif*, expression substituée par Van Beneden à celle de tache germinative, et qui convient parfaitement pour désigner cet élément constitutif du noyau de l'œuf.

Les nucléoles, abstraction faite des vacuoles que souvent on y rencontre, présentent-ils une structure interne? Frommann y a distingué des granulations, des filaments, des cordons; Leydig

admet chez les grands nucléoles une structure plus ou moins complexe, souvent une striation s'y montre nettement, rappelant celle des muscles; Van Bambeke a aussi observé des nucléoles structurés; Flemming n'a jamais rien observé de semblable.

La constitution chimique des nucléoles n'est guère que soupçonnée. Les auteurs qui les font naître du réticulum nucléaire les regardent comme formés de nucléine, ou tout au moins d'une substance qui, pendant la vie, contient la nucléine chimiquement constatable (Flemming, Retzius).

Que dire de leur valeur physiologique, de leur destination, de leur rôle? Flemming fait des nucléoles des réservoirs spéciaux de reproduction et d'accumulation pour la chromatine, c'est-à-dire pour cette substance que l'on peut envisager comme représentant, soit la nucléine même, soit les combinaisons qui renferment ou représentent la nucléine dans le noyau vivant. Ou bien, dit le même auteur, les nucléoles renferment encore un autre substratum dans lequel la chromatine est élaborée et avec lequel elle s'enchevêtre, ou bien, ce qui est tout aussi admissible, la substance des nucléoles peut être homogène en soi, mais non identique à la chromatine ou nucléine, dont elle représente une modification chimique, un stade préparatoire ou une double combinaison. Strasburger, Carnoy envisagent la substance nucléolaire comme une matière de réserve pour le noyau, une substance momentanément sans emploi.

Toutes ces opinions qui ne sont en somme que des hypothèses ne sauraient nous arrêter.

d. — Paroi nucléaire.

Nous serons bref sur ce point, persuadé comme Flemming, que cette formation n'a qu'une valeur purement topographique.

Il s'agit d'une véritable membrane pour les uns, qui en font tantôt une dépendance de la substance nucléaire, et alors elle est formée d'une matière analogue sinon identique à la *plastine* (Van Beneden, Carnoy), tantôt une provenance du cytoplasme ambiant (Auerbach, Strasburger, Hertwig). Et ils décrivent cette membrane, Carnoy comme c'ose et réticulée, présentant souvent un double contour manifeste, Strasburger comme finement poreuse, permettant une communication entre les travées du réticulum nucléaire et celles de la substance cellulaire.

Pour d'autres, au contraire, c'est la densité plus grande des couches périphériques du noyau qui détermine la délimitation nette de cet organe par rapport au plasma ambiant et au reste du contenu nucléaire. Il n'existe pas de membrane nucléaire. Ce qu'on a considéré comme tel, ou bien est un produit des réactifs, ou bien le résultat d'une illusion d'optique, réflexion de surfaces, etc. (Brass, Pfitzner).

Pour Flemming, il importe peu de savoir si cette prétendue membrane appartient au noyau, ou si elle représente une couche condensée de la substance nucléaire, aussi longtemps que la chimie n'a pas prononcé sur ce point.

Y a-t-il quelques rapports morphologiques entre le noyau et le protoplasme cellulaire ? L'existence d'une connexion entre le noyau et le protoplasme cellulaire n'est pas admise par Flemming. Strasburger « n'admet pas la continuation directe des filaments cytoplasmiques avec la charpente nucléaire, mais bien un contact immédiat entre les circonvolutions du filament nucléaire et la paroi nucléaire, et ainsi avec le cytoplasme ambiant. L'action réciproque entre le noyau au repos et le *cytoplasma* est donc purement dynamique. »

Schäfer nie aussi ce rapport direct; il considère le noyau comme absolument indépendant, distinct de la cellule par ses caractères morphologiques et chimiques.

Carnoy ne voit pas non plus de connexion entre le protoplasma cellulaire et le boyau nucléinien; mais il constate fréquemment des rapports entre le cytoplasme et la membrane nucléaire.

D'autres auteurs, ceux qui admettent la priorité de la membrane culiculaire, veulent que de fins filaments de la charpente nucléaire traversent cette membrane pour se relier au réticulum du corps cellulaire (Frommann, Leydig).

2° Substance intermédiaire. Suc nucléaire. Caryochylème.

Les divergences entre les auteurs sont ici moins profondes qu'à propos des autres parties constituantes du noyau.

La dénomination de *suc*, très usitée aujourd'hui, ne suppose pas nécessairement une substance liquide, et peut s'appliquer à une masse filante, molle, gélatineuse. De fait, sa consistance est diversement appréciée. Cependant, mise à part, l'opinion de Strasburger qui en fait un liquide aqueux, la plupart des auteurs considèrent la substance intermédiaire du noyau comme douée d'une *consistance semi-liquide, comparable, par exemple, à celle du blanc d'œuf à l'état frais; état d'agrégation*, ajoute Pfitzner, *caractéristique pour les matières qui sont le vrai siège des processus vitaux.*

C'est une *substance amorphe, dépourvue de structure*; traitée par divers réactifs, elle prend un *aspect finement granuleux* qui diffère des structures vraies par sa finesse, son homogénéité, et d'autres caractères (Flemming).

Cette substance ne se colore pas par les matières colorantes spécifiques du noyau (vert de méthyle, par exemple), mais aurait, d'après Flemming, une certaine affinité pour celles qui colorent plus ou moins les filaments de la substance cellulaire (carmin, hématoxyline).

Sur la constitution chimique de cette substance intermédiaire

nos données sont encore très incomplètes, avoue Flemming; elles prouvent toutefois que ce suc ne consiste pas simplement en une solution aqueuse de matières salines, mais qu'il renferme probablement des parties constituantes organiques, substances albuminoïdes ou autres, qu'elles s'y trouvent, ou à l'état de gonflement, ou bien en solution. D'après Pfitzner (b, d, c), la substance intermédiaire fournit les matières nutritives à la chromatine et emporte les produits de décomposition ou ceux non utilisables ou non utilisés. Carnoy compare l'*Enchylème* du noyau à celui du cytoplasme; comme ce dernier, il renferme des matériaux nutritifs solubles, des produits de désassimilation, etc.; sa composition chimique est donc des plus complexes.

CHAPITRE III

Historique

L'histoire de la division cellulaire est fort compliquée. Pour s'en rendre compte, il suffit de jeter un coup d'œil sur le *historische Uebersicht der Literatur über Zelltheilung*, qui est à la fin du livre de Flemming. Une foule de noms d'auteurs est mêlés à la question. Nous ne citerons que les principaux. Pour la clarté de l'exposition, nous distinguerons trois périodes dans l'histoire de la division cellulaire : dans la première, qui comprend tous les travaux avant 1870, on admet la formation libre ou la segmentation directe. La seconde, de 1870 à 1875, nous a semblé être une période préparatoire, les faits nombreux de préparation. Enfin, dans la troisième période, de 1875 à 1890, les faits se multiplient et conduisent au schéma de la karyokinese.

DEUXIÈME PARTIE

LA CELLULE

A L'ÉTAT DE MOUVEMENT OU EN DIVISION

CHAPITRE III

Historique.

L'histoire de la division cellulaire est fort compliquée. Pour s'en convaincre, il suffit de jeter un coup d'œil sur le *Kurze historische Uebersicht der Litteratur über Zelltheilung*, qui est à la fin du livre de Flemming. Une foule de noms d'auteurs est mêlée à la question. Nous ne citerons que les principaux.

Pour la clarté de l'exposition, nous distinguerons trois périodes dans l'histoire de la division cellulaire : dans la première, qui comprend tous les travaux avant 1870, on admet la formation libre ou la segmentation directe. La seconde, de 1870 à 1875, nous a semblé être une période préparatoire; les faits manquent de précision. Enfin, dans la troisième période, de 1875 à 1880, les faits se multiplient et conduisent au schéma de la karyokinèse.

Reprenons chacune de ces étapes.

1^{re} PÉRIODE : AVANT 1870.

Mirbel, en 1833, admettait trois modes de multiplication cellulaire : 1^o par développement intra-utriculaire (formation de cloisons successives dans la cellule préexistante) ; 2^o par bourgeonnement ou développement super-utriculaire comme dans la levure de bière ; 3^o par développement inter-utriculaire dans les intervalles des cellules.

Hugo von Mohl (1835) reconnut aussi la division cellulaire sur les plantes. Mais la *formation libre des cellules* (Schleiden et Schwann, 1838) dans un *cytoblastème* expliquait surtout leur prolifération. Cette théorie fut acceptée et défendue par Robin sous le nom de *théorie de la genèse* : les cellules naissent dans un *blastème* qui est lui-même un produit de cellules préexistantes.

La formation libre des cellules est généralement abandonnée aujourd'hui ; Remak (1841) lui porta les premiers coups. Il constata la *division par étranglement* ou *segmentation directe* sur les globules sanguins d'embryon. Le nucléole se divise d'abord, puis le noyau, et enfin se produit l'étranglement cellulaire. La division directe fut ensuite généralisée à toutes les cellules par Kölliker, Frey, etc. Ils admettaient, en outre, la *division endogène*, c'est-à-dire, portant seulement sur le contenu de la cellule, la membrane restant intacte. Von Gunsbourg et Breuer (1845) décrivirent des divisions nucléaires dans les tissus pathologiques.

Virchow (1857) décrivit dans les carcinomes une division nucléaire caractérisée par une forme particulière du noyau et qui n'était, en somme, que la forme étoilée de la division indirecte. Remak constata aussi des figures particulières dans les tissus pathologiques. Aussi on peut dire, avec Flemming, que Virchow et Remak ont découvert la division indirecte sans

le savoir. Balbiani, en 1861, avait également figuré dans le nucléole des Infusoires des figures karyokinétiques très nettes dont il ne reconnut pas la véritable signification.

Il survient alors une période de silence pour le sujet qui nous intéresse. Heller (1869) reconnaît sur les cellules de la langue de grenouille des figures de division, mais il les rapporte à la division directe. Kowalewski (1869) fit la même interprétation sur l'œuf de l'*Euares*; Krause (1870) signala sans les expliquer des corpuscules granuleux dans l'épithélium de la cornée.

A ce moment, deux opinions se produisirent sur la façon dont se comporte le noyau dans la division : pour les uns le noyau disparaît pendant la division cellulaire et les noyaux des cellules-filles prennent naissance par genèse (Hofmeister, Strasburger et un grand nombre de botanistes). Dans l'œuf on admettait la disparition de la vésicule germinative. Pour les autres, le noyau se divise quand la cellule se divise. Muller, Leydig, Gegenbaur, Hæckel, Kowalewsky, Van Beneden soutiennent la persistance et la division du noyau, mais ils ne reconnaissent pas ses métamorphoses.

2^e PÉRIODE : 1870 à 1875.

La première découverte des métamorphoses du noyau est due à Anton Schneider, en 1873. Dès lors, les observations vont se multiplier :

Dans la même année paraît le travail de H. Fol sur le *Geryonia*. Il distingue bien les systèmes radiaires déjà vus par Cellacher sur le blastoderme de la truite; il constata les métamorphoses du noyau, mais il pensa que c'étaient des figures liées à la disparition de ce noyau.

Bütschli (1873), dans l'œuf du *Rhabditis dolichura*, vit les systèmes radiaires protoplasmiques converger vers deux centres clairs qu'il considéra comme les deux noyaux-filles en train de

se former. Il constata la division du noyau ; mais il ne fait pas mention dans ce travail des métamorphoses qu'il présente.

Flemming ne fut pas plus heureux à ce moment-là sur l'œuf de l'Anodonte.

Auerbach (1874) décrit les asters sur les œufs des Nématodes. Il admet que ces asters sont formés par une expulsion du liquide du noyau. Le protoplasme comprimerait le noyau ; celui-ci éclaterait et disparaîtrait. Il appelle ce phénomène la *Kariolyse* (καρυν, noyau, λυειν, dissoudre) et les figures qui se produisent, figures karyolitiques. Les deux nouveaux noyaux se reforment dans le centre de chaque aster par reconstitution *palingénétique* (παλιν, de nouveau).

Les erreurs dans lesquelles est tombé l'auteur tiennent à ce qu'il a observé des œufs vivants ; or, sur ces derniers, on ne voit que certaines phases.

Strasburger et Fol, dans la même année, (1875) font paraître des travaux qui résument l'état de la question à ce moment ; on regarde la figure représentée par la division du noyau comme un fuseau de filaments prenant naissance aux dépens du noyau, dans son centre, à l'équateur, où s'accumulent de petits éléments, granulations ou bâtonnets. Cette plaque nucléaire se divisait ensuite en deux portions qui se portaient vers les pôles où elles allaient former les noyaux des cellules-filles.

3^e PÉRIODE : 1875 A 1880.

Commence alors une série de travaux qui vont nous conduire à l'état actuel de nos connaissances.

Mayzel (1875) découvre les figures chromatiques sur les cellules épithéliales des Amphibiens et des Mammifères.

Van Beneden (1875) trouve des cellules étoilées sur les noyaux des cellules ectodermiques et endodermiques du blasto-

derme du lapin. Il constate les métamorphoses du noyau; les nucléoles disparaissent d'abord, puis le noyau se divise en deux parties, une claire, non colorable, qu'il désigne sous le nom de *suc nucléaire*, l'autre se colorant facilement par le picro-carmin et l'hématoxyline, c'est *l'essence nucléaire* qui forme la plaque équatoriale. Le noyau devient fusiforme, puis rubané. A ses pôles se forme une substance transparente, finement granuleuse qui devient le centre d'une figure étoilée dans le protoplasme cellulaire. La plaque se divise en deux disques qui vont former les noyaux-filles. C'est une description presque complète du phénomène et Van Beneden est le premier qui ait bien observé les radiations polaires sur les cellules animales autres que les œufs.

Bütschli (1875) décrit et figure la division indirecte dans les cellules séminales de la Blatte et dans les globules rouges de l'embryon de poulet.

Semper (1876) observa ces faits sur les ovaires des Plagiostomes.

Balbani (*Compt. rend. Acad. des sc.*, 1876) trouve des figures de division indirecte sur les gaines ovariennes du *Stenobothrus pratorum*.

Eberth, la même année, sur la cornée du lapin et de la grenouille a vu apparaître à la place du noyau des filaments formant des figures en tonneau et en étoile.

Suivent de nombreuses publications n'ajoutant rien de saillant à la question (Hertwig, Ewetsky, Van Beneden, etc.)

En 1878 Schleicher, frappé par les mouvements du noyau en division, proposa le nom de karyokinèse. Il avait observé les cellules cartilagineuses vivantes.

La même année Peremeschko et Flemming, décrivent la division cellulaire et nucléaire dans les cellules de la larve du Triton et de la Salamandre. Flemming établit le premier la série

typique des figures et donne dans les traits essentiels le schéma de la division du noyau. Mais, à cette époque, il ne vit pas la figure achromatique. Ces travaux marquent un point saillant de l'histoire de la karyokinèse. Strasburger (1879) abandonna la théorie de la formation libre et arriva à peu près aux mêmes résultats pour les végétaux. J. Arnold (1879) suit la karyokinèse dans les tissus pathologiques.

Les nouveaux travaux de Fol (1879), de Flemming (1880-1881), de Strasburger terminent la phase historique de la question. On admet dès lors, avec Flemming, deux procédés de division : par voie *directe* et par voie *indirecte*. Nous ne pouvons l'entrer ici dans les détails des différents points mis en lumière par les auteurs. La description complète du processus, que nous allons maintenant donner, nous forcera à analyser leurs travaux et les mémoires les plus récents de Pfitzner, Rabl, Guignard, Flemming, Strasburger, etc.

Nous avons distingué trois périodes dans cet historique : on pourrait en ajouter une quatrième, s'étendant de 1880 au moment actuel. C'est une période de discussion : les faits sont établis, mais les interprétations varient ; son exposition sera faite dans le cours même de notre travail.

CHAPITRE IV

Division indirecte de la cellule. — Karyokinèse.

§ I. — SYNONYMIE

Avant de décrire le processus, quelques lignes sur les différents mots employés pour le désigner nous paraissent utiles. Auerbach a créé le mot de *karyolyse*. Ce mot implique une idée

fausse, la dissolution du noyau ; il n'est guère plus usité. Schleicher frappé par les mouvements des éléments du noyau a résumé ce qui se passe par le nom de *karyokinèse*. Flemming (1882), emploie des dénominations nouvelles : il appelle la division indirecte, division *mitosique* ou *mitose* (μῖτος, fil de la trame d'un tisserand), réservant le nom de division *amitosique* à la division directe. Il emploie aussi les mots *mitoschisis*, *holoschisis* (ὅλος tout-Σχίσις division).

Le mot *karyokinèse* est en effet mauvais en tant que synonyme de division indirecte, non pas parce qu'il implique que c'est le noyau qui joue le rôle le plus important (Henneguy) ou parce qu'il accorde au noyau une indépendance qu'il n'a pas à l'égard du protoplasme environnant (Guignard) mais tout simplement parce qu'on lui fait dire plus qu'il ne tient. M. Henneguy propose la dénomination de *cytodiérèse* (κύτις cellule, διαίρεσις division); elle désigne très bien le processus de la division cellulaire ; mais par son sens trop général elle ne peut être le synonyme de *karyokinèse*. Carnoy adopte le mot *cytodiérèse* dans son sens général et il distingue la *caryodiérèse* et la *plasmodiérèse*, mots qui se comprennent ; la *caryodiérèse* peut être *cinétique* (*karyokinèse*) ou *acinétique*. Pour nous, les divers phénomènes liés au mode de prolifération cellulaire que nous étudions ne sauraient mieux être désignés que par l'expression « division indirecte ». Elle ne préjuge rien de la nature du phénomène et du rôle respectif joué par les différents éléments de la cellule ; aussi nous semble-t-il que l'on eut dû s'en tenir là.

Le mot *karyokinèse* conviendrait très bien pour désigner seulement le temps de la division indirecte ayant pour résultat la division du noyau, mais quand ce dernier est divisé, le protoplasme cellulaire, la membrane doivent participer à la scission. Aussi décrivons-nous d'abord les métamorphoses qui accompa-

gnent la division du noyau, puis nous examinerons dans un chapitre spécial comment se parachève la segmentation de la cellule. Nous continuerons d'ailleurs à prendre le mot karyokinèse comme synonyme de division indirecte. C'est le sens convenu du mot.

§ II. — DESCRIPTION DE LA KARYOKINÈSE EN GÉNÉRAL

Grâce aux récents travaux de Flemming, Strasburger, Guignard, l'identité du processus karyokinétique, au moins dans ses lignes principales, est établie pour toutes les cellules végétales ou animales. Mais si le phénomène est au fond le même, il ne faut pas oublier qu'il présente une extrême variabilité dans ses manifestations; suivant les espèces une phase peut manquer; telle figure est bien nette dans une cellule qui est à peine marquée dans une autre. Aussi une histoire générale des différents stades parcourus par la cellule pour se diviser doit être écrite d'après des documents de sources diverses et multiples : c'est ce que nous avons fait. Notre description est tirée des observations faites sur les cellules végétales ou animales; nous aurons soin, chemin faisant, de signaler les particularités propres aux cellules des deux règnes; mais, nous le répétons, ces particularités ne sont pas suffisantes pour scinder en deux une description générale de la karyokinèse.

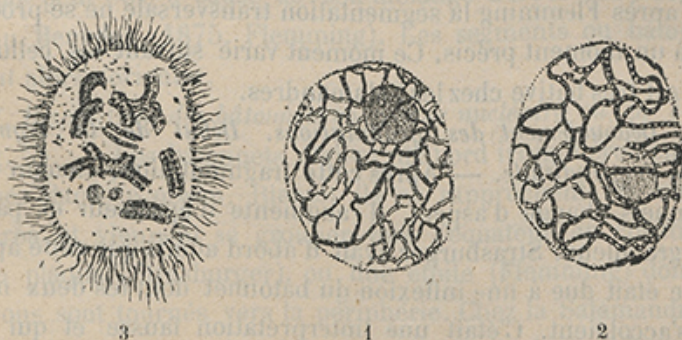
1° Division du noyau.

a. Etablissement des pôles. — Il est maintenant généralement admis que, lorsqu'une cellule va entrer en division indirecte, les premiers phénomènes se manifestent dans le protoplasme. On voit apparaître dans celui-ci des radiations qui viennent converger vers deux points opposés du noyau. Ces deux points

portent le nom de *pôles*. Bien décrites par Van Beneden dans les cellules animales et surtout dans les œufs, ces radiations n'ont été constatées que dans quelques cellules végétales (*Galanthus nivalis*, sac embryonnaire du *Fritillaria imperialis*, *Spirogyra*;) mais nul doute que leur existence ne doive être généralisée.

Des métamorphoses vont alors se produire dans le noyau et celles-ci porteront sur les deux éléments de ce corps : sur la substance chromatique ou nucléaire et sur la substance achromatique ou suc nucléaire.

b. *Formation du peloton nucléaire*. — Que l'on admette dans le noyau un filament unique, replié ou un réseau, cela importe peu. Cet élément subit une contraction et il devient un filament continu et pelotonné. Il y a quelque variabilité dans le phénomène suivant qu'à l'état de repos la substance chromatique paraissait en réseau ou en filament.



