











# LA CELLULE





# LA CELLULE

RECUEIL

DE CYTOLOGIE ET D'HISTOLOGIE GÉNÉRALE

PUBLIÉ PAR

J. B. CARNOY, PROFESSEUR DE BOTANIQUE ET DE CYTOLOGIE CELLULAIRE,

G. GILSON, PROFESSEUR DE ZOOLOGIE ET D'ÉMYTOLOGIE,

A L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE DE LOUVAIN

AVEC LA COLLABORATION DE LEURS ÉLÈVES ET DES SAVANTS ÉTRANGERS

**TOME XVI**

1<sup>er</sup> FASCICULE.

- I. Noyau d'origine du nerf oculo moteur commun du lapin,  
par J. VAN BIERVLIET
- II. L'état moniliforme des neurones chez les invertébrés avec quelques  
remarques sur les vertébrés,  
par le D<sup>r</sup> J. HAVET.
- III. Les « Spheres attractives » et le Nebenkern des pulmones,  
par Arthur BOLLES LEE.
- IV. Étude comparée des glandes pygidiennes chez les Carabides et les Dytiscides  
avec quelques remarques sur le classement des Carabides,  
par Fr. DIERCKX.
- V. Système digestif et système genital de la Neritina fluviatilis,  
par le D<sup>r</sup> J. LENSSEN.

**Prix : 25 francs.**

LIERRE

Typ. de JOSEPH VAN IN & C<sup>ie</sup>,  
Grand'place, 39.

LOUVAIN

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

1899



# NOYAU D'ORIGINE

DU

## NERF OCULO-MOTEUR COMMUN DU LAPIN

Limites, Structure et Localisations

PAR

**J. VAN BIERVLIET**

ÉTUDIANT EN MÉDECINE A L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN

(TRAVAIL FAIT AU LABORATOIRE DE NEUROLOGIE)

*(Mémoire déposé le 31 janvier 1898 au ministère de l'intérieur  
et de l'instruction publique,  
et couronné au concours universitaire, groupe des sciences biologiques.)*

1

101 5



# Noyau d'origine du Nerf oculo-moteur commun du Lapin

---

Nous nous proposons d'étudier dans ce travail, au moyen des méthodes techniques les plus récentes et d'une façon aussi complète que possible, le noyau d'origine du nerf oculo-moteur commun chez le lapin.

## Délimitation du noyau.

Les recherches de STILLING ont établi que le nerf de la troisième paire chez l'homme a son origine réelle dans une masse de substance grise du mésencéphale, située de chaque côté de la ligne médiane, au niveau des tubercules quadrijumeaux antérieurs, au-devant de l'aqueduc de SYLVIVS, immédiatement en arrière du faisceau longitudinal postérieur. L'origine est la même chez le lapin.

Le premier point qu'il nous a semblé utile de résoudre concerne la délimitation exacte de la masse grise qui donne origine à ce nerf.

Les observations publiées sur ce point sont loin d'être concordantes. Quelques auteurs, parmi lesquels il convient de citer HENLE, KÖLLIKER (1), PERLIA, etc., admettent un passage insensible entre le noyau du nerf pathétique et celui du nerf oculo-moteur commun. D'autres, tels que STILLING, SCHWALBE, etc., pensent qu'entre ces deux masses grises il existe une séparation manifeste. ZÉRI (2) a toujours vu les deux noyaux se continuer l'un dans l'autre sans aucune solution de continuité et cela aussi bien chez l'homme que chez les animaux (chats, singes). CASSIRER et SCHIFF (3) ont trouvé entre les deux noyaux, tantôt un passage direct, tantôt une délimitation peu manifeste et, d'autres fois encore, une région intermédiaire complètement privée de cellules.

---

(1) KÖLLIKER : *Handbuch der Gewebelehre des Menschen*; 6. Auflage, II. Band, Leipzig, 1863.

(2) ZÉRI : *Sulle alterazioni dei centri nervosi nella tabe*; Riv. sper. Freniatria, XXI, 4, 1895.

(3) CASSIRER et SCHIFF : *Beiträge zur Pathologie der chronischen Bulbuserkrankungen*; Arbeiten aus dem Institut für Anat. u. Phys. des Centralnervensystems an der Wiener Universität, herausgegeben von OBERSTLINER, IV. Heft, Deuticke, Leipzig, 1896.

BERNHHEIMER croit que le noyau du nerf III n'est que la continuation en haut et en avant du noyau du nerf IV. SIEMERLING et BOEDEKER (1) ont également signalé un passage direct entre les deux masses grises. PANEGROSSI (2), auquel nous empruntons quelques-unes de ces données bibliographiques, a toujours vu, chez l'homme, le noyau du nerf pathétique se continuer directement, à son extrémité proximale, sans solution de continuité, avec le noyau du nerf de la troisième paire.

Il pense que les divergences qui existent sur ce point entre les auteurs proviennent avant tout de la confusion qui a régné pendant longtemps sur la détermination topographique du noyau du pathétique. Un grand nombre d'auteurs, en effet, ont cru pendant longtemps que le noyau d'origine du nerf pathétique n'était pas la masse grise située dans une dépression du faisceau longitudinal postérieur, mais un amas cellulaire qui se trouve un peu plus bas dans le voisinage du canal central [WESTPHAL, BÖTTIGER (3), SIEMERLING, BOEDEKER, PACETTI (4)].

Pour élucider ce point chez le lapin, nous avons eu recours à des coupes sériées du mésencéphale, colorées par la méthode de WEIGERT-PAL et par la méthode de NISSL.

Dans aucune de ces séries de coupes, nous n'avons trouvé de séparation bien nette entre les cellules d'origine du nerf oculo-moteur commun et les cellules d'origine des fibres du nerf pathétique. Les noyaux de ces deux nerfs semblent fusionnés; ils constituent ainsi par leur ensemble une longue colonne de substance grise appliquée contre la face dorsale du faisceau longitudinal postérieur; avec cette différence pourtant que les cellules de la partie inférieure de cette colonne grise (cellules du pathétique) sont un peu plus volumineuses que les cellules de la partie supérieure (cellules de l'oculo-moteur commun). C'est ce que montre en toute évidence l'examen d'une série de coupes longitudinales sagittales, FIG. 1 et 2. Sur certaines de ces coupes, FIG. 1, il semble bien exister, à la partie inférieure de la colonne grise, un groupe de cellules plus ou moins séparées du reste de la masse commune; mais sur des coupes voisines, FIG. 2, cette séparation devient

(1) SIEMERLING et BOEDEKER : *Chronische fortschreitende Augenmuskellähmung und progressive Paralyse*; Archiv für Psych., Band XXIX, Heft 2, 1897.

(2) PANEGROSSI : *Contributo allo studio anatomo-fisiologico dei centri dei nervi oculomotori dell'uomo*; Roma, Tip. Fratelli Palotta, 1898.

(3) BÖTTIGER : *Beitrag zur Lehre von der chron. progress. Lahm. der Augen.*; Archiv für Psych., Band XXI.

(4) PACETTI : *Sopra il nucleo di origine del n. abducens*; Ricerche Lab. Anat. Roma, vol. V, fasc. II, 1896.

moins nette et quelquefois même elle fait complètement défaut. Rien ne prouve d'ailleurs que cet espace plus ou moins dégarni de cellules que l'on trouve sur certaines coupes, dans la masse grise commune, forme réellement la séparation entre les deux noyaux.

Pour établir la limite exacte entre les deux noyaux, nous nous sommes adressé à la méthode expérimentale. Nous savons, par les travaux de ces dernières années de NISSL, MARINESCO et surtout par les nombreuses recherches expérimentales de notre savant maître, Monsieur le professeur VAN GEHUCHTEN (1), que la section d'un nerf moteur cranien est suivie, au bout de quelques jours, de modifications profondes dans les cellules d'origine des fibres sectionnées. Ces modifications, sur lesquelles nous reviendrons plus loin, sont désignées sous le nom de *chromatolyse* et sont faciles à mettre en évidence par la méthode de coloration au bleu de méthylène.

Nous basant sur ces faits, nous avons extirpé sur deux lapins le muscle grand oblique de l'œil d'un côté, afin de pouvoir éliminer d'une manière certaine les cellules d'origine des fibres du nerf pathétique. Les animaux ont été tués huit jours après l'opération et leur mésencéphale a été durci dans l'alcool à 94°. Après enrobage à la paraffine, nous avons débité l'un d'eux en une série continue de 240 coupes longitudinales; l'autre nous a donné une série de 260 coupes transversales. Toutes ces coupes ont la même épaisseur (15<sup>µ</sup>). En parcourant de haut en bas la série des coupes transversales, on voit que le noyau du nerf III, étroit et effilé dans sa partie proximale, FIG. 3, se renfle vers la partie moyenne, FIG. 4. Arrivé à la 89<sup>m</sup>e coupe, le noyau diminue de volume et en même temps les cellules qui le constituent deviennent moins nombreuses.

A la centième coupe, nous arrivons près de l'extrémité inférieure du noyau du nerf oculo-moteur commun, FIG. 5. Si on examine, en effet, les cellules dans le noyau du côté gauche (côté opposé à celui où le muscle grand oblique a été sectionné), on voit du côté ventral une mince rangée de cellules normales appartenant au nerf de la troisième paire, tandis que toutes

(1) VAN GEHUCHTEN : *L'anatomie fine de la cellule nerveuse*; XI<sup>e</sup> congrès international de médecine; La Cellule, 1897. — *Chromatolyse centrale et chromatolyse périphérique*; Bibliographie anatomique, 1897. — *Le phénomène de chromatolyse consécutif à la lésion pathologique ou expérimentale de l'axone*; Bull. de l'Académie royale de médecine de Belgique, 1897. — *La chromatolyse dans les cornes antérieures de la moelle après désarticulation de la jambe et ses rapports avec les localisations motrices* (en collaboration avec DE BUCK); Journal de neurologie, 1898. — *A propos du phénomène de chromatolyse*; Bull. de l'Acad. royale de médecine de Belgique, 1898. — *Recherches sur l'origine réelle des nerfs crâniens. I. Les nerfs moteurs oculaires*; Journal de neurologie, 1898.

les cellules dorsales en chromatolyse représentent les cellules d'origine du pathétique sectionné.

Ces coupes montrent donc que la séparation entre les noyaux d'origine de ces deux nerfs est peu précise.

Cette absence de délimitation exacte, qui nous met dans l'impossibilité d'indiquer le niveau auquel finit le nerf III et celui auquel commence le nerf IV, n'empêche cependant pas de distinguer l'une de l'autre une coupe transversale passant en plein dans le noyau du nerf pathétique d'avec une coupe faite au milieu du noyau du nerf oculo-moteur commun. Ce qui permet de reconnaître la première, c'est la situation de la masse grise dans une dépression nettement accentuée du faisceau longitudinal postérieur, dépression qui fait défaut sur toute la hauteur du noyau du nerf de la troisième paire. La masse grise de ce dernier nerf s'insinue plutôt entre les fibres constitutives du faisceau longitudinal dorsal ou bien encore s'incline en avant dans l'espace laissé libre entre les deux faisceaux.

Cette absence de délimitation entre les deux noyaux résulte également de l'examen des coupes sagittales, FIG. 6 et 7, passant par les cellules d'origine du pathétique lésé. Nos figures prouvent que les cellules en chromatolyse occupent l'extrémité inférieure de la colonne grise sans séparation bien nette d'avec les cellules non lésées.

L'étendue approximative de la masse grise, qui correspond au nerf de la troisième paire, peut s'établir par un calcul fort simple : dans la série des coupes transversales qui nous a servi pour établir la limite inférieure du nerf oculo-moteur commun, nous avons rencontré les cellules d'origine de ce nerf dans 100 coupes ayant chacune 15  $\mu$ ; il en résulte que sur un mésencéphale de lapin, durci à l'alcool, le noyau d'origine du nerf de la troisième paire occupe une longueur d'environ 1 1/2 millimètres.

Dans les coupes transversales traitées par la méthode de PAL, la limite inférieure du noyau du nerf III est plus difficile à indiquer, si l'on se base uniquement sur l'aspect des cellules qui le constituent. Il y a cependant moyen d'établir cette limite d'une façon quelque peu approximative : nous verrons plus loin que les fibres du nerf oculo-moteur commun sont en partie des fibres directes et en partie des fibres croisées et que les fibres croisées proviennent exclusivement de la partie distale du noyau; de plus, nous savons manifestement que les fibres radiculaires du nerf pathétique ne s'entrecroisent pas dans le raphé.

En parcourant donc de haut en bas une série de coupes transversales traitées par la méthode de WEIGERT-PAL, nous saurons que la disparition



des fibres radiculaires *croisées* indiquera la limite inférieure, au moins approximative, du noyau d'origine du nerf oculo-moteur commun. Nous basant sur ce fait, nous avons constaté que les cellules d'origine du nerf III se rencontrent d'une façon ininterrompue sur environ 125 coupes de 20  $\mu$  d'épaisseur; il s'ensuit que ce noyau d'origine, dans un mésencéphale durci dans le liquide de MÜLLER, occupe une longueur d'environ 2 1/2 millimètres.

De l'étude de nos coupes sériées, il résulte donc que le noyau d'origine du nerf oculo-moteur commun se présente sous la forme d'une colonne grise, longue d'environ 2 1/2 mm. sur le vivant, fortement renflée à sa partie moyenne, effilée au contraire et fortement inclinée en avant vers sa partie supérieure et se continuant insensiblement avec le noyau du nerf pathétique à son extrémité inférieure.

Pour avoir d'ailleurs une idée absolument exacte de la forme de ce noyau, nous avons eu recours à la Plattellirmethode de BORN.

Nos coupes sériées, traitées par la méthode de WEIGERT-PAL, ont été dessinées à la chambre claire à un faible grossissement (ocul. 2, object. A, dont la lentille inférieure avait été préalablement dévissée). Chacune de ces coupes de 20  $\mu$  d'épaisseur a été reproduite sur une lamelle de cire de 1 mm. d'épaisseur (soit en moyenne un grossissement de 50 fois environ). Ces coupes superposées nous ont donné un noyau volumineux de 10 cent. de longueur s'effilant considérablement en avant, se renflant à sa partie moyenne, puis diminuant quelque peu de volume pour se continuer insensiblement en arrière avec le noyau du nerf pathétique.

Du côté médian, du côté latéral et du côté postérieur, le noyau d'origine du nerf oculo-moteur commun se trouve assez nettement délimité comme le montrent nos figures. Il n'en est pas de même du côté ventral. Ici, la masse grise, qui constitue ce noyau d'origine, se trouve appliquée intimement contre la face dorsale du faisceau longitudinal postérieur et à plusieurs endroits elle pénètre entre les fibres de ce faisceau pour se prolonger jusque sur la face ventrale de ce dernier.

Sur plusieurs coupes, on trouve, même au-devant des fibres du faisceau longitudinal dorsal, des cellules nerveuses absolument identiques aux cellules constituant le noyau, tant par l'aspect qu'elles présentent sur des coupes sériées traitées par la méthode de WEIGERT-PAL que sur des coupes traitées par la méthode de GOLGI et celle de NISSL. Ces *cellules aberrantes* du noyau d'origine du nerf III appartiennent réellement à ce nerf, ainsi que nous le prouverons plus loin.

Ces observations sur les cellules aberrantes concordent d'ailleurs avec celles faites par BERNHEIMER (1) et KÖLLIKER (2) sur le mésencéphale de l'homme et avec celles plus récentes de SCHWABE (3) sur ce noyau d'origine chez le lapin.

Ce sont ces cellules aberrantes que BERNHEIMER a désignées chez l'homme et chez le singe sous le nom de *cellules latérales* (Lateralzellen).

### Structure du noyau.

Le noyau d'origine du nerf ainsi plus ou moins exactement délimité, nous avons voulu rechercher sa structure. Des coupes traitées par la méthode de WEIGERT-PAL nous le montrent formé de cellules nerveuses et d'un feutrage inextricable de fibres myélinisées.

Quelle est la forme et quelle est la structure de ces cellules nerveuses?

Quelle est l'origine et quelle est la terminaison des fibres qu'on y rencontre?

#### *Cellules nerveuses.*

Pour l'étude des cellules nerveuses, nous avons employé la méthode de GOLGI et la méthode de NISSL.

MÉTHODE DE GOLGI. Les imprégnations par la méthode du chromate d'argent sont indispensables pour se faire une idée exacte de la forme des cellules nerveuses. Nous avons appliqué cette méthode sur le mésencéphale d'embryons de lapin presque à terme. La partie du mésencéphale, correspondant au noyau d'origine du nerf oculo-moteur commun, a été durcie dans le mélange osmio-bichromique pendant trois jours; après lavage à l'eau, les morceaux ont séjourné 48 heures dans le nitrate d'argent à 0,75 o/o, puis ils ont été enrobés à la celloïdine. Les coupes, éclaircies par la créosote et la térébenthine, sont montées dans la laque de DAMMAR.

Dans quelques-unes de nos préparations, nous avons obtenu, colorées en noir, un certain nombre de cellules nerveuses, FIG. 8 et 9; celles-ci sont volumineuses et multipolaires; leurs prolongements protoplasmiques nom-

(1) BERNHEIMER : *Das Wurzelgebiet des Oculomotorius beim Menschen*; Wiesbaden, 1894.

(2) KÖLLIKER : *Handbuch der Gewebelehre des Menschen*; Band 11, p. 295, 1896.

(3) SCHWABE : *Ueber die Gliederung des Oculomotoriushauptkern und die Lage der den einzelnen Muskeln entsprechenden Gebiete in denselben*; vorläufige Mitteilung; Neurologisches Centralblatt, 1896, S. 792-794.

breux et richement ramifiés rayonnent non seulement dans toute la masse grise, mais peuvent même se poursuivre assez loin entre les fibres du faisceau longitudinal postérieur. Quelques-uns d'entre eux passent la ligne médiane et se terminent dans la masse grise du côté opposé, FIG. 9. Il en résulte une commissure protoplasmique analogue à celle signalée par CAJAL et VAN GEHUCHTEN (1) pour les cellules motrices de la corne antérieure de la moelle et pour les cellules du nerf hypoglosse.

Le cylindre-axe naît du corps cellulaire et se dirige en avant pour pénétrer dans les faisceaux radiculaires du nerf. Quelques-unes de nos coupes nous ont montré, imprégnée au chromate d'argent, l'une ou l'autre des cellules aberrantes situées profondément entre les fibres du faisceau longitudinal postérieur, FIG. 8, *a*, et nous avons pu nous convaincre que son cylindre-axe se rend dans le faisceau radiculaire du nerf, preuve manifeste que ces cellules déplacées appartiennent au noyau d'origine du nerf oculo-moteur commun.

MÉTHODE DE NISSL. Sur des coupes traitées par la méthode de NISSL, on voit que toutes les cellules, qui constituent la masse grise donnant origine au nerf III, appartiennent au même type cellulaire. Colorées dans leur noyau et dans leur protoplasme, elles rentrent dans le groupe des cellules somatochromes établi par NISSL.

Ce sont des cellules volumineuses, pourvues d'un grand noyau et à corps protoplasmique formé d'une partie chromatique et d'une partie achromatique. La partie chromatique se présente sous la forme de blocs régulièrement répartis dans toute l'étendue du corps cellulaire et jusque assez loin dans les gros troncs protoplasmiques.

#### *Fibres nerveuses.*

A côté des cellules nerveuses, la méthode de GOLGI montre l'existence dans le noyau du nerf d'un fouillis inextricable de fibrilles nerveuses.

Sur un certain nombre de nos préparations, ces fibrilles sont tellement abondantes qu'il est impossible de voir ni leur origine ni leur terminaison. Sur des coupes transversales où l'imprégnation avait mis en évidence un nombre moins considérable de fibrilles, FIG. 10, 11, de même que sur des coupes sagittales, FIG. 13, on voit manifestement que toutes ces fibrilles

(1) VAN GEHUCHTEN : *Le système nerveux de l'homme*; Leçons professées à l'Université de Louvain, 2<sup>e</sup> édition, Louvain, 1896, p. 321 et p. 407.

sortent des faisceaux nerveux qui entourent le noyau du nerf III, aussi bien des fibres du faisceau longitudinal postérieur difficile à délimiter que des faisceaux voisins. Ces fibrilles nerveuses représentent le plus souvent de simples branches collatérales des fibres dont elles proviennent. En traversant le noyau, elles se divisent et se subdivisent pour s'y terminer par des bouts libres souvent légèrement épaissis. Nous avons rencontré cependant une fois une fibre plus épaisse et plus richement ramifiée, FIG. 12, qui nous paraît représenter la ramification terminale d'une des fibres du faisceau longitudinal.

Outre les fibrilles nerveuses provenant des faisceaux de fibres situés au-devant et en dehors du noyau d'origine du nerf oculo-moteur commun, on observe encore dans nos préparations un certain nombre de fibrilles qui pénètrent dans ce noyau par sa partie dorsale, FIG. 9, *b*. Ces fibrilles représentent des ramifications collatérales d'un faisceau compact de fines fibrilles nerveuses, qui descendent dans le mésencéphale de chaque côté de la ligne médiane, entre l'aqueduc de SYLVIVS et la masse grise appartenant au nerf III. Ce faisceau de fines fibres nerveuses correspond, sans aucun doute, au faisceau de fibres longitudinales que SCHÜTZ<sup>(1)</sup> a décrit chez l'homme dans la substance grise enveloppant le canal central, et auquel il a donné le nom de *faisceau longitudinal dorsal* (dorsales Längsbündel). D'après SCHÜTZ, ce faisceau commence dans la partie inférieure du bulbe, au niveau de l'entrecroisement des pyramides, et peut se poursuivre à travers toute l'étendue du tronc cérébral jusque dans le diencéphale. Dans tout ce trajet, ce faisceau de fibres nerveuses, situé au-devant du canal central, envoie des fibres nerveuses dans la formation réticulaire et dans toutes les masses grises en connexion avec les nerfs périphériques. En passant entre l'aqueduc de SYLVIVS et le noyau d'origine du nerf oculo-moteur commun, il abandonne également à cette masse grise de nombreuses fibrilles nerveuses. Arrivé dans le diencéphale, ce faisceau se continuerait, en partie jusque dans la région de l'infundibulum, en partie aussi jusque dans la couche optique.

D'après SCHÜTZ, ce faisceau longitudinal dorsal représenterait un système de fibres d'association entre les diverses masses grises du tronc cérébral. - Die Fasern im centralen Höhlengrau, dit-il p. 582, würden demnach - Functionen dienen, die erst in späterer Zeit nach der Geburt zu Stande

(1) SCHÜTZ : *Anatomische Untersuchungen über den Faserverlauf im centralen Höhlengrau und den Nervenfaserschlund in demselben bei der progressiven Paralyse der Irren*; Archiv f. Psychiatrie, 1891, Bd. XXII, pp. 527-587.

- kommen, eingeübt werden, und die sich in einem geordneten Zusammenwirken der einzelnen Muskeln beziehungsweise Muskelgruppen zu complicirten Bewegungsformen äussern, wie sie sich im Sprechen, Schreiben u. s. w. darstellen. -

Les recherches de SCHÜTZ ne nous renseignent pas sur l'origine ou la terminaison de ces fibres chez l'homme. Dans le névraxe du lapin, nous n'avons observé ces fibres dorsales que dans le mésencéphale.

Des coupes longitudinales faites dans le but de rechercher l'origine et la terminaison de ces fibrilles nerveuses ne nous ont pas donné de résultats définitifs. Nous nous contentons de signaler ici l'existence de ce faisceau, sur lequel nous nous proposons de revenir à la suite de nouvelles recherches.