Noyaux de *Lilium candidum* en division. — Fig. 1, Noyau du sac embryonnaire à l'état de repos. — Fig. 2. Le même noyau pendant la contraction du filament. — Fig. 3. Le même noyau après la segmentation transversale ; double rangée de granulations ; rudiment des nucléoles (d'après Guignard, 1885).

c. Pendant que le filament se ramasse ainsi les *nucléoles disparaissent*. Cette disparition a lieu dès le début du pelotonnement du filament. Les éléments chromatiques du filament, les *microsoma*, se fusionnent à ce moment. Leur nombre diminue ainsi tandis que leur volume augmente (fig. 1 et 2).

d. *Segmentation transversale du filament* (fig. 3). — Quand le filament du noyau s'est ainsi modifié, il se fragmente, il se coupe en morceaux, et comme le filament est replié sur lui-même, ces segments auront des formes curvilignes. Leur volume est variable, mais leur nombre paraît être constant pour une même espèce de cellules. Ainsi dans les cellules de la Salamandre, il est de vingt-quatre; il est de douze dans certaines cellules de pollen de *Lilium*. La segmentation transversale se produit soit avec une disposition irrégulière du filament, c'est-à-dire en peloton, soit avec une orientation des replis. Les replis du filament peuvent être transverses (noyau du revêtement pariétal du sac embryonnaire de *Fritillaria*) ou parallèles à l'axe du noyau (dans l'albumen de la même plante); enfin les deux modes d'orientation peuvent être associés comme dans le sac embryonnaire du *Lilium croceum*.

D'après Flemming la segmentation transversale ne se produit pas à un moment précis. Ce moment varie suivant les cellules. Elle est très hâtive chez les Salamandres.

e. *Dédoublement des granulations. Début de la segmentation longitudinale*. — Après cette fragmentation, chacun des bâtonnets change d'aspect, il augmente d'épaisseur et paraît plus granuleux. Strasburger avait d'abord admis que cette apparence était due à une inflexion du bâtonnet dont les deux moitiés s'accolaient. C'était une interprétation fautive et qui est abandonnée aujourd'hui. Flemming et Retzius, sur les noyaux des larves de Salamandre et de Triton, avaient vu sur le filament nucléaire fractionné les granulations chromatiques disposées en deux séries parallèles dans l'hyaloplasme qui les englobe. La séparation complète de ces deux séries n'aura lieu que plus tard. Guignard, à son tour, a constaté que, dans les noyaux des cellules-mères polliniques de plusieurs Liliacées, le filament se montre parfois formé de deux séries de granulations chroma-

tiques même avant sa segmentation transversale. Les granulations situées côte à côte paraissent résulter du dédoublement des granulations auparavant plus volumineuses et disposées en une file unique. Dès lors le dédoublement commencerait par les granulations chromatiques sans porter de suite sur l'hyaloplasme du filament. Ceci vient à l'appui des observations de Pfitzner sur la Salamandre.

Toutefois ce dédoublement n'est visible en général qu'après la segmentation transversale du filament, laquelle semble en être le point de départ et comme la cause déterminante.

La figure 3 donne une idée de l'apparence des bâtonnets. Vers ce moment-là la membrane nucléaire disparaît et le cytoplasme pénètre dans la cavité nucléaire. Le protoplasme cellulaire est alors divisé en deux zones concentriques dont la périphérique est plus réfringente. La zone interne a une consistance plus faible peut-être à cause de son mélange avec le suc nucléaire (Van Beneden, 1875. Flemming). Les segments ou bâtonnets vont alors s'orienter.

f. *Disposition des bâtonnets en plaque nucléaire ou en étoiles* (fig. 7). — Les bâtonnets étaient d'abord irrégulièrement disposés dans le noyau. Bientôt ils se rapprochent les uns des autres et viennent se grouper vers l'équateur en constituant une plaque (Strasburger) ou une étoile (Flemming) dont les rayons sont tournés vers la périphérie. Chez la Salamandre, le point de courbure des bâtonnets est tourné vers l'axe, les branches regardant la périphérie. Le centre de la figure est libre, d'où l'aspect d'une étoile. Quelquefois les segments, au lieu d'être coupés en U ou en V sont en forme de M à angles arrondis, la figure prend alors l'aspect d'une couronne. Cette étoile ou cette couronne exécutent de légers mouvements de contraction et de dilatation que l'on avait désignés, en exagérant un peu, sous les noms de systole et diastole.

Chez les végétaux la disposition n'a pas autant de régularité, ce qui est dû au retard du moment où se produit la segmentation transversale.

g. Ecartement des segments. Fin de la segmentation longitudinale. — Les bâtonnets qui composent la plaque nucléaire de Strasburger ou l'étoile de Flemming vont présenter un phénomène très important. Nous avons vu plus haut qu'après la section transversale, les bâtonnets commencent à se fissurer. Ce sont d'abord les granulations chromatiques qui se sont mises en série, l'hyaloplasme qui les supporte se segmente aussi peu à peu, et au stade de plaque nucléaire la segmentation longitudinale se terminera et deviendra tout à fait manifeste par l'écartement et la séparation des deux moitiés du bâtonnet; grâce à ce dédoublement leur nombre sera doublé. Les figures schématiques suivantes que nous empruntons à Flemming (Tafel VIII fig. 1 e.-g.-k) font bien comprendre ce qui se passe.

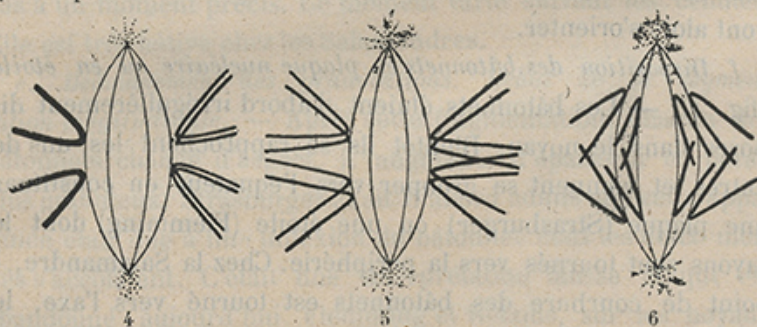


Fig. 4. Début de la segmentation longitudinale. — Fig. 5. Les bâtonnets en V se dédoublent. — Fig. 6. Les deux segments s'écartent et se disposent pour former la plaque équatoriale.

Les bâtonnets sont en formes plus ou moins curvilignes, en forme de V si l'on veut. Le V simple se change en deux V placés l'un dans l'autre. Ceux-ci vont se séparer et prendre des orientations différentes par rapport à l'équateur. L'un se porte au-

dessus, l'autre se porte au-dessous de l'équateur, le sommet du V regarde les pôles et l'angle est ouvert du côté de l'équateur. Cette orientation différente des deux éléments provenant d'un même bâtonnet, amène des modifications dans la plaque nucléaire. Celle-ci se partage en deux moitiés qui contiendraient chacune une portion égale de la substance chromatique du noyau. La ligne de séparation passe par le plan même de l'équateur et la nouvelle figure prend le nom de PLAQUE ÉQUATORIALE, dont la figure 6 donne une idée.

Jusqu'ici, nous avons assisté à des métamorphoses qui semblent dirigées par une force de dissociation. A partir de la plaque équatoriale les phénomènes sont caractérisés par une tendance à la réorganisation; le noyau a subi une véritable déconstitution, il va se reconstituer en deux noyaux filles. Mais les stades que vont suivre les éléments chromatiques ne peuvent être exposés qu'après avoir dit un mot des modifications subies par la substance achromatique.

h. Filaments achromatiques. — Quand la membrane nucléaire a disparu, que le nucléole s'est diffusé dans le suc nucléaire, on distingue dans le noyau des filaments achromatiques formant dans leur ensemble une figure très régulière. Ces filaments pâles, granuleux, forment un fuseau à large ventre. Le ventre correspond à l'équateur du noyau, les deux extrémités aux pôles. Vus des pôles, ils représentent un champ libre central, et donnent l'apparence d'une couronne. A chaque pôle où ils se rencontrent, on voit un corpuscule très peu réfringent qui, sur les préparations à la safranine, ne se colore presque pas. Ce sont les *corpuscules polaires* qu'Hermann Fol, Van Beneden et Mark ont décrit dans les ovules où ils sont très développés. Flemming les décrit dans les cellules de la Salamandre. Ils s'y trouvent aussi bien que dans les ovules où le fuseau pâle est relativement puissant et où la figure chromatique est plus

mince. Il est aussi porté à croire que dans les cellules végétales les corpuscules polaires se trouvent très abondants parce que là, les figures achromatiques ont une masse relativement grande.

A ce moment on voit ainsi converger vers les pôles du noyau des radiations cytoplasmiques sous le nom d'aster (Voir fig. 12 et suivantes). Les deux asters cytoplasmiques réunis par la figure achromatique en tonneau du noyau sont aussi désignés sous le nom d'amphiaster.

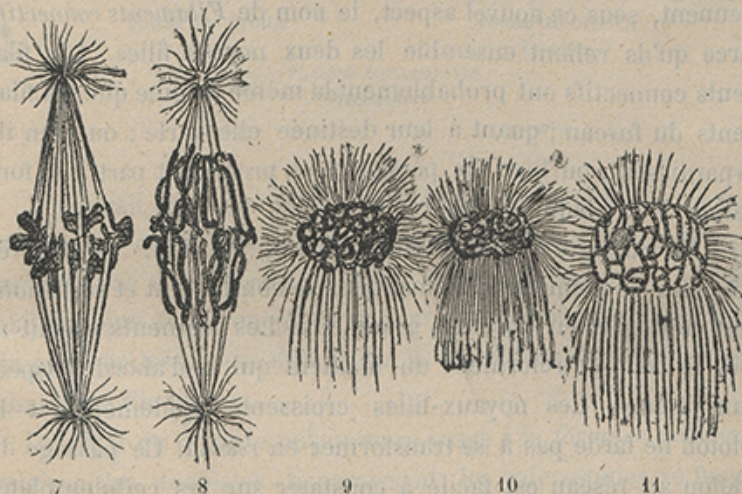
Ces filaments du fuseau ont été découverts chez les animaux ; ils ont cependant les mêmes caractères dans les cellules végétales et animales. Leur nombre est égal à celui des bâtonnets : on en trouve vingt-quatre dans les cellules de la Salamandre, douze dans celles des *Lilium*. Strasburger en a trouvé dix à douze et d'habitude ce dernier nombre chez le *Fritillaria persica*. D'après lui (*Die Controversen der indirecten Keratheilung*, 1884), le nombre des stries ou des segments diffère non seulement chez les animaux et les plantes ; il diffère même d'un tissu à l'autre d'une même plante ou d'un même animal.

Ils présentent les réactions générales du protoplasme. Ils se dissolvent dans une solution de pepsine (Zacharias) et sont rendus plus apparents par l'acide chlorhydrique (Guignard).

Ces filaments du fuseau sont des fils conducteurs qui serviront de guide ou de soutien aux bâtonnets dans leur chemin vers les pôles.

i. *Formation de l'étoile des noyaux-filles.* — Nous avons vu la plaque équatoriale constituée par les éléments orientés succédant à la segmentation longitudinale des bâtonnets. Chacune des moitiés de la plaque va alors se diriger vers les pôles où elle va constituer les noyaux-filles. Les bâtonnets se contractent et s'épaississent à tel point que Flemming avait admis un accollement des segments qu'il a rejeté ensuite ; leur point de flexion est dirigé vers les pôles. Chaque segment appuie son

extrémité la plus rapprochée du centre sur un fil achromatique. Carnoy a vu sur les Arthropodes les positions variées occupées par les segments vis-à-vis du fuseau. Tantôt les segments sont adhérents aux filaments par toute leur longueur, tantôt par une extrémité seule. L'extrémité d'attache est bifide, comme dans les cellules du pollen du *Fritillaria*. Quelquefois quand le seg-



Division du noyau du *Lilium candidum* (suite). — Fig. 7. Fuseau avec début des asters et plaque nucléaire à l'équateur ; début de la scission des segments. — Fig. 8. Les segments sont séparés ; les fils du fuseau sont continus et visibles d'un pôle à l'autre. — Fig. 9. Rassemblement et contraction avec torsion des bâtonnets aux pôles ; striations cytoplasmiques plus nettes. — Fig. 10. Contraction plus marquée, soudure des éléments. — Fig. 11. Noyau après apparition de la membrane et formation du suc nucléaire. Granulations chromatiques redevenues distinctes (d'après Guignard, 1885).

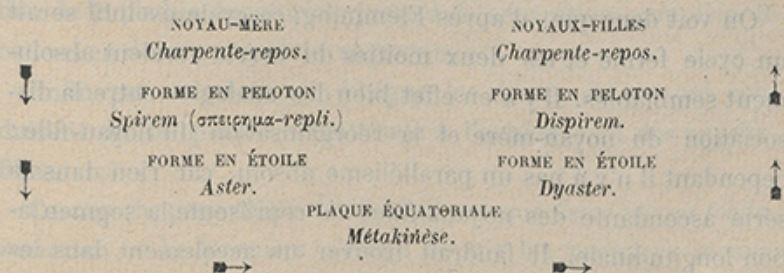
ment est en U, le filament achromatique passe dans l'anse de l'U. Les divers segments sont juxtaposés à l'équateur sans s'entrecroiser, ce qui permettra l'ascension de chacune de leurs moitiés vers les pôles. Dans chaque moitié de la plaque équatoriale les segments affectent une disposition rappelant la disposition en étoile qu'ils avaient présentée après la section transversale : aussi donne-t-on à ce stade le nom d'étoile des noyaux-filles.

Les bâtonnets gagnant les pôles, le champ équatorial reste libre ; certains peuvent cependant rester en place ; ils seront ensuite rejetés à la périphérie où ils constitueront de petites cellules. Mais ceci est accessoire. Dans l'espace laissé libre par l'ascension des bâtonnets les fils du fuseau persistent pour la plupart des auteurs. Mais ils ne tardent pas à se multiplier et ils prennent, sous ce nouvel aspect, le nom de *Filaments connectifs* parce qu'ils relient ensemble les deux noyaux-filles. Les filaments connectifs ont probablement la même origine que les filaments du fuseau ; quant à leur destinée elle varie : ou bien ils disparaissent, ou bien ils persistent et prendront part à la formation de la plaque cellulaire.

j. *Formation des noyaux-filles* (fig. 9, 10, 11). — Arrivés aux pôles les éléments chromatiques se coarctent et se fusionnent ensemble en un amas granuleux. Les segments s'ajoutent bout à bout et reforment un filament qui a d'abord l'aspect d'un *peloton*. Les noyaux-filles croissent rapidement, et le peloton ne tarde pas à se transformer en *réseau*. Ce passage du peloton au réseau est facile à constater sur les cellules plates des épithéliums (Retzius et Flemming). Les nucléolus se montrent, une nouvelle membrane nucléaire apparaît et le noyau fille est constitué. Ce nouveau noyau pourra à son tour se diviser par le même processus et ainsi de suite. Quelquefois même les noyaux-filles s'apprêtent à de nouvelles divisions avant d'arriver à leur parachèvement.

Telle est la succession des phénomènes dans le noyau ; ils sont, on le voit, fort nombreux. Aussi, pour en faciliter l'étude, on a essayé de les grouper en schéma. La tentative la plus heureuse est celle de Flemming. Il range les phénomènes en deux séries, l'une descendante ayant pour point de départ le noyau-mère, l'autre ascendante et ayant pour but le noyau fille au repos. Les deux séries ont un point de contact commun qui sert

de fin à l'une et de commencement à l'autre, c'est la plaque équatoriale. Voici comment Flemming dispose son schéma (pag. 195).



Il y aurait donc sept stades dans la division du noyau; on peut dire cinq, car le noyau-mère et le noyau-fille à l'état de repos ne sont pas à proprement parler dans le cycle. Après la description que nous venons de donner du phénomène, il est facile de grouper les divers détails qui le constituent autour des cinq phases de Flemming.

De l'état de repos le noyau-mère passe à la *forme en peloton* ou *spîrème*, les nucléoles disparaissent, les microsomes se fusionnent; surviennent ensuite la segmentation transversale du filament, le dédoublement des granulations chromatiques, et le début de la scission longitudinale, la disparition de la membrane nucléaire, la division du protoplasme en deux zones concentriques. Nous arrivons alors à la *forme en étoile*. A celle-ci succède la fin de la scission longitudinale, les segments se séparent pour former la *plaque équatoriale* ou *métakinèse*. Pendant ces diverses phases se sont montrés les filaments achromatiques, les corpuscules polaires et les asters cytoplasmiques.

Les deux moitiés de la plaque équatoriale se séparent et donnent la *forme en étoile* (dyaster) des noyaux-filles. Les bâtonnets gagnent les pôles, se réunissent pour constituer la *forme en peloton* ou le *dispîrème* des noyaux-filles, et enfin les

noyaux-filles sont constitués et représentent des noyaux au repos pour une prochaine division. Entre les deux sont les filaments connectifs.

On voit donc que, d'après Flemming, ce cycle évolutif serait un cycle fermé et les deux moitiés du cercle seraient absolument semblables. Il y a en effet bien des analogies entre la dissociation du noyau-mère et la réorganisation du noyau-fille; cependant il n'y a pas un parallélisme absolu, car rien dans la série ascendante des noyaux-filles ne représente la segmentation longitudinale. Il faudrait trouver un accollement dans les segments gagnant les pôles; Flemming avait cru le constater, mais il a vu que c'était une erreur d'observation. Ces réserves faites, le schéma de Flemming mérite d'être conservé. Il est d'accord avec la marche des phénomènes admise par Retzius (voy. Flemming, page. 267) et Rabl, en 1884. n'y ajoute rien comme on peut s'en convaincre en examinant les phases successives qu'il admet :

- I. — Forme en peloton (peloton-mère, *Mutterknauel*).
- II. — Forme étoilée de la figure du noyau (étoile-mère, *Mutterstern*).
- III. — Disposition en cercle de la figure chromatique (*Equatorialplatte*).
- IV. — Forme étoilée des noyaux secondaires (Etoiles filles, *Tochterstern*).
- V. — Forme en peloton des noyaux secondaires (Peloton fille, *Tochterknauel*).

Dans son mémoire sur la controverse au sujet de la division des cellules, Straburger a groupé d'une façon plus synthétique le divers stades de la division sous les trois dénominations suivantes : PROPHASE, METAPHASE, ANAPHASE.

Par *prophase*, il désigne tous les changements qui se pro-

duisent depuis le peloton jusqu'à ce que le dédoublement longitudinal soit opéré.

Il appelle *métaphase*, les phénomènes qui président à la formation de la plaque équatoriale jusqu'à la séparation complète de celle-ci en deux groupes de segments.

Enfin par *anaphase*, il désigne les divers stades qui conduisent de la plaque équatoriale à l'achèvement des noyaux-filles.

Carnoy (b, page 250), 1885, n'admet que *deux phases fondamentales*. « La *première* s'étend depuis les premiers mouvements qui se manifestent dans le noyau jusqu'à la formation complète de la couronne équatoriale de Flemming. Cette première phase coïncide avec la prophase de Strasburger.

La *seconde* comprend : a. la dislocation de la couronne équatoriale et le nouvel arrangement des éléments qui s'en dégagent : *Umordnung* ou *Metakinesis* de Flemming, métaphase de Strasburger; b. le retour des éléments vers les pôles, leur disposition en couronnes polaires et la reconstitution des nouveaux noyaux : anaphase de Strasburger, dyaster et dispirem de Flemming. »

Toutes ces divisions ne sont pas d'une très grande importance. Il s'agit de bien saisir la filiation des changements qui s'opèrent et le meilleur schéma serait celui qui les énumérerait tous avec le plus de brièveté possible en représentant à l'esprit une idée nette du phénomène. A ce point de vue, il nous paraît que celui de Flemming mérite la préférence.

Nous avons exposé la karyokinèse, en ce qui a rapport au noyau, d'une façon générale. Nous avons énuméré les faits qui se succèdent dans un cas type, mais en réalité il y a de très-nombreuses déviations de ce type primitif. De plus, pour ne pas trop charger le tableau, nous avons décrit les stades sans en faire une histoire complète. Nous avons essayé d'extraire,

des opinions divergentes et des discussions qui se sont élevées sur le sujet, les éléments d'une description donnant l'état actuel de la question. Nous devons maintenant revenir sur quelques-uns des stades et examiner les particularités qu'ils peuvent présenter, les interprétations qu'ils ont subies.

1° *Peloton du noyau-mère.* — Sur le peloton lui-même, nous n'avons rien à dire, mais pendant ce stade il y a d'autres phénomènes portant sur les nucléoles. Ceux-ci disparaissent plus tôt dans les cellules animales, et quand ils ont disparu le suc nucléaire qui avait, pendant la formation du peloton, perdu la propriété de se colorer par le carmin, le picrocarmin, l'hématoxyline, la reprend, d'après Strasburger, qui attribue ainsi cette propriété à la substance des nucléoles. Pour ce dernier auteur, les nucléoles proviennent de la substance nucléaire diffuse dans le suc nucléaire, dans lequel ils se dissolvent ensuite. Flemming en juge autrement : les nucléoles proviennent de la charpente nucléaire et s'y réincorporent lorsqu'ils disparaissent.

Guignard (1884) se range à ce dernier avis et croit que la substance du nucléole contribue à nourrir les diverses parties du noyau.

Après la disparition des nucléoles, après la segmentation transversale et le raccourcissement des segments, Strasburger (1882) a vu apparaître dans le noyau des cellules du genre *Lilium* un corps très-réfringent auquel il a donné le nom de *corpuscule sécrété*. Cet élément s'évanouit à un stade plus avancé. En 1884 le même auteur revient sur ces corpuscules sécrétés et les appelle *paranucléoles*. Il les a bien observés dans le *Fritillaria persica* et il avance que peut-être ces corps servent à la formation des nucléoles dans les noyaux-filles. Il a signalé aussi une diminution de la consistance du suc nucléaire au moment de l'apparition de ces corps et ce changement de densité permettrait au

peloton de se contracter plus facilement. Guignard (1885) revient à son tour sur ce point, et, malgré l'autorité de l'éminent professeur, il est porté à croire, comme par le passé, que le paranucléole n'est autre chose que le nucléole lui-même en voie de résorption.