Ces masses grises ainsi formées de cellules volumineuses et de ramifications terminales d'un grand nombre de fibrilles nerveuses correspondent, croyons-nous, à ce que les auteurs ont appelé dans le mésencéphale de l'homme les noyaux principaux (Hauptkernen) du nerf oculo-moteur commun. PERLIA (1), EDINGER (2), etc., dans le névraxe de l'homme, BERNHEIMER (3) dans celui du singe, décrivent comme appartenant au noyau d'origine du nerf de la troisième paire des amas de cellules nerveuses plus ou moins distinctes de ces masses grises principales et que l'on a désignés sous le nom de *noyau d'Edinger Westphal* et de *noyau médian* ou *noyau central* de PERLIA, ou *noyau à grosses cellules* de BERNHEIMER.

Nous n'avons pas retrouvé ces masses grises dans le névraxe du lapin; nous devons cependant faire remarquer que dans les coupes les plus proximales de ce noyau, colorées par la méthode de NISSL, on voit apparaître entre les deux masses grises latérales, FIG. 3, un petit noyau médian formé de petites cellules nerveuses allongées dans le sens antéro-postérieur, à noyau volumineux, à corps protoplasmique peu développé et dans lequel la substance chromatique semble s'amasser dans le voisinage immédiat du noyau, FIG. 14. Elles appartiennent à un type cellulaire absolument différent du type des cellules motrices. Ce noyau à petites cellules occupe d'ordinaire une cinquantaine de coupes de 15  $\mu$  d'épaisseur, parfois plus, parfois moins. Il apparaît entre la partie tout à fait proximale des deux

(1) PERLIA : *Die Anatomie des Oculomotoriuscentrum beim Menschen*; Archiv für Ophthalmologie, Band 35, 1889.

(2) EDINGER : *Zwölf Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane*; Dritte Auflage, S. 98-99, Leipzig, 1892.

(3) BERNHEIMER : *Experimentelle Studien zur Kenntniss der Innervation der inneren und äusseren vom Oculomotorius versorgten Muskeln des Auges*; GRALFE'S Archiv für Ophthalmologie, 1897.

noyaux principaux (le  $1/5$  supérieur environ) pour se continuer au-dessus de ces derniers. Vu sur une coupe transversale, il se présente sous la forme d'un coin à base postérieure ou dorsale et à sommet antérieur ou ventral. Primitivement plus dorsal que les deux noyaux principaux entre lesquels il s'insinue, ce noyau médian gagne peu à peu le centre à mesure que les cellules d'origine du nerf III disparaissent. Nous n'avons aucun motif de croire que ce noyau médian appartienne au noyau d'origine du nerf de la troisième paire, d'autant plus que dans le mésencéphale d'un lapin tué huit jours après l'évidement des deux cavités orbitaires et dont les coupes ont été traitées par la méthode de NISSL, on ne voit survenir aucune modification dans les cellules de ce noyau.

### Localisations.

Nous nous proposons de rechercher à présent les connexions qui existent entre la masse grise mésencéphalique et les muscles périphériques qui en reçoivent l'innervation.

Une question longtemps soumise à la discussion est celle de savoir si les fibres radiculaires d'un nerf oculo-moteur commun donné représentent toutes des fibres directes, provenant des cellules nerveuses du noyau du côté correspondant, ou bien s'il existe pour le nerf de la troisième paire des fibres provenant du noyau du côté opposé.

L'existence d'un entrecroisement partiel des fibres radiculaires de ce nerf a été niée par MATHIAS DUVAL (1) dans ses *Recherches anatomiques sur l'origine réelle des nerfs crâniens*, ainsi que dans son *Étude sur l'innervation des mouvements associés des globes oculaires*, faite en collaboration avec LABORDE (2). VON GUDDEN (3) a démontré le premier, en 1881, l'existence de fibres croisées dans le nerf oculo-moteur commun du lapin. Chez des lapins nouveau-nés, la section des nerfs oculaires faite dans l'orbite d'un seul côté entraîne non seulement l'atrophie des filets radiculaires et du noyau du côté correspondant, mais encore l'atrophie d'un certain nombre de filets radiculaires du côté opposé.

De ses recherches, VON GUDDEN tire la conclusion qu'il existe pour

(1) MATHIAS DUVAL : *Recherches sur l'origine réelle des nerfs crâniens*; Journal de l'anatomie et de la physiologie, 1880.

(2) MATHIAS DUVAL et LABORDE : *De l'innervation des mouvements associés des globes oculaires*; Journal de l'anatomie, 1880.

(3) VON GUDDEN : *Gesammelte und hinterlassene Abhandlungen*, herausgegeben von Grashey, 1889.

chaque nerf oculo-moteur commun deux noyaux d'origine : un ventral et un dorsal. Le noyau ventral est en même temps plus proximal et le noyau dorsal plus distal. Le noyau ventral droit et le noyau dorsal gauche appartiennent au nerf droit, tandis que le noyau ventral gauche et le noyau dorsal droit constituent l'origine des filets du nerf gauche.

Cet entrecroisement partiel, décrit par V. GUDDEN chez le lapin, a été admis par PERLIA, EDINGER, KÖLLIKER, CRAMER (1), SIEMERLING et BÈDEKER (2) chez l'homme; par SPITZKA chez le chat; par PERLIA chez le poulet, la grenouille et un certain nombre de mammifères; par VAN GEHUCHTEN (3) chez l'embryon de canard.

L'existence des fibres croisées se démontre d'ailleurs avec la plus grande facilité pour le névraxe du lapin. Quand on parcourt de haut en bas des coupes sériées du mésencéphale de lapin traitées par la méthode de PAL, on voit que dans les deux tiers supérieurs les fibres radiculaires sont toutes directes, aucune d'elles ne passe la ligne médiane. Sur des coupes provenant du tiers inférieur, on voit au contraire un grand nombre de fibres nerveuses s'incliner vers le raphé médian et s'y entrecroiser avec celles du côté opposé. Sur des coupes traitées par la méthode de GOLGI, on voit également que dans la partie proximale les fibres radiculaires sont directes, FIG. 9; dans la partie distale, au contraire, FIG. 8 et 14, un grand nombre de fibres radiculaires passent par le raphé. Cet entrecroisement des fibres radiculaires doit se faire d'une façon quelque peu complexe, puisque sur aucune de nos coupes nous n'avons pu poursuivre une seule et même fibre de sa cellule d'origine dans le noyau d'un côté jusque dans le faisceau radiculaire du côté opposé.

KÖLLIKER (4), d'ailleurs, a écrit que, dans le névraxe de l'homme, ces fibres croisées, en passant la ligne médiane, s'infléchissent plus ou moins en forme de S avant de gagner les fibres radiculaires du côté opposé.

Une disposition analogue nous paraît exister chez le lapin.

Un point qui nous paraît avoir une certaine importance, c'est que dans les coupes traitées par la méthode de GOLGI et provenant de la partie infé-

(1) CRAMER : *Beitrag zur feineren Anatomie der Medulla oblongata und der Brücke mit besonderer Berücksichtigung des 3-12 Hirnnerven*; Iena, G. Fischer, 1891.

(2) SIEMERLING et BÈDEKER : *Chronische fortschreitende Augenmuskellähmung und progressive Paralyse*; Archiv für Psychiatric, Band 20, 1897.

(3) VAN GEHUCHTEN : *De l'origine du nerf oculo-moteur commun*; La Cellule, 1892.

(4) KÖLLIKER : *Ueber den Ursprung des Oculomotorius beim Menschen*; Sitzungsber. d. Würzb. phys. med. Gesellschaft, 1892.

rière du noyau, on voit que les fibres radiculaires croisées, en traversant le noyau d'origine du *côté opposé*, abandonnent à ce dernier un certain nombre de collatérales, fig. 14. Ces collatérales nous ont paru beaucoup plus rares et même faire complètement défaut aux fibres radiculaires qui proviennent de la partie proximale du noyau.

Un entrecroisement des fibres radiculaires existe donc manifestement chez le lapin.

Il nous reste à rechercher la place qu'occupent dans la masse commune les cellules d'origine des fibres croisées.

Nous avons vu plus haut que pour VON GUDDEN elles proviennent exclusivement du noyau dorsal; SPITZKA admet la même disposition chez le chat. Chez l'homme, la constitution du noyau d'origine du nerf oculomoteur commun semble beaucoup plus complexe; la plupart des auteurs admettent cependant que les fibres croisées proviennent également de la partie dorsale.

KÖLLIKER semble admettre que les fibres croisées proviennent du groupement cellulaire ventral et BERNHEIMER croit que les fibres croisées proviennent de toute la partie distale du noyau, aussi bien des cellules ventrales que des cellules dorsales.

Toutes ces recherches ont été faites au moyen de méthodes anciennes, qui ne permettent que difficilement d'établir la connexion exacte entre les fibres radiculaires et les cellules dont elles proviennent.

Pour élucider ce point d'une façon plus précise, nous avons eu recours à la méthode de NISSL. Dans ces dernières années, NISSL a montré que la section d'un nerf moteur périphérique détermine des modifications profondes dans les cellules des fibres lésées, modifications facilement mises en évidence par la coloration au bleu de méthylène. Ces recherches ont été confirmées par un grand nombre d'auteurs (LUGARO, MARINESCO, FLATAU, VAN GEHUCHTEN, etc.). Il résulte cependant des recherches de VAN GEHUCHTEN que cette réaction cellulaire est plus constante pour les nerfs crâniens que pour les nerfs spinaux.

Nous savons maintenant, à ne pouvoir en douter, que toute lésion pathologique ou expérimentale d'un nerf moteur crânien retentit sur les cellules d'origine des fibres constituantes de ce nerf et y amène des modifications consistant, d'après VAN GEHUCHTEN, en une dissolution plus ou moins complète de la substance chromatique, un gonflement du corps cellulaire et un déplacement plus ou moins considérable du noyau.



Pour mettre en évidence ces modifications dans la structure de la cellule nerveuse, il faut, comme nous venons de le dire, avoir recours à la coloration au bleu de méthylène.

NISSEL, qui le premier a signalé ce mode de coloration, a décrit un procédé quelque peu complexe permettant difficilement des coupes séries, absolument indispensables dans nos recherches. Nous nous sommes servi d'un procédé beaucoup plus simple et plus facile, couramment en usage dans le laboratoire de neurologie de l'Université de Louvain et que notre maître, M. le Professeur VAN GEUCHTEN (1), vient de publier en détail dans un article récent.

Pour établir le lieu d'origine des fibres croisées, nous avons extirpé sur un lapin un globe oculaire avec tous ses muscles; l'animal a été sacrifié dix jours après l'opération; la partie du mésencéphale comprenant le noyau d'origine du nerf III a été traitée par la méthode de NISSEL. Nous l'avons débité en coupes transversales de 15  $\mu$  d'épaisseur. En parcourant cette série de haut en bas, nous avons dessiné à la chambre claire toutes les coupes paires. Nous avons obtenu ainsi une série de 50 dessins dans lesquels nous avons reproduit en noir les cellules lésées dans les deux noyaux.

Si l'on parcourt cette série de haut en bas, on remarque tout d'abord qu'il existe des cellules lésées dans les deux noyaux. Ces cellules en chromatolyse sont beaucoup plus nombreuses du côté correspondant à l'œil enlevé que dans le noyau du côté opposé.

Dans le premier de ces noyaux, les cellules lésées forment à elles seules les 2/5 supérieurs; sur toutes les coupes correspondant à cette partie proximale, les cellules du noyau du côté opposé sont normales, FIG. 15. C'est seulement dans le cinquième moyen, FIG. 16, que les cellules normales apparaissent dans le noyau gauche (côté opéré), en même temps que les cellules lésées apparaissent dans le noyau droit. Celles-ci vont en augmentant de haut en bas jusqu'au niveau de l'extrémité inférieure de la masse grise. Ces cellules normales dans le noyau du côté lésé et ces cellules en chromatolyse dans le noyau du côté opposé occupent la partie tout à fait dorsale du noyau.

Il résulte de ces faits que les fibres croisées que renferme chaque nerf oculo-moteur commun proviennent des cellules qui, le long des 3/5 inférieurs du noyau d'origine, occupent la partie tout à fait dorsale de ce der-

(1) VAN GEUCHTEN : *Mode de conservation du tissu nerveux et technique de la méthode de Nissl*; Belgique médicale, 1898.

nier. Près de son extrémité inférieure le noyau du nerf III s'effle. A ce niveau, toutes les cellules lésées deviennent ventrales, et dorsalement, comme refoulant le noyau du nerf oculo-moteur commun, apparaît le noyau d'origine du nerf pathétique.

Dans le noyau du côté opposé à la lésion, les cellules en chromatolyse ne sont pas exclusivement dorsales; dans quelques-unes des coupes, on trouve quelques cellules lésées dans la partie médiane ou même ventrale du noyau.

Les résultats de nos recherches expérimentales diffèrent quelque peu de ceux donnés par BACH et par SCHWABE dans les communications préliminaires publiées par ces auteurs pendant que nous poursuivions ces recherches.

D'après SCHWABE (1), les fibres croisées proviendraient de la partie dorsale du noyau, sans que cet auteur fasse une distinction entre la partie proximale et la partie distale.

BACH (2) est moins explicite encore : « Im Oculomotoriuskern, dit-il, sind die Veränderungen auf der zugehörigen Seite stärker, wie auf der gegenüberliegenden. Nach vorn beschränken sie sich mehr und mehr auf die zugehörige Seite. »

Il nous reste encore à établir les connexions qui existent entre le noyau du nerf III et chacun des muscles périphériques innervés par le nerf de la troisième paire.

#### *Mode opératoire.*

Pour arriver à un résultat positif, nous devons pouvoir sectionner séparément les filets d'innervation destinés à chacun des muscles innervés par le nerf oculo-moteur commun.

La dissection de ce nerf, dans la cavité orbitaire chez le lapin, montre que, dès son entrée dans l'orbite par la fente sphénoïdale, il se divise en une branche supérieure et une branche inférieure.

La branche supérieure se rend à la face profonde du muscle droit supérieur. KRAUSE, dans son anatomie du lapin, dit que le nerf de la troisième paire innerve également le muscle releveur de la paupière supérieure.

(1) SCHWABE : Loc. cit.

(2) BACH : *Die Ergebnisse experimenteller Untersuchungen über die Augenmuskelnkernegebiete*; Separat-abdruck aus « Die Heilkunde », 1897.

Dans aucune de nos dissections, nous ne sommes parvenu à retrouver ce filet nerveux. La branche inférieure passe en dessous du nerf optique et là abandonne un filet nerveux pénétrant dans le muscle droit interne; puis elle longe la face supérieure du muscle droit inférieur, auquel elle abandonne quelques filets d'innervation; elle traverse alors ce muscle pour se terminer dans le petit oblique.

En passant dans le voisinage du nerf optique, cette branche inférieure du nerf III abandonne encore, d'après KRAUSE, un filet destiné au ganglion ciliaire, filet que nous n'avons pu retrouver dans nos dissections.

La section isolée de la branche du nerf oculo-moteur commun destinée au muscle petit oblique n'offre guère de difficultés. Il n'en est pas de même pour les filets nerveux destinés aux trois autres muscles extrinsèques du globe oculaire.

Dans toutes nos expériences, nous avons d'abord élargi la fente palpébrale en sectionnant les paupières au niveau des commissures. Après avoir incisé circulairement le cul-de-sac conjonctival, nous avons fait saillir le globe oculaire. En le relevant quelque peu, on voit sur sa face inférieure le muscle petit oblique, ainsi que la branche nerveuse qui y pénètre vers le milieu de son bord postérieur et dont la section isolée est excessivement facile.

La section isolée des fibres destinées aux trois muscles droits offre plus de difficultés à cause du plexus veineux qui occupe le fond de l'orbite et dont les parois se déchirent au moindre tiraillement.

Pour sectionner isolément la branche d'un muscle donné, nous avons commencé par mettre une ligature sur l'extrémité antérieure de ce muscle, puis nous l'avons détaché du globe oculaire. En relevant doucement le muscle et en dégagant lentement sa face profonde de ses adhérences avec les parois du plexus au moyen d'une petite boulette d'ouate hydrophile portée sur une pince, on arrive, avec beaucoup de patience, à dégager le muscle sur toute son étendue et à mettre à nu le filet nerveux du nerf oculo-moteur commun qui y pénètre. Cela fait, on passe un petit crochet sous ce nerf et on le sectionne avec de petits ciseaux courbes.

C'est de cette façon que nous avons procédé pour sectionner isolément les branches destinées aux muscles droit supérieur et droit interne. La branche destinée au muscle droit inférieur ne se laisse pas sectionner isolément, vu le voisinage immédiat de la branche du petit oblique qui le traverse. Aussi nous nous sommes contenté de sectionner en même temps les filets nerveux destinés aux deux muscles.

Ce mode opératoire nous paraît préférable à celui suivi par BERNHEIMER et BACH.

BERNHEIMER (1) recommande d'extirper ou d'arracher le muscle, mode opératoire qui nous paraît dangereux, puisque rien ne nous prouve que l'arrachement d'une branche nerveuse donnée n'entraîne pas des lésions dans les autres fibres nerveuses du tronc nerveux d'où cette branche provient. BACH recommande simplement de sectionner le muscle et d'extirper sa partie périphérique en laissant intacte sa partie centrale : ce procédé expose, nous semble-t-il, à ne pas sectionner toutes les fibres d'innervation destinées à un même muscle. En sectionnant au contraire, comme nous l'avons fait, la branche nerveuse d'un muscle à son point de pénétration dans ce dernier, on évite ces deux écueils.

### Muscles intrinsèques.

Nous savons que, chez l'homme, le nerf oculo-moteur commun innerve non seulement les quatre muscles extrinsèques du globe oculaire : droit supérieur, droit inférieur, droit interne et petit oblique, mais que les fibres nerveuses qui se rendent au ganglion ciliaire sont en connexion d'une façon directe ou indirecte avec les muscles internes du globe oculaire : le muscle constricteur de l'iris et le muscle ciliaire ou tenseur de la choroïde. La même distribution existe chez le lapin.

Dans une première série d'expériences, nous avons voulu rechercher où se trouvent, dans le noyau d'origine, les cellules en connexion soit avec l'ensemble des muscles extrinsèques, soit avec l'ensemble des muscles intrinsèques.

Nous avons espéré obtenir d'abord un résultat positif en extirpant sur un lapin les muscles intrinsèques du globe oculaire. Dans ce but, nous avons eu recours à l'habileté et à l'extrême obligeance de M. le professeur VENEMAN, qui a bien voulu pratiquer pour nous cette délicate opération. Celle-ci a été exécutée sur deux lapins, qui ont été tués l'un 8 jours et l'autre 10 jours après l'opération. Dans le mésencéphale de ces animaux, débité en coupes traitées par la méthode de NISSL, nous n'avons trouvé aucune cellule en chromatolyse. Un résultat analogue a été obtenu par BACH.

(1) BERNHEIMER : *Zur Kenntniss der Localisation in Kerngebiete des Oculomotorius*; Vorläufige Mittheilung; Wiener Klin. Wochenschrift, N. 5, 1896.

Ce résultat ne doit guère surprendre ; nous savons en effet, depuis les recherches d'APOLANT (1) et de LANGLEY, que les fibres du nerf oculo-moteur commun destinées à l'iris et à la choroïde se terminent dans le ganglion ciliaire, où elles se mettent en connexion avec d'autres neurones, dont les prolongements cylindraxiles se rendent dans les muscles intrinsèques de l'œil. Il eut été intéressant de rechercher si l'arrachement de l'iris et de la choroïde entraîne des modifications dans les cellules constitutives du ganglion ciliaire. Malheureusement, ce ganglion doit être excessivement petit, puisque, malgré une dissection très soignée, nous n'avons pu le retrouver.

Pour arriver cependant à localiser les cellules du noyau du nerf III en connexion avec les muscles intrinsèques, nous avons sectionné sur un lapin, des deux côtés, les branches d'innervation des trois muscles droits innervés par le nerf oculo-moteur commun et du muscle petit oblique.

Si on parcourt de haut en bas la série des coupes transversales passant par la partie proximale de ce mésencéphale, on voit que les cellules des 6 premières coupes sont toutes en chromatolyse. A partir de là apparaissent des cellules normales ; celles-ci se trouvent éparpillées sans ordre apparent et sans groupement aucun au milieu des cellules lésées. Ces cellules normales *prédominent* cependant au niveau du tiers supérieur environ du noyau, dans sa partie dorsale ; puis elles deviennent plus nombreuses au centre du noyau sur toute la longueur des deux tiers inférieurs. Dans la partie inférieure du noyau, on en trouve pourtant aussi dans la partie dorsale.

Ces cellules normales n'appartiennent certainement pas aux muscles extrinsèques du globe oculaire. Elles doivent être considérées ou bien comme les cellules d'origine des fibres innervant les muscles intrinsèques du globe oculaire, ou bien peut-être comme les cellules d'origine de quelques fibres du faisceau longitudinal postérieur.

Nous savons, en effet, que d'après quelques auteurs un certain nombre des fibres de ce faisceau auraient leurs cellules d'origine dans le noyau du nerf III.

Pour résoudre cette dernière question, nous avons vidé sur un lapin les deux cavités orbitaires ; l'animal a été tué neuf jours après l'opération. Dans le mésencéphale traité par la méthode de NISSL, nous avons trouvé en chromatolyse toutes les cellules constituantes du noyau du nerf oculo-moteur

1) APOLANT : *Ueber das Ganglion ciliare*; Verhandl. der phys. med. Gesellschaft zu Berlin 1896.

commun. C'est à peine si dans toute la série de coupes nous avons rencontré 8 à 10 cellules qui nous parussent normales. Cette expérience prouve que si le faisceau longitudinal postérieur reçoit quelques-unes de ses fibres du noyau d'origine du nerf III, ce qui n'est nullement prouvé, ces fibres doivent être excessivement peu nombreuses. Tout semble prouver au contraire que toutes les cellules du noyau d'origine doivent être considérées comme des cellules radiculaires.

S'il en est ainsi, il s'en suit que toutes les cellules que nous avons trouvées normales après la section des branches d'innervation des muscles extrinsèques du globe oculaire doivent être considérées comme représentant les cellules d'origine des fibres d'innervation des muscles intrinsèques du globe oculaire.

Ces cellules d'origine occupent principalement la partie dorsale des deux cinquièmes supérieurs et la partie centrale des trois cinquièmes inférieurs de chaque noyau. Il nous est difficile de dire si les fibres d'innervation de ces muscles intrinsèques renferment des fibres croisées. Si l'on se rappelle cependant que les cellules d'origine des fibres croisées existent principalement dans la partie *dorsale* du noyau le long de ses trois cinquièmes inférieurs, région où les cellules saines font presque complètement défaut après la section des branches d'innervation destinées aux muscles extrinsèques de l'œil, nous croyons pouvoir conclure de nos recherches que les fibres d'innervation de ces muscles sont en majeure partie des *fibres directes*.

BERNHEIMER a également arraché à un lapin tous les muscles extrinsèques d'un globe oculaire sans être arrivé à des résultats concordant avec les nôtres. D'après lui, l'arrachement de ces muscles entraîne des modifications dans les cellules d'origine sur toute l'étendue des deux tiers inférieurs; mais, chose étrange, pour lui, les cellules lésées sont plus nombreuses du côté opposé à la lésion : " Dieselben (veränderte Zellen), dit-il, sind jedoch viel zahlreicher in dem der operirten Seite gegenüberliegenden Kerngebiete. "

De plus, dans les 8 à 10 coupes les plus proximales, toutes les cellules seraient normales.

Il nous est difficile de dire à quoi il faut attribuer ces différences entre les résultats de BERNHEIMER et les nôtres. Nous tenons cependant à faire remarquer que les résultats obtenus par BERNHEIMER ne concordent nullement avec ceux que BACH et nous-même avons obtenus à la suite de l'évidement d'une cavité orbitaire. Dans ce cas, ainsi que nous l'avons vu plus haut, les lésions sont toujours plus fortes du côté correspondant à la lésion.

### Muscles extrinsèques.

#### *Muscle petit oblique.*

Le lapin qui a subi la section du muscle petit oblique a été tué 8 jours après l'opération.

Le mésencéphale a été débité en 82 coupes de 20  $\mu$  d'épaisseur intéressant toutes le noyau d'origine du nerf oculo-moteur commun.

Si l'on examine ces coupes, on constate que dans les  $2/5$  supérieurs du noyau il n'y a pas de cellules lésées; celles-ci commencent vers la 30<sup>e</sup> coupe où elles occupent la partie postéro-interne du noyau, FIG. 18.

Leur nombre augmente de haut en bas; leur position postéro-interne se conserve jusque vers la 45<sup>e</sup> coupe. A partir de là, elles deviennent plus centrales, FIG. 19, puis, de plus en plus antérieures pour gagner la partie ventrale du noyau vers la 60<sup>e</sup> coupe, FIG. 20, où elles se maintiennent en diminuant en nombre jusque vers la partie inférieure du noyau.

Il résulte donc de là *que les cellules d'origine des fibres innervant le muscle petit oblique forment, dans le noyau du nerf III, une masse cellulaire plus ou moins compacte occupant les  $3/5$  inférieurs du noyau.* Ce noyau particulier du muscle petit oblique constitue le long de la partie distale du noyau commun une colonne cellulaire oblique en bas et en avant. Dorsale à sa partie supérieure, centrale à sa partie moyenne, elle devient ventrale à sa partie inférieure.

En examinant, dans nos coupes, les cellules du noyau du côté opposé à la lésion, on voit que, dans quatre coupes passant par ce noyau, il y a une cellule en chromatolyse.

Ces faits semblent prouver que, si les fibres d'innervation du muscle petit oblique sont en majeure partie des fibres directes, quelques unes cependant, en nombre excessivement petit, représentent des fibres croisées.

Ces résultats concordent entièrement avec ceux obtenus par BACH, avec cette différence cependant que cet auteur ne signale aucune fibre croisée. Ils diffèrent quelque peu de ceux obtenus par SCHWABE, ainsi que cela semble résulter de sa communication préliminaire peu explicite. Les fibres du muscle petit oblique proviendraient d'après lui - aus der ventraleren - Hälfte des distalen Abschnitts der gleichen Seite. - Cet auteur ne signale pas non plus l'existence de quelques fibres croisées.

*Muscle droit inférieur.*

Nous avons déjà fait remarquer plus haut que la section isolée des fibres d'innervation du muscle droit inférieur nous paraît difficile, si pas impraticable, vu le voisinage immédiat de la branche nerveuse destinée au muscle petit oblique. Aussi avons-nous cru plus prudent de sectionner à la fois les filets nerveux de ces deux muscles, la comparaison des coupes sériées du mésencéphale d'un pareil lapin avec celles que nous venons de décrire nous paraissant suffisante pour établir la localisation recherchée.

Si l'on parcourt de haut en bas la série des coupes transversales provenant de ce lapin, on voit que, dans les 2/5 supérieurs, il existe des cellules lésées dans le noyau du côté correspondant, FIG. 21. Ces cellules lésées appartiennent indubitablement aux fibres d'innervation du muscle droit inférieur. Dans les 3/5 inférieurs du noyau, nous retrouvons les cellules lésées appartenant au muscle petit oblique et occupant successivement la partie dorsale, centrale et ventrale du noyau. Mais, de plus, sur toute l'étendue de la partie ventrale, nous rencontrons ici des cellules en chromatolyse qui faisaient défaut dans les coupes se rapportant au muscle petit oblique, FIG. 22.

Nous pouvons conclure de ces faits que *les cellules d'origine des fibres d'innervation du muscle droit inférieur forment dans le noyau commun une longue colonne cellulaire placée au-devant et au-dessus de celle formée par les cellules du muscle petit oblique.*

En examinant dans nos coupes les cellules du noyau du côté opposé, nous y avons rencontré cinq ou six cellules lésées.

Celles-ci nous paraissent être en rapport exclusif avec le muscle petit oblique. Il en résulte que les fibres d'innervation du muscle droit inférieur sont toutes des *fibres directes*.

Les résultats de ces recherches expérimentales concordent avec ceux obtenus par BACH. Il est difficile de dire s'ils sont en concordance avec ceux de SCHWABE, vu que cet auteur dit uniquement que l'origine des fibres destinées au muscle droit inférieur se trouve dans la partie proximale du noyau du côté correspondant au nerf arraché.

*Muscle droit interne.*

Après la section de la branche du nerf III destinée au muscle droit interne, on rencontre des cellules lésées exclusivement dans les 4/5 inférieurs du noyau. Ces cellules sont éparpillées principalement le long de la face



ventrale du noyau; beaucoup d'entre elles pénètrent entre les fibres du faisceau longitudinal postérieur, où elles constituent les cellules aberrantes dont nous avons parlé au commencement de ce travail. Dans le noyau du côté opposé à la lésion, on voit également quelques cellules lésées occupant soit la partie interne, soit la partie dorsale du noyau. Les fibres d'innervation du muscle droit interne sont donc en majeure partie des fibres directes; quelques unes cependant, peu nombreuses, sont croisées.

Les cellules d'origine de ces fibres ne forment pas de colonne cellulaire continue.

Ces résultats diffèrent quelque peu de ceux obtenus par BACH et SCHWABE. D'après ces auteurs, les cellules en connexion avec le muscle droit interne se trouveraient principalement dans la partie proximale du noyau. Or, dans toute cette partie, nous n'avons vu que des cellules normales. De plus, ces auteurs ne signalent pas l'existence de fibres croisées. Pour contrôler les résultats obtenus dans cette première expérience, nous l'avons refaite sur deux autres lapins et nous avons toujours obtenu les mêmes résultats.

#### *Muscle droit supérieur.*

A la suite de la section de la branche nerveuse destinée au muscle droit supérieur, on rencontre des cellules lésées *principalement* dans le noyau du côté opposé à la lésion; ces cellules font complètement défaut dans les 2/5 supérieurs; elles n'occupent dans les 3/5 inférieurs que la partie tout à fait dorsale et elles vont en augmentant de haut en bas. Dans le côté correspondant à la lésion, on trouve aussi quelques rares cellules lésées le long de la face dorsale.

De ces faits, nous pouvons conclure que les fibres d'innervation du muscle droit supérieur sont presque exclusivement des fibres croisées; celles-ci ont leurs cellules d'origine dans la partie dorsale du noyau le long de ses 3/5 inférieurs.

Ces résultats semblent correspondre entièrement avec ceux obtenus par BACH et SCHWABE.

Il est plus que probable que la section du nerf faite à la face profonde du muscle droit supérieur a intéressé non seulement les fibres d'innervation de ce dernier muscle, mais encore celles destinées au muscle releveur de la paupière supérieure. S'il en est ainsi, les conclusions formulées doivent s'appliquer aux fibres nerveuses de ces deux muscles sans que nous puissions indiquer pour chacun d'eux une localisation spéciale.

## RÉSUMÉ.

Si nous résumons en quelques mots les résultats de nos recherches expérimentales, nous arrivons aux conclusions suivantes :

1. Le noyau d'origine du nerf oculo-moteur commun chez le lapin est formé d'une masse unique de cellules nerveuses correspondant, croyons-nous, au noyau principal décrit par les auteurs dans le mésencéphale de l'homme.

Le noyau médian qui apparaît entre l'extrémité proximale des deux noyaux principaux n'appartient pas au nerf de la troisième paire.

2. Les cellules constitutives de ce noyau principal appartiennent toutes au même type cellulaire et doivent toutes être considérées comme des cellules radiculaires.

3. Les fibres radiculaires du nerf oculo-moteur commun renferment à la fois des fibres directes et des fibres croisées.

4. Les fibres croisées proviennent exclusivement de la partie dorsale du noyau au niveau des 3/5 inférieurs.

5. Les cellules de ce noyau, en rapport avec les différents muscles périphériques, ne semblent pas groupées en amas nettement distincts.

6. Une certaine localisation nous paraît cependant possible.

D'après nos recherches, le noyau d'origine du nerf de la troisième paire pourrait se décomposer en noyaux plus petits de la façon suivante :

a) Dans les deux cinquièmes supérieurs et en allant d'arrière en avant,  
Muscles intrinsèques du globe oculaire.

Droit inférieur.

Droit interne.

b) Dans les trois cinquièmes inférieurs et en allant d'arrière en avant,  
Droit supérieur et peut-être releveur de la paupière supérieure.

Petit oblique.

Muscles intrinsèques du globe oculaire.

Droit inférieur.

Droit interne.

Ces différentes colonnes cellulaires, dont l'ensemble constitue le noyau d'origine du nerf III, ne sont jamais nettement circonscrites; elles se fu-

sionnent et se mêlent, au contraire, les unes avec les autres. Il résulte de là qu'une subdivision du noyau commun en noyaux plus petits, analogue à celle admise par certains auteurs (PERLIA) pour le noyau du nerf oculo-moteur commun de l'homme, est impossible à établir dans le névraxe du lapin.

7. L'innervation des muscles intrinsèques du globe oculaire nous paraît être directe.

8. L'innervation des muscles extrinsèques nous paraît être avant tout *directe* pour les muscles droit inférieur, droit interne et petit oblique, quoique ces muscles semblent recevoir quelques fibres croisées.

9) L'innervation du muscle droit supérieur, peut-être aussi celle du muscle releveur de la paupière supérieure, est avant tout croisée.

Avant de terminer ce travail, il nous reste à remercier M. le Professeur VAN GEHUCHTEN, dans le laboratoire duquel nous avons fait ces recherches, du dévouement constant et de la patience inaltérable dont il a fait preuve à notre égard en nous guidant dans ces recherches. Qu'il nous soit aussi permis d'exprimer nos remerciements à M. C. DE NEEFF, qui a bien voulu se charger de la confection de nos dessins.



# EXPLICATION DES FIGURES

## PLANCHE I

FIG. 1. Coupe longitudinale sagittale passant par les noyaux d'origine des nerfs pathétique et oculo-moteur commun. A la partie inférieure de la masse cellulaire existe une légère subdivision de cette masse en deux noyaux distincts (lapin normal).

*A*, cellules aberrantes.

*f. l. p.*, faisceau longitudinal postérieur.

FIG. 2. Coupe analogue à la précédente, mais plus près du plan médian. La masse cellulaire qui donne origine aux nerfs semble indivise.

*f. l. p.*, faisceau longitudinal postérieur.

FIG. 3. Coupe transversale passant par l'extrémité proximale du noyau du nerf oculo-moteur commun chez un lapin ayant subi l'extirpation du muscle grand oblique de l'œil du côté droit (coupe 13).

*a*, noyau médian.

FIG. 4. Coupe transversale passant par la partie moyenne du noyau du nerf oculo-moteur commun chez un lapin ayant subi l'extirpation du muscle grand oblique de l'œil du côté droit (coupe 73).

FIG. 5. Coupe transversale passant par la partie tout à fait distale du noyau du nerf oculo-moteur commun chez un lapin ayant subi l'extirpation du muscle grand oblique de l'œil du côté droit (coupe 100). Dans le noyau droit, toutes les cellules sont normales; dans le noyau gauche, on trouve une rangée ventrale de cellules normales, *c*, appartenant encore au noyau du nerf III, tandis que toutes les cellules dorsales, *b*, sont en chromatolyse; celles-ci appartiennent au noyau du nerf IV.

*a*, noyau médian inférieur.

FIG. 10. Coupe transversale passant par le noyau d'origine du nerf III et montrant quelques collatérales nées des fibres du faisceau longitudinal postérieur.

*f. rad.*, fibres radiculaires.

*a*, faisceau longitudinal postérieur.

## PLANCHE II

FIG. 6 et 7. Coupes longitudinales sagittales passant par les noyaux d'origine des nerfs III et IV d'un lapin tué huit jours après l'extirpation du muscle grand oblique du côté opposé. Dans la FIG. 6, l'on voit une certaine subdivision en deux noyaux distincts.

*a*, cellules aberrantes.

FIG. 8. Cellules d'origine des fibres du nerf oculo-moteur commun (méthode de GOLGI).

*a*, cellule aberrante.

*f. é.*, fibres ependymaires.

*f. cr.*, fibres radiculaires croisées.

FIG 9. Coupe transversale du noyau d'origine du nerf oculo-moteur commun d'un embryon de lapin (méthode de GOLGI).

*a*, aqueduc de Sylvius.

*b*, faisceau de fibrilles nerveuses abandonnant de fines collatérales, *c*, se rendant dans le noyau d'origine du nerf III.

*d*, prolongements protoplasmiques passant la ligne médiane et se rendant dans le noyau du côté opposé.

*e*, faisceau longitudinal postérieur.

*f*, cellule du noyau rouge.

FIG. 11. Coupe transversale du noyau d'origine du nerf oculo-moteur commun montrant les collatérales abandonnées par le faisceau longitudinal postérieur en passant près de ce noyau d'origine (méthode de GOLGI).

*a*, faisceau longitudinal postérieur.

FIG 12 Ramification terminale d'une fibre du faisceau longitudinal postérieur, *a*.

### PLANCHE III

FIG. 13. Coupe longitudinale passant par le noyau d'origine du nerf de la troisième paire et montrant les collatérales abandonnées par le faisceau longitudinal postérieur en passant au niveau du noyau de ce nerf (méthode de GOLGI).

*a*, faisceau longitudinal postérieur.

FIG. 14. Coupe transversale passant par l'extrémité distale du noyau d'origine du nerf III (méthode de GOLGI). Fibres radiculaires abandonnant des collatérales, en traversant le noyau du côté opposé, pour se rendre dans le nerf de ce côté.

FIG. 15. Quelques cellules du noyau médian (méthode de NISSE).

FIG. 16 Coupe transversale faite dans le noyau d'origine du nerf oculo-moteur commun d'un lapin, dont la cavité orbitaire avait été complètement vidée depuis 10 jours. Partie proximale Du côté correspondant à la lésion, toutes les cellules sont en chromatolyse (coupe 19, 15  $\mu$ ).

FIG. 17. Coupe transversale dans le mésencéphale du même animal. Partie moyenne du noyau. Du côté correspondant à la lésion, côté gauche, presque toutes les cellules sont lésées et occupent la partie ventrale; du côté opposé, les cellules en chromatolyse sont situées dorsalement (coupe 51, 15  $\mu$ ).

FIG. 18. Coupe analogue passant plus bas encore que la précédente (coupe 94, 15  $\mu$ ).

FIG. 19. Coupe transversale du noyau d'origine du nerf III d'un lapin ayant subi la section de la branche d'innervation du muscle petit oblique. Côté correspondant à la lésion (coupe 41, 20  $\mu$ ).

FIG. 20. Coupe semblable à la précédente, mais plus distale. Les cellules en chromatolyse occupent déjà le centre de la coupe.

Du côté opposé à la lésion, on trouve aussi une cellule en chromatolyse (coupe 51, 20  $\mu$ ).

FIG. 21. Coupe analogue passant par l'extrémité distale. Les cellules lésées sont devenues ventrales (coupe 66, 20  $\mu$ ).

FIG. 22. Coupe transversale passant par le noyau d'origine du nerf de la troisième paire, dans sa partie proximale, chez un lapin ayant subi la section des branches d'innervation des muscles droit inférieur et petit oblique. Le noyau du côté correspondant à la lésion présente des cellules en chromatolyse, alors qu'on n'en trouve aucune à cet endroit lors de la section isolée de la branche d'innervation du muscle petit oblique (coupe 15, 15  $\mu$ ).

FIG. 23. Coupe analogue passant par la partie moyenne du noyau. Comparée avec la coupe semblable du noyau après la section du nerf du muscle petit oblique, on remarque qu'il y a un nombre plus considérable de cellules lésées (coupe 68, 15  $\mu$ ).

FIG. 24. Coupe transversale du noyau d'origine du nerf oculo-moteur commun d'un lapin ayant survécu dix jours à la section du filet nerveux destiné au muscle droit interne d'un côté seulement. Les cellules en chromatolyse occupent la partie tout à fait ventrale de la coupe du côté correspondant à la lésion (partie moyenne du noyau, coupe 48, 15  $\mu$ ).

FIG. 25. Coupe transversale passant par la partie moyenne du noyau d'origine du nerf III après la section de la branche d'innervation du muscle droit supérieur (coupe 80, 15  $\mu$ ). Les cellules en chromatolyse occupent la partie dorsale du côté opposé à la section.

FIG. 26. Schéma représentant la localisation dans le noyau d'origine du nerf oculo-moteur commun chez le lapin.

1. Muscle droit supérieur.
2. Muscle petit oblique.
3. Muscles intrinsèques du globe oculaire.
4. Muscle droit inférieur.
5. Muscle droit interne.







Fig 1



Fig 2



Fig 5

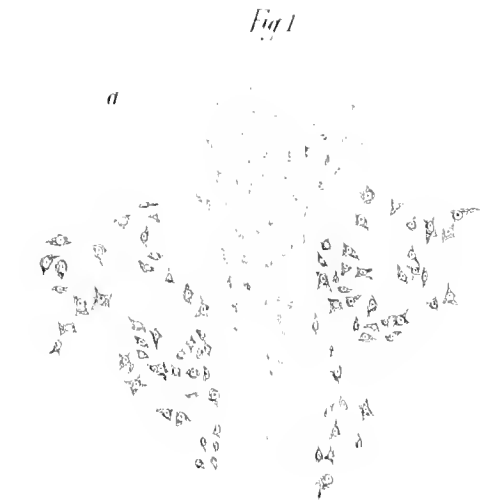


Fig 3

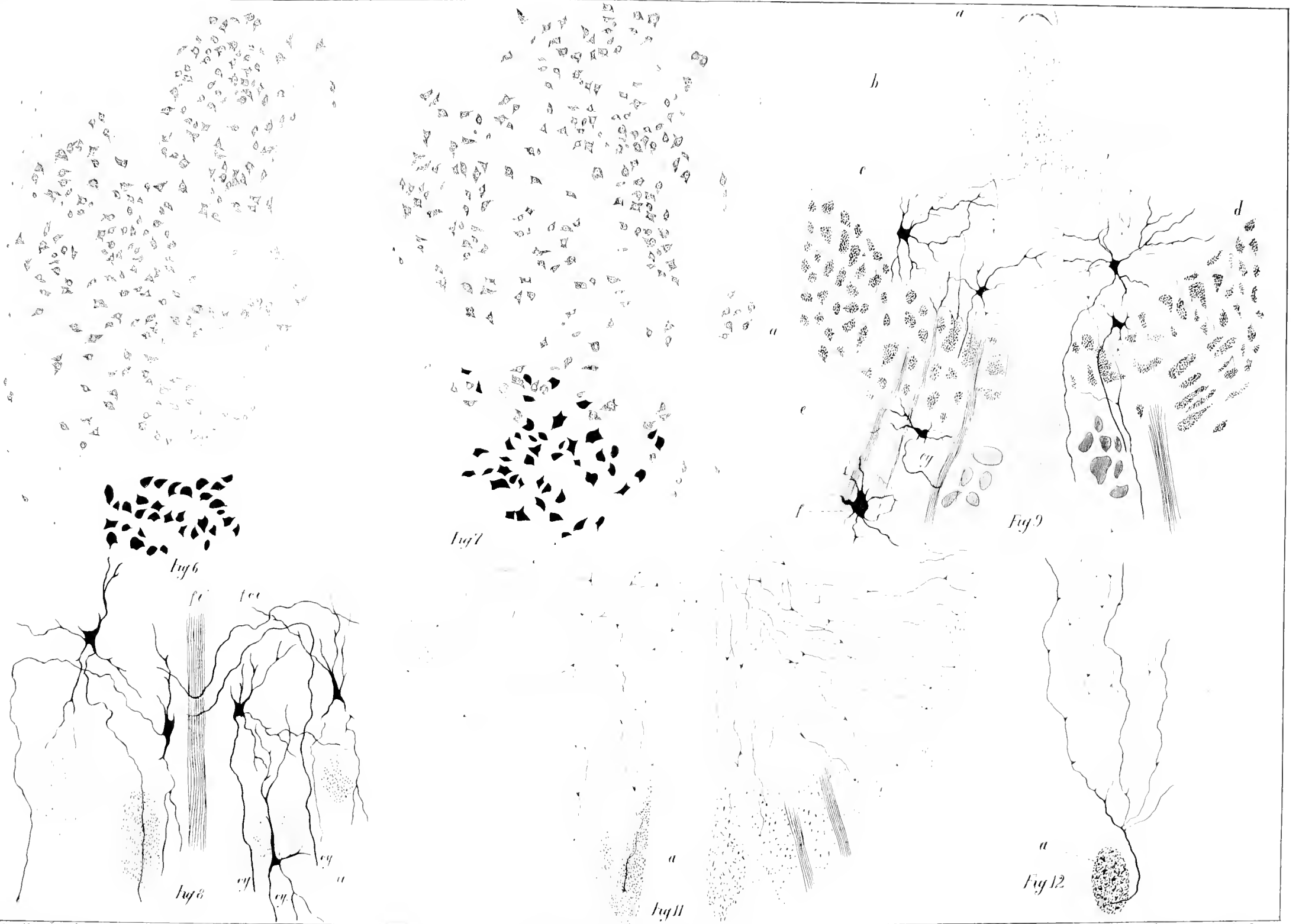


Fig 4



Fig 10







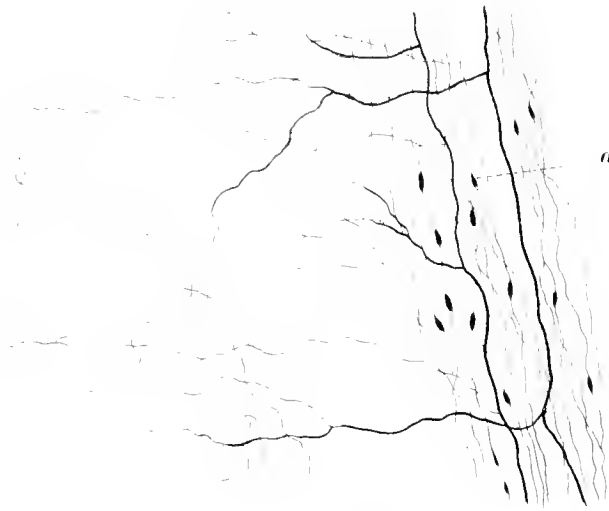


Fig 13

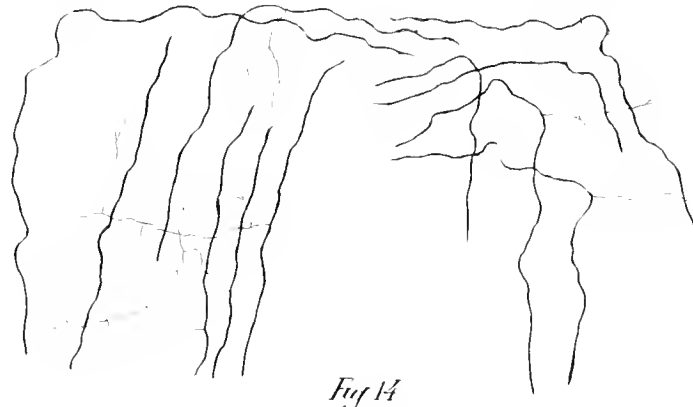


Fig 14



Fig 15

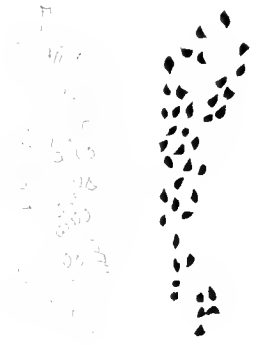


Fig 16



Fig 17



Fig 18



Fig 19



Fig 20



Fig 21



Fig 22



Fig 23



Fig 24



Fig 25

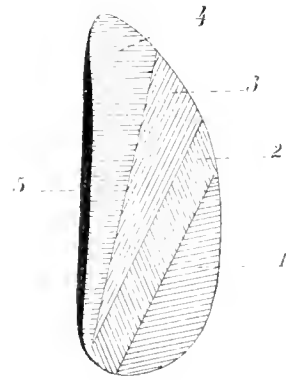


Fig 26



# L'État moniliforme des neurones

CHEZ LES INVERTÉBRÉS

AVEC QUELQUES REMARQUES SUR LES VERTÉBRÉS

PAR

le D<sup>r</sup> J. HAVET

CHARGÉ DE LA DIRECTION DU LABORATOIRE D'ANATOMIE  
A LA COLONIE D'ALIÉNÉS DE GHEEL.