2° *Plaque nucléaire ou Etoile-mère.* — C'est pendant cette phase que se produit l'écartement des deux segments résultant de la *segmentation longitudinale* des bâtonnets commencée bien avant. Ce phénomène est un de ceux qui ont le plus contribué à diviser les auteurs. Esquissons rapidement les diverses opinions successivement émises sur le sujet.

En 1882, Strasburger admettait, après la *segmentation transversale*, dans les cellules-mères du pollen chez les Phanérogames et des spores chez les Cryptogames supérieures, un repliement des bâtonnets et un accollement des deux branches; à un stade plus avancé les deux moitiés longitudinales de chaque segment se séparaient. Dans les noyaux des cellules-filles et partout ailleurs, d'une façon générale, le filament subissait une double *segmentation transversale* s'opérant en deux temps, mais il n'y avait pas scission longitudinale.

Flemming, de son côté, affirmait que le dédoublement longitudinal existait dans les noyaux des cellules animales. Si bien qu'il y aurait eu une différence essentielle dans le mode de division de la plaque nucléaire dans les deux règnes.

Les observations se multiplièrent, et, en 1884 et 1885, la question a été définitivement tranchée. Heuser étudia les noyaux de l'endosperme des Liliacées et particulièrement celui du *Fritillaria imperialis*, et il constate la scission longitudinale des bâtonnets : une ligne claire apparaît d'abord au milieu de chacun d'eux et leurs deux extrémités présentent une échancrure. Le dédoublement devient complet; chacun des deux éléments qui en résultent gagne un pôle opposé.

Guignard avait vu, lui aussi, cette division longitudinale (*Comptes rendus Ac. des Sc.* septembre 1883) dans les végétaux, et il en a consacré l'existence dans trois mémoires très importants. Dans son mémoire de 1884 (Nouvelles observations sur la structure et la division du noyau cellulaire), il établit que cette scission existe dans le Gui et dans les poils staminaux du *Tradescantia* où on l'avait niée jusqu'à lui, « de sorte, dit-il, qu'il n'y a plus actuellement d'exception à cette loi chez les végétaux qu'on a pu examiner ».

Devant ces assertions, Strasburger (c., 1884) étudie encore ce point litigieux. Il porte d'abord son attention sur la division nucléaire dans le revêtement pariétal du sac embryonnaire du *Fritillaria imperialis*, et il donne de la scission longitudinale une description fort compliquée (1). Il reconnaît l'existence de la scission longitudinale dans les Dicotylédones quoiqu'elle soit

(1) Les deux moitiés de chaque segment s'écartent l'une de l'autre, tout d'abord à l'extrémité équatoriale recourbée, tandis qu'elles restent plus ou moins longtemps en contact à l'extrémité polaire. L'une des moitiés glisse dans la direction de l'axe du fuseau, le long de l'autre qui demeure d'abord en place et s'éloigne ensuite de l'équateur; la première émigre ainsi dans l'autre moitié de la figure.

Par suite, dans chaque paire, les extrémités équatoriales des bâtonnets sont à une certaine distance l'une de l'autre, tandis que leurs extrémités polaires restent encore presque accolées suivant leur longueur. Ce transport de l'un des bâtonnets du côté opposé, en s'effectuant sur l'ensemble des éléments, donne lieu à la formation, vers le milieu du noyau, d'une zone équatoriale qui est traversée par des bâtonnets droits et qui va s'élargissant de plus en plus. Ces bâtonnets comprennent les moitiés des segments qui ont émigré en glissant le long de leurs congénères dans deux sens opposés et des deux côtés de l'équateur.

La zone équatoriale est limitée de chaque côté et parallèlement à l'équateur, à la fois par les extrémités polaires légèrement infléchies des bâtonnets qui ont émigré et par les extrémités fortement recourbées de ceux qui sont restés en place; Strasburger lui donne le nom de zone de déplacement (*Umlagerungszone*). Mais ce mode de séparation et de transport ne s'applique pas à ceux des éléments de la plaque nucléaire qui sont situés à la périphérie et n'ont pas la même position. Dans ceux-ci les deux moitiés, en s'écartant l'une de l'autre par l'extrémité équatoriale, se portent directement de chaque côté de l'équateur dans l'un et l'autre groupe. » (Guignard 1883).

difficile à voir, à cause de la petitesse du noyau. Enfin il voit dans l'utricole-mère du pollen du *Fritillaria persica* que l'accolement qu'il avait admis n'existe pas. Le bâtonnet prend seulement un aspect rubané avant de subir la scission longitudinale. Nous avons vu ailleurs que cet aspect est dû à la disposition en double rangée des granulations chromatiques (Flemming, Retzius, Pfitzner, Guignard).

L'accord est donc fait, grâce surtout aux importants travaux de Guignard. Le professeur de Lyon reprend de nouveau le mode de séparation des bâtonnets (1885). Il le croit moins compliqué que ne le dit Strasburger. Après la segmentation, les extrémités des bâtonnets qui regardent les pôles sont toutes les extrémités équatoriales. Rabl (1883) a vu que les deux anses-filles provenant de la segmentation longitudinale du cordon chromatique commençaient à s'écarter par leur sommet, tout en restant adhérentes par les branches libres. Les deux sommets s'écartent l'un de l'autre en glissant sur le filament achromatique et ce n'est que plus tard que les extrémités libres se séparent l'une de l'autre.

Ainsi on pouvait admettre que la scission longitudinale était un phénomène constant dans toutes les cellules. Cependant, d'après Carnoy (b, 1885), le phénomène n'aurait pas ce caractère de généralité. La fissure des segments serait la majorité et il décrit les différentes manières dont elle se produit. Les segments droits peuvent être fissurés à une extrémité et ouverts graduellement; ceux qui sont incurvés peuvent se fissurer simultanément dans toute leur longueur et au milieu, ou bien suivant une ligne en diagonale qui devient sinueuse aux extrémités. Mais dans quelques cas la fissure est transversale (*Astacus*, *Scolopendre*, *Forficule*). La fissuration en diagonale serait un mode de transition entre le mode longitudinal et le mode transverse. Il peut même arriver, toujours d'après le même auteur, que la

fissure longitudinale soit complètement absente. Aussi, dit-il, la tendance à considérer ce phénomène comme un élément essentiel n'est pas en harmonie avec les faits. D'après Carnoy les moitiés produites par la segmentation ne vont pas toujours aux pôles opposés.

Les travaux de Carnoy sont peu d'accord avec les observations des histologistes les plus compétents (Flemming, Strasburger, Guignard, Heuser); aussi espérons nous que ses affirmations seront l'objet de nouvelles recherches.

Une question, qui a aussi été l'objet de très nombreuses études, est celle de l'origine des filaments achromatiques du fuseau. — Deux opinions sont en présence : pour les uns ils proviennent du protoplasme (Strasburger, Guignard, Henneguy); pour les autres ils se forment aux dépens du noyau (Flemming, Zacharias, Carnoy). Flemming admet aussi une origine mixte.

Pour les premiers, ils ne se montreraient qu'après la rupture de la membrane nucléaire; pour les seconds, on pourrait les voir avant, chez l'Hydre en particulier (Pfitzner). Pour Carnoy (1885), c'est même un fait absolument prouvé, et il a observé chez les Arthropodes trente cas de noyaux contenant des fuseaux en dedans d'une membrane nucléaire parfaitement intacte.

Pfitzner (*Morphol. Jahrb.* 1885) conclut comme Carnoy que le fuseau provient du noyau. Il s'appuie sur les différences de coloration que certains réactifs communiquent aux filaments achromatiques et au cytoplasme.

D'un autre côté, Strasburger (1884) a très nettement vu la continuité des filaments achromatiques avec les filaments cytoplasmiques au niveau des pôles sur le *Spirogyra nitida*. A ce niveau la paroi a l'aspect d'un crible.

Henneguy (1882) avait déjà vu le même fait sur les cellules embryonnaires des poissons osseux. « Le processus de division cellulaire, dit-il, commence par le protoplasma et se manifeste

par l'apparition et le dédoublement de l'aster avant aucune modification du noyau (Voy. fig. 12 p. 69). La membrane de ce dernier disparaît d'abord aux deux pôles de son grand axe. Les filaments pâles du fuseau sont de nature protoplasmique et viennent des rayons des asters. »

Strasburger, d'ailleurs, s'il soutient que c'est toujours aux dépens du cytoplasme que se forme le fuseau, admet avec Flemming, qu'il ne peut être question d'une véritable pénétration des filaments mais d'une formation sur place.

Guignard (1885) apporte de nouveaux arguments en faveur de l'origine cytoplasmique : « Il faut se rappeler, dit-il, que le noyau ne possédait, à part les nucléoles, aucun autre élément figuré que le filament d'hyaloplasma dans lequel est englobée la chromatine. » Il fait remarquer aussi que, dans aucun cas, chez les végétaux, on ne les a vus se former dans l'intérieur du noyau avant la disparition de la membrane.

Devant des opinions contraires émises ainsi par de remarquables observateurs, il est permis d'affirmer que cette question de l'origine des filaments achromatiques n'est pas tranchée. L'autonomie du noyau à l'état cinétique admise par les uns, repoussée par les autres, reste donc à l'étude.

Il est aussi un autre point sur lequel on a discuté, mais qui paraît résolu, c'est *la continuité des fils d'un pôle à l'autre*.

Van Beneden, en étudiant l'œuf de l'*Ascaris megalocephala*, dont nous parlons plus loin, fut conduit à considérer le fuseau achromatique comme constitué par deux cônes, juxtaposés par leur base à l'équateur, et dont les sommets étaient aux pôles. Les filaments s'arrêtaient au niveau des bâtonnets chromatiques. L'ascension de ses derniers vers les pôles était provoquée par une véritable traction des filaments. Les deux moitiés de plaque étant ainsi écartées, il ne doit pas y avoir trace des filaments achromatiques du fuseau dans le champ équatorial laissé libre.

Aussi les filaments connectifs qui s'y montrent ont-ils, pour Van Beneden, une origine bien distincte des filaments du fuseau : ils proviendraient d'un stroma achromatique laissé sur place par les éléments chromatiques et il donne à ces nouveaux filaments le nom de *filaments réunissants*. Ceux-ci, fait-il remarquer, sont bien distincts des filaments du fuseau puisqu'ils décrivent des méridiens qui ne sont pas dans le prolongement des fils qui partent des pôles.

Mais on admet aujourd'hui que les fils achromatiques sont continus d'un pôle à l'autre, et servent simplement de fils conducteurs aux bâtonnets qui montent vers les pôles probablement en vertu d'une force attractive exercée par ces derniers. Flemming, sur la Salamandre, n'a pu suivre les filaments achromatiques d'un pôle à l'autre ; cependant il ne doute pas de leur continuité.

Guignard a manifestement vu la continuité des fils sur le noyau du sac embryonnaire du *Lilium*, affirmée aussi par Carnoy sur les Arthropodes.

Pour terminer cette histoire des fils achromatiques, rappelons que Zalewski et Soltwedel (1881-1882) les ont considérés comme des tubes creux provenant du protoplasme cellulaire et dans lesquels voyageraient les bâtonnets chromatiques du noyau.

Les autres phases ne nous présentent rien à ajouter. Nous dirons quelques mots seulement sur les *noyaux-filles*. Quand les éléments chromatiques sont arrivés aux pôles, ils se fusionnent pour constituer un peloton. Une nouvelle membrane se forme et les enveloppe. Cette membrane englobe aussi dans le noyau une portion du cytoplasme qui devient caryoplasme. Le reste du fuseau se trouve dans le cytoplasme. Il ne se dissout pas, mais est utilisé pour la formation de la plaque cellulaire, si elle se forme, ou pour la formation du réticulum du protoplasme si la plaque ne se forme pas (Carnoy). Les noyaux-filles présentent alors leur face supérieure déprimée. D'après Heuser, c'est par

cette surface que les noyaux se nourrissent, et, en effet, vers elle on voit converger les radiations du protoplasme qui sont probablement destinées à apporter les éléments nutritifs.

Nous terminons là cette description de la division du noyau. Examinons maintenant comment se divise le corps de la cellule.

2° Division du corps cellulaire.

Dans la division indirecte le corps de la cellule se divise par deux procédés : 1° par l'étranglement simple comme dans la division directe ; 2° par la formation d'une cloison précédée de l'apparition d'une plaque cellulaire, mode que l'on considère jusqu'à présent comme spécial à la karyokinèse.

L'étranglement s'observerait plus particulièrement dans les cellules animales. Les phénomènes sont fort simples. « Ils se résument dans l'apparition d'un étranglement équatorial qui se propage insensiblement jusqu'au centre de la cellule. Tantôt le sillon progresse régulièrement sur tout le pourtour de la cellule, tantôt il s'enfonce plus d'un côté que de l'autre et peut même devenir unilatéral. » (Carnoy.)

Il y a encore quelque temps, on considérait l'étranglement comme le seul mode de division du protoplasme des cellules animales et ce processus lui aurait même été uniquement réservé. Les faits semblent démontrer que, d'un côté, l'étranglement existe dans les végétaux (myxamibes des Myxomicètes, zoospores de l'*Halosphaera viridis*, etc.) et d'un autre côté, que la plaque cellulaire se rencontre dans les cellules animales.

La division du corps de la cellule par formation d'une plaque cellulaire est plus compliquée que la division par étranglement, nous devons donc nous y arrêter un peu plus longuement. Elle a été surtout bien étudiée dans les végétaux par Hofmeister et

Strasburger et c'est à ces auteurs que nous emprunterons les éléments de notre description.

On désigne souvent, chez les végétaux, ce mode de division sous le nom de *cloisonnement*. S'il se fait une seule cloison dans la cellule-mère, c'est une *bipartition* ; si plusieurs cloisons se forment à la fois, c'est une *multipartition*.

A. — Prenons le cas le plus simple, celui d'une *bipartition*. Après la division du noyau, il se fait généralement une nouvelle production de filaments connectifs. Bientôt, sur leur trajet, et, dans la région équatoriale, se montre la plaque cellulaire : c'est un disque granuleux qui précède toujours la formation de la cloison cellulosique. Ces granulations sont de nature protéique et sont constituées par la fusion des microsomes des filaments en corpuscules plus ou moins volumineux. Plus tard ces éléments se soudent de manière à constituer un disque au milieu duquel prend naissance la cloison cellulaire. La cloison de cellulose serait élaborée aux dépens du protoplasme de la plaque cellulaire, de même que l'enveloppe de la cellule est élaborée aux dépens du protoplasme cellulaire. On tend aujourd'hui à admettre qu'il y a dédoublement des matières albuminoïdes en éléments ternaires (cellulose, amidon, etc.) et en matières azotées (asparagine, tyrosine, etc.). C'est ainsi que tout récemment Belzung (1886) a montré que, pendant la germination des scérotés des champignons, il se formait de l'amidon par dédoublement de la matière albuminoïde des leucytes. La cloison de la cellule formée, les filets connectifs disparaissent et le protoplasme redevient homogène.

Si la cellule est riche en protoplasme, la lentille biconvexe constituée par les filets connectifs atteint la largeur nécessaire pour occuper, au niveau de son équateur, tout le diamètre de la cellule, la cloison est *simultanée*, c'est-à-dire qu'elle apparaît

au même moment dans toute la plaque cellulaire; c'est le cas le plus fréquent. Si le protoplasme ne remplit pas toute la cavité de la cellule, la lentille biconvexe n'occupe pas tout le diamètre de celle-ci, la cloison est *successive*, soit *centrifuge*, soit *unilatérale*. Elle est centrifuge lorsque la plaque cellulaire est d'abord formée dans la région centrale et qu'elle se raccorde avec la membrane externe à mesure que le protoplasme se déplace vers la périphérie. Elle est unilatérale, lorsque la plaque cellulaire se forme d'abord sur un côté de la cellule: elle s'étend peu à peu vers la face opposée à mesure que le protoplasme se déplace dans cette direction.

B. Multipartition. — Dans le sac embryonnaire des Phanérogames on observe des phénomènes de cloisonnement multiple, lorsque le sac embryonnaire est très volumineux, au moment de la formation de l'albumen. Le noyau du sac se divise en deux, chaque moitié en fait autant et le phénomène se répète ainsi un grand nombre de fois. Lorsque la division des noyaux est terminée, on voit apparaître des filets connectifs qui forment des fuseaux ou des lentilles biconvexes entre les noyaux; chaque noyau devient le centre de formation de fuseaux ou de lentilles biconvexes qui le relient aux noyaux circonvoisins. Sur l'équateur de chacune de ces figures se forme une plaque cellulaire, bientôt suivie d'une cloison de cellulose; on a donc autant de cellules que de noyaux. Dans certaines plantes, les filets connectifs se forment seulement çà et là; il en résulte que les cloisons produisent des cellules polynucléées. Plus tard les noyaux se fusionnent en un seul dans chaque cellule. Le cloisonnement multiple revient, en résumé, à n'être qu'un cloisonnement simple retardé.

La plaque cellulaire peut se former, mais n'avoir qu'une existence éphémère; à chaque karyokinèse se forme une plaque

cellulaire à l'équateur de tous les fuseaux. Cette plaque disparaît avant la karyokinèse suivante, plaque et fuseau se fondent bientôt en protoplasme ordinaire.

Certains auteurs ont pensé que la division du noyau et le cloisonnement de la cellule constituaient les deux phases successives d'un seul et même phénomène. On sait aujourd'hui que la division du noyau et la division de la cellule sont au contraire deux phénomènes indépendants. C'est ainsi qu'on observe des cellules dans lesquelles le noyau se divise un certain nombre de fois sans qu'il y ait cloisonnement de la cellule. Celle-ci est alors *indéfiniment* polynucléée (suspenseur des Viciées (Guignard); certaines fibres libériennes et certaines cellules laticifères (Treub)... etc.).

Tel sont les modes de division que l'on observe dans les végétaux. Chez les animaux on admettait, il n'y a pas bien longtemps, que la division se faisait toujours par étranglement; les travaux de ces dernières années ont montré que la plaque cellulaire pouvait exister aussi chez eux. Strasburger (a, page 299) la signale dans les cellules cartilagineuses de l'oreille du veau. Ici, comme dans les cellules végétales qui sont traversées avant la division par une plaque complète, la cloison se forme simultanément. « La jeune cloison devient plus épaisse surtout à son milieu et paraît par conséquent enflée à cet endroit. Quand cette partie enflée a dépassé une certaine épaisseur, elle se fend, comme les membranes végétales en trois lamelles, deux périphériques et une moyenne. Les lamelles périphériques restent homogènes, la lamelle moyenne au contraire paraît filamentaire. » Cette dernière se transformerait en substance intercellulaire.

Plusieurs auteurs signalent également des formations qui correspondent évidemment à la plaque cellulaire.

Fol (d, 1875) parle d'une ligne de démarcation entre les territoires des deux étoiles (œuf de *Cymbulia Peronii*). Bütschli (1877)

la découvre dans certains œufs (*Nephelis vulgaris*, *Limnæus auricularis* et *Succinea Pfeiferi*) chez les Infusoires. Van Beneden (a, 1876) la remarqua dans le fuseau d'un embryon infusoriforme de dicyemide. Mayzel (1876 et 1877) décrit une bande séparatrice dans diverses cellules épithéliales. Schleicher et Strasser (1879) voient la division des cellules cartilagineuses par une plaque; Mark, la même année la signale, sur les œufs de limace; R. Hertwig (1884) sur le fuseau intérieur de l'*Actinosphærium*; Grüber (a, 1883) dans les Protistes; Van Beneden (d) sur l'œuf de l'*Ascaris*; Carnoy (b, p. 373) l'a enfin signalée chez les Arthropodes.

Comme on le voit, donc, l'existence de la plaque cellulaire est démontrée chez les animaux. Ce qui est moins connu c'est le rôle que joue cette plaque dans la formation de la membrane de séparation. Car la plaque peut exister et la cellule se diviser par étranglement comme si la plaque n'existait pas. Dans quelques cas où la plaque est utilisée, on peut encore voir se produire l'étranglement du protoplasme qui vient ainsi rejoindre le fuseau. Aussi Flemming, discutant les faits dans son livre, conclut-il que la division cellulaire par une plaque chez les animaux demeure toujours sujette à contestation. Carnoy cependant estime avoir démontré chez les Arthropodes la réalité de la participation de la plaque à l'établissement de la membrane. Cet auteur distingue (b, page. 375) une *plaque fusoriale* se trouvant dans le fuseau et une *plaque complétive* se produisant dans le cytoplasme. Cette dernière est très délicate et s'évanouit avec la plus grande facilité. Cependant les plaques complétives existent et leur formation est calquée sur celle des plaques fusoriales.

Nous devons signaler ici un mode de prolifération cellulaire analogue aux faits de multipartition ou de cloisonnement multiple que nous avons décrit dans le sac embryonnaire des Phanérogames. Nous faisons allusion aux cloisonnements multiples

qui se font dans le parablaste des poissons osseux. Le processus de cloisonnement est absolument le même dans les deux cas.

Ainsi l'étude de cette dernière phase de la division du corps cellulaire montre que sur ce point encore, il n'y a pas de différence radicale entre les cellules animales et les cellules végétales.

Nous terminons là notre description générale de la prolifération de la cellule par voie karyokinétique, nous allons maintenant examiner les particularités qui caractérisent la karyokinèse dans les différentes cellules.

TROISIÈME PARTIE

LA KARYOKINÈSE

DANS LES DIVERSES CELLULES

CHAPITRE V

La Karyokinèse dans les cellules des végétaux.

Grâce aux nombreuses observations que nous avons signalées dans notre travail, on a vu que la karyokinèse existe chez les Dicotylédones, les Monocotylédones, les Cryptogames vasculaires et les Thallophytes. Les Champignons restent le groupe le moins exploré à ce point de vue. La division indirecte s'observe surtout dans les cellules jeunes : sur les ovules, sur les étamines pour la formation du pollen, dans les points végétatifs, etc.