*(Travail déposé le 30 novembre 1898.)*





# L'ÉTAT MONILIFORME DES NEURONES CHEZ QUELQUES ANIMAUX

---

Depuis les sérieuses recherches de DEMOOR sur la plasticité morphologique des neurones cérébraux, un grand nombre de travaux ont paru sur la question. Parmi ceux-ci, il faut signaler ceux de RENAUT, MONTI, BERKLEY, GOLGI, AZOULAY et KLIPPEL etc., enfin les mémoires plus récents de Mademoiselle STEPHANOWSKA, de DEYBER, une communication à l'Académie de médecine de M. le Dr PEETERS à laquelle nous avons contribué) et les travaux de M. le Dr SOUKHANOFF (1).

Il nous a paru utile d'élargir le champ d'investigation et d'étudier l'état moniliforme des neurones chez les invertébrés. Aucun travail de ce genre n'a été fait, pensons-nous; les difficultés techniques en sont considérables.

Nous avons donc commencé l'étude des centres nerveux d'une série d'annélides, de mollusques et de crustacés, à l'aide surtout de la méthode de GOLGI. Dès aujourd'hui, nous sommes en possession de certains résultats, qui nous semblent assez intéressants pour faire l'objet d'une première communication.

## Annélides (*Lumbricus agricola*).

Nous avons observé chez le ver de terre l'état moniliforme des prolongements de certaines cellules nerveuses appartenant au système périphérique et au système central, à l'état frais et à la suite de la chloroformisation et de l'éthérisation.

En examinant la FIG. 1, *e*, on peut facilement se rendre compte de cet état moniliforme des prolongements nerveux à certains endroits. — Les fibres offrent cet aspect d'abord à peu de distance de leur cellule d'origine, puis au niveau de la couche musculaire circulaire, *mc*, à quelque distance de leur entrée dans le cordon abdominal et enfin sur leur portion terminale jusque dans le ganglion même.

---

(1) La littérature complète sur ce sujet est répétée dans les mémoires de M. DEMOOR. — Travaux de laboratoire de l'Institut SOLVAY, Bruxelles, 1896.

On remarquera que la FIG. 1, reproduisant une coupe transversale de l'animal, diffère notablement de la figure correspondante que l'on trouve dans le travail bien connu de LENHOSSEK. En effet, si nos recherches confirment pleinement les descriptions anatomiques de notre savant prédécesseur, elles nous permettent cependant de les compléter sur divers points que nous nous proposons d'indiquer dans un prochain travail.

Outre l'état moniliforme des fibres, nous avons constaté la disparition plus ou moins grande des expansions protoplasmiques et de leurs appendices, qui forment à l'état normal la riche arborisation des cellules nerveuses de la chaîne abdominale, FIG. 3.

En examinant la FIG. 2 qui représente une coupe transversale de la chaîne, on remarquera deux cellules nerveuses : l'une dans la moitié *a* de la chaîne; l'autre dans la partie *b*. Celle qui est figurée dans la partie *a* représente une cellule nerveuse ganglionnaire d'un lombric rapidement tué et fixé. La cellule *b*, au contraire, appartient à la chaîne abdominale d'un lombric préalablement soumis aux vapeurs d'éther. Il est à peine nécessaire d'appeler l'attention sur la diminution des ramifications et la disparition plus ou moins grande des appendices, cela saute aux yeux.

Certes, chez les lombrics rapidement tués sans avoir été soumis à la chloroformisation ou à l'éthérisation, on peut rencontrer l'état moniliforme, et observer des cellules nerveuses dont la ramification semble réduite. Mais nous avons trouvé ces modifications beaucoup plus caractérisées et plus fréquentes chez les lombrics soumis préalablement à l'action de l'éther et du chloroforme.

Disons en terminant qu'il faut se garder de confondre l'état moniliforme avec les épaisissements, les nodosités, que l'on rencontre à l'extrémité des fibrilles signalées dans les couches musculaires. En jetant un coup d'œil sur la FIG. 1 et en comparant l'aspect moniliforme représenté en *e* avec la terminaison épaissie de certaines fibrilles représentées en *f*, on se convaincra facilement de la différence.

## Mollusques.

### Gastéropodes (*Limax*, *Helix*)

Un mémoire que nous avons en préparation sur le système nerveux des gastéropodes devant paraître bientôt, nous nous bornerons dans cette courte note sur l'état moniliforme à donner la description de quelques cellules.

La cellule nerveuse de certains gastéropodes peut présenter des prolongements d'un aspect moniliforme bien caractérisé, même quand l'animal n'a été soumis à aucune espèce d'expérimentation.

Voyez la FIG. 6; elle représente une cellule nerveuse unipolaire du ganglion pédieux d'un *Limax*. Son unique prolongement se rend dans le connectif cérébro-pédieux, puis dans le ganglion cérébroïde du même côté; il traverse ce ganglion, puis gagne la commissure intercérébroïde; là, on en perd la trace.

Ce prolongement présente sur presque toute sa longueur de nombreuses et fines ramifications, dont l'aspect moniliforme est très évident.

Dans les FIG. 4 et 5, on voit une cellule unipolaire du ganglion cérébroïde. Cette cellule n'a qu'un seul prolongement assez épais, d'où partent de nombreuses ramifications. Les plus fines d'entre elles présentent souvent un aspect moniliforme bien évident. Toutes ces ramifications portent des appendices plus ou moins nombreux, tantôt sessiles, tantôt pédiculés. Dans ce dernier cas, ils ressemblent beaucoup aux appendices piriformes des cellules corticales des vertébrés.

#### *Gastéropodes soumis à l'action de diverses substances.*

Nous avons soumis des *Limax* à des inhalations de chloroforme et d'éther et à des injections de morphine, de chloral et de strychnine. Les résultats de la plupart de nos expériences ont été les suivants :

- 1° Aspect moniliforme plus accentué.
- 2° Les fines ramifications des prolongements nerveux se raréfient dans une proportion plus ou moins grande.
- 3° Disparition des appendices, quelquefois d'une manière presque complète.

Il est possible que le deuxième de ces effets doive s'expliquer par une imprégnation moins parfaite, qui serait le résultat de l'action de l'éther, du chloroforme, de la morphine, etc. Cette remarque peut d'ailleurs s'appliquer à tout objet traité par la méthode de GOLGI

Quoi qu'il en soit, nous avons, pour l'établissement de nos conclusions, une base de comparaison certaine, parce que chez les animaux normaux nous obtenons toujours de bonnes imprégnations. Nous avons mis un soin scrupuleux à opérer toujours exactement dans les mêmes conditions. Toutes les circonstances, titre des solutions, temps d'imprégnation, température, ont été les mêmes dans toutes nos expériences, — tant dans celles qui ont

porté sur des animaux neufs que dans celles où les animaux étaient soumis à un traitement expérimental.

Nous nous bornerons à exposer très brièvement les résultats de quelques-unes de nos expériences prises comme type.

Animal soumis à la morphine, FIG. 7.

Injection de 1/2 cc. d'une solution concentrée de chlorhydrate de morphine; l'animal meurt rapidement.

La FIG. 7 montre une préparation des ganglions pédieux; on voit quelques fibres de la commissure et une cellule. L'aspect moniliforme n'est pas très prononcé, si ce n'est sur les fines expansions; mais la plupart des appendices ont disparu et les ramifications deviennent rares.

Animal soumis à une injection de 1/2 cc. d'une solution concentrée de chloral. Mort rapide. La FIG. 8 représente les ganglions pédieux. Dans l'un des ganglions, on voit la terminaison d'une fibre nerveuse, dont les ramifications se trouvent dans un état moniliforme très accusé.

Animal soumis à 1/2 cc. d'une solution concentrée de strychnine. L'animal se raidit violemment, devient dur et meurt en quelques minutes.

La FIG. 9 représente la section d'un ganglion pédieux. Les fibres nerveuses apparaissent comme tordues; elles décrivent un trajet sinueux qu'on ne rencontre pas ordinairement. L'aspect moniliforme n'apparaît que sur les petites ramifications; celles-ci sont devenues très rares; les petits appendices ont disparu presque complètement.

Animal tué par l'éther.

La FIG. 10 en représente un ganglion pédieux. L'aspect moniliforme existe; il est même plus accentué que dans les expériences précédentes sur les grosses fibres et sur les fines expansions. Celles-ci sont devenues rares et les appendices ont disparu. L'action de l'éther nous paraît être la plus énergique.

Animal tué par le chloroforme en vapeur.

La FIG. 11 représente les ganglions cérébroïdes, deux cellules motrices et une cellule qu'on pourrait appeler cellule d'association.

Les petites ramifications présentent seules l'état moniliforme, et les appendices restent en nombre assez considérable. Il nous semble que le chloroforme possède l'action la plus faible dans le cas qui nous occupe.

Les FIG. 12, *a, b, c, d*, représentent les fibres innervant les muscles du pharynx de gastéropodes *a*) normaux, *b*) soumis au chloroforme, *c*) à la strychnine, *d*) à l'éther. Il est facile de constater que l'éther possède encore ici l'action la plus marquée. L'état moniliforme des fibres apparaît très accentué; les expansions deviennent beaucoup moins nombreuses, et les terminaisons en plaques disparaissent en grand nombre.

### Crustacés. (*Astacus fluvialilis*, *Carcinus mœnas*.)

Nous avons également sur le métier un travail anatomique sur les centres nerveux de ces animaux. Les préparations faites suivant la méthode de GOLGI, qui nous servent à ce genre de recherches, nous ont fourni sur l'état moniliforme des prolongements nerveux les résultats suivants. Les cellules des ganglions cérébroïdes et abdominaux de l'*Astacus* et du *Carcinus mœnas* présentent à l'état frais et normal un aspect moniliforme facilement appréciable. Mais l'action de certains agents, tels que le chloroforme et l'éther, provoque une accentuation de cet aspect avec la disparition partielle des appendices qui recouvrent les ramifications des cellules nerveuses. Ainsi, à l'examen des FIG. 13 et 15, *a*, qui représentent une coupe des fibres optiques d'un *Astacus* soumis aux vapeurs de chloroforme, nous constatons l'état moniliforme sur le parcours des fibrilles. Cet aspect moniliforme apparaît moins accentué chez l'*Astacus* non soumis au chloroforme.

Dans la FIG. 16, nous donnons le dessin de quelques cellules du ganglion caudal de l'*Astacus*. Ces cellules ont des prolongements protoplasmiques richement ramifiés et couverts de petits appendices. Elles appartiennent à un *Astacus* rapidement tué et qui n'a été soumis à l'action d'aucune substance. Si nous comparons ces cellules à celle que représente la FIG. 14 et qui dérive du ganglion cérébroïde d'un *Astacus* soumis aux vapeurs de chloroforme, on pourra constater que dans ce dernier cas l'aspect moniliforme est plus accentué et le nombre des appendices sensiblement diminué.

### Observations sur les vertébrés.

Chacun sait que la question de l'état moniliforme des prolongements nerveux a été très spécialement étudiée dans notre pays par DEMOOR, STEPHANOWSKA, QUERTON et SOUKHANOFF.

Nous pouvons confirmer la plupart des résultats expérimentaux publiés par les trois premiers, bien que certaines de leurs interprétations ne nous paraissent pas pouvoir être acceptées sans réserves.

D'autre part, nous trouvons dans le mémoire de M. SOUKHANOFF(1) certaines affirmations que nos recherches personnelles ne confirment pas -- et que nos résultats contradictoires nous interdisent même de laisser sans remarques.

1° M. SOUKHANOFF affirme que sous l'influence du chloroforme, de l'éther, de l'alcool, cet état moniliforme n'augmente pas d'une manière bien sensible (2);

2° Il affirme que l'état moniliforme des dendrites n'est pas plus prononcé chez les animaux autopsiés 12 et même 24 heures après la mort que chez les sujets autopsiés immédiatement (3).

Or, nos observations nous conduisent à des conclusions opposées.

1° Chez les cobayes et les lapins, l'action du chloroforme (4), sans être très intense, est cependant évidente.

Nous sommes conduit à cette conclusion par l'examen d'un *grand nombre* de coupes de chacun des sujets en expérience.

Nous tenons compte surtout des préparations provenant d'animaux tués pendant la période d'excitation chloroformique, FIG. 18. En comparant de *très nombreuses* coupes du cerveau de ces sujets avec de *très nombreuses* coupes d'animaux neufs, FIG. 17, a, nous avons constaté dans l'aspect des prolongements une notable différence : l'état moniliforme est plus caractérisé dans les premiers.

Nous insistons sur la nécessité qu'il y a d'examiner un grand nombre de coupes pour arriver à une estimation judicieuse de l'intensité de l'état moniliforme des prolongements dans l'ensemble de l'organe. Car si l'investigation ne porte pas sur de nombreuses régions du cerveau, on court le risque de tomber uniquement sur des portions qui ne sont pas atteintes ou qui ne le sont que très peu. Il pourrait même arriver que l'on soit conduit à cette conclusion que les cellules nerveuses des animaux chloroformisés présentent un aspect moniliforme *moins accentué* que chez les animaux normaux.

Nous ne serions pas surpris si le désaccord que nous signalons entre les conclusions de M. SOUKHANOFF et les nôtres trouvait son explication dans cette circonstance que l'auteur n'a pas pris le soin d'examiner un nombre suffisant de sections.

(1) SOUKHANOFF : *Contribution à l'état des modifications, etc.*; La Cellule, t. XIV, 1898.

(2) *Loc. cit.*, p. 394.

(3) *Loc. cit.*, p. 411.

(4) Nous n'avons employé ni l'éther ni l'alcool.

2° Nous ne pouvons pas souscrire à la conclusion de M. SOUKHANOFF au sujet de l'absence de toute modification des prolongements pendant les premiers temps qui suivent la mort.

C'est là un point d'importance capitale à bien des points de vue et qui n'a point manqué d'attirer l'attention des biologistes. En vue d'écarter de nos recherches sur les cerveaux d'aliénés une cause d'erreur grave, nous avons fait il y a quelques années sur divers animaux — lapins et cobayes — une série d'expériences dans le but de rechercher le moment où se déclare sur les prolongements une modification devant être considérée comme pleinement post-mortem.

Nous avons constaté alors que des modifications sensibles apparaissent déjà deux ou trois heures après la mort, et qu'elles s'accroissent à mesure que le moment de l'autopsie et de la fixation s'éloigne de celui de la mort, FIG. 17, *a*, *b*, *c*. Les renflements se caractérisent et se multiplient, tandis que les appendices diminuent.

Le fait que M. SOUKHANOFF n'accorde aucune importance aux 12 ou même aux 24 heures, qui séparent dans certaines de ses expériences l'autopsie des sujets de celle de leur mort, est donc de nature à jeter un doute sur la légitimité de ses conclusions ou, plutôt, il enlève à ces conclusions toute valeur.

Il y a d'ailleurs dans le travail même de M. SOUKHANOFF des expériences qui pourraient servir à prouver l'influence du retard de l'autopsie sur le degré de développement de l'état moniliforme des prolongements nerveux. Voici, par exemple, résumées en un tableau, deux de ces expériences (voir La Cellule, t. XIV, 2<sup>d</sup> fascicule, p. 407 et 408).

	Doses	Durée de l'intoxication	Temps de l'autopsie	Résultats de l'analyse microscopique
<b>COBAYE</b> soumis à l'intoxication d'arsénite de K.	de 0.001 à 0.006 par jour	18 jours amaigris- sement notable	16 heures après la mort	Un grand nombre de prolongements protoplasmiques occupant les différentes couches cérébrales présentent l'aspect moniliforme. Les gros troncs même sont envahis.
<b>COBAYE</b> soumis à l'intoxication d'arsénite de K.	id.	24 jours amaigrisse- ment con- sidérable	peu de temps après la mort	En général, on constate que la modification de la forme des dendrites n'est pas très fréquente.

En comparant ces deux expériences, n'est-on pas autorisé à penser que les résultats de la première doivent être mis en grande partie sur le compte du retard apporté à l'autopsie? Celle-ci a été faite 10 heures après la mort. Il n'est donc guère étonnant que l'auteur constate l'état moniliforme d'un grand nombre de prolongements; les gros troncs même sont atteints. Dans la seconde expérience, l'animal a été intoxiqué par les mêmes doses d'arsénite de potassium. Les modifications de la forme des dendrites n'y sont pas très fréquentes; mais il faut noter que, dans ce cas-ci, l'autopsie a été faite *peu de temps* après la mort.

### CONCLUSIONS.

I. Il existe sur les prolongements protoplasmiques des cellules nerveuses des invertébrés des *appendices* ressemblant à ceux que l'on trouve sur les prolongements des neurones des vertébrés.

II. L'état moniliforme des prolongements nerveux existe chez les invertébrés; il apparaît d'une manière plus accentuée quand l'animal a été soumis à l'action du chloroforme, de l'éther, de la morphine, de la strychnine et du chloral.

III. Il est de la plus haute importance dans les recherches sur l'action de certains agents sur les cellules des centres nerveux de tenir compte des modifications qui se produisent naturellement peu d'heures après la mort. D'après nos expériences, l'état perlé commence à s'accroître et les *appendices* vont au contraire en s'effaçant, même chez les animaux non opérés, à partir de la 2<sup>e</sup> ou de la 3<sup>e</sup> heure qui suit l'arrêt du fonctionnement des organes.

En terminant, nous tenons à remercier Monsieur le Professeur GILSON pour les excellents conseils qu'il a bien voulu nous donner.



## EXPLICATION DES FIGURES

FIG. 1. Représente une coupe transversale du *Lumbricus agricola* soumis aux vapeurs de chloroforme. On voit les fibres nerveuses sensibles dans un état moniliforme assez accentué, surtout au niveau de la couche musculaire circulaire, *mc*.

FIG. 2. Représente une coupe transversale du cordon abdominal du *Lumbricus agricola*.

Dans la partie *a*, on a figuré une cellule nerveuse avec de nombreuses expansions protoplasmiques recouvertes d'appendices. Le cylindre-axe de cette cellule part d'un gros tronc de la cellule.

Dans la partie *b* figure une cellule bipolaire moins riche en expansions et présentant moins d'appendices. Cette dernière cellule appartient à un lombric soumis aux vapeurs de chloroforme.

FIG. 3. Représente une cellule nerveuse de la chaîne ganglionnaire vue à un fort grossissement. Elle sert à montrer dans le détail la riche ramification et le grand nombre d'appendices.

FIG. 4. Cellule unipolaire de ganglion cérébroïde. On y voit d'assez nombreux prolongements, dont quelques-uns sont moniliformes et recouverts d'appendices.

FIG. 5. Cellule unipolaire du ganglion cérébroïde, dont les nombreuses ramifications présentent en certains points l'aspect moniliforme. On y remarque également des appendices.

FIG. 6. Cellule unipolaire du ganglion pédieux d'un *Limax*. Cette cellule présente de riches ramifications ayant l'aspect moniliforme; quelques-unes de ces ramifications présentent des appendices.

FIG. 7. Ganglions pédieux d'un *Limax*. Injection de morphine. En *a*, une cellule peu ramifiée; en *b*, des fibres nerveuses commissurales peu ramifiées; l'aspect moniliforme existe sur les ramifications; les appendices manquent.

FIG. 8. Ganglions pédieux d'un *Limax* soumis au chloral.

a) Fibre nerveuse se terminant dans le ganglion pédieux; nombreuses ramifications présentant l'aspect moniliforme. On ne voit pas d'appendices.

FIG. 9. Ganglion pédieux d'un *Limax* soumis à la strychnine. Les fibres présentent des ramifications peu nombreuses moniliformes. Les appendices font défaut.

FIG. 10. Ganglion pédieux d'un *Limax* soumis à l'éther. Les fibres présentent l'état moniliforme très accentué; les grosses fibres mêmes ont cet aspect; les appendices manquent.

FIG. 11. Ganglion cérébroïde d'un *Limax* soumis au chloroforme.

*a* et *a'* représentent deux cellules donnant à une certaine distance du corps de la cellule deux prolongements, dont l'un, le plus épais, sort du ganglion pour former un nerf moteur et dont l'autre, plus mince, se termine en se ramifiant dans le ganglion.

*b* est une cellule, dont le seul prolongement, recouvert de ramifications nombreuses et d'appendices, se termine dans la commissure *c*.

Les ramifications de ces cellules présentent très peu l'aspect moniliforme et portent assez peu d'appendices

FIG. 12 *a*. Fibre nerveuse innervant le bulbe pharyngien d'un *Helix* normal. Les ramifications se terminent par des points épaissis.

FIG. 12 *b*. Mêmes fibres d'un *Helix* soumis au chloroforme.

FIG. 12 *c*. Mêmes fibres d'un *Helix* soumis à la strychnine.

FIG. 12 *d*. Mêmes fibres d'un *Helix* soumis à l'éther.

FIG. 13. Coupe horizontale du ganglion cérébroïde de l'*Astacus fluviatilis*.

*a*, semi-décussation des fibres optiques.

*b*, fibres optiques présentant l'aspect moniliforme.

*c*, ganglion dans lequel viennent se jeter les fibres optiques.

FIG. 14. Cellule nerveuse du ganglion cérébroïde de l'*Astacus* soumis aux vapeurs de chloroforme. L'aspect moniliforme est assez marqué sur les prolongements cellulaires.

FIG. 15. Coupe horizontale du nerf optique de l'*Astacus*, à un grossissement plus fort. La semi-décussation *y* est très apparente; les fibres présentent l'état moniliforme.

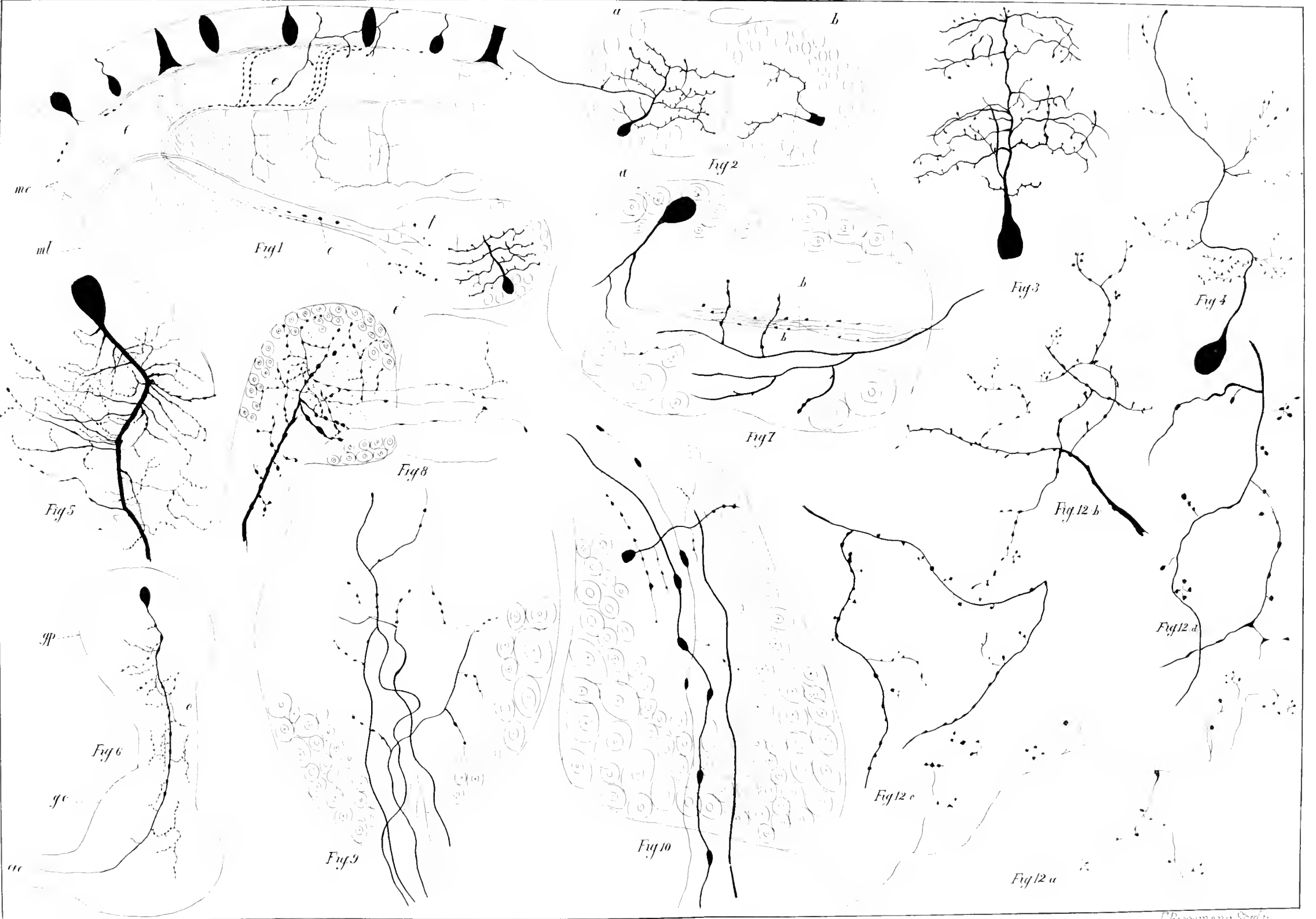
FIG. 16. Cellules nerveuses du ganglion caudal de l'*Astacus fluviatilis* qui n'a été soumis à aucune expérience. Les prolongements nerveux présentent très peu l'aspect moniliforme. Les appendices sont en grand nombre.

FIG. 17 *a*. Cette figure représente des neurones cérébraux d'un lapin autopsié immédiatement après la mort et dont la substance cérébrale a été fixée rapidement.

FIG. 17 *b*. Neurones cérébraux de lapin normal autopsié 3 h. après la mort. L'aspect moniliforme est déjà assez accentué; les appendices piriformes ont disparu en grande quantité.

FIG. 17 *c*. Neurones cérébraux d'un lapin normal autopsié 24 h. après la mort. L'aspect moniliforme est beaucoup plus accentué. Les boules sont très grosses. Les appendices piriformes sont peu nombreux.

FIG. 18. Neurones d'un lapin tué pendant la période d'excitation de la chloroformisation. L'état moniliforme *y* est très évident.









Les „Sphères attractives“  
et le Nebenkern des Pulmonés

RÉPONSE A CERTAINES OBJECTIONS

PAR

**Arthur BOLLES LEE**

*(Mémoire déposé le 24 décembre 1898).*





## LES „ SPHÈRES ATTRACTIVES “ ET LE NEBENKERN DES PULMONÉS

---

Deux petits mémoires de publication récente de J. A. MURRAY et de O. VOM RATH renferment des critiques à l'adresse de certaines conclusions de mes travaux sur le spermatogénèse des pulmonés (1). Il me paraît utile d'y répondre brièvement.

Le travail de MURRAY (2), fait au laboratoire de BOVERI et en partie à l'aide de préparations de HERMANN, est publié à titre de vérification des résultats de PLATNER au sujet du Nebenkern. Cependant, il y est à peine question de PLATNER, et un bon quart du mémoire est consacré à des critiques, plus ou moins bienveillantes, de prétendues inconséquences et erreurs d'observation que l'auteur m'attribue.

Voici la première de ces inconséquences. J'ai fait ressortir (*Sur le Nebenkern, etc.*, pp. 238 à 241) que les bâtonnets ou filaments arqués du Nebenkern, décrits par PLATNER, par ZIMMERMANN, par HERMANN, par HENNEGUY et par moi-même, ont approximativement les dimensions des filaments des fuseaux dont, selon moi, ils ne sont que des restes. MURRAY me fait l'objection que les filaments des fuseaux, dont j'ai donné les mesures pour les comparer à celles des bâtonnets, ne sont pas pris, comme ils auraient dû l'être, dans un fuseau de spermatogonie, mais dans un fuseau de spermatocyte. Il dit : - The spindle fibres which are measured and compared with the Nebenkern-elements, are not those of the spermatogonium but of the first spermatocyte mitosis, the very division in which the Nebenkern is supposed to disappear. - Cette objection est fondée; mais à mes yeux, elle n'a point de valeur. Les spermatogonies moyennes ont des noyaux d'un volume tout à

---

(1) A. BOLLES LEE : *La régression du fuseau Caryocinétique*; La Cellule, t. XI, fasc. 1, 1895. — *Sur le Nebenkern et sur la formation du fuseau*; ibid., t. XI, fasc. 2, 1895. — *Les cinèses spermatogénétiques chez l'Helix pomatia*; ibid., t. XIII, fasc. 1, 1897.

(2) J. A. MURRAY : *Contributions to a knowledge of the Nebenkern in the Spermatogenesis of Pulmonata — Helix and Arion*; Zoologische Jahrbücher, 11. Bd., IV. Heft, 1898.

fait suffisant pour fournir un Nebenkern de spermatocyte, et leurs filaments sont d'une taille tout à fait suffisante pour fournir des bâtonnets ou filaments de Nebenkern de spermatocyte. Il suffit naturellement qu'il y ait une correspondance approximative : personne ne s'attendrait à ce que des débris de fuseau, *ex hypothesi* en état de dégénérescence, se présentent avec tous les caractères des éléments de fuseau en plein développement et en activité fonctionnelle.

Quant à la phrase - the very division in which the Nebenkern is supposed to disappear, - je ne puis comprendre ce que l'auteur veut dire par là. Non seulement je *suppose*, mais je prétends avoir *démontré* par de nombreuses observations et figures à l'appui, que le Nebenkern disparaît toujours pendant les prophases de la cinèse non seulement des spermatocytes I, mais aussi des spermatogonies et des spermatocytes II. On trouvera peut-être naturel que je ne m'attarde pas à me défendre contre des imputations mystérieuses, dont je ne comprends pas le sens !

N'acceptant pas mon interprétation de la nature des bâtonnets ou filaments arqués, MURRAY en propose une autre. Selon lui (pp. 430 et 431 de son mémoire), le Nebenkern serait un corps mamelonné ou lobulé, dont la seule partie qui retienne fortement les teintures serait sa couche corticale mince et dense, mais d'épaisseur variable d'un endroit à un autre. Les bâtonnets, filaments arqués ou - Nebenkernschleifen - ne seraient point des éléments indépendants; ils correspondraient simplement à la coupe optique des replis de cette couche corticale mamelonnée.

J'admets parfaitement que beaucoup de Nebenkerne se présentent sous la forme de corps lobulés, dont seule la couche corticale condensée se colore fortement par les réactifs. J'admets aussi que des coupes optiques de la couche corticale des Nebenkerne, qui se présentent sous cette forme, donnent des images qui ressemblent beaucoup à celles des filaments arqués. Mais je n'admets pas pour cela que ces derniers ne soient que des illusions d'optique. Une telle interprétation pourrait peut-être s'appliquer à des images, telles que celles qui sont représentées dans les fig. 20 et 21 de : *Sur le Nebenkern etc.*; mais je ne pense pas qu'on puisse interpréter ainsi les images, dans lesquelles les filaments arqués se montrent disposés en une étoile régulière comme dans ma fig. 14 et d'autres, ou épars dans tout le cytoplasme comme dans ma fig. 11. Bien au contraire, j'ai constamment songé à la possibilité d'une pareille interprétation pendant le cours de mon travail, et je me suis arrêté à la conclusion qu'elle n'est applicable qu'aux cas dans lesquels les

filaments n'existent plus comme éléments indépendants, mais se sont fondus en une masse commune avec la gangue hyaline qui les enveloppe.

J'ai insisté à plusieurs reprises sur l'existence de cette gangue amorphe, et je suis d'avis que c'est par suite de l'adhérence de portions de cette substance aux filaments isolés et épars qu'ils acquièrent l'apparence de petites écailles (minute scales), que leur attribue MURRAY (p. 430). Les figures de ces « écailles » reproduites par lui me paraissent du reste inexactes en un point important. Il leur donne des extrémités rectilignes, comme des bouts de cassure d'une tuile, tandis que j'ai toujours trouvé aux filaments arqués des bouts effilés ou arrondis. Je ne désire cependant pas insister outre mesure sur l'interprétation que j'ai donnée de ces images, car je la regarde comme un point secondaire. En effet, alors même qu'il serait prouvé que les filaments arqués ne sont que des débris de la couche corticale du Nebenkern, on ne pourrait en conclure que le Nebenkern n'est pas un reste de fuseau.

Dans le Nebenkern (p. 430 et suivantes), MURRAY a trouvé deux petits granules. Il ne dit pas combien de fois il les a observés, et il reconnaît qu'il *n'a pas pu les déceler dans des spermatocytes au repos*, « spermatocytes with fine nuclear network. » Mais il n'hésite pas à conclure que ce sont des centrosomes. « They are the centrosomes, » dit-il. Il admet donc que le Nebenkern est la « sphère attractive » du spermatocyte. Conséquemment, il décrit (p. 433) la division du Nebenkern, passé au rang de sphère attractive, en deux groupes de fragments, qu'il dit accompagner les centrosomes dans leur migration aux futurs pôles du fuseau.

On pense sans doute que l'auteur a senti la nécessité de donner quelques figures démonstratives de cette prétendue division de sa sphère attractive, car c'est là le nœud vital de toute la question! Mais non, il n'en donne aucune. Quand on est appuyé par l'autorité de VAN BENEDEN, de PLATNER, et de BOVERI, on se sent naturellement au-dessus de ces misères! *Siccissimis pedibus*, il saute de la figure d'un Nebenkern indivis, fig. 7, à une figure de prophase avancée, fig. 8, montrant des asters séparés par ce qu'il appelle « un arc considérable de membrane nucléaire, » d'autres diraient, de presque tout le diamètre du noyau. Et c'est tout, le tour est joué! A cela près que l'auteur n'admet pas les prétendues divisions longitudinales des filaments, comme l'a fait PLATNER, sa description est celle de PLATNER, et sa dialectique, l'ancienne dialectique Platnérienne et centrosomiste. Arrêtons-nous-y un instant.

Un corps ayant une disposition rayonnée d'une certaine sorte, le Nebenkern, s'observe dans le cytoplasme. Ce corps se défait et disparaît en tant que masse intégrée et en tant que figure étoilée. Après sa disparition, deux autres corps ayant une disposition rayonnée, mais une disposition rayonnée *totaletement différente de celle du Nebenkern*, les asters (1), apparaissent dans une autre région du cytoplasme, en deux points très éloignés l'un de l'autre, à proximité de la membrane nucléaire. Donc, conclut MURRAY après PLATNER, les asters ne sont que des moitiés de Nebenkern!

Logique par trop lacunaire, à mon sens! Et quant aux faits qui sont en cause, je crois avoir démontré, non point par des affirmations, mais par des milliers d'observations que j'ai expliquées avec toutes les figures nécessaires à l'appui, que le Nebenkern ne se divise pas comme l'affirment les auteurs, mais dégénère totalement et disparaît en tant que corps reconnaissable avant les premiers indices des asters. Que des portions de sa masse désintégrée, des filaments isolés ou des groupes de filaments, puissent se maintenir dans le cytoplasme et passer aux pôles, cela est parfaitement exact. J'ai dit moi-même (p. 246 de *Sur le Nebenkern, etc.*) qu'ils peuvent se maintenir ainsi, quoique ce cas soit fort rare, et j'ai donné une figure, fig. 11, qui en montre deux groupes en position polaire. Depuis lors, j'ai observé ce fait plusieurs fois, et j'ai même reconnu des groupes polaires constitués par des éléments indubitables de Nebenkern entremêlés aux asters d'une façon encore plus symétrique que celle qui est indiquée dans les figures de MURRAY. Mais ces groupes de filaments ne s'observent en cette position qu'après l'établissement des asters, et rien, mais absolument rien, n'indique qu'ils y passent à titre d'*agents actifs*, encore moins qu'ils servent à former les asters. Des enclaves quelconques, flottant librement dans le cytoplasme, peuvent se rassembler aux pôles pendant la cinèse. Des granules de pigment le font souvent, on le sait; mais personne n'a jamais supposé que c'est à eux qu'est due la formation des asters.

(1) Dans le cas du Nebenkern, c'est sa *substance même* qui s'émiette en granules qui s'irradient dans le cytoplasme : irradiation *centrifuge*, à rayons formés surtout de granules, et dont le terme est la disposition de la figure étoilée (la fig. 7 de MURRAY est certainement inexacte à cet égard : il a donné à son Nebenkern exclusivement des rayons lisses; les quelques rayons lisses qui peuvent s'observer autour d'un Nebenkern en dissolution sont dus à l'irradiation du cytoplasme autour de lui, c'est-à-dire au-dessus ou au-dessous en coupe optique). Dans le cas des asters, c'est le *cytoplasme* qui s'irradie en des rayons lisses et continus provenant de son réticulum, et en des rayons granuleux provenant de son enchyleme : irradiation *centripète*, due à un mouvement de condensation vers un centre, et dont le terme est le plus grand épanouissement de la figure étoilée.

Ces prétendues sphères attractives formées d'un centrosome entouré d'un groupe de fragments de Nebenkern persistent-elles après la cinèse, comme il conviendrait pourtant à un organe permanent de la cellule? Écoutez l'auteur! - Pendant les métaphases, - dit-il, - je n'ai obtenu que des - *indications fragmentaires* de leur existence chez l'*Helix*, mais on les dé-  
- montre facilement dans les télophases. - Il en donne une figure, fig. 16. On pense naturellement que le centrosome y est! Il n'y est pas, la figure ne montre qu'un groupe des petites écailles. C'est un peu maigre! Mais dans l'*Arion*, dit l'auteur, la série est tout à fait complète. Il en donne deux figures, dont l'une montre un centre d'aster (centrosome selon l'auteur) très pâle, avec trois des petites écailles à l'un des pôles, et deux de ces corps, mais sans centrosome, à l'autre. La deuxième de ces figures montre seulement trois ou quatre écailles, avec un point noir vague, dont l'auteur ne fait pas mention dans le texte. Et voilà les images qui, aux yeux de l'auteur, sont la preuve indiscutable de la persistance d'un organe permanent de la cellule! Car - nous voyons ici, - dit-il, - comment les fragments du Nebenkern - perdent leur disposition régulière *pari passu* avec l'involution du système « radiaire et se réunissent pour former le Nebenkern des spermatocytes II - (p. 433).

De tentative pour démontrer que le prétendu centrosome persiste de façon à servir à la division suivante, point de trace! On l'a vu à un moment quelconque, en un endroit quelconque : on ne le voit plus, on le perd de vue, on l'avoue, mais on ne s'inquiète pas de si peu. Car plus tard on aperçoit quelque chose de semblable à un autre endroit, et cela suffit; c'est le même élément qui a persisté, et si pendant un temps il s'était fait invisible, c'était pour se renouveler, comme la lune : - *Ma si rinnova, come fa la luna* -! La logique du savant auteur, à mon sens, est aussi fragmentaire que sa sphère attractive.

Les images observées par MURRAY et interprétées par lui comme témoignant d'une coalescence des fragments du Nebenkern au voisinage des pôles, pour y former un nouveau Nebenkern, ont-elles été bien observées et bien interprétées? Je suis bien certain que non, et cela pour deux motifs. En premier lieu, je me suis assuré par un grand nombre d'observations que le Nebenkern des *spermatocytes* apparaît presque toujours du côté équatorial du noyau, et non dans les régions polaires. Ensuite, je n'ai jamais vu des fragments de Nebenkern formant des groupes arrondis dans les régions polaires. J'y ai vu autre chose; j'y ai vu des *débris d'entonnoirs polaires*

persistant pendant un temps sous la forme de groupes arrondis. Ces débris ressemblent beaucoup à des éléments de Nebenkern, ils en ont assez approximativement les dimensions et la réfringence, et il n'est pas étonnant que MURRAY ne les ait pas reconnus comme tels, car de son propre aveu, il n'a jamais vu un entonnoir polaire. Mais ces débris ne tardent pas à disparaître, et ils ne possèdent aucun caractère qui puisse les faire prétendre au titre d'éléments permanents. La description de MURRAY, bien loin de fournir la preuve de la persistance d'un élément quelconque du Nebenkern, me paraît au contraire être de nature à fournir une forte présomption, s'il en était besoin, en faveur de la destruction définitive tant du Nebenkern que des éléments de l'aster.

Résumant la partie de son travail qui a trait au Nebenkern, MURRAY dit (p. 485) : - Le résultat le plus important de cette recherche consiste en - la preuve que dans la sphère attractive (Nebenkern) des pulmonés il - n'existe point d'éléments qui puissent en aucune façon être comparés à - des chromosomes (1) -. Si c'est bien là ce que l'auteur a voulu dire, il se bat contre un moulin à vent. Personne, excepté M. HEIDENHAIN (2), n'a jamais émis une pareille affirmation, et personne, que je sache, n'a jamais pris cette malheureuse idée de HEIDENHAIN au sérieux. MURRAY cependant ne fait pas même mention de HEIDENHAIN dans son travail, et je suis tenté de supposer que le mot chromosomes est un *lapsus calami* pour filaments de fuseau. S'il en est ainsi et si la conclusion de l'auteur est dirigée contre moi, je dois dire qu'elle ne me paraît pas avoir toute l'importance qu'il lui attribue. Que le Nebenkern contienne des filaments actuels ou non, que ces filaments soient des restes de filaments de fuseau ou non, ou qu'ils ne soient en réalité que des coupes optiques de la couche corticale, il n'en est pas moins vrai, comme je pense l'avoir suffisamment démontré, qu'il ne joue aucun rôle actif dans la cinèse et qu'en conséquence il ne peut être la prétendue sphère attractive des auteurs. Mes vues concernant son *origine* peuvent être erronées. Mais, même si l'on parvenait à démontrer qu'elles le sont, cela n'affaiblirait en aucune façon la valeur de ce que j'ai démontré concernant son *sort*.

---

(1) « The most important result of this research consists in the proof I have adduced for the » conclusion that in the attractionsphere (Nebenkern) of Pulmonata no structures exist in any way » comparable to chromosomes » (*sic*).

(2) HEIDENHAIN : *Neue Untersuchungen*, etc.; Archiv für mikr. Anat., Bd. 43, Heft 3, 1894, pp. 690-694. — On se rappelle que HEIDENHAIN a exprimé l'opinion que les filaments arqués seraient des chromosomes hérités du micronucleus des infusoires ciliés.

Dans un appendice, l'auteur examine quelques-uns des résultats de mon travail sur « *Les cinèses spermatogénétiques* ». Il y touche à la question du nombre des chromosomes dans les trois catégories de cellules. On se rappellera que j'en ai trouvé 24 dans toutes. MURRAY en trouve 24 dans les deux catégories de spermatocytes, mais (p. 434), dans les spermatogonies, il en signale un nombre beaucoup plus grand, — « autant qu'il a été possible de le déterminer, 48. » Il entend par là 48 paires, non pas 48 chromosomes-sœurs seulement. Pour expliquer cette différence de résultats, il dit p. 436 : « LEE a probablement confondu une couronne de spermatocyte peu fourni de cytoplasme avec une couronne de spermatogonie, cf. ses fig. 20 et 59. »

Je me permets de répondre, d'abord, que la cellule de ma fig. 20 est devant moi en ce moment et qu'elle est tout ce qu'il y a de plus spermatogonie. Ensuite, le nombre que j'ai établi repose non sur mes seules fig. 20 et autres, mais sur des observations de centaines de milliers de prophases indubitables de spermatogonies et sur des observations au nombre de plusieurs centaines de leurs couronnes équatoriales, plus un nombre incalculable de métaphases et anaphases (les couronnes équatoriales sont très rares dans cette catégorie de cellules, d'où cette disproportion si grande dans le nombre d'observations).

Et MURRAY, sur quoi se fonde-t-il pour établir son chiffre et pour se permettre un jugement aussi cavalièrement exprimé sur ma compétence en la matière? Sur un grand nombre d'observations, sans doute? Écoutons-le! « Mon assertion, qu'il y a 48 paires de chromosomes-sœurs », écrit-il, « p. 486, repose sur beaucoup d'observations et numérations partielles des chromosomes-filles dans les *métacinèses* des spermatogonies et sur une observation — on a bien lu *une* — « d'une *prophase* avancée dans une de ces cellules » (1). On en croit à peine ses yeux! Ainsi de son propre aveu, mon contradicteur n'a *jamais vu une couronne équatoriale de spermatogonie*! Mais cela ne l'inquiète pas le moins du monde. Il tranche sans broncher.

De pareilles critiques ne peuvent pas être prises au sérieux. Il ne peut me convenir de rechercher par quel moyen MURRAY est arrivé à son chiffre de 48 paires; mais j'ajouterai une remarque générale sur la question de la numération des chromosomes dans ces cellules. *Il faut savoir reconnaître*

(1) « My statement that there are 48 pairs of sister-chromosomes rests on many observations » and partial counts of the daughter-chromosomes in the spermatogonium metacineses; and on an observation of a late prophase in one of these cells. »

*les figures anormales.* En effet, on rencontre, quoique fort rarement, des spermatogonies ayant des couronnes équatoriales de 48 paires, ou des prophases ayant un nombre absolument indéterminable de chromosomes isolés. Mais ce ne sont là que des figures anormales, qui s'expliquent d'une façon fort simple. Dans les spermatogonies, on rencontre en très grand nombre des cellules à deux noyaux. Lorsque ces noyaux, toujours énormes par rapport au volume de la cellule, entrent en cinèse, ils se gonflent de telle sorte que dans les prophases ils ne sont séparés l'un de l'autre que par un septum de cytoplasme extrêmement mince, mince souvent au point d'être entièrement invisible. Or, il arrive que ce septum se brise : alors les chromosomes des deux noyaux peuvent se mêler et former une figure double. Ces figures ne doivent naturellement pas entrer en ligne de compte dans la supputation du nombre normal des chromosomes.