Nous ne pouvons ici signaler toutes les particularités que peut offrir la division cinétique dans chaque famille; aujourd'hui les exceptions sérieuses au processus général que nous avons décrit ont complètement disparu. Les noyaux des *Tradescantia* avaient pendant longtemps semblé présenter dans la division du noyau une marche spéciale. Baranetzky affirmait qu'il n'y avait pas de

plaque nucléaire, et qu'au lieu de la segmentation longitudinale, il se produisait une seconde segmentation transversale. Heuser a admis que la segmentation longitudinale se produisait dans l'ébauche des noyaux-filles après deux segmentations transversales. Nous avons déjà dit que les travaux de Strasburger et de Guignard avaient montré l'inexactitude de ces observations.

Nous trouvons cependant dans le règne végétal une exception au processus général décrit pour la division cellulaire indirecte. Cette exception porte sur quelques groupes des Thallophytes (*Spirogyra*, *Cladophora*, etc.). La division karyokinétique du noyau est remarquable par le fait que la masse chromatique du noyau est réunie en un globule unique qui représente un nucléole. C'est cette masse qui donnera naissance aux bâtonnets sans passer par la phase du peloton. La membrane du noyau persiste très longtemps. Quand on voit le fuseau achromatique dans l'intérieur du noyau, la membrane a disparu aux deux pôles. La division du corps cellulaire est surtout intéressante. Elle se produit par un mode qui paraît s'éloigner des types de division que nous avons étudiés jusqu'ici. La différence essentielle consisterait dans l'absence de plaque cellulaire.

Après la division du noyau, les filaments achromatiques qui relient les deux nouveaux noyaux se résorbent, à l'exception des filaments périphériques, si bien que le fuseau n'est plus constitué que par sa couche superficielle. A l'équateur du fuseau ainsi réduit se forme un amas de granulations qui, plus tard, se fond avec les filaments connectifs. Au moment même où commence la division du noyau, on voit apparaître au milieu de la paroi cellulaire la première ébauche de la cloison sous la forme d'une strie claire excessivement mince. Cette cloison augmente de plus en plus vers l'intérieur en repoussant devant elle la couche pariétale de protoplasme sous forme d'un anneau. Pendant que l'anneau s'avance vers l'intérieur, le fuseau se gonfle,

les fils qui le composent deviennent plus convexes vers l'extérieur et finalement se confondent avec le protoplasme pariétal qui revêt la jeune cloison. Celle-ci pénètre de plus en plus profondément, les fils tendus entre les noyaux sont refoulés vers le centre et finalement l'anneau de protoplasme forme au centre de la cellule une plaque granuleuse complète. C'est dans l'intérieur de celle-ci que se forme la portion de la cloison qui manque encore. Les filaments sont réunis en un faisceau sur lequel chemine, en se rapprochant, de part et d'autre, du noyau, l'excédent de protoplasme non employé. Il résulte de cet exposé que la division du noyau et celle de la cellule sont des phénomènes indépendants l'un de l'autre; cependant le noyau montre toujours l'initiative. Les particularités qui caractérisent la division cellulaire dans les *Spirogyra* tiendraient à la pauvreté de la cellule en protoplasme. Ce mode de formation de la cloison peut être désigné sous le nom de *cloisonnement centripète*.

Il nous a paru intéressant de rapporter cet exemple des *Spirogyra*, qui complète l'histoire de la plaque cellulaire. Pour terminer ce qui a trait aux végétaux, nous dirons que dans ceux-ci la karyokinèse est caractérisée par les faits suivants : il y a formation à peu près constante d'une plaque cellulaire; après la séparation des noyaux-filles, il se produit une nouvelle et abondante formation de filaments achromatiques sur lesquels se produira la plaque; il est assez difficile de voir les asters, excepté dans les cellules très riches en protoplasme comme les cellules du sac embryonnaire des Phanérogames. La figure chromatique est ordinairement riche surtout dans les cellules jeunes, par exemple dans les cellules des poils staminaux des *Tradescantia*.

La division indirecte se trouve également dans les *tissus morbides des végétaux*. M. Guignard a bien voulu nous communiquer le résultat de ses observations encore inachevées et iné-

dites sur ce sujet : nous l'en remercions bien sincèrement. Il a étudié la formation cellulaire, surtout dans les productions pathologiques d'origine parasitaire, telles que les *galles* de feuilles de chêne, de *Glechoma hederacea* et d'autres végétaux, sur les *cloques de feuilles du poirier*, de l'*Aulac* (produites par l'*Exoascus Alni de By.*), du *prunellier* (*Exoascus Pruni fukel.*), du *cerisier nain* et du *pêcher* (*Exoascus deformans Berk.*). Dans ces divers cas, la prolifération a lieu par division indirecte. Il en est de même dans les cas de blessures avec cicatrisation.

CHAPITRE VI

De la Karyokinèse dans les œufs.

On peut facilement dans les œufs observer le processus karyokinétique. Ce n'est cependant que dans ces dernières années qu'on est arrivé à le suivre complètement. Dès 1847, Derbès avait bien vu des asters sur l'œuf des Oursins, mais les esprits n'étaient pas préparés et les faits qu'il avança furent oubliés. Il n'y a pas encore longtemps la plupart des embryologistes, Remak, Coste, Kolliker, Bischoff, etc., admettaient que la vésicule germinative disparaissait avant la fécondation, se dissolvant dans le vitellus : l'œuf passait ainsi à l'état de *monerula* de Hæckel, c'est-à-dire, à l'état d'une cellule sans noyau. Le premier noyau de segmentation était un élément de nouvelle formation, naissant spontanément dans le vitellus. Jean Muller, Leydig, Gegenbaur, Leuckart affirmaient bien que la vésicule germinative persistait et formait le premier noyau de segmentation. Mais c'était là des idées théoriques qui n'étaient généralement pas acceptées.

Anton Schneider (1873) vit des figures nucléaires dans l'œuf d'été du *Mesostomum Ehrenbergi*; il les avait vues aussi dans les œufs du *Distomum cygnoides*; il les crut accidentelles.

Butschli, dès 1875, jette sur la question une vive lumière et ouvre une ère de travaux qui nous conduit à l'état actuel de nos connaissances. Il observa la karyokinèse dans l'œuf du *Cucullanus elegans* (ver parasite de la perche) : il constata, qu'à un moment donné, la vésicule germinative était remplacée par un fuseau. Sur les Hirudinées, il avait vu que ce fuseau était en rapport avec la formation des globules polaires, appelés encore globules de direction, et il l'avait désigné sous le nom de *fuseau directeur*. Il faut ajouter qu'il ne suivit pas tout le phénomène et qu'il prit le *pronucleus* femelle pour le premier noyau de segmentation.

Fol (*Asterias glacialis* et *Pterotrachea*) poursuit ces études : il donne le nom d'*aster* et d'*amphiaster* aux productions radiées du fuseau ; distingue l'*amphiaster de rebut* qui donne naissance aux globules polaires et l'*amphiaster de fractionnement*. Signalons encore les travaux de O. Hertwig, de Selenka qui a très bien suivi chez l'Oursin tout le phénomène dont nous décrirons les différentes phases d'après ces derniers auteurs. Des observations ont été faites par Cellacher, Hertwig, Van Bambeke, Van Beneden, Hoffmann, Henneguy sur les œufs de Vertébrés : truite, grenouille, lapin ; elles sont encore incomplètes et ne peuvent servir de type descriptif. Nous n'avons pas à faire ici l'histoire complète de l'acte intime de la fécondation. Nous n'avons à nous occuper que des phénomènes karyokinétiques que l'on observe sur les œufs ; or ces phénomènes se rattachent à deux moments de la vie de l'œuf : 1^o à la modification de la vésicule germinative et à la formation des globules polaires ; 2^o à la segmentation. En termes plus brefs, nous avons à décrire : 1^o le *fuseau de direction* ; 2^o le *fuseau de segmentation*.

1^o Fuseau de direction.

Dans l'œuf de l'*Asterias glacialis* quittant l'ovaire, la vésicule germinative, de volume assez considérable, occupe une position excentrique. Après un court séjour de l'œuf dans l'eau de mer, cette vésicule se modifie; sa membrane disparaît, les contours ne sont plus nets et à sa place on observe une tache claire; au niveau de cette tache on constate bientôt la présence d'un fuseau avec un amphiaster. Cette formation indique une division nucléaire. Or le noyau est ici la vésicule germinative elle-même. Dans le fuseau on distingue des *rayons* ou *filaments bipolaires*. La figure est d'abord parallèle à la surface de l'œuf; elle lui devient ensuite perpendiculaire et l'on voit son extrémité supérieure faire saillie à la surface de l'œuf sous l'aspect d'une petite protubérance qui va s'étrangler, s'isoler, entraînant avec elle la moitié de la plaque équatoriale, l'autre moitié restant dans l'œuf: c'est le premier *globule polaire*. Après un court repos, l'amphiaster se reconstitue, les mêmes phénomènes se répètent et il se forme un second globule polaire. Ce qui reste du second amphiaster se transforme en une vésicule entourée d'un aster; celle-ci ne tarde pas à gagner le centre du vitellus où elle constitue le *pronucleus femelle*.

Des observations analogues ont été faites sur les Coelentérés, les Echinodermes, les Mollusques, les Vers, les Poissons osseux (C. K. Hoffmann, Amsterdam 1881).

Hensen (1873) constata la formation des globules polaires chez la lapine; mais il ne vit pas que ces globules proviennent de la vésicule germinative. Ce fait n'échappa pas à Van Beneden (1874) qui, il est vrai, ne vit pas que les débris de la vésicule germinative restaient dans l'œuf pour constituer son *pronucleus central*. Depuis les travaux de Fol, Van Beneden a complété ses premières observations sur l'œuf de la chauve-

souris (1880). Les globules polaires se formeraient dans l'ovaire et l'ovule ne tomberait de l'ovaire qu'à l'état de maturité.

Tous ces faits permettent de considérer la formation des globules et la transformation de la vésicule germinative en *noyau* de l'œuf comme un fait général dans la série des animaux. Cette émission de corpuscules est l'acte final de l'accroissement normal de l'œuf : il est indépendant de la fécondation qu'il peut précéder ou suivre. Nous n'avons pas ici à examiner les diverses opinions émises sur la signification de ces corpuscules de rebut depuis Carus qui les a découverts en 1828 ; nous ferons seulement remarquer avec Balfour que les globules polaires manquent chez les Arthropodes et les Rotifères où la parthénogénèse existe normalement. Cette coïncidence donne une certaine force aux idées émises par Sedwig-Minot et A. Sabatier : toute cellule serait mâle et femelle ; pour qu'une cellule ait une sexualité caractérisée, il faut qu'un des éléments sexuels ait été éliminé. Dans l'œuf c'est l'élément mâle qui serait rejeté sous forme de globules polaires et remplacé par le spermatozoïde.

Telle est la première phase karyokinétique que nous présente l'ovule ; la seconde se rapporte à la segmentation de l'œuf.

2. Fuseau de segmentation.

Après la formation des globules polaires, l'œuf va être le siège de l'acte intime de la fécondation dont nous ne croyons pas devoir faire ici l'histoire complète. Nous dirons seulement qu'une partie du spermatozoïde pénètre dans l'œuf. Pour Fol ce serait la tête, pour Selenka le corps. Quoi qu'il en soit, la portion du spermatozoïde qui arrive dans le vitellus, se gonfle, forme d'abord une petite tache claire, autour de laquelle se forme un aster. C'est le *pronucléus périphérique* de Van Beneden, appelé encore *pronucléus mâle* par Fol, *noyau spermatique* par Hertwig.

On voit alors cet aster mâle cheminer dans le vitellus dans la direction du pronucléus femelle. Les rayons de l'étoile s'agrandissent de plus en plus ; bientôt les deux pronucléus sont très voisins ; ils s'attirent alors réciproquement et se fusionnent. Au centre de l'œuf, on voit donc un noyau unique, le *noyau vitellin* proprement dit, qui résulte de la fusion de deux noyaux différenciés. La tête du spermatozoïde, en effet, est surtout constituée, d'après Flemming, par la chromatine du noyau de la cellule dans laquelle il a pris naissance ; le noyau femelle est aussi formé par la majeure partie de la chromatine de la vésicule germinative : l'acte intime de la fécondation revient donc à la fusion de la substance chromatique de l'élément mâle avec celle de l'élément femelle.

Ces faits sont généralement acceptés et établis sur des observations appliquées non seulement à des animaux inférieurs mais aussi à des Vertébrés. Rappelons les travaux de Calberla, Kupffer et Benecke sur les Cyclostomes ; de Van Bambeke, de Hertwig sur les œufs d'axolotl, de triton, de grenouille, de crapaud ; de Hoffmann sur certains poissons osseux, enfin de Balbiani sur la lapine et de Rein (1882) sur le lapin et le cochon d'Inde. Il y a bien l'opinion discordante d'Ant. Schneider pour lequel le noyau spermatique, dont il a d'ailleurs reconnu l'existence, ne provient pas du spermatozoïde ; mais cette opinion est en contradiction avec trop de faits bien observés pour avoir acquis quelque crédit.

Jusqu'à présent les modifications apparentes dans l'œuf portaient sur son noyau qui se transformait sans que la cellule ovarienne semblât prendre part à ces transformations. Dès maintenant l'œuf va se comporter comme une cellule en voie de prolifération et il va présenter de nouveau les phénomènes de la segmentation indirecte, que l'on peut suivre sur la figure 12 ci-contre.

Un amphiaster, avec son fuseau nucléaire, va se former. La plaque équatoriale se divisera en deux portions qui se porteront aux pôles du noyau pour constituer les deux premiers noyaux de segmentation autour desquels le vitellus se disposera en deux sphères de segmentation. Chacune de ces sphères va être le siège de phénomènes identiques et ainsi l'œuf sera trans-

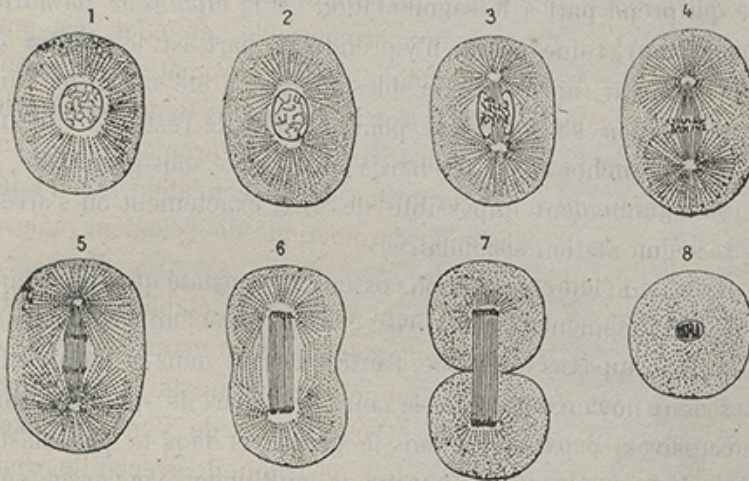


FIG. 12. — Phases successives de la division d'une cellule du germe de la truite. — N° 1, apparition de l'aster. — N° 2, dédoublement de l'aster, allongement du noyau. — N° 3, disparition de la membrane aux pôles, pénétration du cytoplasme dans le noyau. — N° 4, amphiaster, plaque équatoriale. — N° 5, ascension des bâtonnets vers les pôles. — N° 6, les bâtonnets aux pôles; filaments connectifs. — N° 7, étranglement du corps de la cellule. — N° 8, cellule fille (d'après Henneguy, 1882).

formé en un amas de cellules qui constitueront le corps muriforme ou *morula* de Hæckel. Dans les œufs méroblastiques, on sait que la segmentation n'est pas exclusivement limitée au germe ou à la cicatrice.

Kupffer, Van Beneden, C. K. Hoffmann, Henneguy, etc., pour les poissons osseux, Balfour, pour les Plagiostomes, Gætte, Mathias Duval, chez les Oiseaux ont montré qu'il se produisait des noyaux dans le vitellus sous-jacent au germe segmenté

(parablaste — vitellus blanc). « Il n'y a pas, dit M. Duval (formation du blastoderme dans l'œuf d'oiseau, 1884, pag. 165), avant comme pendant la segmentation, de limite absolue entre le germe proprement dit et le vitellus blanc, pas plus qu'il n'y en a entre le vitellus blanc et le vitellus jaune. On ne peut pas même, pour établir une distinction de ce genre, dire que tout ce qui prend part à la segmentation est le *vitellus de formation* (ou germe) et que ce qui n'y prend pas part est le *vitellus de nutrition*, car, après que le blastoderme a été constitué, une segmentation secondaire se poursuit dans le reste du vitellus, dans le plancher et sur les bords de la cavité sous-germinale, et il est actuellement impossible de dire exactement où s'arrête cette segmentation secondaire. »

Hoffmann, chez les poissons osseux, a constaté que le premier noyau de segmentation se divise en deux, que l'un des nouveaux noyaux reste dans le germe, l'autre passant dans le parablaste. Ces deux noyaux vont être le point de départ de segmentations successives et parallèles dans le germe et dans le parablaste. Mais dans ce dernier les noyaux se multiplient par karyokinèse en présentant tous simultanément les mêmes phases. Kupffer, Van Beneden, Henneguy ont vu qu'il se formait ensuite des cellules autour de ces noyaux. Ces cellules s'ajoutent au germe et il reste quelques noyaux qui alors se multiplient par segmentation directe.

Ce fait sera intéressant à rapprocher de ce qui se passe dans certains végétaux (pag. 57, B. *Multipartition*). Remarquons tout de suite, avec Balbiani, combien ce qui se passe dans l'œuf jette un jour nouveau sur le fait de l'hérédité. Le premier noyau résulte du mélange, de la fusion intime des deux éléments mâle et femelle. Par la première segmentation, ces éléments se partagent entre les deux noyaux-filles et ainsi ils se répartiront dans toutes les générations cellulaires ultérieures, si bien que tout cel-

lule doit être, de par la biologie cellulaire, considérée comme renfermant deux polarités sexuelles, l'une mâle, l'autre femelle (A. Sabatier).

Nous devons signaler maintenant ce que la division indirecte présente de particulier dans les œufs. Ce qui frappe tout d'abord c'est la beauté de l'amphiaster. Celui-ci est très développé et offre deux magnifiques étoiles. Mark a décrit des asters en forme de spirale et de tourbillons chez le *Limax* et les Vers. Flemming a signalé des filaments protoplasmiques recourbés chez les Echinodermes, et Selenka chez les *Thyzanozoon*.

C'est que l'œuf représente une cellule riche en protoplasme ; aussi est-ce sur les œufs que l'on peut bien étudier les manifestations protoplasmiques de la karyokinèse. C'est en étudiant la multiplication des cellules embryonnaires des poissons osseux que Henneguy (1882), a pu poser les conclusions suivantes : « Le processus de la division cellulaire commence par le protoplasme et se manifeste par l'apparition et le dédoublement de l'aster avant aucune modification du noyau. La membrane de ce dernier disparaît d'abord aux deux pôles de son grand axe. Les filaments pâles du fuseau sont de nature protoplasmique et viennent des rayons des asters, etc. » Toutes affirmations qui sont en accord avec celles de Fol chez les Invertébrés, de Strasburger et de Guignard chez les végétaux et en particulier sur le jeune sac embryonnaire des *Lilium*.

Van Beneden, dans son travail sur l'*Ascaris megalocephala* du Cheval (1883), a établi quelques vues nouvelles au sujet de la division cellulaire. Ce mémoire fort long n'est pas toujours clair ; l'auteur y a suivi presque tous les faits touchant la maturation de l'œuf et la fécondation. L'œuf de l'Ascaride est d'une structure assez complexe ; on y retrouve cependant les parties essentielles d'une cellule. La vésicule germinative apparaît dans l'œuf vivant comme une tache claire. Par l'acide osmique et le

picrocarmin, elle semble formée par une masse homogène ; rien ne rappelle le réseau nucléoplasmique. Dans chaque vésicule on constate un petit corps plus fortement coloré que le reste, et qui correspond à la tache germinative ou tache de Wagner et qui est en réalité le nucléole de la « cellule-œuf » ; mais il vaudrait mieux pour ne rien préjuger quant à sa signification fort problématique lui donner le nom de *corpuscule germinatif*. » Ce corpuscule germinatif est plongé dans une substance moins sombre que le reste du noyau, offrant l'aspect d'une lentille biconvexe très épaisse : c'est le *prothyalosome*.

« Presque toujours il existe dans le restant ou *portion accessible de la vésicule germinative* un, deux, quelquefois même trois autres corpuscules se colorant vivement en rouge par le picrocarmin comme le corpuscule germinatif, mais beaucoup plus petits que ce dernier et aussi moins réfringents. » Ce sont des *pseudonucléoles*.

Les corpuscules germinatifs peuvent se présenter sous deux aspects : tantôt ils paraissent constitués par deux petites plaques disposées parallèlement l'une à l'autre, chaque plaque paraissant elle-même formée de trois globules. De la face externe de chacun des globules peut partir une strie achromatique, si bien que l'image fait penser à une plaque équatoriale de noyau en division, les filaments chromatiques étant représentés par des globules. Tantôt quatre globules disposés en figure quadrilatère semblent former le corpuscule germinatif. Tout cela dépendrait de l'orientation du corps et comme résultat, Van Beneden admet que le corpuscule germinatif est formé de deux disques composés l'un et l'autre de quatre globules. Dans l'*hyalosome* on peut distinguer les traces d'un fuseau de fibrilles achromatiques partant des disques de chromatine.