Dans les spermatocytes, on observe fréquemment le fait contraire, c'est-à-dire une diminution dans le nombre des éléments. Dans les spermatocytes, les cellules à deux, voire même à quatre noyaux, sont très fréquentes. Elles présentent en général dans chacun de leurs noyaux le nombre normal de 24. Mais on rencontre quelquefois des cellules à *trois* noyaux, qui présentent dans chacune de leurs couronnes *seize* chromosomes. L'explication de cette anomalie est la suivante. Les 48 chromosomes-filles d'une métacinèse du noyau normal se sont distribués à trois pôles au lieu de deux, ce qui ferait 16 chromosomes pour chacun des noyaux-filles; ces noyaux anormaux se sont maintenus et se sont mis à se diviser de nouveau. Évidemment, ce n'est pas à de pareils noyaux qu'il faut recourir pour établir le chiffre normal des bâtonnets.

Il y a donc dans l'existence de ces figures anormales une cause d'erreur qui ne peut être éliminée que par la comparaison d'un grand nombre d'observations. Il y a aussi d'autres circonstances qui devraient toujours rendre suspecte toute détermination de nombre basée seulement sur un petit nombre d'observations. Ainsi, les chromosomes des spermatogonies affectent, selon leur degré d'achèvement, la forme ou bien de bâtonnets droits plus ou moins allongés, ou bien d'éléments en V. Si deux de ces éléments en V se superposent ou se croisent par leurs sommets (ce qui se présente si fréquemment qu'on en trouve des exemples dans presque toutes les cellules), l'observateur est fort exposé à les considérer comme quatre éléments droits rapprochés par leurs bouts. Il le sera à plus forte raison si les éléments en V sont étranglés à leurs sommets; ce cas se présente aussi très fréquem-



ment, bien des chromosomes en V se montrant à ce point étranglés à leurs sommets que leurs deux branches ne tiennent plus ensemble que par un pédicule mince, à peine perceptible. Ces images donnent facilement l'illusion d'un nombre d'éléments qui dépasse la réalité. Il est à peine besoin d'ajouter que lorsque des bâtonnets droits se superposent au contraire dans le sens de leur longueur, on a facilement l'illusion d'un nombre inférieur à la réalité. Ces causes d'erreur ne peuvent être éliminées que par la comparaison d'un grand nombre d'observations faites sans idée préconçue. Il y a eu cependant des auteurs qui ne se sont pas suffisamment rendu compte de la nécessité de se prémunir ainsi contre ces diverses causes d'erreur et d'autres semblables; témoins les descriptions qu'on a publiées de couronnes de 148 éléments, ni plus ni moins, sans que personne ait paru trouver que ce fut sujet à caution; témoin encore mon honorable contradicteur qui m'oppose une supputation, dans laquelle il n'entre pas même une seule observation de couronne polaire des cellules en question!

Admettant donc, comme je le fais, toute la difficulté et toute l'incertitude qui entourent la numération des chromosomes, je n'aurais pas trouvé étrange que mon honorable contradicteur m'eût accusé tout simplement d'avoir mal compté. Mais je ne puis que trouver étrange qu'il ait préféré supposer que j'ai confondu des cellules d'aspect aussi différent que les spermatogonies et les spermatocytes II. Il y tient cependant, décidément, à cette supposition, et voici la phrase stupéfiante qu'il a trouvée pour l'étayer.

« La zone de croissance, » dit-il, « n'est pas représentée, et l'auteur n'essaie pas de démontrer comment des télophases des spermatogonies se produisent les spermatocytes au repos. (1) » C'est-à-dire, d'après ce qui y est dit en toutes lettres, que l'auteur me reproche de ne pas avoir figuré *la zone de croissance* ou Wachstumszone de HERTWIG; et que mon savant critique ignore que dans la glande génitale des *Helix* il n'y a pas de *zone de croissance* ni d'autre *zone* quelconque!

On se frotte les yeux, et l'on se demande si l'on a bien lu, ou s'il n'y a pas encore ici un *lapsus calami* ou une coquille d'imprimeur. L'auteur a-t-il voulu dire : « the growing zone is not represented here, » c'est-à-dire, la zone de croissance n'a pas d'homologue dans la glande des *Helix*? Toute sa phrase n'en serait pas moins stupéfiante. Car elle insinuerait alors que mes conclusions seraient caduques ou du moins affaiblies par le fait que les escargots

(1) « The growing zone is not represented, and there is no attempt to show how, from the » telophases of spermatogonium mitoses the resting spermatocytes are produced. »

n'ont pas su se conformer au schéma de HERTWIG, et que mon chiffre de 24 serait faux parce que je n'ai pas donné de figures de spermatogonies se transformant en spermatoctytes! Que viennent faire les spermatogonies qui se transforment en spermatoctytes dans cette question du nombre de chromosomes? Tant qu'elles demeurent dans leur période de croissance, elles n'ont pas de chromosomes, vu que leurs noyaux sont à l'état de repos; et aussitôt qu'elles en ont, elles sont devenues des spermatoctytes I, et de ceux-ci j'ai donné dans mon travail non moins de 22 figures.

Après cela, il faut tirer l'échelle, et je crois pouvoir me dispenser d'une plus ample discussion des critiques que l'auteur a formulées contre moi.

Le travail de VOM RATH, sous le titre - *Est-ce que les corpuscules centraux font défaut dans les cellules sexuelles de Helix pomatia* - (1), s'élève contre les conclusions que j'ai formulées à ce sujet dans mon travail - *Les cinèses spermatogénétiques, etc.* -. L'auteur m'attribue la conclusion que dans les cinèses de ces cellules il ne se trouve pas de corpuscules centraux. Je demande pardon, mais ce n'est pas là ce que j'ai dit. Je n'ai pas dit qu'il n'y avait pas de corpuscules; j'ai dit au contraire qu'il y en avait, et j'ai consacré non moins de neuf pages de mon travail à les décrire. Ce que j'ai dit, c'est qu'il y a des corpuscules qui représentent les centrosomes des auteurs, mais qu'ils ne sont constants ni par leur nombre ni par leur position, qu'ils ne sont pas des organes permanents de la cellule, et qu'ils ne dérivent pas du cytoplasme, mais du noyau. Je les ai appelés *corpuscules sidérophiles*, à cause de leur affinité marquée pour l'hématoxyline au fer.

Que devait donc démontrer VOM RATH pour enlever toute valeur à mes conclusions? Il devait démontrer l'existence de corpuscules *se comportant comme les prétendus centrosomes des auteurs*, c'est-à-dire siégeant en permanence dans le cytoplasme (donc ne dérivant jamais du noyau), et se rendant, au moment de la cinèse, de points éloignés du cytoplasme aux pôles du noyau pour s'y transformer en asters et en pôles de fuseau. Il ne suffit nullement dans cette discussion de démontrer l'existence de corpuscules dans le cytoplasme — cette démonstration, je l'ai faite *ad nauseam* moi-même —; mais il faut prouver que ce sont ces *mêmes* corpuscules conservés dans le cytoplasme qui se rendent aux pôles pour y constituer les prétendues sphères attractives. Or, c'est ce que VOM RATH n'a pas fait, c'est ce qu'il n'a pas même un instant essayé de faire.

(1) O. VOM RATH : *Fehlen den Sexualzellen der Zwitterdrüse von Helix pomatia die Centralkörper?*; Zool. Anz., nos 561 et 563, juin-juillet, 1898.

Dans toute son argumentation se glisse la même subreption logique : on voit des corpuscules dans le cytoplasme; donc ce sont eux qui se portent aux pôles pour y former des asters. Voici la première phrase de l'exposition de l'auteur : - J'ai trouvé des corpuscules centraux indiscutables *dans toutes les cinèses*; je les ai observés très souvent *dans des cellules au repos*, à une certaine distance du noyau; ils étaient uniques et relativement petits - (1). Dans cette phrase, on le voit, l'identité des corpuscules du cytoplasme et des corpuscules des asters est *supposée* sans qu'il soit fait aucun effort pour la démontrer. La description que donne l'auteur de ses Centralkörper cytoplasmiques s'arrête là : dans tout le reste de son travail, il n'en parle plus. Si ses lecteurs trouvent que c'est suffisant, c'est que vraiment ils ne sont pas exigeants.

Pour ma part, je le suis davantage. Je demande qu'on me démontre que ces corpuscules cytoplasmiques ne proviennent pas du noyau; car en ce cas, ce ne serait pas des organes permanents du cytoplasme. Je crois être d'autant plus fondé à le demander que moi-même j'ai observé des corpuscules pareils sortant du noyau (*Sur le Nebenkern*, etc., fig. 26 et 27, p. 249 du texte). Je demande aussi qu'on me prouve que ce sont eux qui forment les asters. Je crois également être d'autant plus fondé à le demander que j'ai donné de bonnes raisons pour croire qu'au moment de la cinèse le noyau expulse *d'autres corpuscules* par ses pôles, et que je pense que ce sont ceux-ci et non ceux-là qui jouent un rôle dans la formation des asters.

VOM RATH reconnaît l'existence des corpuscules sidérophiles décrits par moi : - *die corpuscules sidérophiles sah ich sehr deutlich* - (p. 414). Mais, poursuit-il, il y en a *un* qui est particulier, ce qu'on peut démontrer non pas par l'emploi de l'hématoxyline au fer, qui colore trop de choses dans la cellule, mais par d'autres réactions. Par exemple, si l'on fixe du matériel par le mélange micro-acéto-osmique de VOM RATH, et qu'on le colore par l'hématoxyline de DELAFIELD, les corpuscules centraux des asters deviennent très évidents : - *treten sehr deutlich hervor*, - tandis que le reste des corpuscules sidérophiles demeurent passablement pâles : - *ziemlich blass*. -

---

(1) « Ich fand ganz unverkennbare Centralkörper in sämtlichen Mitosen der Spermatogonien » und der Spermatozyten; sehr häufig sah ich sie bei völlig ruhenden Zellen in einer bestimmten » Entfernung vom Kern entfernt; sie waren in letzteren Fällen immer in der Einzahl vorhanden » und relativ klein. » — A noter donc, en passant, que VOM RATH trouve ces corpuscules *toujours dans le cytoplasme* et, en conséquence, *pas dans le Nebenkern*, comme le prétend MURRAY, et qu'il les a trouvés *toujours uniques*, et non pas au nombre de deux, comme MURRAY. — On le voit, au sein même de l'école centrosomiste, il se manifeste des divergences d'opinion importantes au sujet des faits sur lesquels la doctrine est censée se baser.

Je n'en doute pas, mais je pense que cela ne prouve absolument rien contre moi. Je pense que le noyau en cinèse évacue *successivement* par ses pôles plusieurs corpuscules. Leur sort à tous est de se dissoudre dans le cytoplasme. Ceux qui ont été expulsés en premier lieu et qui ont déjà séjourné pendant un certain temps dans le cytoplasme ont en général déjà subi un commencement de dissolution, c'est pourquoi ils sont pâles. Ceux qui ont été fixés au moment de la sortie ont en général subi peu ou point de dissolution, c'est pourquoi ils se colorent fortement; c'est le cas des corpuscules qu'on observe au centre des asters. Et si le noyau a été fixé à un moment où aucune expulsion n'avait eu lieu, il ne montre point de corpuscule au centre de l'aster. Ce cas se présente, d'après mes observations, très fréquemment. Si vom RATH au contraire assure qu'il y a toujours des corpuscules au centre des asters, je pense qu'il confond avec des corpuscules véritables de simples centres d'asters, qui se sont colorés fortement grâce à la présence des produits de la dissolution de corpuscules expulsés qui s'y sont dissous sur place. Je conteste du reste l'existence constante de centres sombres aux asters.

Enfin, si ces réactions, selon vom RATH, démontrent l'existence d'un corpuscule spécial dans les cinèses, en est-il de même pour les cellules au repos, comme il faudrait que cela fût, si les corpuscules des cinèses ne sont autre chose que des corpuscules du cytoplasme déplacés? Non! D'après la description de vom RATH, elles ne le font pas; au contraire, tous les corpuscules du cytoplasme demeurent uniformément pâles. Je suis vraiment étonné que l'auteur ne se soit pas aperçu que ses observations, bien loin d'appuyer l'hypothèse de l'existence de corpuscules spécifiques et permanents du cytoplasme, sont au contraire de nature à la discréditer beaucoup.

La communication de vom RATH est écrite avec une modération courtoise que j'apprécie beaucoup, et qui me fait penser que si le savant auteur pouvait seulement se soustraire à l'influence du principe centrosomiste : *Omne ignotum pro centrosomate*, nous serions bien près de nous entendre.

ÉTUDE COMPARÉE

DES

# GLANDES PYGIDIENNES

chez les CARABIDES et les DYTISCIDES

AVEC QUELQUES REMARQUES

SUR LE CLASSEMENT DES CARABIDES

PAR

Fr. DIERCKX

*(Mémoire déposé le 2 février 1860.)*



# Étude comparée des Glandes pygidiennes

CHEZ LES CARABIDES ET LES DYTISCIDES

## INTRODUCTION.

Les glandes appendiculaires des derniers segments de l'abdomen chez les arthropodes sont connues depuis longtemps. L'insecte se charge trop bien de les signaler lui-même à l'attention du naturaliste. WAGNER (1), DUFOUR (2), MECKEL (3), STEIN (4), KARSTEN (5) et LEYDIG les ont figurées ou décrites pour certaines espèces. Ce dernier surtout, reprenant les travaux de ses devanciers, en a essayé une description plus minutieuse dans les « Archives de MÜLLER », en 1859 (6). Le travail est remarquable pour l'époque : LEYDIG ne disposait que d'un grossissement de 330 diamètres. Faute de microtome et de matières colorantes, il en était réduit à n'examiner les organes qu'à frais et en masse, ou après éclaircissement à la potasse caustique. Ce réactif est brutal : il détruit ou gonfle outre mesure les différents tissus. Concurrentement avec d'autres, il rend de bons services; employé seul, il expose à de graves méprises. LEYDIG sentait ces défauts : il avoue lui-même l'insuffisance de sa technique (7) et laisse ses dessins inachevés (v. Pl. II à IV,

(1) R. WAGNER : *Icones physiologicae*.

(2) L. DUFOUR : *Annales des sciences naturelles*, t. VIII, 1826, Pl. 19, 20.

(3) MECKEL : *Micrographie einiger Drüsenapparate der niederen Thiere*; Müller's Archiv, 1840, S. 1.

(4) STEIN : *Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insecten*; Berlin, 1847, S. 84.

(5) KARSTEN : *Harnorgane des Brachynus complanatus FABR.*; Müller's Archiv, 1848, S. 367.

(6) LEYDIG : *Zur Anatomie der Insecten*; Müller's Archiv, 1859, S. 33.

(7) LEYDIG : Müller's Archiv, 1859, S. 45. « Leider fühlt man bei dem Bestreben, diese Theile » scharf auffassen zu wollen, dass unsere Mikroskopie noch nicht zureichen, solche charakteristisch » geformte Bildungen in ihren reinen Linien erscheinen zu lassen ».

FIG. 2, 7, 31, 43, 52). Nous avons entrepris d'étendre, de compléter et de rectifier au besoin ses observations.

Chose surprenante, tandis que les glandes tégumentaires et les glandes buccales surtout ont été l'objet d'importants mémoires, les glandes pygidiennes (1) des carabides et des dytiscides, si intéressantes pourtant, semblent avoir été perdues de vue depuis bientôt quarante ans. Aussi la bibliographie de la question est-elle des plus sommaires.

Si nous négligeons les publications au sujet des glandes monocellulaires en général, nous n'avons plus à citer qu'une note de BORDAS sur *Les glandes défensives de quelques coléoptères*, présentée à l'académie des sciences le 20 juin 1898. L'auteur donne la grosse anatomie des glandes pygidiennes chez le *Cybister Roeselii* FABR., le *Dytiscus marginalis* L., et le *D. laticornis* L.

Le présent travail, fait au laboratoire de l'INSTITUT CARNOY à Louvain, est une suite au mémoire de M. GILSON sur *Les glandes odorifères du Blaps mortisaga*, publié dans « La Cellule » en 1888. Notre savant maître a découvert dans cette espèce des différenciations protoplasmiques fonctionnelles vraiment remarquables. Il soupçonnait des adaptations équivalentes dans les glandes homologues de divers autres groupes. Grâce à sa bienveillante initiative et à son habile direction, nous pensons être à même aujourd'hui de fournir, pour deux familles du moins, la démonstration de cette hypothèse.

Peut-être nos résultats auront-ils quelque intérêt au point de vue cytologique : la structure des glandes pygidiennes, chez les carabides surtout, est si délicate, que pour la débrouiller ce n'est pas trop de toutes les ressources de la technique moderne. Sans l'étude comparée, l'interprétation de quelques formations complexes nous eût été impossible; elle nous a révélé encore une fois la grande plasticité de la cellule, en fournissant les intermédiaires entre certains détails en apparence absolument disparates.

Au point de vue anatomique, nous aurons à signaler, chez les carabides du moins, un système non encore observé de glandes unicellulaires annexes de la glande pygidiennne.

(1) Il nous semble opportun d'abandonner la dénomination peu justifiée de glandes *anales* ou *défensives*. Selon la judicieuse remarque de PERRIER (*Traité de Zoologie*, 1<sup>re</sup> partie, p. 1184), « les glandes *anales* n'ont avec l'anus qu'un rapport de voisinage ». Dans la famille des dytiscides et peut-être dans d'autres, elles ne servent pas d'*organe défensif*. Nous les avons appelées *glandes pygidiennes*. Sans doute, d'un groupe à l'autre, leur effleurement à la surface du corps varie quelque peu, mais, chez les carabides et les dytiscides du moins, on trouve les pores de décharge sur le dernier segment dorsal, le *pygidium*, ou sur ses annexes.



Au point de vue physiologique, nous arrivons à la conclusion assurément surprenante, que le *Brachynus crepitans* L. fabrique et porte normalement sous pression un liquide extrêmement volatil, dont le point d'ébullition est voisin de 15°, et que, artilleur d'un nouveau genre, il projette ses excréments pulvérisés à la face de ses ennemis. Quant aux dytiscides, nous croyons devoir rompre avec les idées reçues qui font de leur glande pygidienne un appareil de défense. Le véritable rôle de l'organe est de graisser le tégument dorsal et les élytres, en vue d'assurer la fonction respiratoire.

Au point de vue taxonomique, enfin, l'aire de nos recherches est malheureusement un peu restreinte, et, vu son objet trop spécial, ce mémoire ne fournit pas les éléments requis pour discuter à fond les classifications admises par des entomologistes justement en renom, tels que SCHAUUM (1), STEIN et WEIZE (2), HORN (3), PREUDHOMME DE BORRE (4), etc. Toutefois, l'anatomie d'un organe assez important nous a décelé des ressemblances et des différences que la morphologie externe n'avait pas fait entrevoir. Il serait surprenant qu'elles n'eussent pas leur retentissement sur le reste de l'organisme. Jusqu'ici nous n'avons pas eu l'occasion de le vérifier. Mais, s'il en était ainsi, on ne pourrait qu'en tenir grand compte; car, dans la recherche des affinités, il faut incontestablement donner aux détails de structure intime la prépondérance sur beaucoup de caractères purement extérieurs, souvent d'ordre très secondaire, qui servent de base aux classifications courantes.

### MÉTHODES.

Pour toutes les espèces dont nous avons pu nous procurer plus d'un exemplaire vivant, nous nous sommes astreint à faire, outre les coupes en séries, des préparations anatomiques permettant l'étude comparée de l'organe dans son ensemble.

*Préparations anatomiques, PL. I, FIG. 1 à 55.* Le procédé le plus expéditif, qui assure une bonne fixation, consiste à couper l'abdomen de l'animal vivant, à sectionner les bords latéraux, à détacher la peau dorsale et à secouer

(1) SCHAUUM : *Naturgeschichte der Insecten Deutschlands*, I, 1856; *Catalogus Coleopterorum Europæ*, 1859.

(2) STEIN et WEIZE : *Catalogue des coleoptères d'Europe*, 2<sup>e</sup> édition.

(3) HORN : *Comptes rendus de la Société entomologique de Belgique*, séance du 4 mars 1882.

(4) PREUDHOMME DE BORRE : *Matériaux pour la faune entomologique du Brabant*, 1881, 3<sup>e</sup> édition, p. 25.

la pièce dans le liquide fixateur. Les organes se séparent et la dissection est facilitée. Après lavage, on extirpe la glande avec le réservoir, on les met sur porte-objets, puis au moyen d'aiguilles ou de crins, on dégage le tortillon que forme le canal excréteur. Il n'est pas aisé, pour les petites espèces surtout, d'étaler convenablement l'organe sans le léser; aussi avons-nous fait constamment usage du statif à dissection.

Monté dans la glycérine, l'organe devient granuleux; dans le baume, il conserve toute sa transparence, et il se prête même à une étude de détails avec les objectifs les plus forts, pourvu qu'on l'ait soigneusement déshydraté. Grâce à son indice de réfraction peu élevé, le formol est recommandable, même et surtout en l'absence de tout colorant protoplasmatique, pour l'examen rapide du canal collecteur.

Le vert de méthyle avec l'acide acétique à 30 o/o nous a donné de magnifiques préparations, fort claires, à coloration très élective, mettant en évidence les rares noyaux épars de la tunique péritonéale mésodermique qui recouvre les lobes sécréteurs et les canaux efférents. Par malheur, ces préparations s'altèrent assez vite. Pendant les premières heures, les bons objectifs y démêlent bien des détails peu apparents sur les meilleures coupes.

La potasse caustique à 2 o/o, employée par LEYDIG, n'a sur le réactif précédent aucun avantage. Comme lui, elle montre bien les éléments chitineux, fortement réfringents; mais le reste s'efface: protoplasme, membrane et noyaux; et bientôt tout est détruit. Impossible, du reste, sans les coupes microtomiques, de débrouiller la structure si fine des cellules, et de déterminer le rôle et la signification des divers éléments de la glande.

*Préparations cytologiques.* Un bon nombre d'essais de fixation nous ont fait rejeter le sublimé corrosif pur: il rend le protoplasme granuleux et opaque; les sérums, les acides et les solutions alcalines: ils contractent violemment et déchirent les cellules; les liquides riches en acide acétique: celui-ci gonfle les vésicules au point de les faire crever. Le mélange chromo-acéto-osmique de FLEMMING les contracte au contraire un peu, au point de les réduire presque au canal axial, quand elles sont allongées et de faible diamètre. Les meilleurs résultats ont été obtenus au moyen d'un mélange à volumes égaux de la liqueur mercurique de GILSON et de l'acide nitrique à 3 o/o d'ALTMANN (D° 1,02 = 3° B<sup>m</sup>) additionné pour 5 cc. d'une goutte d'acide osmique à 2 o/o. L'acide nitrique atténue, il est vrai, les membranes, mais il prévient le retrait des tissus. Après un quart d'heure de

fixation, les objets sont directement lavés à l'alcool faible, isolés et enrobés par la méthode au chloroforme. Il importe de réduire le temps d'immersion dans la paraffine pure et de ne point dépasser 50 degrés : une température supérieure détruit infailliblement les vésicules.