Tel est l'organe qui va fournir les globules polaires. L'auteur propose de remplacer l'expression de *fuseau de direction* par la

dénomination de *figure ypsiliforme*. Comme le nom l'indique la figure a trois branches ; elle rappelle dans son ensemble la forme d'un Y. Elle est constituée par des éléments achromatiques (fibrilles, amas de granulations, gouttelettes claires) et par des globules chromatiques situés, à la rencontre des trois branches de l'Y, dans un corps clair, hyalin, qui n'est autre que l'hyalosome. Les branches sont formées par des faisceaux de fibrilles d'une parfaite netteté. Chaque branche prend naissance dans un amas de granulations ; ces amas sont sphériques ; de chacun d'eux partent quelques rayons de granulations rappelant la disposition d'une étoile ou d'un aster. Ces rayons divergents font partie du réseau protoplasmique du vitellus. Dans l'axe de chaque branche se trouvent des fibrilles rectilignes qui paraissent converger les unes vers les autres pour s'insérer aux corpuscules chromatiques, ce sont les *fibrilles axiales*. Les autres fibrilles ont un trajet plus irrégulier ; elles contournent le corps clair et vont s'entrecroiser formant ainsi le pied de l'Y. La ligne d'entrecroisement porte le nom de *lame équatoriale*. Vers son extrémité libre cette lame s'épaissit, présente un enchevêtrement inextricable, d'apparence granuleuse, appelé *corps pédieux*.

« Mais un Y est une figure plane ; la figure dont il s'agit ne peut donc lui être comparée que parce qu'elle se présente toujours en coupe optique dans les préparations. En réalité les branches divergentes de la figure sont excavées de façon à se mouler sur le corps clair pourvu de globules chromatiques. Ces branches forment donc ensemble une sorte de coupe dans laquelle se trouve logée une masse sphérique hyaline pourvue de corpuscules colorés. Si la branche verticale de l'Y, au lieu d'être une lame était une tige, ce qui paraît être le cas quand on représente la figure en projection, la forme générale de la figure pourrait être comparée à un bilboquet pourvu de sa boule. »

Le corps clair n'a pas de structure. Les globules qui y sont

contenus sont au moins au nombre de huit, quatre à droite et quatre à gauche du plan médian.

La figure ypsiliforme comprend donc :

1° Deux amas polaires, formés de granulations et d'où partent quelques rayons; 2° les deux branches divergentes de l'Y formant ensemble la coupe du bilboquet; 3° la lame équatoriale ou tige du bilboquet se terminant par le corps pédieux; 4° le prothyalosome ou boule du bilboquet; 5° les corpuscules chromatiques disposés en deux disques, l'un droit, l'autre gauche; 6° les filaments axiaux aboutissant aux corpuscules chromatiques; 7° la masse sphéroïdale.

Telle est la figure qui doit remplacer le fuseau de direction. Les amas polaires répondent aux asters polaires du fuseau; les corpuscules chromatiques aux granules de Bütschli. Le fuseau achromatique serait ici constitué exclusivement de fibrilles axiales. C'est aux dépens d'elles que vont se former les *globules polaires*. La figure ypsiliforme toujours excentriquement placée s'approche progressivement de la périphérie, et tend souvent à gagner le pôle opposé au pôle d'imprégnation. Cependant sur les œufs qui ont conservé leur forme ovoïde, la figure et les globules polaires qui en dérivent se trouvent au voisinage de l'une des extrémités du grand axe de l'ovoïde. La figure vient se mettre en rapport avec la surface du vitellus par les extrémités des deux branches divergentes de l'Y. L'Y s'ouvre et se transforme en T dont la branche horizontale est parallèle à la surface du vitellus. A ce moment la tige du bilboquet s'est effacée et n'est plus représentée que par quelques traces dirigées suivant l'axe de l'œuf. La figure ypsiliforme affecte l'apparence d'un fuseau dont l'axe est dirigé parallèlement à la surface de l'œuf. Le fuseau présente bientôt deux branches perpendiculaires à son axe, d'où une figure cruciale. Le fuseau se raccourcit et offre la forme d'un disque présentant une division en deux moi-

tiés suivant le plan équatorial de l'ancienne figure. Les éléments chromatiques entourés de substance claire n'ont jusqu'ici subi aucune modification. Le Prothyalosome (substance claire) va alors s'étrangler et le premier globule polaire sera constitué aux dépens de ce corps clair et des éléments chromatiques; « chacun des deux disques chromatiques fournit au globule polaire la moitié de sa substance et le prothyalosome se divise tangentielllement. » Il reste dans l'œuf une portion semblable, *deuthyalosome*.

C'est aux dépens du *deuthyalosome* que va se former le second fuseau de direction. On voit apparaître autour de la portion restante de la figure ypsiliforme une figure très compliquée rappelant les dessins karyokinétiques. Les phénomènes qui précèdent l'élimination du second globule polaire diffèrent de ceux qui ont préparé l'élimination du premier. Nous ne suivrons pas l'auteur dans ses longues descriptions. Il nous suffit de savoir que, pour lui, le second globule, pas plus que le premier, ne se forme aux dépens de l'un des pôles du fuseau. Le *deuthyalosome* se divise en deux parties suivant le plan équatorial de la nouvelle figure; les éléments chromatiques sont divisés en deux portions dont l'une est expulsée pour constituer le second globule polaire, tandis que l'autre reste dans le vitellus pour y former le pronucléus femelle, qui est, par sa composition, l'équivalent du globule polaire. D'après Flemming, Fol, Hertwig, Selenka, Trinchèse, la formation des globules polaires a la signification d'une division cellulaire asymétrique. Le globule représente une cellule plus petite, l'œuf une cellule beaucoup plus volumineuse. Van Beneden semble prouver qu'il n'y a pas dans ce fait division cellulaire. Le globule est formé seulement aux dépens de la vésicule germinative, autrement dit aux dépens du noyau; le protoplasme cellulaire ou vitellus ne prend point part à sa formation.

Le point à remarquer, c'est que la division dans les deux fuseaux se fait, non pas perpendiculairement à l'axe du fuseau mais suivant l'axe même. On ne peut donc comparer la séparation des deux disques à la division de la plaque équatoriale d'un noyau en division. Dans ce dernier cas, le plan de division répond au plan équatorial : les deux portions de la plaque se portent vers les deux pôles ce qui n'a pas lieu ici. Aussi la formation du globule polaire ne peut pas être assimilée à la division indirecte d'une cellule. La figure ypsiliforme pourrait faire songer à une division karyokinétique, mais il n'en est rien d'après Van Beneden : « Le-soi disant fuseau de direction s'est déjà confondu avec le protoplasme de l'œuf au moment où le globule se constitue et les fibrilles achromatiques n'interviennent nullement dans la composition de cet élément. »

Cette différence dans le plan de division est certainement importante, mais les phénomènes liés à la formation de la plaque nucléaire manquent ici, ce qui achèverait de séparer le processus formatif des globules polaires de celui de la division indirecte. Pour Van Beneden il ne s'agit là que de figures pseudo-karyokinétiques.

Ces affirmations sont en contradiction avec tout ce qui était admis jusque-là, mais les faits avancés par Van Beneden viennent tout récemment de trouver leur explication dans les travaux de Carnoy sur les Arthropodes (page 259). Ce dernier a vu que dans l'épithélium testiculaire de *Oedipoda cærulea*, les bâtonnets au lieu de suivre leur marche habituelle vers les asters se jettent de côté en formant deux groupes latéraux. Ils s'orientent plus ou moins dans leur marche latérale entraînant avec eux les filaments du fuseau sans cependant les détacher des pôles. « Au lieu de se trouver sur la ligne qui joint les pôles ou les asters, les bâtonnets sont ici placés sur la perpendiculaire à cette ligne, c'est-à-dire, dans une situation diamétralement

opposée... Les filaments se rectifient en se séparant des deux pôles primitifs, et, la pression du protoplasma des asters aidant, ils sont bientôt rassemblés en un faisceau unique de fils interrompus au centre de la cellule. Arrivées à cette dernière phase, nos images si étonnantes d'abord, ne se distinguent plus par aucun caractère des figures normales, à part l'orientation qu'on ne saurait d'ailleurs deviner sans avoir recours aux asters ». Ces faits, ajoute Carnoy, dans une note, indiquent que la division qui se fait suivant le plan passant par le grand axe du fuseau doit être considérée comme un cas particulier de la karyokinèse ordinaire. Les faits de Van Beneden rentrent donc dans l'ordre.

L'étude de l'œuf de l'Ascaride a permis à Van Beneden de suivre aussi les phénomènes de la *segmentation de l'œuf*. Ici le processus rentre parfaitement dans l'histoire générale de la karyokinèse à quelques particularités près, il est vrai.

Par l'émission des globules polaires, l'œuf primitivement hermaphrodite a rejeté ses éléments mâles. Un spermatozoïde pénètre dans l'œuf par le pôle d'imprégnation ; il s'enfonce dans l'œuf et il semble exercer une certaine attraction sur le vitellus ambiant, si bien que le contenu de l'œuf semble se diviser en deux grandes zones, ayant pour centre, l'une l'élément mâle, l'autre la vésicule germinative modifiée. Le pronucléus mâle serait formé par le spermatozoïde tout entier. Pour Van Beneden les deux pronucléus se rapprochent mais ne se fusionnent pas : il y a ainsi deux noyaux, dérivant l'un de l'œuf, l'autre du zoosperme. « La division de cette cellule s'accomplit suivant le processus connu de la division indirecte. Il y a seulement cette différence entre la première cellule embryonnaire et une cellule ordinaire, que dans les cellules des blastomères, comme dans celles qui constituent les feuillets et les tissus, la substance nucléaire se trouve concentrée en un corps unique, le noyau, tandis que dans le cas de la première cellule embryonnaire, la

substance nucléaire se trouve répartie dans deux corps distincts, dans deux demi-noyaux, indépendants l'un de l'autre, que nous appelons les pronucléus. La constitution des deux pronucléus est la même et ne se distingue en rien d'essentiel de celle d'un noyau de cellule ordinaire. » (Van Beneden, page 530.)

Nous ne suivrons pas toutes les phases de division. Ce ne serait qu'une répétition. A un moment donné, chaque pronucléus a donné naissance à deux anses chromatiques. Quatre anses forment donc la plaque nucléaire. Elles restent distinctes. Puis chacune d'elles se divise longitudinalement en deux anses secondaires jumelles, d'où huit anses. Chaque noyau-fille reçoit quatre anses secondaires, dont deux mâles et deux femelles. Il ne se produirait jamais de fusion entre la chromatine mâle et la chromatine femelle.

L'étude de la karyokinèse dans les œufs en segmentation a conduit à la découverte d'autres faits semblant en désaccord avec le processus général que nous avons établi pour la division indirecte.

Hertwig (1877) sur les Hirudinées et les Batraciens, Fol (1879) sur les Oursins avaient décrit dans la phase reconstituante de la karyokinèse ovulaire la transformation des éléments chromatiques en petites vessies destinées à former un noyau-fille en se fondant ensemble.

Trinchèse (1879) a vu chez les Eolidiens chaque fil chromatique devenir un anneau par la conjonction de ses deux bouts. Ces anneaux en se reliant entre eux et par l'adjonction d'une nouvelle substance nucléaire formaient le nouveau noyau. Flemming reprit la question (1881 et 1882) et déclara que la transformation des éléments en petites vessies n'a pas lieu chez les Oursins ; comme dans les cellules des tissus, la phase du peloton précède immédiatement la reconstitution du nucléole-fille.

Bellucci (1885), sur l'œuf de l'Axolotl a vu clairement la for-

mation des petites vessies dans la reconstitution des noyaux. « Comment se forment ces petites vessies? Dans quelques cas, il semble que les fils courbés deviennent d'abord des anneaux; comme l'a décrit Trinchèse, et que la substance chromatique de chaque anneau se répand sur une surface sphérique en formant une petite vessie. D'autres fois cependant la substance chromatique des fils semble passer directement à la forme vésiculaire. Il est certain qu'il s'agit de véritables vessies sphéroïdales : avec l'objectif 1/18 Zeiss et l'illuminateur Abbe on peut même voir la paroi perpendiculaire au rayon visuel. Elles sont remplies de suc nucléaire qui se colore en rouge avec le carmin de Schweigger-Seidel dans les préparations faites à l'acide chromico-acétique. » La section optique de la paroi a l'apparence d'un pointillé dû à l'inégale répartition de la substance chromatique. « Les petites vessies adhèrent entre elles, se fondent peu à peu ensemble et forment ainsi un nouveau noyau; les parois de contact forment les traits du stroma nucléaire, tandis que les parois restées libres et externes font la membrane du noyau... »

Henneguy a bien voulu nous montrer ses préparations faites sur l'œuf du Triton et de l'Axolotl, et nous avons pu vérifier les assertions de Bellucci. Il est certain que les noyaux-filles sont constitués par des vésicules se formant aux dépens des éléments chromatiques et il est probable que ces vésicules proviennent d'un gonflement des bâtonnets. Les vésicules se soudent entre elles de manière à reconstituer une masse spongieuse dans laquelle on retrouve le réseau d'un noyau achevé.

Ces observations tendent à prouver que la reconstitution des noyaux-filles n'a pas toujours lieu suivant le schéma de Flemming, c'est-à-dire par la soudure bout à bout des éléments chromatiques.

CHAPITRE VII

La karyokinèse dans les tissus animaux.

I. — Dans les tissus normaux.

On est arrivé aujourd'hui à trouver la karyokinèse dans les cellules de presque tous les tissus normaux. Le processus s'y manifeste d'après la description générale que nous avons donnée; cependant il a un caractère particulier, la netteté des figures chromatiques, tandis que les figures achromatiques sont bien moins visibles. Dans certains tissus la petitesse des éléments rend la recherche des figures plus difficile. Nous ne pouvons faire une histoire complète de la karyokinèse dans chaque tissu et dans tous les groupes des animaux. Cela nous entraînerait dans des développements trop longs. Nous nous contenterons ici d'une simple revue sur les tissus des Vertébrés en suivant la marche adoptée par Pfitzner dans son travail de 1882 sur les tissus et organes de la larve de la Salamandre mais en y ajoutant l'indication des travaux récents.

a. *Epithelium. Épiderme.* — Dès 1880 Flemming avait admis comme probable que la division indirecte préside à la multiplication des cellules de tous les épithéliums. Il s'appuyait sur les nombreux faits qu'il avait observés dans des muqueuses variées. La proposition de Flemming peut être aujourd'hui considérée comme vraie et, chemin faisant, nous la vérifierons sur les diverses muqueuses.

Dans l'épiderme on avait vu également la karyokinèse sur la Salamandre, la Grenouille, le Triton, dans l'épiderme d'un jeune Chien (Pfitzner), et, d'après Flemming (1884), les cellules du corps de Malpighi en train de se diviser seraient en petit nombre; il

admet que c'est par groupes ou par fournées que se passent les phénomènes de la régénération. Aussi sont-ils difficiles à trouver dans la peau. Pour rendre le fait plus évident, Mathias Duval et Ed. Retterer (*Soc. de Biologie* 1886) ont mis en usage l'irritation expérimentale en appliquant un vésicatoire sur la patte postérieure d'un Cochon d'Inde adulte, dans la partie postérieure de la région du tarse et du métatarse qui est dépourvu de poils. « En employant la safranine ou l'hématoxyline et en colorant les coupes au sortir du liquide de Flemming (formico-chromo osmique) ou de l'alcool absolu, on se trouve en présence des figures les plus caractéristiques de la division karyokinétique. A partir de la couche basale jusqu'à la couche cornée, les cellules offrent tous les stades de la mitose... Il semble légitime de conclure de ce processus que c'est de cette façon que se fait la régénération normale de l'épiderme. » (M. Duval et Retterer.)

b. *Tissu conjonctif*. — Flemming n'a vu que la karyokinèse dans les cellules fixes. On l'a trouvée aussi dans la *notocorde*, au début de son développement, dans le *cartilage*, sauf dans les cartilages du larynx de la larve de Salamandre (Pfitzner), dans le *tissu squelettogène* (Pfitzner), dans les *tissus musculaires striés* et lisses.

c. *Appareil digestif*. — Les figures karyokinétiques se montrent dans tout l'épithélium du tube digestif. Elles sont plus rares dans la muqueuse de l'intestin grêle, très abondantes, il est vrai, dans les glandes ; elles redeviennent fréquentes dans l'intestin terminal (Pfitzner).

Bockendal a constaté la karyokinèse dans la *glande sous-maxillaire* chez les Carnivores. Gaule (1881) sur le *pancréas* du Chien ; Pfitzner, sur le *foie* du Porc. On l'a trouvée aussi dans le *péritoine*.

d. *Appareil respiratoire*. — Drasch (1881), dans son travail sur la régénération de la *trachée*, avoue qu'il n'a pas trouvé de

figure karyokinétique. Bockendall (1885) au contraire est arrivé à des résultats positifs. Il a fait ses observations sur des trachées de Chien, Chat, Cochon d'Inde Lapin. Il a pris des trachées soit d'animaux adultes, soit en voie de développement. Il est des segments de trachée où on trouve plus de figures que sur d'autres, sans qu'il y ait de localisation exclusive. La mitose avait lieu tantôt entre les cellules basales, tantôt plus haut, et enfin aussi à côté du bord libre. Plusieurs fois il a vu les noyaux des cellules-filles avec des contours cellulaires évidents. Preuve qu'après la division du noyau, de nouvelles cellules s'étaient formées.

Il fait remarquer qu'il faut un peu d'exercice pour faire le diagnostic à cause de la présence des leucocytes dans toutes les couches de l'épithélium. Leurs noyaux polymorphes colorés simulent souvent la mitose, surtout quand ils sont très nombreux. Il a trouvé la mitose dans deux trachées humaines. Le nombre de ces mitoses était faible. Il y avait des cellules mitotiques dans toutes les couches de l'épithélium et aux stades différents de la division.

Sur les animaux non développés, le nombre des cellules en voie de division n'est pas très considérable.

Si l'on considère le nombre peu considérable des cellules mitotiques chez les animaux développés, on se décidera à admettre les vues de Henle, à savoir que dans les conditions normales, il y a un très faible déchet de cellules épithéliales. Cette vue trouve une confirmation dans le petit nombre de cellules épithéliales qu'on trouve dans le mucus de la trachée.

Rosbach dit qu'il n'a jamais trouvé une seule cellule épithéliale ciliée dans le mucus trachéal, non seulement dans le cas de sécrétion normale, mais dans le cas de sécrétion exagérée par l'injection de pilocarpine. L'auteur a confirmé les observations de Rosbach.

Bockendall a voulu aussi étudier la reproduction karyomito-

sique dans la trachée en faisant agir sur elle des influences qui rendaient nécessaire une régénération : destruction, excitation mécanique par des instruments, par des vapeurs irritantes, et, en particulier, en faisant arriver pendant quelques secondes, sur la muqueuse des vapeurs d'acide osmique par une ouverture trachéale faite au thermocautère.

Dans les endroits où l'acide osmique n'avait produit qu'une coloration médiocre, il trouva les cellules situées sur la couche basale bien conservées, tandis que les cellules de la couche superficielle étaient tout à fait détruites. Mais à la suite de recherches plus exactes, il trouva des îlots de cellules avec des noyaux bien conservés dont quelques-uns se trouvaient en voie de division.

Dans l'épithélium cubique des deux sacs pulmonaires de la larve de Salamandre, Pflüger a également trouvé peu de figures.

d. *Organes génito-urinaires.* — Flemming (e, 1885) a vu des mitoses en nombre considérable dans l'épithélium cilié de l'oviducte de lapins adultes et de chats. Déjà auparavant N. Harz avait trouvé et décrit de nombreuses mitoses dans l'épithélium folliculaire de souris et d'autres animaux. Flemming confirme ce résultat avec la remarque que, dans le follicule d'une lapine à moitié mûr, on peut trouver souvent au moins cinquante mitoses en voie de développement. Leur répartition est régulière; il y a encore des divisions dans des follicules tout à fait mûrs, aussi bien dans l'épithélium de la paroi que dans le disque prolifère. Les plus jeunes follicules dans lesquels Flemming a trouvé des mitoses sont, chose digne à noter, ceux dans lesquels les cellules épithéliales sont encore disposées en une seule couche. Sur les épithéliums folliculaires à cellules plates on n'a pas encore vu de division. Flemming a aussi trouvé des mitoses dans les tissus ovariens. Dans un autre mémoire spécial (h. 1885) consacré à la dégénérescence des follicules ovariens chez le lapin, le professeur de Kiel a vu dans certains ovules un fuseau de direction.

Quelquefois ce fuseau était double et rappelait la figure ypsiliforme décrite par Van Beneden dans l'œuf de l'*Ascaris megalocephala*. Dans deux ovules il y avait aussi un corps ressemblant à un globule polaire. Flemming pense que c'est là un phénomène pathologique; la dégénérescence de l'épithélium folliculaire provoquerait une maturation prématurée de l'ovule : d'où l'apparition du fuseau. Tout récemment Alfous Benkiser (1886) a suivi ces figures dans les corps jaunes.

Les figures sont très abondantes dans l'épithélium des muqueuses des conduits excréteurs des organes génitaux, de même que dans les reins, les uretères, dans la vessie (Beltzow, 1886), dans l'urèthre.

Flemming a constaté le premier, chez la Salamandre, parmi les Vertébrés, les figures karyokinétiques dans les spermatoblastes. Il a vu que la tête du spermatozoïde se formait aux dépens de la chromatine du noyau. La division indirecte a été aussi vue sur le testicule d'autres animaux, par Svaen et Masquelin (1883) chez les Plagiostomes, la Salamandre et le Taureau. Depuis, le fait a été vu par bon nombre d'autres auteurs : Gilson (1884) a constaté la karyokinèse dans un grand nombre de cellules testiculaires des arthropodes. On a vu que tous les noyaux d'un même kyste spermatique présentent en même temps les mêmes phases de la division.

e. *Appareil circulatoire.* — Depuis longtemps Flemming a constaté la karyokinèse sur l'épithélium des capillaires, des artères.

1° *Sang.* — Flemming (a, page 262) a vu les globules rouges des Amphibiens se diviser par karyokinèse, mais il n'a pu trouver tous les stades. La figure chromatique augmente de volume, mais non de masse. Bütschli a vu tous les stades sur les globules rouges de l'embryon de poulet, Henneguy sur l'embryon des poissons. Pfitzner a vu les figures achromatiques. Cette division

ne se fait pas dans les capillaires fins mais dans les gros vaisseaux où il y a un fort courant. Bizzozero et Torre (1883) ont observé la karyokinèse sur les globules rouges chez toutes les classes des Vertébrés. Bizzozero a suivi les métamorphoses sous le microscope ; il a été frappé de la rapidité de l'évolution du phénomène (10 à 15 minutes) et il pense que, dès les premières phases de la vie embryonnaire, il n'existe pas de période pendant laquelle la karyokinèse des corpuscules sanguins rouges fasse défaut (page 340). Il a aussi observé une variation constante dans le nombre des éléments karyokinétiques suivant que l'organisme a plus ou moins besoin de corpuscules sanguins rouges.

2° *Globules blancs. — Organes lymphoïdes.* — L'histoire de la division des globules blancs est assez compliquée. Nous ne pouvons ici que l'esquisser.

Ranvier (*Traité tech. d'hist.*, pag. 160 à 162, 1875) avait démontré la division des leucocytes par voie directe.

J. Arnold, dans une série de publications portant sur des tissus pathologiques et tout dernièrement sur les noyaux des cellules de la moelle des os, et des cellules dans l'hyperplasie de la rate, admet que les noyaux peuvent se diviser par *segmentation* (directe ou indirecte) ou par *fragmentation* (directe ou indirecte) ; en conclusion, pour les globules blancs, il admet comme normale la fragmentation indirecte et comme possible la fragmentation directe (voir pag. 90).

Mais Lœwit pense que le processus normal pour les globules blancs est la fragmentation directe. Tandis que Flemming et Peremeschko admettent pour les globules blancs les deux divisions directe et indirecte.

Dans des recherches, portant sur le sang d'un leucémique, Flemming (1882) avait vu des globules blancs en division karyokinétique, mais ces cas étaient très peu nombreux et il

émit deux hypothèses : ou bien les globules blancs se divisent par voie directe, et à côté de ce mode il y a quelques divisions par voie indirecte ; ou bien la multiplication des globules procède par voie indirecte, mais elle se fait dans certains foyers comme la rate, la moelle des os, de telle sorte que dans le sang on ne trouve que quelques rares cas « *in flagranti* ». En 1885, il affirme ainsi ses idées (c, d). « Il est certain, dit-il, que les leucocytes, en dehors de leur division directe présentent tous les caractères et toutes les phases de la division par karyomitose, de même d'ailleurs que beaucoup d'autres cellules, ainsi que l'ont établi Pereineschko, Flemming et Lawdowsky. Mon travail en donne la preuve formelle. Je ne puis absolument pas partager l'opinion d'après laquelle les leucocytes ne seraient capables que d'une division directe.

Quant aux figures spéciales de la division nucléaire des leucocytes ou des cellules analogues qu'Arnold a communiquées et qu'il a données comme des types déterminés de division nucléaire, je n'ai pas pu confirmer qu'elles représentaient la division physiologique des cellules dans les glandes lymphatiques. Il est possible que les figures de la division de leur noyau diffèrent quelque peu de celles des autres espèces de cellules ; mais je ne puis pas admettre que ces différences soient aussi grandes et aussi manifestes qu'Arnold a voulu le dire d'après ses observations pathologiques. Ma conclusion d'ailleurs ne détruit pas les résultats auxquels il est arrivé en pathologie. »

Ses élèves se sont d'ailleurs attachés dans la même année (*Archiv. f. Mikros. Anat.*, 1885) à publier une série de travaux sur la régénération des cellules lymphatiques dans les organes lymphoïdes. Richard Drews n'a pas pu décider sur l'*amygdale* de l'adulte à quel mode de division il avait à faire ; Otto Mœbius a porté ses recherches sur la *rate*. Dans toutes les préparations (Gochons d'Inde, Lapins adultes), il a vu des mitoses, tantôt

plus, tantôt moins. Les plus nombreuses se rencontrent dans les corpuscules de Malpighi. Au milieu du corpuscule on trouve un espace plus clair qui est occupé par une cellule en voie de karyomitose. Il y a un groupe de cellules plus grandes dont un grand nombre présentent les divisions indirectes du noyau, et sont entourées d'un cercle de cellules plus petites, immédiatement adjacentes. Celles-ci sont les filles des cellules centrales. Dans chaque corpuscule de Malpighi, il n'y a qu'un seul centre de formation karyokinétique.

D'après Moebius les corpuscules de Malpighi seraient des accroissements fluctuants et locaux de la tunique des artères dus à des accroissements cellulaires temporaires en certains points et à ce que les jeunes cellules-filles repoussent de tous côtés le tissu avoisinant. La disposition concentrique des cellules-filles autour des cellules-mères se laisse voir sur une coupe un peu fine...

Dans toute la pulpe de la rate, on peut voir disséminées de nombreuses cellules en voie de division karyokinétique. Ce sont peut-être elles qui forment les hémotoblastes. On n'en saurait dire autant des cellules des corpuscules de Malpighi qui ne renferment aucune trace d'hémoglobine et qui sont plus spécialement comparables aux cellules des glandes lymphatiques.

Paulsen dans les glandes lymphatiques et les tonsilles hypertrophiées a également trouvé des foyers où la karyokinèse était parfaitement évidente. Il a trouvé quelques figures analogues à celles d'Arnold.

Schedel a montré que dans le *thymus* du Chat, de la Chèvre, du Veau, il n'y a pas de foyers spéciaux de formation, comme dans les glandes lymphatiques. La division cellulaire se fait presque exclusivement à la périphérie du follicule. Le foyer de formation forme une espèce de cercle autour de la substance de la zone médullaire. Ce n'est que par exception que l'on trouve des cel-

lules proliférantes dans la moelle. Les figures sont très petites mais on peut cependant affirmer qu'elles appartiennent à la division indirecte.

Flemming, reprenant tous ces travaux, rappelle qu'il avait constaté le même accroissement cellulaire dans les follicules clos de l'intestin et de la bouche. Si ces cellules multipliées pénètrent dans les voies lymphatiques, tous les organes lymphoïdes doivent être considérés comme des glandes lymphatiques périphériques.

f. *Système nerveux*. — Pfitzner sur la larve de la Salamandre a trouvé les divers stades de la division indirecte dans les divers noyaux des cellules de la substance grise. Les exemples sont moins fréquents dans la substance blanche.

Altmann (1881) et Uskoff (1882) ont trouvé sur le système nerveux d'embryons des figures karyokinétiques extrêmement abondantes. Cependant Vignal dans un travail récent sur les Mammifères (octobre 1884) n'en a pas trouvé dans la substance nerveuse en développement si ce n'est dans les cellules épithéliales de l'épendyme. Merk (1885) dans un travail plus récent sur la disposition des figures karyokinétiques dans le système nerveux et la rétine des embryons de Couleuvre admet qu'on n'en trouve aussi qu'au niveau de l'épendyme; mais Rauber (1886) qui a examiné les préparations de Merk en a trouvé dans l'épaisseur de la moelle. Il en avait d'ailleurs signalé lui-même dès 1882 sur la moelle de Grenouille.

Les observations de karyokinèse sur les fibres nerveuses périphériques sont assez rares; Peremeschko, cité par Pfitzner, en a décrit des exemples; Pfitzner lui-même n'en a pas trouvé sur les nerfs de la larve de Salamandre. Krafft (1884), dans un travail sur lequel nous revenons, signale, à propos du cal périostal, dans les cellules conjonctives des petites branches ner-

veuses de la couche périostique périphérique, des figures karyokinétiques « exquises ».

Nous trouvons aussi un travail de Torre dans le *Journal de la Royale Académie de Florence* (novembre et décembre 1884) sur la karyokinèse dans les fibres nerveuses en régénération.

Enfin nous devons à la gracieuse obligeance de M. le docteur Toison, de Lille, des figures inédites sur la karyokinèse dans divers tissus. Parmi celles-ci nous avons trouvé une très belle figure karyokinétique développée sur une fibre nerveuse dans le tissu muqueux de la larve de Triton. On y voit les bâtonnets chromatiques formant deux étoiles-filles.

g. *Organes des sens.* — Rien de particulier à signaler. On a trouvé la karyokinèse dans la rétine, dans la crête auditive de l'oreille interne, dans les cellules de la muqueuse olfactive, dans les cellules sensorielles de la peau (Pfitzner).

II. Dans les tissus pathologiques.

Dès 1857, Virchow avait trouvé des divisions nucléaires dans les tissus pathologiques, et, comme nous l'avons déjà dit, il aurait découvert la division indirecte sans s'en douter. Mais c'est Julius Arnold qui a surtout étudié les divisions cellulaires des tissus morbides, dans une série de mémoires publiés dans les Archives de Virchow.

Dès 1879 il établissait que les processus de la division cellulaire de la vie embryonnaire doivent s'accorder avec les néoformations pathologiques. Il examina un grand nombre de ces tissus à l'état frais; (sarcomes, carcinomes) il constata la présence des figures karyokinétiques, mais il ne put établir la série des différents stades sur la même cellule : il ne vit pas non plus les mouvements dans les filaments nucléaires. Malgré l'imperfection de ces observations, qui tenait à ce qu'il avait fait se

examens sur des tissus frais et sur une platine chauffée, elles démontraient qu'il y avait dans les tumeurs les figures de la division indirecte. Mais à côté de ces dernières, il constata l'existence de formes anormales irrégulièrement étoilées; il a vu le noyau se partager en trois ou quatre portions d'où résultaient des cellules polynucléées comme celles que l'on trouve dans les tumeurs à myéloplaxes.

Cette question de l'origine des cellules à noyaux multiples attira dès lors l'attention d'Arnold et il publia une série d'observations sur les noyaux et la division des noyaux dans les cellules de la moelle des os (*Arch. Virch.*, vol. XCIII), sur la division des noyaux et des cellules dans l'hyperplasie des ganglions lymphatiques et de la rate (*loc. cit.*, vol. XCV) et il admet que les noyaux de ces cellules peuvent se diviser par *segmentation* ou par *fragmentation*. Dans la *segmentation* les noyaux se divisent suivant le plan équatorial ou le plan de segmentation en deux ou plusieurs parties à peu près semblables. La segmentation est *directe* quand il n'y a ni accroissement ni changement de disposition dans la substance chromatique du noyau; elle est *indirecte* quand il se produit accroissement et changement de disposition dans la substance chromatique du noyau.

Dans la *fragmentation*, le noyau se divise en plusieurs segments égaux, plus souvent inégaux, qui ne sont pas limités par des surfaces de division régulières. La fragmentation à son tour peut être *directe* ou *indirecte*. Dans le premier cas, pas d'accroissement ni de changement de position de la substance chromatique du noyau. Dans le second, au contraire, la substance chromatique augmente de volume et change de disposition, et Arnold décrit quatre phases : 1^o la substance chromatique augmente de volume et se divise plus ou moins irrégulièrement; 2^o le noyau se replie sur lui-même et offre un aspect lobulé plus ou moins compliqué; 3^o les lobules ou masses de substance

chromatique s'isolent laissant entre elles une sorte de réseau moins coloré d'aspect fibrillaire ; 4° les masses s'isolent davantage et constituent les noyaux de nouvelle formation.

Dans les tumeurs, les sarcomes, les carcinomes, on trouve les deux modes, soit la fragmentation indirecte, soit la segmentation indirecte multiple. Dans l'hyperplasie des ganglions lymphatiques, les noyaux se multiplient aussi suivant ces deux procédés, mais, tandis que la fragmentation indirecte se voit dans les cas aigus, la segmentation indirecte multiple se montrerait dans les hyperplasies chroniques. Arnold revient sur ce sujet (*Arch. de Wirch.*, Bd XCVIII Heft. 3, p. 501) à propos des cellules géantes du tubercule. En 1882, il avait admis que ces cellules géantes étaient dues, dans la plupart des cas, à la fusion de plusieurs cellules endothéliales voisines, parce qu'il constatait que certaines cellules géantes formaient un anneau complet autour d'un vaisseau. Aujourd'hui il pense que ces cellules géantes du tubercule peuvent se former par fragmentation indirecte. Ceci les rapprocherait des hyperplasies aiguës ; or dans celles-ci il ne peut être question de métamorphose régressive. Les cellules géantes du tubercule ne sont donc pas toujours en régression comme il l'avait admis et on les trouve en voie de développement.

Ce mode de formation des cellules géantes ou polynucléées dans les tissus morbides avait déjà été vu par Brigidi et Tafani (1880) sur un sarcome et ils l'avaient écrit sous le nom de *division par gemmation*. Martin (1881) l'avait aussi signalé sur le carcinome du sein une séparation multiple des noyaux suivant la division indirecte, et Waldstein (1883), dans la moelle des os et de la rate d'un individu mort d'anémie pernicieuse.

Tout récemment Brigidi (mai 1886) revient sur cette question et étudie la multiplication nucléaire dans un sarcome à cellules géantes et dans un leiomyôme cutané et il conclut que dans les néoplasmes à développement rapide on observe spécia-

lement la fragmentation tantôt directe, tantôt et plus souvent indirecte ou les deux formes simultanément, mais probablement la fragmentation indirecte doit être plus fréquente que la directe.

J. Arnold a en effet montré que les processus (direct ou indirect) ne semblent pas s'exclure. Un noyau peut se diviser d'abord suivant le type de la fragmentation indirecte et les produits de division peuvent se séparer d'après le type de la segmentation indirecte, de même aussi les noyaux segmentés et fragmentés directement peuvent se diviser dans une phase successive d'après le mode indirect.

Il nous a paru intéressant de rapidement esquisser l'histoire de cette formation de cellules polynucléées dans les tissus morbides qui mérite d'être rapprochée de la formation des cellules à plusieurs noyaux dont nous avons vu le mode de développement dans les végétaux.

Ce procédé de division multiple du noyau s'écarte du type général de la division indirecte. Mais celui-ci se retrouve à chaque instant dans les tissus morbides, et les observations sont très nombreuses. Nous signalerons seulement quelques-unes des plus récentes. Dans le *Journal de la royale Académie de Florence*, nous trouvons toute une série d'auteurs ayant observé la karyokinèse : Torre (1884), sur les fibres nerveuses en régénération ; Mottei (1885), dans les cellules rénales également en régénération ; Bizzozzerro et Canalis (1885), dans les foyers d'inflammation ; Canalis (1885), dans les éléments de la capsule susrénale et de la glande sous-maxillaire irrités par action traumatique. Nauwerck (1884) a vu des figures de division indirecte dans les éléments du rein atteint de mal de Bright. Krafft (1884) les a recherchées dans le cal périostal en voie de formation : quarante-huit heures après la fracture, on trouve de nombreuses figures karyokinétiques dans les couches périostales ;

ce sont des figures de peloton doubles, des « étoiles exquises » (*exquisit*) simples ou doubles. Ces figures étoilées donnent, par leur nombre, la mesure de la puissance formative des cellules du périoste; elles se montrent au moment où les phénomènes inflammatoires entrent en régression. Il n'a pas distingué les fuseaux achromatiques. Il a vu la division multiple sur les leucocytes. Enfin, ce qui est plus intéressant, il a trouvé toutes sortes de figures karyokinétiques dans le tissu musculaire voisin du périoste, surtout dans le tissu conjonctif inter-musculaire et dans les cellules conjonctives des fibres nerveuses du périoste. Il en a également rencontré dans toute l'épaisseur du cartilage de nouvelle formation et dans l'endothélium des vaisseaux.

Ostry (1883) a pu reproduire dans la planche annexée à son mémoire les divers stades du schéma de Flemming d'après des préparations faites sur des néoplasies inflammatoires de la peau de l'homme (deux papules syphilitiques, trois condylomes syphilitiques de la région anale, deux cas de lupus, un papillome inflammatoire de la peau et une sclérose initiale syphilitique). Toison (Soc. anat. clinique de Lille, 1885), a signalé la division karyokinétique dans les verrues; il a vu que les foyers de division sont à peu près localisés dans la courbe immédiatement sus-dermique du stratum malpighien. Sheridan Delépine (1884) a aussi examiné beaucoup de tumeurs épithéliales. Il a vu des figures karyokinétiques. Et il attribue l'aspect dentelé des cellules normales du corps muqueux de Malpighi aux filaments qui unissent entre eux les noyaux des cellules en division. Plus visibles au centre qu'à la périphérie de la cellule, ces filaments persisteraient dans les cellules au repos. Nous n'insisterons pas sur ce long mémoire dont les déductions nous paraissent un peu subtiles.

Enfin tout récemment (1886, juillet) M. Cornil a signalé dans

les épithéliomes, à côté des figures bien connues de la division par deux, un mode de division par trois sur un épithéliome papillaire du sinus maxillaire et sur un épithéliome kystique du sein. « Sur les coupes colorées à la safranine ou à l'hématoxyline, on voit un assez grand nombre de noyaux dans lesquels le filament chromatique fortement coloré présente la forme d'une étoile à branches rayonnantes, avec des grains de substance chromatique. Quelques-uns de ces noyaux atteignent une dimension colossale... Le filament nucléaire coloré montre souvent dans cette phase du début une disposition trilobée... Quelquefois on peut rencontrer une étoile chromatique à quatre branches. La disposition trilobée du filament nucléaire chromatique est le premier stade de la division d'une cellule qui aboutira à la constitution de trois cellules nouvelles. » Si la division cellulaire ne suit pas celle du noyau, on a des cellules polynucléées. Les cellules offrant la division par trois sont sphériques, tandis que les cellules qui se divisent en deux offrent une forme ovoïde.

Nous terminons là ce qui a rapport à la karyokinèse dans les tissus morbides. Il y aurait encore bien des travaux à signaler mais cela nous entrainerait en dehors des limites que le temps impose à notre cadre. Il nous suffit d'ailleurs d'avoir montré les principales variétés offertes par la division indirecte dans les tissus pathologiques et d'avoir ainsi indiqué l'étendue et l'importance de la question.

CHAPITRE VIII

VIII. — La karyokinèse chez les protozoaires.

La plupart des zoologistes sont aujourd'hui d'accord pour considérer les Protozoaires comme des animaux unicellulaires. Bien que plusieurs de ces êtres présentent une organisation assez complexe, on y retrouve toujours, quel que soit l'âge auquel on les considère, les parties fondamentales qui constituent une cellule, à savoir une masse protoplasmique et un noyau.

Tous les Protozoaires ont un mode de multiplication qui leur est commun, la fission ou la bipartition. De même que dans les cellules qui forment les tissus des animaux et des végétaux, le noyau des Protozoaires participe toujours à la bipartition; les deux nouveaux individus qui résultent de la division du corps protoplasmique de l'organisme unicellulaire renfermant chacun une partie du noyau de cet organisme.

Lorsque les phénomènes de la karyokinèse eurent été observés dans les cellules animales et végétales, on devait s'attendre à les retrouver chez les Protozoaires.

Nous avons déjà dit que, dès 1861, Balbiani avait décrit et représenté plusieurs stades de la karyokinèse chez des Infusoires, mais, que ne pouvant se rendre compte des figures qu'il observait, il avait considéré comme des éléments spermatiques les filaments et les bâtonnets qui apparaissent à un certain moment dans certaines parties des Infusoires. Depuis lors, Balbiani, éclairé par les faits découverts dans les cellules des organismes supérieurs, a reconnu la véritable nature des figures qu'il avait si bien constatées chez les Infusoires, et les recherches de Bütschli, de Herwig, de Gruber, de Nussbaum, de Pfitzner,

etc., ont confirmé l'existence de la karyokinèse chez les Protozoaires.

Bien que dans ses traits essentiels le phénomène de la karyokinèse soit le même chez les Protozoaires que chez les Métazoaires, la forme et la structure souvent particulières que présente le noyau de certains de ces êtres unicellulaires, principalement les Infusoires ciliés, entraînent des modifications dans le processus général que nous avons établi précédemment. Afin de faire comprendre ces modifications, nous serons obligés de rappeler succinctement la disposition du noyau des Infusoires.

Le noyau, nucléus ou endoplaste des Infusoires présente au point de vue morphologique quatre dispositions principales : 1° la forme la plus simple et la plus commune est celle d'une petite masse arrondie ou elliptique (*Paramecium*, *Chilodon*, etc.); 2° le noyau a la forme d'un cordon cylindrique plus ou moins long, quelquefois droit, le plus souvent diversement contourné (*Euplotes*, *Vorticella*, *Prorodon*, etc.); 3° le noyau est représenté par des fragments isolés, en nombre variable, quelquefois considérables. Ces fragments sont reliés entre eux par des filaments creux tubulaires de sorte qu'on peut considérer les articles du noyau comme des grains de substance nucléaire contenus dans un tube membraneux très mince, qui demeure vide dans l'intervalle des grains. Il existe deux fragments nucléaires chez la plupart des Oxytrichines, quatre chez les *Onychodromus*, dix ou douze chez les *Stentor* et les *Spirostoma*, un très grand nombre chez les *Urostyla*; 4° l'Infusoire peut renfermer des noyaux multiples, distincts et isolés (*Opalina*, *Loxodes*.)

Le noyau est constitué par une membrane anhyste, très mince, transparente et par un contenu granuleux, assez réfringent, formé d'après C. Brandt et Zacharias de nucléine, et présentant vis-à-vis des matières colorantes les réactions de la chromatine.

Quelquefois la substance du noyau renferme des vacuoles claires.