On obtient une jolie coloration en traitant les coupes par un mélange d'alun carminé fort et de bleu carmin dilué, et en décolorant à l'acide picrique en solution aqueuse : les noyaux rouges tranchent sur le fond vert du protoplasme, les vésicules prennent un ton plus jaunâtre. Si l'on monte directement à la glycérine additionnée de carmin aluné et de bleu carmin, le protoplasme est gris cendré et les noyaux sont rouge vif, les vésicules bleu pâle et les cuticules vert jaune. Si l'on désire analyser la structure du noyau, on emploiera l'hématoxyline de DELAFIELD, avec le rouge Congo, le rouge Bordeaux ou le bleu carmin comme colorants du protoplasme; on obtient beaucoup plus de définition qu'avec les carmins. La safranine donne une coloration confuse. Aucune électivité spéciale ne recommande l'hématoxyline au fer.

Les dissociations, nous le dirons en temps utile, nous ont aidé dans des cas particuliers; c'est ainsi que nous avons le mieux observé les vésicules, en écrasant dans le baume de Canada sur porte-objets l'organe préalablement coloré à l'hématoxyline de DELAFIELD et au bleu carmin.

## PREMIÈRE PARTIE.

# Les Carabides.

### CHAPITRE I.

#### Généralités sur les glandes pygidiennes des carabides et plan de la première partie.

Les glandes pygidiennes odorifères des carabides sont paires et situées de part et d'autre de l'extrémité terminale du tube digestif. Chacune se compose d'une grappe ou plutôt d'un rameau de lobes sécrétants, d'un canal collecteur, d'un réservoir et d'une glande annexe (v. PL. I et V). Le réservoir, généralement ovoïde et parfois fortement musclé, communique avec le dehors par un tube ordinairement cylindrique. Chez les *Carabus*, ce tube débouche symétriquement sur le bord externe du *pygidium*. Les glandes ne se jettent donc pas dans le rectum : elles s'ouvrent à l'extérieur. Pour s'en convaincre sans aucune dissection, il suffit de poser un slide sur l'arrière-train d'un carabe maintenu immobile. On verra l'animal, à la suite d'une secousse brusque, faire saillir derrière les élytres les deux derniers segments abdominaux et l'on recueillera sur le verre deux gouttelettes du liquide odorant. La projection a lieu à peu près normalement à la surface du dos, et la limpidité parfaite du produit accuse nettement l'absence complète de toute matière excrémentitielle, signe évident de l'indépendance de l'organe vis-à-vis du tube digestif. L'anatomie fine de la région ne laisse aucun doute à ce sujet, PL. V, fig. 58, *pd*.

Dans la tribu des *Carabini*, le système musculaire du réservoir est particulièrement développé : aussi l'éjaculation est violente. Plus d'une fois, la liqueur acide nous a atteint à une distance de 20 à 30 centimètres. Chez les carabides de plus petite taille, le réservoir est moins puissant et parfois bilobé. Sa forme et son mode de raccordement avec le canal excréteur caractérisent certains genres.

A l'endroit où il s'atténue vers la sortie en un tube cylindrique, on voit se greffer latéralement un canal à parois très ouvragées, dont la longueur n'est nullement en rapport avec la taille de l'animal. C'est le canal collecteur. Long à peine de 6 mm. chez le *Procrustes*, le plus grand de nos carabides, il mesure de 1 à 2 1/2 cm. chez certaines espèces plus petites, notamment dans les genres *Anchomenus*, *Calathus*, *Dromius*, *Brachynus* et *Anisodactylus*.

L'appareil glandulaire proprement dit est constitué par une grappe, un rameau de petits granules blanchâtres, ronds ou filamenteux. Ce sont les lobes sécréteurs, les *pseudo-acini*<sup>(1)</sup>, d'où partent, pour se rejoindre plus loin, les ramifications dernières du canal collecteur. A ne tenir compte que des apparences grossières, on croirait retrouver le type de la *glande en grappe* des animaux supérieurs. En réalité, la structure cytologique est absolument différente. Ici, chaque granule présente un grand nombre de glandes unicellulaires ayant chacune un petit canal excréteur propre. Nous avons compté environ 200 granules sécréteurs chez le *Procrustes coriaceus* L., le roi de nos carabides; il n'en existe qu'un chez le minuscule *Dyschirius globosus* HERBST.

Sur le vivant, la grappe tapisse le rectum; on la reconnaît, au moyen de la loupe, à sa texture granuleuse. Dans le voisinage immédiat, entre l'intestin et le réservoir, le canal collecteur forme un tortillon plus ou moins enchevêtré avec les trachées et les lobules adipeux du cœlome.

Examinés soit à frais, soit après éclaircissement à la potasse ou au vert de méthyle acétique, les grains de la grappe montrent une constitution nettement radiée. La grande densité de leur partie centrale chez certains types permet d'entrevoir la difficulté d'en démêler le détail, même après coupe et avec les meilleurs objectifs.

Aussi commencerons-nous notre description par une espèce plus favorable, où les éléments anatomiques s'étalent à souhait. Cette espèce est l'*Omasus vulgaris* L. (*melanarius* DEJEAN).

L'architecture de la glande pygidienne des carabides, nous le verrons, est fort variable, sinon chez certains genres *bien définis*, du moins d'une tribu à une autre. Les différences portent tantôt sur les lobes sécrétants, tantôt sur le canal collecteur, tantôt sur les deux à la fois. Ce croisement capri-

(1) C'est M. GILSON qui nous a suggéré cette expression heureuse pour désigner, chez les carabides, les amas de glandes monocellulaires si semblables, à première vue, aux glandes aciniées typiques. Sans parler lui-même de *pseudo-acini*, il justifie pleinement la création d'un mot nouveau dans son ingénieuse interprétation de la glande odorante du *Blaps mortisaga*. — « La Cellule », t. V, 1888, p. 8.

cieux des caractères complique beaucoup la description comparée des espèces, et nous exposerait à des redites inutiles, si nous suivions pas à pas l'ordre des tribus proposé par les auteurs.

C'est pourquoi les chapitres suivants n'auront égard qu'aux *caractères cytologiques des pseudo-acini*. Généralement, le canal collecteur varie avec eux; mais il y a des exceptions. Elles seront signalées et discutées dans un chapitre spécial, où nous avons réuni quelques remarques au sujet de la classification des carabides.

Donc, après examen détaillé de la glande de l'*Omascus*, nous en rapprocherons immédiatement les espèces dont les *lobes sécréteurs* présentent à peu près la même structure cellulaire. Dans une suite de chapitres, nous procéderons de même pour quelques types bien caractérisés à notre point de vue, à savoir le *Brachynus crepitans* L., le *Calathus fulripes* GYLL., le *Carabus auratus* L., et le *Panagæus crux-major* L.

Suivront un essai embryologique au sujet des formes décrites et une contribution au classement des genres examinés. Enfin, un dernier chapitre sera consacré à la description de la *glande annexe*.

Mais auparavant nous voulons orienter le lecteur et lui fournir des points de repère, en consignait dans un tableau général accompagné de gravures, PL. I, FIG. 1 à 48, le sommaire de nos observations.

Nous y rangeons les 55 espèces examinées, suivant l'ordre proposé en 1881 par le Dr HORN de Philadelphie (1). Dans la *Troisième centurie des Matériaux pour la faune entomologique de la province de Brabant*, p. 25, notre habile entomologiste, PREUDHOMME DE BORRE, dit ce classement à la hauteur des progrès de la science; il le recommande aux collectionneurs comme le meilleur travail d'ensemble récent faisant autorité.

Ce tableau nous dispensera de trop multiplier les planches. Il permettra de comparer aisément les genres et les espèces, et de rechercher les transpositions qu'il faudrait y faire, si des observations ultérieures augmentaient dans le même sens les analogies ou les différences des types douteux.

Nous devons la possession et la détermination des espèces moins communes à l'infatigable obligeance de deux confrères et amis, les PP. J. PANTEL et F. GOOSSENS, S. J. Un entomologiste bien compétent, M. SEVERIN, aide-naturaliste au Musée royal d'histoire naturelle de Belgique, a bien voulu identifier, encore une fois après eux, les carabides et les dytiscides sur lesquels nous avons travaillé. Nous les prions tous les trois d'agréer nos sincères remerciements.

(1) HORN : Transactions of the American Entomological Society, IX, 1881.

# TABLEAU SYNOPTIQUE DES CARABIDES EXAMINÉS.

Norr. Voir à la fin du mémoire la Pl. I et l'explication correspondante.

NOMS DES ESPÈCES	Aspect de la glande et du canal collecteur	Taille de l'insecte en mm.	Longueur du can. collect. en mm.	Nombre approximatif des lobes sécréteurs
<b>SOUS-FAMILLE DES CARABINÆ.</b>				
<i>Tribu des Cychrini.</i>				
1. <i>Cychrus rostratus</i> L.	Fig. 1 et 1'.	10—18	5—6	50—60
<i>Tribu des Carabini.</i>				
2. <i>Trochustes coriaceus</i> L.	Fig. 2 et 2'.	33—35	6	200
3. <i>Carabus auratus</i> L.	Fig. 3 et 3'.	23—25	4—8	120
4. <i>Carabus granulatus</i> L.	Fig. 4 et 3'.	18—20	4	150
5. <i>Carabus cancellatus</i> Ill.		21—22	6—7	150
6. <i>Carabus monilis</i> Fabr.	Type 3 et 3'.	23—23	9—10	180
7. <i>Carabus catenulatus</i> Scop.		23	6	150
8. <i>Carabus purpurascens</i> Fabr.		25—28	8	180
9. <i>Carabus convexus</i> Fabr.	Fig. 9 et 3'.	15	4	80
10. <i>Carabus nemoralis</i> Muller.	Type 3 et 3'.	20—22	4	50
<i>Tribu des Loricérini.</i>				
11. <i>Loricera pulicornis</i> Fabr.	Fig. 11 et 11'. Grappe serrée.	8	1—2	20
<i>Tribu des Nebriini.</i>				
12. <i>Notiophilus palustris</i> Duftschm.	Type 13.	4—5 1/2	1	12
13. <i>Notiophilus biguttatus</i> Fabr.	Fig. 13.	4—5 1/2	1	10
14. <i>Leistus spinibarbis</i> Fabr.	Fig. 14.	8—9	2	40
15. <i>Nebria brevicollis</i> Fabr.	Fig. 15.	11—13	3	60
<i>Tribu des Scaritini.</i>				
16. <i>Dyschirius globosus</i> Herbst.	Fig. 16 et 16'. Acmus unique.	2—2 1/2	1 1/2	1
<b>SOUS-FAMILLE DES HARPALINÆ BISETOSÆ.</b>				
<i>Tribu des Panagæini.</i>				
17. <i>Panagæus cruz-major</i> L.	Fig. 17 et 17'. Grappe très lâche; acmi multitermes très allongés.	8—10	2	30
<i>Tribu des Bembidiini.</i>				
18. <i>Tachypus flavipes</i> L.	Type 19. Acmus inégaux.	4	1	5—7
19. <i>Bembidium bruxellense</i> Wesmael.	Fig. 19 et 19'. Grappe ramassée. Acmus ovales.	3—4	3—4	25
20. <i>Bembidium lampros</i> Herbst.		3—4	3—4	20
<i>Tribu des Pogonini.</i>				
21. <i>Trechus minutus</i> Fabr.	Type 37. Grappe lâche.	3 1/2	5	15
<i>Tribu des Pterostichini.</i>				
22. <i>Pœcilus punctulatus</i> Fabr.	Fig. 22 et 22'.	12—14	2—3	20
23. <i>Pœcilus cupreus</i> L.	Fig. 23 et 22'.	10—12	5	14
24. <i>Pœcilus dimidiatus</i> Ol.	Fig. 24 et 22'.	14	6	12
25. <i>Lagarus vernalis</i> Panzer.	Fig. 25 et 25'.	7—9	3	10
26. <i>Omaseus niger</i> Schaller.	Fig. 26 et 26'.	18	7	20—30

Canal collecteur simple, sans tube axial inclus.

Canal collecteur double, à tube axial inclus.

Grappe lâche

Grappe serrée.

Acmus plus ou moins soudés en rognon.

Acmus unique.

Acmus inégaux.

Grappe ramassée. Acmus ovales.

Grappe lâche.

Grappe assez trapue.

TABLEAU SYNOPTIQUE DES CARABIDES EXAMINÉS.

ISUITE

NOMS DES ESPÈCES		Aspect de la glande et du canal collecteur	Taille de l'insecte en mm.	Longueur du can. collect. en mm.	Nombre approximatif des lobes sécréteurs
27.	<i>Om. vulgaris</i> L. ( <i>melanarius</i> Dej.)	Fig. 27 et 26'.	18	3	18
28.	<i>Omaseus anthracinus</i> Ill.	Type 27.	10—11	2	16
29.	<i>Platysma oblongopunctatum</i> Fabr.	Fig. 29 et 29'.	11	4	16
30.	<i>Abax striola</i> Fabr.	Fig. 30 et 30'.	10	5	20—30
31.	<i>Abax ovalis</i> Duftschm.	Fig. 31 et 31'.	14—15	3	20
32.	<i>Amara plebeia</i> Gyll.	Fig. 32 et 32'.	6—6 1/2	6	10
33.	<i>Amara trivialis</i> Gyll.	Fig. 33 et 33'.	6—7	3	10
34.	<i>Amara familiaris</i> Duftschm.	Fig. 34 et 34'.	5—6 1/2	6	12
<i>Tribu des Licini.</i>					
35.	<i>Badister bipustulatus</i> Fabr.	Fig. 35 et 35'. Grappe lâche.	4—6	15—20	18
<i>Tribu des Platynini.</i>					
36.	<i>Calathus cisteloides</i> Ill.	Type 37.	10—12	20	36
37.	<i>Calathus fulvipes</i> Gyll.	Fig. 37 et 37'.	9—10	24—25	50
38.	<i>Calathus fuscus</i> Fabr.	Type 37.	10	20	30
39.	<i>An-homenus angusticollis</i> Fabr.	Type 42.	11—12	26	70
40.	<i>An-homenus prasinus</i> Thumb.	Fig. 40 et 40'.	8	10	12
41.	<i>An-homenus sexpunctatus</i> L.	Fig. 40 et 41'.	8—10	16	30
42.	<i>An-homenus parumpunctatus</i> Fabr.	Fig. 42 et 42'.	8—9	15	34
43.	<i>An-homenus viduus</i> Panzer.	Type 42.	9	15	28
<i>Tribu des Lebtini.</i>					
44.	<i>Lamprias chlorocephalus</i> Hoffm.	Fig. 44 et 44'.	5 1/2—7	12	37
45.	<i>Dromius quadrimaculatus</i> L.	Fig. 45 et 45'.	5—6	15	25
<b>SOUS-FAMILLE DES HARPALINÆ UNISetosÆ.</b>					
<i>Tribu des Brachynini.</i>					
46.	<i>Brachynus crepitans</i> L.	Fig. 46 et 46'. Acini tubulaires, non pedicelles, réunis en 2 ou 3 faisceaux.	7—10	20—25	30—40
<i>Tribu des Chlœnini.</i>					
47.	<i>Callistus lunatus</i> Fabr.	Fig. 47 et 47'.	6	2	16
48.	<i>Chlœnius vestitus</i> Payk.	Fig. 48 et 48'.	9—11	3	60
49.	<i>Chlœnius Schranki</i> Duftschm.	Fig. 49 et 49'.	12—14	2	20—30
50.	<i>Chlœnius nigricornis</i> Fabr.	Type 49.	11	4	25—30
51.	<i>Chlœnius velutinus</i> Duftschm.	Type 17. Fig. 51 et 51'. Grappe très lâche, acini mamilliformes allongés.	15	6	50
<i>Tribu des Zabrinini.</i>					
52.	<i>Zabrus gilbus</i> .	Fig. 52 et 52'. Grappe très trapue.	15	6	20
<i>Tribu des Harpalini.</i>					
53.	<i>Harpalus aeneus</i> Fabr.	Fig. 53 et 53'.	10—11	10	32
54.	<i>Diachromus germanus</i> L.	Fig. 54 et 54'.	7 1/2—8 1/2	12	28
55.	<i>Anisodactylus nemorivagus</i> Durtsh.	Fig. 55 et 55'.	7—8	15	69

Canal collecteur double, à tube axial inclus.

Canal collecteur double, à tube axial inclus.

Canal simple.



## CHAPITRE II.

Type de l'*Omaseus vulgaris* L. (*melanarius* DEJEAN).*Ensemble de la glande.*

Tandis que chez le *Procrustes* et les grands *Carabus* la glande compte un nombre considérable de grains, reliés au canal collecteur par les ramifications très déliées de son bout distal, les acini sont au nombre de 20 à peine chez l'*Omaseus*, PL. II, FIG. 1; le canal collecteur, beaucoup plus robuste, se ramifie peu, et il garde son diamètre jusqu'à l'entrée des boules. Sa longueur est de 4 à 5 mm. Le réservoir a deux lobes. Il importe d'examiner les lobes sécréteurs à frais et après fixation.

*Les lobes sécréteurs.*

L'acide acétique au vert de méthyle les éclaircit à souhait pour un premier examen d'ensemble. La calotte polaire porte une belle ramification de trachées; on y distingue un carrelage polygonal, marquant la base des cellules glandulaires. Dans le plan équatorial, ces cellules s'étalent suivant les rayons de l'acinus. Au même niveau, l'on voit sans peine que chaque grain de la grappe a une large cavité en communication directe avec le canal collecteur. Le vert de méthyle y révèle un tapis de petits noyaux plus avides de la matière colorante que les noyaux des grandes cellules radiales.

Nous avons réussi à déterminer la réduction de l'acide osmique dans cette cavité; elle paraît alors parsemée de points noirs aux croisements d'une sorte de réseau à mailles le plus souvent triangulaires; sa surface est noire et hérissée de pointes noires qui vont se perdre dans le tissu glandulaire. Ces pointes ne sont autre chose que les canalicules efférents des vésicules sécrétantes. Il en sera question plus loin. Quant au canal collecteur, il est formé de deux tubes emboîtés, portant des stries transversales qui, à première vue, sous un objectif faible, le feraient prendre pour une trachée.

Les coupes en séries à 5  $\mu$  nous ont seules mis à même d'analyser et d'interpréter tous ces détails de structure. LEYDIG a figuré un acinus éclairci à la potasse, PL. II, FIG. 2. Ni le dessin, ni le texte ne font soupçonner qu'il ait vu les vésicules.

La FIG. 3 donne une coupe équatoriale d'un acinus et de son canal collecteur. Elle fournit un exemple de la soudure assez fréquente de deux

acini, accusée par un élargissement et une dépression notables du grain glandulaire typiquement sphérique. Il est aisé d'y distinguer deux couches simples de cellules : l'une périphérique, la couche sécrétante; l'autre intérieure, la couche épithéliale.

*Les cellules sécrétantes.*

Ces cellules ont la forme de pyramides tronquées à section irrégulièrement polygonale, PL. II, FIG. 3 A et 4. Quand on examine à frais et avec un bon grossissement un lobe sécréteur entier, on est très surpris de trouver, dans chaque cellule et presque en contact, deux cercles qu'on prendrait aisément pour deux noyaux. L'un d'eux est le noyau véritable : nous y avons distingué, même sans coloration, le nucléole plus réfringent et les anses pelotonnées du boyau nucléinien. L'autre cercle est la coupe optique de la *vésicule sécrétante*, l'élément caractéristique des glandes que nous étudions. Il est aisé de s'en convaincre, car en abaissant graduellement l'objectif, l'observateur peut suivre, jusqu'à la cavité centrale de l'acinus, les canalicules brillants qui traversent les vésicules suivant l'axe, presque dans toute leur longueur.

Tous ces détails disparaissent sous l'action de la potasse caustique. Seuls les canalicules résistent; ils se montrent alors greffés sur la cuticule également réfractaire de la paroi interne, à laquelle ils forment une sorte de chevelure raide et dressée, PL. II, FIG. 5.

Pour bien saisir l'organisation du protoplasme, il est avantageux de consulter une coupe polaire, PL. II, FIG. 4. Il s'y dessine une orientation marquée du protoplasme, non autour du noyau, mais autour de la vésicule : les mailles du réseau se serrent sur son pourtour, découpant ainsi plus nettement une aréole claire, limitée par une membrane, où les bons objectifs définissent, parfois non sans peine, la disposition exclusivement radiale des trabécules. En section transversale, les limites de cette aréole ou, si l'on veut, de la vésicule sont donc très nettes : elles projettent, *suivant une même circonférence* normale à l'axe optique du microscope, un nombre de points proportionnel à l'épaisseur de la coupe. En section longitudinale, FIG. 3 A, il n'en est pas de même. C'est que les génératrices d'une surface cylindrique couchée ne se superposent en projection que pour les plans très voisins du plan médian parallèle au plan de projection. Au surplus, le protoplasme plus dense, et partant plus coloré, qui entoure la vésicule se superpose à la vésicule, du moins dans les coupes tangentes à sa surface. C'est pourquoi

les coupes équatoriales des acini présentent toujours des contours estompés, alors même que la même préparation, dans les coupes polaires voisines, offre des sections de vésicule comme faites à l'emporte-pièce. Il va de soi, que dans nos dessins nous avons tenu compte de ce fait, qui nous a dérouteré au commencement de nos recherches.

Le canalicule axial de la vésicule n'apparaît guère sur les coupes équatoriales; il n'apparaît pas davantage sur les coupes rasantes. Le fil canaliculé semble s'arrêter à mi-hauteur de la vésicule. Sur les glandes traitées à la potasse, on le trouve toujours ouvert à ce niveau et bordé par un bourrelet plus réfringent, PL. II, FIG. 5, PL. III, FIG. 24, 25. S'il se termine en cul-de-sac, ce que nous ne saurions garantir que pour le genre *Calathus*, le cœcum terminal est beaucoup moins résistant. La FIG. 29 donne à un grossissement de 1500 diamètres un fragment d'une coupe presque rasante de l'acinus du *Carabus auratus*. Le canalicule efférent n'y est pas visible; les rayons se perdent, dirait-on, vers le centre de la vésicule. Il faut en conclure ou bien qu'en ce point le liquide sécrété se déverse directement au dehors, ou bien qu'il doit y diffuser avec une facilité extrême à travers une membrane si délicate et si mince qu'elle échappe à l'observation et se détruit au contact des réactifs. Cette particularité est digne de remarque, car chez le *Dytiscus* nous aurons à décrire, comme élément homologue, une ampoule à paroi forte et particulièrement brillante. Les coupes plus centrales présentent toujours une section nette du canalicule comme point d'insertion des rayons vésiculaires.

Sur les coupes un peu grosses, mais bien transparentes, et mieux encore sur la glande entière éclaircie à l'acide acétique ou montée au baume après une faible coloration du protoplasme, on voit le canalicule s'insinuer entre les cellules épithéliales et s'ouvrir librement dans la cavité.

Nous voilà donc en présence d'un système complexe de glandes unicellulaires beaucoup plus différenciées que les cellules glandulaires des animaux supérieurs. Les trachées nombreuses qui se ramifient à la surface des acini ou les traversent de part en part dénotent une très grande activité fonctionnelle, PL. II, FIG. 4, PL. III, FIG. 26.

#### *Épithélium interne des lobes sécréteurs.*

La cavité des acini chez l'*Omasus* est limitée par un tapis de cellules petites, FIG. 3 A, ép, à noyau parfois contourné en fer à cheval et laissant entre elles des méats pour le passage des canalicules. Vu à plat sur les acini

éclaircis à la potasse, ce tapis a l'aspect d'un réseau assez dense avec, aux nœuds, les pores de décharge des vésicules sécrétantes, PL. II, FIG. 5, 3, D. Sur les coupes bien fixées, on aperçoit des appendices filiformes très courts et très fins, insérés sur la membrane et flottant librement dans le creux du lobe sécrétant.