Chez le *Chilodon* et le *Spirochona gemmipara*, le noyau paraît avoir la structure d'une véritable cellule; il contient en effet une grosse vésicule qui ressemble à un noyau, et qui renferme un globule semblable à un nucléole.

La plupart des Infusoires renferment dans leur corps protoplasmique, outre le noyau, un autre petit corps que Siebold a désigné improprement sous le nom de *nucléole*, car il n'est pas contenu dans le noyau, et qui a reçu aussi le nom d'*endoplastule* (Huxley) et de *noyau accessoire* (Hertwig). Le corpuscule, toujours plus petit que le noyau, est finalement situé dans le voisinage de ce dernier; il présente le même aspect et se colore fortement par les matières colorantes. Le nombre des endoplastules est variable chez les Infusoires, on en trouve un seul chez les *Paramecium*, *Vorticella*, *Euplotes* etc. et un ou deux pour chaque article des noyaux moniliformes (*Oxytricha*, *Stylonychia*, *Stentor*, etc.) Quel que soit leur nombre, les endoplastules sont toujours libres et ne sont pas reliés par un filament, comme les articles du noyau.

Lorsqu'un Infusoire cilié se divise, soit transversalement, soit longitudinalement, le noyau et le nucléole se partagent également entre les deux moitiés. Ces organes importants de l'Infusoire se placent toujours perpendiculairement au plan de division de l'animal (Balbiani).

Si le noyau est simple, il se sépare en deux moitiés égales. Lorsqu'il est formé de plusieurs articles, ceux-ci se rapprochent, se fusionnent en une masse unique, soit globuleuse, soit sous forme de cordon. L'Infusoire se divise alors, chaque moitié emportant une moitié de la masse nucléaire. Celle-ci, dans chacun des nouveaux individus, s'allonge de nouveau en un cordon, qui se segmente en autant de fragments que l'individu-mère en

renfermait. De même que dans la karyokinèse, nous voyons ici les noyaux-filles traverser dans un sens inverse les phases que présente le noyau-mère. Mais la ressemblance ne se borne pas là; la substance du noyau, qui chez les Infusoires à l'état de repos est simplement plus ou moins granuleuse, prend au moment de la division un aspect fibrillaire remarquable. On observe quelquefois (*Stylonichia*, *Urostyla*, *Didinium*) un véritable peloton formé de faisceaux fibrillaires entremêlés. Bütschli a bien montré le premier les analogies qui existent entre ces formes et celles qu'on voit dans les noyaux de cellule pendant leur division indirecte. Balbiani assimile les filaments du noyau des infusoires aux éléments chromatiques des noyaux des cellules; comme ces derniers, ils se colorent en effet fortement par les réactifs.

La division des nucléoles ou endoplastules présente aussi des figures karyokinétiques encore plus évidentes que celles de la division du noyau.

De même que le noyau, le nucléole se place perpendiculaire-



FIG. 13. — Différents stades de la division d'un nucléole de *Paramecium aurelia*, d'après Balbiani.



FIG. 14. — Jeune Arcelle présentant des noyaux en voie de division indirecte. Division simultanée de noyaux; d'après Balbiani.

ment au plan de division et se partage également entre les deux nouveaux individus, après s'être allongé surtout aux dépens de sa membrane. Quand il y a plusieurs nucléoles, ceux-ci ne se fusionnent pas comme les fragments du noyau; chacun d'eux se

divise entre les deux individus-filles. Au moment de la fissiparité les nucléoles augmentent de volume, prennent un aspect strié, ressemblant à un fuseau; lorsque les deux moitiés du nucléole se sont séparées, elles restent quelque temps réunies par un tube d'aspect filamenteux présentant la plus grande analogie avec les filaments connectifs qui réunissent les noyaux-filles des cellules ordinaires (Voir fig. 13).

Pendant la conjugaison des Infusoires ciliés, phénomène des plus intéressants dont la signification biologique n'est pas encore bien connue, et dont nous n'avons pas à nous occuper ici, les noyaux et les nucléoles des deux individus conjugués subissent des modifications importantes qui ont été bien étudiées par Balbiani, Stein, Engelmann et Bütschli.

Le noyau, dans beaucoup d'espèces, se déroule en un cordon plus ou moins contourné qui se fragmente comme le réseau chromatique des cellules en voie de division. Dans les nucléoles on observe non seulement un aspect strié, mais encore une plaque médiane identique à la plaque équatoriale, qui se divise en deux moitiés dont chacune remonte vers l'un des pôles. Mais ce qui distingue les endoplastules des infusoires des autres noyaux cellulaires, c'est qu'ils conservent toujours leur membrane; le fuseau est entièrement compris dans leur intérieur, ainsi que toutes les autres figures nucléaires.

Ce fait rapproché de la structure de certains endoplastules tendrait à faire considérer ces organes comme de véritables petites cellules contenues dans l'Infusoire, qui dès lors ne serait plus un être unicellulaire.

Certains Infusoires se reproduisent par gemmiparité, le *Spirochona gemmipara*, par exemple. R. Hertwig et Balbiani qui, ont étudié avec soin la reproduction de cet Infusoire, ont constaté que son noyau présente des figures karyokinétiques très nettes, quoique particulières.

Le noyau de cet Infusoire, ainsi que nous l'avons dit plus haut, est constitué par une masse granuleuse, au sein de laquelle se trouve excentriquement une vésicule renfermant un petit corps également granuleux. Voici comment Balbiani décrit la division de ce noyau. « La masse granuleuse se répand autour de la vacuole centrale comme un anneau. A ce moment la substance de l'anneau fait irruption dans la vacuole qui prend l'aspect d'une

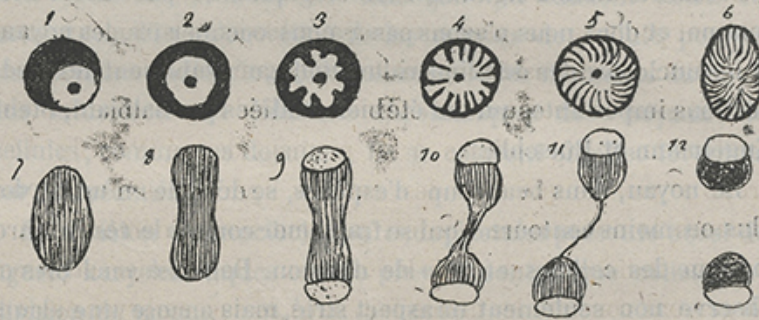


FIG. 15. — Stades successifs de la division indirecte d'un noyau de *Spirochona gemmipara* (d'après Balbiani).

sorte de soleil à rayons courbes, ayant pour centre le corpuscule en voie de disparition. Cette figure peut être comparée à la phase de l'étoile, établie par Flemming pour les cellules de la Salamandre. Bientôt le noyau prend une forme elliptique ; toute la substance de l'anneau granuleux chromatique a passé dans la vacuole ; ses rayons, d'abord convergents et courbes, se redressent et s'allongent suivant le grand axe du noyau devenu elliptique et se rangent parallèlement. Le noyau présente alors un aspect strié en long. Puis le noyau strié s'étrangle par son milieu : on voit à ses deux extrémités une masse hémisphérique et transparente dans laquelle ne pénètrent plus les stries, et qui coiffe chacun des pôles. L'étranglement se prononce de plus en plus, pendant que la masse claire augmente à chaque pôle.

Bientôt les deux parties du noyau ne sont plus réunies que par un filament et enfin les deux noyaux deviennent indépendants l'un dans l'individu mère, l'autre dans le bourgeon. » (Voir fig. 15.)

Nous avons ici un fait qui se rapproche beaucoup de la production des globules polaires dans l'œuf; dans les deux cas nous voyons une cellule donner naissance par gemmation à une autre cellule plus petite, et le noyau donner par division indirecte le noyau de la gemme.

La karyokinèse a été aussi bien constatée chez les Infusoires qui sont pourvus de plusieurs noyaux libres tels que les Opa-lines. Pfitzner et Nussbaum ont vu que les noyaux se multiplient par division indirecte dans l'animal, et qu'ils présentent presque tous les mêmes phases à un moment donné (Voir fig. 14). Treub a montré que dans les cellules libériennes des Phanérogames la division se produit presque simultanément et par division indirecte sur tous les noyaux. Hegelmaier et Strasburger ont constaté le même fait dans le sac embryonnaire et le suspenseur de l'embryon des mêmes végétaux; enfin Henneguy et C.-K. Hoffmann ont vu également la simultanéité des phases karyokinétiques pour les noyaux du parablaste des poissons osseux.

Le phénomène de la karyokinèse a été aussi observé dans d'autres groupes que les infusoires ciliés.

Gruber (b) a trouvé des figures karyokinétiques, notamment les stades de peloton, chez les Rhizopodes, mais présentant aussi un aspect spécial. Ainsi, par exemple, chez les Rotalines, le noyau longitudinal se compose de deux moitiés distinctes dont une seule renferme de la substance chromatique tandis que l'autre reste claire; chez les Ovulines celle-ci renferme plusieurs corpuscules nucléaires. Chez l'*Amoeba proteus* et *A. princeps*, la substance chromatique est réunie dans l'intérieur d'une enveloppe sphérique qui entoure aussi de gros corpus-

cules nucléaires qui se colorent ; à l'intérieur comme à l'extérieur se trouve encore une couche achromatophile formant une sorte de couche corticale. Dans l'intérieur de la membrane du noyau il existe donc un quadruple emboîtement.

Chez les Héliopores les corpuscules nucléaires du noyau multinucléolaire se réunissent en masses compactes qui se séparent l'une de l'autre. Alors le noyau se divise, et dans son intérieur les nucléoles se différencient de nouveau. Chez les Grégarinides et les Flagellés, la division du noyau se fait d'une façon directe par bisac.

R. Hertwig (b, 1884) a trouvé dans l'*Actinosphaerium Eichornii* un objet d'étude convenable pour étudier les processus de la division indirecte. Pendant la vie, cet animal présente aussi un intérêt particulier parce qu'on y observe un intermédiaire entre les phénomènes de division du noyau qui paraissent si différents en apparence entre les plantes et les animaux. Hertwig déclare à propos de la structure du noyau à l'état de repos qu'on ne peut rien dire de particulier relativement à cet état, parce que, dans les périodes intermédiaires à deux divisions, le noyau présente des changements continuels.

Ces changements se font, il est vrai, d'une façon très lente, de sorte qu'on peut les suivre facilement.

La structure anciennement connue du noyau, sous forme d'une petite vésicule délicate avec des corpuscules nucléaires, constitue chez l'*Actinosphaerium* un état extrêmement temporaire qui précède immédiatement le début de la division. Primitivement le noyau est constitué par une membrane à double contour et un contenu liquide. Dans celui-ci il y a un réticulum très fin qui, à l'état frais, paraît finement granuleux. Il y a à l'intérieur de nombreux nucléoles, six à vingt ; ils sont constitués par de la chromatine ou par de la nucléine. L'un de ces petits corps nucléaires est plus pâle ; il est constitué par de la paranucléine.

De temps en temps plusieurs nucléoles s'unissent pour former des grains plus gros; la paranucléine forme une figure rayonnée dont les nucléoles occupent l'extrémité. La figure ressemble à une rosette et d'une façon frappante aux figures nucléaires figurées par Virchow en 1857 dans les carcinomes. Bientôt on voit les nucléoles voisins se réunir jusqu'à ce qu'enfin il ne reste plus qu'un nucléole en forme de sphère ou d'abord en forme d'haltère. La paranucléine se divise en un ou plusieurs bâtonnets courts qui se placent dans la concavité du corpuscule nucléaire haltériforme ou sphérique et finalement s'y accolent.

La division du noyau commence alors de la façon suivante : dans le protoplasme cellulaire environnant, apparaît une striation rayonnée bipolaire avec une figure en forme de fuseau ou d'étoile aux extrémités.

Hertwig pense qu'on peut admettre que dans le noyau il se produit deux centres d'attraction aux extrémités. Dès que la division commence, le noyau devient finement et très régulièrement granuleux. Les granules se pressent au niveau de l'équateur et à chaque pôle il y a une calotte claire et homogène. Au niveau de la calotte les surfaces polaires deviennent de plus en plus brillantes et minces, on dirait un épaissement de la membrane claire. D'un pôle à l'autre on voit une striation suivant les méridiens qui coupe la zone équatoriale du noyau en bâtonnets courts. Alors cette zone se divise en deux parties secondaires; celles-ci sont constituées par des bâtonnets courts ou par des petites pointes; les filaments des méridiens sont de nombre différent. Ils sont formés par une substance achromatophile avec des grains de chromatine disséminés. Si ces derniers s'unissent aux bâtonnets, alors les filaments d'achromatine restent seuls à leur place. D'ailleurs les bâtonnets ne sont pas homogènes mais sont constitués par six ou sept grains de chromatine.

Hertwig conclut de ses observations, contrairement aux idées de Flemming et de Strasburger, que la zone équatoriale est primitivement un seul élément qui plus tard se divise en deux parties latérales. Dès que ces deux parties se sont séparées, il persiste encore longtemps une connexion entre les deux fragments du bâtonnet primitif. Les extrémités des bâtonnets dirigées vers l'équateur sont plus minces; les extrémités qui regardent les pôles sont arrondies en massue, et finissent par se fondre avec les surfaces polaires.

Il en résulte que chez l'*Actinosphaerium* et chez d'autres Infusoires, il existe temporairement des filaments nucléaires achromatophiles dans lesquels la chromatine est comprise. Ils sont constitués eux-mêmes par la paranucléine, mais ils contiennent aussi des traces de nucléine colorable. Les zones polaires sont constituées par la paranucléine.

Les bâtonnets d'achromatine du noyau au repos mentionnés plus haut peuvent être regardés comme des épaisissements partiels de l'appareil filamentaire achromatophile.

En résumé nous voyons que dans le noyau des Infusoires la substance chromatique est très abondante et se dispose pendant la karyokinèse en grains ou en filaments volumineux, comme dans les cellules staminales du *Tradescantia*, dans le *Notocordum fragrans* et les cellules séminales de la Salamandre. Quant aux filaments chromatiques, Balbiani admet qu'ils existent, mais qu'ils sont masqués par les éléments chromatiques comme dans les cellules staminales du *Tradescantia*, ainsi que Strasburger l'a démontré.

Un fait important à retenir, c'est la concentration des divers grains chromatiques du noyau en une masse unique avant la division de l'Infusoire, fait sur lequel Balbiani avait déjà attiré l'attention dès 1860. « Le partage du noyau entre les deux nouveaux individus est toujours précédé d'un mélange intime de la

substance de toutes les parties du noyau, et la répartition de celles-ci ne s'opère que lorsque la masse commune qui résulte de leur fusion a subi une sorte de remaniement, on pourrait dire de pétrissage qui a mis en contact toutes leurs molécules organiques. » (*Journ. de la Phys.*, v. I.) Ce phénomène est identique à celui qui se passe au moment de la formation de la plaque équatoriale dans les cellules ordinaires et sur lequel Roux a insisté avec raison.

Les endoplastules se rapprochent plus des noyaux de cellules que l'endoplaste ; chez eux on voit nettement les filaments achromatiques et les éléments chromatiques. Pendant la division, ce qui les caractérise, c'est la persistance de leur membrane à toutes les phases de la division.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Après ce long exposé des faits, après cette revue passée parmi les organismes les plus éloignés dans la série des êtres vivants, il est utile de considérer tous ces détails dans leur ensemble. On est alors frappé de voir que les phénomènes intimes de la vie sont les mêmes partout : la cellule, cet organisme élémentaire auquel est réductible en dernière analyse tout tissu organisé, vit, se multiplie d'après le même processus général, qu'il s'agisse de l'être le plus inférieur ou des cellules les plus différenciées des tissus des vertébrés supérieurs. Partout nous avons rencontré la division indirecte, aussi bien dans les tissus normaux, que dans les tissus pathologiques des plantes et des animaux. Les formes présentées par les cellules varient bien quelquefois ; on ne retrouve pas toujours toute la série des figures qui caractérisent la karyokinèse type, mais malgré ces

variétés de forme, il est facile de retrouver des analogies, des points de ressemblance qui indiquent que le phénomène est au fond toujours le même. D'ailleurs ces formes qui s'éloignent du type principal servent d'intermédiaire pour passer de la segmentation indirecte à la segmentation directe. Ici encore la nature n'use pas de transition brusque. Il serait intéressant, après avoir fait d'un autre côté l'histoire de la segmentation directe, de rapprocher les deux voies de division et de les comparer entre elles. Carnoy l'a fait à propos des Arthropodes (b. p. 395) et il conclut après Johow, Schmitz, Strasburger, Pfitzner que les deux modes de division ne sont pas des processus hétérogènes, mais de simples modifications d'un même processus général « ayant la même valeur morphologique et physiologique (page 401) ». Malgré les faits avancés par cet auteur pour soutenir sa thèse, nous avons peine à croire que les deux modes de division soient absolument d'égale valeur. Certainement ces deux procédés de segmentation peuvent se succéder mutuellement et alterner, mais, lorsqu'après avoir suivi une cellule se multipliant par karyokinèse, présentant une série de mouvements et de modifications compliqués, on voit une cellule se diviser par un simple étranglement, on a peine à croire que les deux phénomènes soient équivalents en résultats définitifs. La raison dernière de ces différences nous échappe mais elle existe, et les faits ne nous paraissent pas encore assez nombreux pour identifier les deux voies de division.

D'ailleurs elles se manifestent d'une manière générale, et, sauf quelques exceptions, dans des conditions différentes. Les figures karyokinétiques se trouvent en très grande abondance dans tous les tissus embryonnaires et dans les tissus en voie de développement. Dans les tissus adultes on en trouve, mais beaucoup moins; dans les tissus des Arthropodes adultes on n'en trouve presque pas. La division directe, au contraire, n'a qu'un

champ de manifestation relativement restreint et elle porte surtout sur des tissus âgés. Toutes ces considérations nous conduisent à penser qu'il y a lieu de maintenir une distinction entre la division directe et la division indirecte.

Celle-ci se trouve dans la plupart des tissus, avons-nous dit. N'est-il pas étonnant, dans cet état de généralisation, qu'on ait été si longtemps à la découvrir et à la décrire? Cela tient aux conditions mêmes dans lesquelles se produit le phénomène. Celui-ci évolue très rapidement. Flemming (a, p. 270) a vu le processus de division, dans les cellules épithéliales de la Salamandre, s'effectuer dans un temps variant de deux à cinq heures et plutôt de deux à trois heures, comme l'a vu Retzius sur le Triton. Les choses pourraient même aller beaucoup plus vite. Bizzozero (1883), observant sous le microscope les métamorphoses des globules rouges, a constaté que, sur des globules de larves de grenouilles âgées de huit jours, la division était terminée en dix ou quinze minutes. De plus, chez certaines plantes, la karyokinèse se produirait à des moments fixes de la journée. A certaines heures, l'examen ne fait découvrir aucune figure karyokinétique, tandis qu'à d'autres on en trouve des quantités.

Devant cette rapidité d'évolution, il est facile de comprendre que pour observer la karyokinèse, il faut examiner des tissus vivants, ou bien des tissus morts, mais dont on a subitement fixé la forme. On doit en effet les surprendre au milieu de la vie et brusquement arrêter celle-ci dans ses phénomènes intimes, car, après la mort de l'organisme, les cellules continuent à vivre, et, bien peu de temps leur est nécessaire pour achever leur évolution. Les progrès de la technique histologique ont rendu le problème facile : il suffit de plonger le tissu dans un des réactifs fixateurs, alcool absolu, acide osmique, chromique, picrique ou un mélange de ces divers réactifs, tel que le liquide de Flemming

(mélange des acides osmique, chromique, acétique).

C'est par l'emploi de ces agents qu'on est arrivé à suivre le phénomène et à le décrire dans toutes ses phases.

Cependant, malgré les recherches nombreuses, il est encore des points qui ont besoin de nouvelles observations et qui sont un sujet de controverse. Quel est le rôle respectif du cytoplasme et du noyau dans la karyokinèse? Pour le plus grand nombre des auteurs le cytoplasme aurait l'initiative, témoin les faits de bourgeonnement sans noyau. Cependant le noyau peut entrer en voie de division sans que le protoplasme présente aucune modification, et de plus, n'est-il pas remarquable de voir les radiations protoplasmiques avoir leur centre ou leur pied d'origine au niveau des pôles du noyau. Macferlane avait attribué l'impulsion première au nucléole, mais cette opinion n'a pas eu de crédit. En somme, sur ce point, on doit se tenir encore dans la réserve, quoique les faits actuellement connus semblent donner le rôle prépondérant au cytoplasme.

L'origine des filaments achromatiques n'est pas non plus une question complètement élucidée; des faits nombreux semblent plaider en faveur de leur origine cytoplasmique. Mais des observations récentes affirment l'existence des filaments dans des noyaux dont la membrane est intacte; chez les Protozoaires la membrane persiste. C'est donc une question à reprendre.

S'il est des points encore à débattre touchant les faits eux-mêmes, on est complètement dans le domaine des hypothèses quand on veut aller plus loin et pénétrer les causes et le but du phénomène. On vient alors se heurter à toutes les difficultés que l'on rencontre quand on veut résoudre les problèmes afférents à la vie; les influences du milieu, la chaleur, la lumière, l'électricité doivent agir, mais dans quelle mesure? Le mécanisme du processus est également très obscur. Que l'on fasse intervenir un centre d'attraction placé d'abord au centre du noyau et qui se dé-

double ensuite, ou un double centre le long de l'axe (Flemming); une force attractive exercée par les filaments sur les éléments chromatiques ou un courant siégeant dans les filaments (Strasburger); que l'on réserve enfin le rôle principal aux globules chromatiques (Soltwédel et Zalewski) on a de là peine à s'expliquer les figures si variées du noyau. Carnoy (b, p. 358) place la cause immédiate de l'évolution dans le noyau. L'influence du cytoplasme est secondaire pour lui. Cet auteur avance une théorie physico-chimique de la karyokinèse. Au début du processus l'eau ou le plasma dans lequel baigne la cellule, pénètre abondamment dans celle-ci. D'où réplétion et turgescence de la cellule et du noyau qui s'allongent dans le sens de moindre résistance. Cet allongement, joint à l'activité chimique qui règne dans la cellule, à l'action d'un ferment dégagé par le boyau nucléaire, à la contractilité de l'étui du boyau nucléinien et à des mouvements rythmiques des filaments de fuseau, expliquerait toutes les phases des processus. Ce ne sont là que des hypothèses plus ou moins ingénieuses qui ne sauraient nous arrêter.

Le mécanisme intime échappera longtemps encore. Ce que l'on pourra mieux connaître ce sont les conditions qui peuvent exercer une influence sur le phénomène. Hertwig (1884) a étudié l'influence de la pesanteur sur la division des cellules et il a montré que la pesanteur n'a aucune influence directrice dans l'organisation des animaux : l'axe du noyau forme des angles avec l'horizon et souvent lui est complètement perpendiculaire. Rauber (1884) a trouvé que dans une pression atmosphérique le processus karyokinétique est modifié. Une pression de trois atmosphères d'une part et de 1/2 atmosphère, d'autre part, arrête la segmentation dans les œufs de Truites et de Grenouilles. Une pression de deux atmosphères détermine l'apparition de toute espèce de formes anormales. L'excès de pression agit non seulement sur la karyokinèse des œufs et des larves de Grenouille

mais encore sur son épiderme dans lequel une pression de deux atmosphères entraîne des formes anormales de division. Les expériences de cette nature sont pleines d'intérêt, mais elles sont encore trop rares ; espérons qu'elles se multiplieront. car elles représentent bien la voie scientifique qui permettra de pénétrer davantage [de jour en jour le mécanisme des processus karyokinétique.

On s'est également demandé dans quel but la nature prenait une voie aussi détournée pour arriver à la division de la cellule. La réponse à des questions de cette sorte est toujours délicate. Mais enfin en voyant la double fragmentation des éléments chromatiques, on est naturellement conduit à admettre que les métamorphoses ont pour but d'assurer le partage de la substance chromatique en deux portions égales, devant constituer les noyaux-filles. En admettant cette idée, le point culminant de la karyokinèse serait la segmentation longitudinale. Roux a émis l'hypothèse que les disques de microsomes étaient de nature différente ; l'évolution karyokinétique aurait pour but d'assurer une égale répartition de ces disques : la segmentation longitudinale partagerait les disques en deux moitiés qui iraient chacune dans un noyau-fille. Heuser pense aussi que des substances variées composent les disques chromatiques, la segmentation longitudinale les répartirait également. Strasburger n'admet pas les idées de Roux (1884) ; il pense cependant que la division longitudinale a pour but de diviser en deux la substance cellulaire nucléaire : les bâtonnets peuvent être irrégulièrement répartis de part et d'autre du plan équatorial ; par cette segmentation et par le passage des segments d'un même bâtonnet dans un pôle opposé, l'équilibre entre les deux noyaux-filles est rétabli.

D'ailleurs ces interprétations n'ont qu'une importance relative, la connaissance du processus et la facilité de le retrouver sont autrement utiles. Tant qu'on a pris comme signe de division

cellulaire la division du protoplasme lui-même ou l'existence de deux noyaux, on ne pouvait s'expliquer certains phénomènes de croissance rapide où la rapidité d'accroissement n'était nullement en rapport avec le nombre de cellules en voie de prolifération. Aujourd'hui, on peut affirmer qu'il y a des phénomènes de prolifération cellulaire partout où l'on trouve des figures karyokinétiques, et le nombre de ces figures donne même le degré de l'activité formative qui règne dans le tissu.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Le traité de Flemming contient sur la question une bibliographie très complète jusqu'en 1882; nous n'avons indiqué ici que les plus importants des travaux antérieurs à cette date, la liste des mémoires récents étant déjà grande.

Arnold J. (a) Ueber feinere Zellen unter normalen und pathologischen Bedingungen, Wirsch. Archiv. 1879, t. LXXVII. — (b) Weitere Beobachtungen über die Theilungsvorgänge an den Knochenmarkzellen und weissen Blutkörpern, Arch. f. pathol. Anat., t. XCVII, fasc. I, 1884. — (c) Ueber Kerntheilung und vielkernige Zellen, Arch. f. path. An. u. Phys. Bd XCVIII.

Auerbach. Organologische Studien, Breslau, 1874.

Balbiani. (a) Sur la structure du noyau des cellules salivaires chez les larves de Chironomus, Zool. Anzeiger, 1881. — (b) Comptes rendus, 30 oct. 1876. — (c) Leçons sur la génération des vertébrés, 1879. — (d) Sur les mouvements qui se manifestent dans la tache germinative chez quelques animaux (lu à la Société de Biologie dans une de ses séances du mois de février 1864, Gazette médicale, 1863).

Baranetzky. Die Kerntheilung in d. Pollenmutterzellen einig. Tradescantien, Bot. Zeit., 1880.

Bellonci. La Karyokinèse dans la segmentation de l'œuf de l'axolotl Archives italiennes de Biologie, 1883, t. VI.

Beltzow. Zur Regeneration des Epithels der Harnblase. Arch. f. path. An. und phys. Bd., XCVII, p. 279.

Ern. Belzung. Sur la formation d'amidon pendant la germination des sclérotés des champignons. Bull. de la Soc. Bot. de France, t. XXXIII, p. 499, 1886.

Alfous Benkiser. (a) Zur Entwicklungsgeschichte der corpus luteum, Arch. f. Gynæk. Band XXIII. — (b) Ueber das Vorkommen von indir. Kerntheil, in corpus luteum. Arch. f. Gynæk. Band XXV.

Bizzozero et A. Torre. De l'origine des corpuscules sanguins rouges dans les différentes classes de vertébrés. Arch. ital. de Biologie, 1883.

Bizzozero. Formation des corpuscules sanguins rouges. Memoria della R. Academia de Lincei et Arch. ital. de Biol., p. 329, 1883.

Ad. Bockendahl (Elève du laboratoire de Flemming). Ueber die Regeneration des Trachealepithels. Arch. f. mik. Anat., 1883.

A. Brass. Biologische studien. Die organisation der thierischen Zell.

Jahrsbericht de Virchow et Hirsch, 1884. — Beiträge zur Zellphysiologie Halle, ibid., 1884.

Brigidi ed A. Tafani. Dell'attività formatrice dei nuclei cellulari studiata nei tessuti morbosi e specialmente in un sarcoma a nuclei giganti. Lo Sperimentale, 1880.

Brigidi. De la multiplication nucléaire étudiée dans les néoplasmes et en particulier dans un sarcome à cellules géantes et dans un leiomyome cutané. (Lo Sperimentale, mai 1886.)

* **Bütschli O.** (a) Vorläufige Mittheilung einiger Resultate von Studien über die Conjugation der Infusorien und die Zelltheil. Zeits. f. Wiss. zool., 1875.

Carnoy, J.-B. (a) Biologie cellulaire, 1^{re} fascicule, Louvain, 1884. — (b) La cytodiérèse chez les arthropodes, avril 1885.

Cornil. Sur un procédé de division indirecte des cellules par trois dans les tumeurs. Compt. rend. Ac. sc., 5 juillet 1886, p. 78.

Courchet. Du noyau dans les cellules végétales et animales. Paris, 1884.

Derbès. La formation de l'embryon chez l'Oursin comestible. Ann. des sc. natur., 1847, sér. 3, t. VIII. (asters vus pour la première fois).

Drasch. LXXXIII. Bd. d. Sitzungsberichte d. k. Akad. d. Wissenschaft, III. Abth. Mai-Heft. Jahrgang 1881.

Richard Drews (élève du laboratoire de Flemming) Zellvermehrung in der Tonsilla palatina beim Erwaschenen Arch. f. mik. Anat. 1885.

Duval, M. Formation du blastoderme dans l'œuf d'oiseau, 1884.

Flemming. (a) Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung, Leipzig 1882. — (b) Zur Kenntniss der Regener. d. Epidermis f. Säugethiere, Arch. f. mikr. Anat., 1884, t. XXIII. — (c) Studien üb. Regener. d. Gewebe; Arch. für mikr. Anat., 1885, t. XXIV. I. Die Zellvermehrung in der Lymphdrüsen und verwandten organen, und ihr Einfluss auf deren Bau. — II Ueber die Theilungsarten der Leukocyten und über eigenthümliche Anordnungen in Zellen der Lymphdrüsen. — (d) Schluss bemerkungen über die Zellvermehrung in den Lymphoiden Drüsen. Arch. f. mik. Anat., 1885. — (e.) Ueber die Regeneration verschiedener Epithelien durch mitotische Zelltheilung., ibid., 1885. — (f.) Zur orientirung über die Bezeichnung der verschiedenen Formen von Zell und Kerntheilung, in Zoolog. Anzeiger, 22 fév. 1886. — (g) Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Arch. f. mikr. Anat. Bd XVIII. — (h) Ueber die Bildung von Richtungsfiguren in Säugethieren beim Untergang Grafscher Follikel. Arch. f. Anat. und Entwicklung. von W. His und W. Braune, p. 221, 1885.

Fol. (a) Sur les phénomènes intimes de la division cellulaire. Compt. rend., 1876. — (b) Sur les phénomènes intimes de la fécondation. Compt. rend., 1877. — (c) Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hé-

nogénie chez divers animaux. Mém. de la Soc. de phy. et. d'Hist. natur. de Genève, t. XXVI, 1879. — (d) Etudes sur le développement des mollusques. Arch. de zoologie expér., t. IV, 1875, p. VIII.

Frommann C. (a) Ueber d. Structur d. Knorpelzellen v. *Salamandra maculosa*, Sitzgsber. d. Ienaich. Gesell. f. Med. und naturw. 1879. — (b) Beobachtungen über structur und Bewegungserscheinungen d. Pflanzenzellen. Iena. 1880. — (c) Untersuchungen über Struktur, Lebenserscheinungen und Reaktionen thierischer und pflanzlicher Zellen. Iena 1884.

C. Gilson. Étude comparée sur la spermatogénèse des Arthropodes. Louvain, 1884

Grüber. (a) Ueber Kerntheilungsvorgänge bei einig. Protozoen; Zeitschr. für Wissensch. Zoologie, 1883, t. XXXVIII. — (b) Ueber Kern und Kerntheilung bei den Protozoen Zeitschrift f. Wissensch. Zoolog. t. XL, 1884.

Guignard (a) Nouvelles observations sur la structure et la division du noyau cellulaire; Bullet. de la société botanique de Lyon, 1884. — (b) Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire; annales des sciences naturelles, Botanique, 1884, 6^e série t. XVII. — (c) Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire et les phénomènes de la division commune aux végétaux et aux animaux. 1885.

Hanstein (a). Das Protoplasma als Trager, etc. Heidelberg, 1880.

(b) Einige Züge aus d. Biologie d. Protoplasmas; Bot. abhand, etc. Bonn 1880, t. IV, Heft 2.

Henneguy F. Sur la division cellulaire ou Cytodiérèse. Assoc. franç. pour l'avanc. des sciences. 1882. Comptes rendus, 6 mars 1882.

Hertwig O. (a) Beiträge Z. Kenntniss d. Bildung, Befruchtung und Theilung d. thier. Eies, Morpholog. Jahrb. 1875 — (b) Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen. Iena 1883.

Hertwig R. (a) Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung der verschiedenen Kernformen (Morphol. Jahrb. Bd. II 1876). — (b) Die Kerntheilung bei *Actinosphaerium Eichhorni*-Iena 1884.

Heuser d. Beobachtungen zur Lehre über Zellkern-Botanische. Centralblatt, 1884, t. XVII.

Hoffmann C. K. Ontogenie der Knochenfische. Amsterdam, 1881.

Jickeli C. Ueber die Kernverhältnisse der Infusorien. Zool. Anzeiger, VII. Jahrg 1884.

Klein E. Ein Beitrag z. Kenntniss d. Structur. d. Zellkern, Centralblatt f. med. Wiss. 1879.

Korschelt. Ueber die eigenthümlichen Bildungen in den Zellkernen der Speicheldrüsen von *Chironomus plumosus*. Zool. Anzeiger 1884.

Krafft. Zur Histogenese des periostalen Cailus. — Beiträge zur path. Anat. u. Phys. Von E. Ziegler u. Nauwerck I. Heft. 1884.

De Lanessan. Traité de Zoologie. — Protozoaires, Paris, 1882.

Leydig. Untersuchungen zur Anat. und Histologie der Thiere. Bonn, 1883.

Mark, E.-L. Maturation, fecundation and segmentation of *Limax Campes- tris*. Bull. of Museum of compar. Zoolog. Cambridge, Massach, 1879.

W. A. Martin. Zur Kenntniss der indirecten Kerntheilung. Wirsch. Arch., 1881. Bd. 86.

Mayzel. (a) Recherches sur le mode de division du noyau; Gazeta lekarska 1875 et 1876. (Résumé dans Wirschow's Jahresbericht, 1877 et dans Schwalb's v. Hoffman's Jahresber., t. V et t. VI). — (b) Sur la division du noyau des Liparis et autres sphingidés; publications de la Société des méd. et des natural. polonais, Cracovie, 1881. (Résumé dans Schwalbe's und Hoffman's Jahresber., 1883, t. X.

Merck. Ueber die Anordnung der Kerntheilungsfiguren in Centralnervensystem und der Retina bei Watternembryonen; Sitzungsber. der Kais. Akad. d. Wiss. Wien., october 1883.

C. Mondino. Sulla cariocinese delle cellule del Purkinje consecutiva ad irritazione cerebellare. Communic. alla R. Academ. di Medicina di Torino. 15 Magg., 1883.

Nauwerck. Beiträge zur Kenntniss des Morbus Brightii. — Beiträge zur path. Anat. und Phys. von Ziegler und Nauwerck. I Heft, Iena, 1884.

M. Nussbaum. Ueber die Theilbarkere der lebendigen Materie Mittheilung. — Die spontane und kunstliche Theilung der Infusorien. — Arch. f. micr. anat., 1886.

Otto Moebius (élève du laboratoire de Flemming). Zellvermehrung in der Milz beim Erwachsenen. Arch. f. Mik. Anat., 1883.

Ostry. Ueber karyokinese in entzündlichen Neubildungen der Haut des Menschen, Prager Zeitschr. f. Heilkunde, IV, 1883.

E. Paulsen (élève du laboratoire de Flemming). Zellvermehrung und ihre Begleitungserscheinungen in hyperplastischen Lymphdrüsen und Tonsillen. Arch. f. mik. Anat., 1885.

Peremeschko. Ueber die Theilung der thierischen Zellen. Arch. f. mik. Anat. 1880. Bd. 17.

Dr da Gama Pinto. Ueber das Vorkommen von Karyokinese in der entzündeten Bindehaut des Menschen. (Hirschberg's Centralblatt, april-mai, 1884).

W. Pfitzner. (a) Die Leydig'schen Schleimzellen in d. Epidermis d. Larve von Salamandra, Inaug. Dissert. Kiel, 1879. — (b) Ueber d. feineren Bau d. bei d. Zelltheilung auftretenden fadenförmigen Differenzirungen des

Zellkerns, *Morphol. Jahrb.*, t. VII, 1881. — (c) Beobacht. über weit. Vorkommen d. karyokinesis; *Arch. für mikrosk. Anatomie*, 1882, t. XX. — (d) Beiträge zur Lehre vom Bau des Zellkerns; *Archiv. f. mikr. Anat.*, 1883, t. XXII. — (e) Zur morpholog. Jahrbuch, 1885, t. XI. — (f) *Morphol. Jahrbuch* Bd XI. Zur Kenntniss der Kerntheilung bei den Protozoen, 1886.

Platner. Ueber die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehung zur Kerntheilung. *Arch. f. Mikr. Anat.* 1886.

Podwyssozki. Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration der Drüsengewebe. Beiträge zur pathologischen. Anat. und Phys. Herausgegeben Von F. Ziegler und C. Nauwerck, 1886.

Rabl, C. Ueber Zeltheilung; *morphol. Jahrbuch*, 1884; t. XI.

Rauber. (a) Der Karyokinetische Process bei erhöhtem und verminder-tem atmosphärendruck. *Tagebl. der 37. Versamml deutscher Naturf. v. Aerzte zu Magdebourg* 20 sept. S. 196-1884. — (b) Über die Mitosen des Medullarrohres. *Zoolog. Anzeig.* 15 marz 1886.

Retzius. Zur Kenntniss vom Bau d. Zellkerns, *Biolog. Unters. Stockholm et Leipzig*, 1881.

Sabatier. Sur la spermatogénèse des Crustacés décapodes; *Comptes rendus* 1885, février.

Jos. Schedel (élève du laboratoire de Flemming). Zellvermehrung in der Thymusdrüse. *Arch. f. mik. Anat.* 1885.

Scheridan Delepine. *Journal of. anat. and Phys.* 1884, p. 442.

Schleicher, W. Ueber d. Theilungs process d. Knorpelzellen, *Centralblatt f. d. med. Wiss.*, 1878. Die Knorpelzelltheilung, *Arch. f. mikr. Anatom.*, 1876.

Schneider, Anton. Das Ei und seine Befruchtung, Breslau, 1883.

Soltwedel, F. Freie Zellbildung im Embryosack d. Angiospermen, etc. *enaisch-Zeitsch.*, t. XV, 1881.

Strassburger. (a) Zellbildung U. Zelltheilung, 1^{re} édition, 1875. Traduction française par Kickx, 1876. — (b) Ueber d. Theilungsvorgang der Zellkerne, etc; *Arch. f. mikr. Anat.*, 1882, t. XXI. — (c) Die Controversen d. indir. Kerntheilung; *Arch. f. mikr. Anat.* 1884, t. XXIII. — (d) *Manuel technique d'Anatomie végétale*, traduit par Godfrin, 1886.

Svaen, A. et H. Masquelin. Etude sur la spermatogénèse. *Arch. de Van. Beneden*, 1883.

Uskoff. Zur Bedeutung der Karyokinese. *Archiv f. mikros. Anat.* 1882.

Van Bambeke, Ch. Structure du noyau cellulaire à l'état de repos. Gand, 1885.

Van Beneden. E. (a) Mémoire sur les dicyémides, *Bull. de l'Acad. royale de Belgique*, 1875. — (b) Contribution à l'histoire de la vésicule ger-

minative et du premier noyau embryonnaire, *ibid.* 1876. — (c) Recherches sur l'embryogénie du lapin, *Arch. de Biologie*, 1880. — (d) Recherches sur la maturation et la fécondation de l'*Ascaris megalocephala*; *Arch. de Biologie*, 1883, t. IV.

Vignal. Sur le développement des éléments de la moelle des mammifères *Arch. de Phys.* octobre 1884.

L. Waldstein. Ein Fall von progressiver Anæmia und daraus folgenden Leukocythämie mit Knochenmarkerkrankung und einem so genannten Chlorom. *Virch. Archiv.* 1883. Bd. 91.

Zacharias. (a) Ueber die chemische Beschaffenheit der Zellkerns; *Botan. Zeitung*, 1881. — (b) Ueber Eiweiss, Nuclein v. Plastin; *Botan. Zeit.*, 1883. — (c) *Botan. Zeitung*, 1885.

Zalewski. Ueber d. Kernteilung in d. Pollenmutterzellen einiger Liliaceen *Bot. Zeit.* 1882.

TABLE DES MATIÈRES

	Pages.
INTRODUCTION.	3

PREMIÈRE PARTIE

LA CELLULE A L'ÉTAT DE REPOS

CHAPITRE PREMIER

NOTIONS GÉNÉRALES SUR LA CELLULE.	8
---	---

CHAPITRE II

LE NOYAU A L'ÉTAT DE REPOS.	14
§ 1. — Notions générales	14
§ 2. — Structure	15

DEUXIÈME PARTIE

LA CELLULE A L'ÉTAT DE MOUVEMENT OU EN DIVISION

CHAPITRE III

HISTORIQUE.	29
---------------------	----

CHAPITRE IV

DIVISION INDIRECTE DE LA CELLULE. — KARYOKINÈSE	34
§ 1. — Synonymie.	34
§ 2. — Description de la karyokinèse en général.	36
1°. — Division du noyau	36
2°. — Division du corps cellulaire	55

TROISIÈME PARTIE

DE LA KARYOKINÈSE DANS LES DIVERSES CELLULES EN PARTICULIER

CHAPITRE V

LA KARYOKINÈSE DANS LES CELLULES DES VÉGÉTAUX.	61
--	----

CHAPITRE VI

LA KARYOKINÈSE DANS LES ŒUFS.	64
---------------------------------------	----

CHAPITRE VII

LA KARYOKINÈSE DANS LES TISSUS DES ANIMAUX	80
§ 1. — Tissus normaux.	80
§ 2. — Tissus pathologiques	89

CHAPITRE VIII

LA KARYOKINÈSE CHEZ LES PROTOZOAIRES.	95
CONCLUSIONS GÉNÉRALES	103
BIBLIOGRAPHIE	111

DEUXIÈME PARTIE

LA CELLULE À L'ÉTAT DE MOUVEMENT OU DE DIVISION

CHAPITRE III

INTRODUCTION.	120
-----------------------	-----

CHAPITRE IV

DIVISIONS INDIVISÉES ET LA CELLULE.	121
1. — Mitose.	121
2. — Méiose.	121
3. — Division du noyau.	121
4. — Division du cytoplasme.	121

Paris. — Imp. G. Rougier et Cie, 1, rue Cassette, 1.