*Canal collecteur.*

Pour comprendre la structure du canal collecteur, revenons un instant à la coupe équatoriale du lobe sécrétant et examinons ses rapports cytologiques avec le canal en question, FIG. 3 A, B. Cette coupe révèle la signification des petites cellules que nous verrons dans d'autres genres, notamment chez les *Carabus*, les *Calathus* et les *Anchomenus*, FIG. 15, 18, 26, ép, s'insinuer entre les cellules sécrétantes. Le passage graduel des cellules épithéliales aux cellules du canal collecteur y est évident. Un coup d'œil jeté sur nos dessins suffira pour l'établir.

A la sortie de Pacinus, les cellules de l'épithélium de revêtement interne, ép, deviennent plus grandes, presque cubiques; bientôt, dès le cinquième ou sixième rang, elles ont une tendance manifeste à s'aplatir. Le noyau se déplace vers la périphérie, tandis que du côté interne la membrane et le protoplasme s'étalent normalement à l'axe du tube. Les cellules juxtaposées sur une même circonférence se fusionnent, si bien qu'une coupe transversale bien droite, C, présente un disque hyalin homogène, dis, percé d'un trou central légèrement dentelé, qui n'est autre que la lumière du tube axial inclus, t. ax. Ce disque est bordé d'une zone mince de protoplasme granuleux avec trois, quatre ou cinq noyaux, suivant l'épaisseur de la coupe. Sur la surface externe du tube, on retrouve dans des dépressions linéaires la membrane de séparation des cellules.

En section longitudinale du canal collecteur B, les disques se renflent en tête de marteau au niveau du tube intérieur. Chez l'*Omasus*, nos coupes montrent toujours ces têtes indépendantes les unes des autres. Faut-il en conclure que, sur le vivant, il n'y a point de soudure entre elles et que par conséquent le tube interne, si apparent sur les préparations anatomiques, n'est pas fermé, n'existe point? Nous ne le pensons pas. Chez l'*Anchomenus sexpunctatus*, le *Lamprias chlorocephalus*, l'*Anisodactylus nemorivagus* et ailleurs, nous avons constaté sur les coupes, avec la plus grande netteté, la soudure axiale des disques et, chez cette dernière espèce, des plissements longitudinaux sur la coupe tangentielle du tube interne. De plus, quand

l'organe entier de l'*Omascus* a été traité au bleu carmin, le canal interne *continu* tranche par une teinte plus verdâtre sur le ton bleu de la préparation. Enfin, en disséquant l'organe frais sous le microscope, nous avons vu le liquide fixateur chasser devant lui à travers le tube axial des gouttelettes de la liqueur sécrétée ; jamais nous n'en avons trouvé de traces entre les disques, sinon dans les cas de rupture évidente. Les cellules discoïdes se rejoignent donc près de l'axe, d'un disque au suivant ; mais chez certaines espèces la soudure est faible, et le tube axial inclus très mince ne résiste pas aux traitements successifs de l'enrobage. C'est à cause de cela que la partie centrale du disque est légèrement lacérée sur les coupes transversales du canal et qu'on y voit de petits lambeaux hyalins, PL. II, FIG. 3, C. Il semble que l'espace circonscrit par les deux canaux emboîtés est rempli normalement de plasma ordinaire. Ni leurs parois, ni les disques qui s'y empilent ne trahissent une communication quelconque, soit avec la cavité générale, soit avec le tube interne, soit d'une loge à la suivante.

Les disques cuticulaires retiennent béant le canal collecteur de la glande. Ils ont donc un rôle analogue à celui de la spirale des trachées. On vient de voir, il est vrai, que leur signification histologique les en éloigne beaucoup. Tandis que le fil spiral des trachées est une *formation secondaire*, un produit de *sécrétion* de la membrane chitinogène enveloppante, les disques du canal collecteur sont des *formations primitives*, des cellules aplaties, capricieusement soudées par leur partie cuticulaire. Cela ressort de leur modification progressive à l'entrée des acini, chez l'*Omascus* et d'autres espèces à canal collecteur double. Les espèces à canal collecteur simple, où la partie hyaline des disques se réduit jusqu'à disparaître, nous en fourniront la preuve péremptoire.

L'absence complète, dans la sous-famille des *Carabinae* HORN, du tube axial avec les expansions cellulaires si tourmentées qu'il suppose démontre, ce semble, qu'au point de vue fonctionnel la différenciation si prononcée du canal collecteur était superflue. Maintes fois, nous avons vu le liquide glandulaire présenter dans la cavité du lobe sécréteur les mêmes caractères de limpidité, d'insolubilité, de réfringence, de fixité ou de volatilité.

- Les canaux efférents, disait DUROUR, ne sont point passifs en transmettant au réservoir le fluide sécrété. Leurs parois, dont les rides microscopiques annoncent la faculté contractile, exercent sur celui-ci une action qui, hâtant sa progression dans ses replis flexueux, perfectionne

aussi ses qualités (1). „ Nous n'avons aucun fait d'observation pour appuyer l'hypothèse d'un rôle actif du canal, dissimulée sous cette conception aussi fantaisiste que vague. Les opinions de LEYDIG au sujet du canal collecteur du *Brachynus crepilans* nous déterminent à en reporter la discussion au chapitre suivant.

#### *Réservoir.*

Ovoïde ou piriforme dans d'autres tribus, le réservoir grossièrement triangulaire présente chez l'*Omasus* et les types voisins une légère échancrure à sa grosse extrémité antérieure, qui semble bifurquée en deux culs-de-sac très courts. Il est à double paroi. La couche externe de fibres musculaires striées, circulaires, longitudinales et croisées, est relativement mince. Aussi notre espèce-type projette-t-elle son liquide avec peu de violence. A cet égard, la nature a mieux favorisé le genre *Carabus*. Le revêtement interne est membraneux, parsemé de petits noyaux. Nos préparations le montrent en continuité histologique avec le canal collecteur, dont il a la résistance et l'aspect hyalin après l'action de la potasse. Des plissements longitudinaux accusent une grande expansibilité. Ces plissements gagnent le canal de sortie et s'y écrasent en zig-zag dans une gaine musculaire jusqu'à l'affleurement de l'organe sur les bords latéraux du pygidium. L'insertion du canal collecteur a lieu toujours près du canal ejaculateur, à la base du réservoir; mais le point précis varie avec les espèces.

#### *Propria.*

LEYDIG figure, comme toujours, les diverses parties de la glande enveloppées de leur tunique péritonéale. Cette *propria* existe en effet. Sur les coupes, elle pourrait passer inaperçue, n'étaient quelques rares noyaux aplatis contre la surface des organes, surtout dans les angles, au voisinage de la soudure des acini avec le canal collecteur, PL. II, FIG. 3, A, np, ou de deux acini entre eux. Il nous est arrivé parfois de l'arracher avec les aiguilles dans la confection de nos préparations anatomiques. Pour la voir, rien de meilleur que de traiter la grappe entière sur porte-objets au vert de méthyle acétique.

(1) DUBOUR : Loc. cit., p. 14.

*Types voisins.*

Au type de l'*Omasus vulgaris*, nous rattachons les espèces suivantes, et pour la structure des lobes sécréteurs et pour celle du canal collecteur. PL. I, FIG. 19 à 34 :

*Bembidium bruxellense* WESMAEL.

*Bembidium lampros* HERBST.

*Pœcilus cupreus* L.

*Pœcilus punctulatus* FABR.

*Pœcilus dimidiatus* OL.

*Lagarus vernalis* PANZ.

*Omasus niger* SCHALL.

*Omasus anthracinus* ILL.

*Platysma oblongopunctatum* FABR.

*Amara plebeia* GYLL.

*Amara trivialis* GYLL.

*Amara familiaris* DUFTSCHM.

Chez les *Bembidium bruxellense* et *lampros*, FIG. 19, le canal collecteur ne se ramifie guère : il porte sur des tronçons très courts une vingtaine d'acini ovoïdes. On y voit les culs-de-sac en massue, PL. II, FIG. 17, tapissés par le tissu épithélial à petits noyaux. Ce feuillet est plus laminé que chez l'*Omasus*. Les cellules sécrétantes de la couche externe renferment une vésicule simple, allongée et contournant le noyau, en communication avec la cavité par un filament canaliculé.

Les *Omasus*, PL. I, FIG. 26, 28, et les *Pœcilus*, FIG. 22 à 24, reproduisent la forme typique presque exactement. Pourtant, les grains glandulaires des *Pœcilus* sont en général plus soufflés, moins nombreux, soudés parfois en feuille de trèfle, tantôt allongés, tantôt écrasés sur le pédicelle. Chez le *Platysma*, FIG. 29, la couche active et par suite les vésicules se raccourcissent notablement dans le sens radial. L'*Amara trivialis* a la même particularité. Dans le genre *Amara*, FIG. 32, deux, trois acini se fusionnent normalement et la cavité y prend un aspect digité caractéristique.

Le *Loricera pilicornis* FABR., FIG. 11, se range ici, à ne tenir compte que des lobes sécrétants; mais son canal collecteur est simple.

Enfin, l'organe odorifère du minuscule *Dyschirius globosus* HERBST, PL. I, FIG. 16 et PL. II, FIG. 16, se réduit à un seul acinus organisé à peu près comme celui de l'*Omasus*. Ici non plus ni disques, ni tube axial. C'est un trait d'union avec le type *Carabus*, dont il sera question plus loin.

## CHAPITRE III.

Type du *Brachynus crepitans* L.

## § I. Historique.

Les *Brachynus* tranchent sur les autres carabides par la faculté curieuse qu'ont les diverses espèces de projeter, avec crépitation et formation d'un petit nuage très visible, le produit de sécrétion de leurs glandes pygidiennes. On pouvait donc s'attendre à y rencontrer des particularités anatomiques et physiologiques intéressantes; aussi ce type a-t-il été déjà plusieurs fois décrit. Ce n'est pas à dire qu'il ait été bien étudié.

En 1826, LÉON DUFOUR figurait, dans les grandes lignes, l'organe de l'*Aptinus ballista* GERM. (*Brachynus displosor* DUFOUR) (1); KARSTEN, en 1848, celui du *Brachynus complanatus* FABR. (*Aptinus complanatus* DEJEAN) (2); LEYDIG, en 1859, celui du *Brachynus crepitans* L. (3).

Il y a lieu de reprendre leurs observations au point de vue cytologique et même, pensons-nous, au point de vue de la grosse anatomie de l'organe et de son fonctionnement.

A défaut des espèces étudiées par DUFOUR et KARSTEN, nous ne pouvons entreprendre ce travail critique que pour le mémoire de LEYDIG. Pourtant, il ressort du texte que ces trois naturalistes ont eu sous les yeux des formes analogues et, pour certains points, absolument semblables. C'est ce qui justifie les rapprochements que nous ferons.

Un naturaliste distingué, le P. PANTEL, déjà favorablement connu des lecteurs de « La Cellule », nous a gracieusement envoyé de France une trentaine de *Brachynus crepitans* vivants. Nous lui sommes donc redevable de toutes nos conclusions au sujet de ce type remarquable entre tous.

## § II. Anatomie.

*Ensemble de la glande.*

Chez le *Brachynus crepitans*, PL. II, FIG. 6, l'appareil glandulaire est pair. Chaque élément se compose d'une partie sécrétante, d'un canal collecteur et d'une poche en guise de réservoir. Sous ce rapport, pas de différence notable

(1) DUFOUR : Ann. des sciences natur., t. VIII, 1826, Pl. XIX, fig. 3, et p. 9.

(2) KARSTEN : Muller's Archiv, 1848, Pl. X, et p. 367.

(3) LEYDIG : Muller's Archiv, 1859, Pl. II, et p. 46.



avec la glande pygidienne des autres carabides. Il semblerait que, chez certains congénères, cette organisation se complique. D'après DUFOUR, les utricules sécrétantes de l'*Aptinus* - paraissent rangées comme les corollules d'une fleur composée et forment *trois* tiges distinctes, dont chacune porte *quatre* fleurs pédicellées (1) - ; et, s'il faut en croire MECKEL (2), chaque réservoir reçoit, chez la même espèce, *trois* canaux, dont chacun conduit à *cinq* glandes en grappe. KARSTEN (3) signale de même, chez le *Brachynus complanatus*, *douze* glandes en communication par plusieurs canaux ramifiés avec chaque réservoir collecteur. Les dessins, très vagues, permettent de croire que tous ces canaux débouchent par un tronc unique dans la poche de réserve. Sans doute, la dissection n'a pas été assez précise. En tout cas, nous n'avons rencontré nous-même chez aucun carabide cette multiplicité des troncs efférents et le *Brachynus crepitans* ne la présente certainement pas. On observe, il est vrai, chez lui une bifurcation très courte du grand canal tout contre les acini. Ceux-ci forment donc deux masses distinctes. Le genre *Brachynus* compte plus de 150 espèces connues. Qui sait si l'on n'y rencontrerait pas le démembrement progressif de l'appareil sécréteur et une augmentation corrélative des lobes actifs. On le croirait volontiers, les espèces plus grandes, telles que l'*Aptinus*, pouvant produire jusqu'à douze décharges consécutives, tandis qu'après la troisième ou la quatrième le *Brachynus* est épuisé.

#### *Lobes sécréteurs.*

La glande proprement dite est formée de pseudo-acini cylindriques, intestiniiformes et soudés, en ramification serrée, sur deux ou trois tronçons du canal collecteur. Leur longueur et leur arrangement sont très variables. Coupés transversalement, les acini, PL. II, FIG. 12, présentent, à s'y méprendre, la structure d'une coupe équatoriale des acini sphériques simples chez le *Carabus auratus*, PL. III, FIG. 27. Au centre, une lumière bordée par la couche épithéliale à petits noyaux : c'est la section du tube de drainage glandulaire. Il en part vers la périphérie des filaments canaliculés qui vont se perdre dans les vésicules piriformes radiées des cellules actives. En coupe longitudinale, le tube de drainage s'étale : il se ramifie plus ou moins suivant le niveau et l'orientation de la pièce. Notre dessin, PL. II, FIG. 11, est

(1) DUFOUR : Loc. cit., p. 8.

(2) MECKEL : Muller's Archiv, 1846, p. 17.

(3) KARSTEN : Muller's Archiv, 1848, p. 370 et Pl. X, fig. 1 et 2.

pris au confluent de plusieurs lobes. En effet, près de la sortie, ceux-ci se rejoignent en masse pour s'aboucher au canal collecteur. La FIG. 7 de la PL. II est empruntée à LEYDIG. En la comparant à la FIG. 11, le lecteur pourra juger par lui-même jusqu'à quel point l'auteur a saisi l'organisation que nous venons de décrire. Nous avouons ne pas comprendre les points et les aréoles dont est parsemé le lobe droit *a*, dessiné, suivant la légende, tel qu'on l'observe à frais, en mettant au point la surface de l'organe. Les aréoles seraient-elles les coupes optiques des cellules sécrétantes? Le texte semble le dire. En toute hypothèse, ce dessin s'écarte considérablement de la réalité; car les lobes sécréteurs, fouillés à frais au moyen d'un bon objectif, laissent voir à la surface un carrelage de cellules polygonales et, plus à l'intérieur, côte à côte dans chaque cellule la vésicule radiée avec son mince tube axial, et le noyau avec son nucléole et son peloton chromatophile. Les coupes prouvent qu'il n'en peut être autrement.

KARSTEN et LEYDIG ont entrevu les vésicules sans pouvoir les interpréter. Pour le premier, ce sont de petites vessies nageant « in einer körnigen Flüssigkeit », s'accolant au tube interne et déversant leur contenu soit par osmose, soit par simple écoulement à travers un pore de la membrane (1). Le second a trouvé le tube interne des lobes sécréteurs hérissé de filaments, PL. I, FIG. 7, *b*, après l'action de la potasse. Si on met l'œil au microscope au moment où le réactif arrive au contact de la glande, il apparaît, dit-il, tout autour de « l'intima » et entre les canalicules qui y débouchent une masse de « kernartigen Bildungen », qui persistent peu de temps pour disparaître finalement aussi (2).

Le même vague se retrouve dans le texte et dans les dessins à propos du *Carabus auratus* et du *Dytiscus marginalis*.

#### *Canal collecteur.*

L'aspect du canal collecteur *c* est mieux rendu par LEYDIG, abstraction faite de la fine structure cytologique. L'étranglement du canal près des lobes sécréteurs n'existe pas. Nous avons, dans nos coupes et parmi nos dessins, la configuration nette et précise de cette région. Elle rappelle le point d'insertion sur le pétiole des feuilles palminerves aux nervures rayonnantes. Si, malgré son intérêt, nous nous sommes abstenu de la reproduire,

(1) KARSTEN : Muller's Archiv, 1848, p. 368

(2) LEYDIG : Muller's Archiv, 1859, p. 47.

c'est qu'à la faible échelle de 420 diamètres elle aurait envahi le tiers d'une planche.

Le canal collecteur a plus du double de la taille de l'insecte ; il est entortillé dans le cœlome. Sa structure rappelle celle du canal de l'*Omaseus*, PL. II, FIG. 10 et 3 : on le comparerait volontiers à un radiateur cylindrique de nos calorifères à vapeur, auquel on aurait soudé une gaine extérieure enveloppante.

Ce sont des disques anhistes, percés d'une lumière centrale, maintenus à distance par la paroi cylindrique externe où se trouvent les noyaux, et par la paroi cylindrique anhiste du tube central. L'aplatissement excessif des cellules efface leurs membranes de séparation, surtout dans la partie cuticulaire interne. Mais, vu la continuité anatomique du tissu et le passage graduel des disques laminés du canal aux cellules à petits noyaux de l'épithélium interne, constatés chez le *Brachynus* comme chez l'*Omaseus*, il est impossible de considérer soit le corps des disques, soit le tube axial comme un produit de sécrétion.

DUFOUR signale déjà les deux tubes emboîtés. Le canal observé à la loupe simple paraissant nacré comme les vaisseaux aériens, il lui supposa d'abord une structure analogue à celle des trachées. Il dit s'être assuré depuis que les rides transversales ne sont que les rugosités d'un tissu contractile. Quant aux fines stries du tube interne, elles ne sont peut-être, à son avis, qu'une trachée sphéroïde (?) qui entoure celui-ci (1).

KARSTEN, que LEYDIG cite comme un maître pour les observations fines d'anatomie microscopique, pense, avec DUFOUR, que le canal collecteur participe à l'élaboration du liquide défensif. Pour lui, les loges discoïdes formant gaine autour du tube axial sont des cellules sécrétantes, aussi bien que les cellules de la partie ramifiée de la glande. Elles n'en diffèrent que par leur aspect plus hyalin et par leur fonctionnement : leurs produits se déversent dans le canal interne où elles débouchent (2).

Nous n'avons jamais observé ces pores de communication. D'ailleurs, d'après LEYDIG, l'auteur en question ne les admettait que pour avoir vu, lors de la dissection du *Brachynus*, l'air entrer dans les loges de la gaine externe, ce qui suppose des ouvertures naturelles. Cette conclusion ne résiste pas à la critique ; nous y reviendrons.

(1) DUFOUR : Loc. cit., p. 9.

(2) KARSTEN : Müller's Archiv, 1848, p. 369.

Déjà LEYDIG la rejetait; à son tour, il se trompera dans son interprétation de la structure du canal collecteur. Suivons pas à pas son exposé (1); comme lui, nous trouvons le problème intéressant. Le canal en question, PL. II, FIG. 7, c, dit-il, est formé de deux membranes: l'extérieure, moins visible parce qu'elle est plus molle, renferme quelques noyaux épars et correspond à la tunique péritonéale des trachées. La seconde est l'homologue de leur lame chitineuse. Dans la pensée de l'auteur, elle comprend et le canal interne, et nos disques, et la paroi interne du tube extérieur, en un mot tous les éléments brillants, nettement découpés, que la potasse respecte. Mais quelle est l'origine de cette organisation complexe? Comment ont pu se former les stries transversales et le tube axial inclus?

Voici, d'après LEYDIG, la solution du problème.

Le tube chitineux externe développe sur sa face interne un ruban qui descend en tire-bouchon et émet sur son bord de courtes expansions en bouton: - kurze geknöpfte Fortsätze -. Ces expansions se placent bout à bout et constituent le canal chitineux interne *apparent*, par le fait même que tout le canal extérieur se ramasse en tours de spire serrés. Donc, le second tube chitineux *apparent* inclus n'a pas de subsistance propre; il résulte de la sculpture interne et du raccourcissement spiralé du seul et unique tube chitineux externe (2). Si nous comprenons bien, c'est à la fois le jeu d'un ressort que l'on bande et celui d'un soufflet de chambre photographique que l'on replie.

L'explication est certes de nature à surprendre. LEYDIG s'efforce de la justifier par l'observation suivante.

Si au moyen d'une pince, dit-il, j'arrache prudemment les derniers segments abdominaux du *Brachynus*, le canal en question sort et se rompt d'ordinaire; l'air pénètre soit dans le tube interne seul, soit aussi dans le tube externe. J'étire maintenant le canal au moyen des aiguilles; l'étui péritonéal mou externe se détache et la membrane chitineuse, ramassée d'abord, s'étale en longueur portant manifestement à sa surface interne, en spire très étirée, le ruban bordé de boutons hyalins, PL. II, FIG. 8.

A diverses reprises, nous avons refait l'expérience de LEYDIG et étiré le canal collecteur *sous le cover*, avant fixation et dans la solution physiologique. Sa longueur d'environ 25 mm. et sa texture cuticulaire rendent cette

(1) LEYDIG: Muller's Archiv, 1859, p. 47-49.

(2) LEYDIG: Loc. cit., p. 48: « Das scheinbar eingeschlossene zweite Chitinrohr hat keineswegs eine Selbständigkeit, sondern kommt durch die innere Sculptur und spirale Verkürzung des » ausseren und einzigen Chitinrohres zu Stande. »

opération relativement aisée, pourvu que l'on saisisse les bouts du canal au moyen de tampons d'amadou.

Le canal se tend d'abord : ses éléments constitutants ont en effet une certaine élasticité. Si l'observation de LEYDIG était exacte, il faudrait évidemment que, *dès le premier effort de traction*, on vit sa spirale supposée se débander et une communication s'établir entre le tube axial et la gaine enveloppante, puisque le tube axial, dans son hypothèse, ne résulte que de *la simple juxtaposition des bourrelets antérieur et postérieur* de deux disques voisins. Or, tout au contraire, le tube axial, si mince soit-il, s'accroît mieux dans le canal tendu : sa paroi se projette dans le champ du microscope comme deux traits lithographiques exactement parallèles et d'une régularité parfaite.

Si l'on dépasse la limite d'élasticité, le tube axial se brise avec le fil spiralé qu'il porte; les disques se clivent par déchirure de leur partie périphérique non cuticulaire, où sont logés les noyaux, PL. II, FIG. 3, 10, et voilà le canal collecteur devenu comparable en tout point au soufflet d'une chambre photographique. Il est facile de s'imaginer qu'une traction exagérée va réduire le tube double à un tube simple. En effet, les têtes de marteau, visibles à la limite du tube axial, vont se porter à l'extérieur, écartés du reste par une distance double du rayon des disques. Avec les lambeaux du filament spiralé et les petites massues hyalines qui y restent attachées, elles constituent les membranes transversales *artificielles* du tube étiré, *toujours parallèles entre elles*, et donnent à l'ensemble, par leur espacement régulier, l'aspect d'une file de cellules végétales en tonnelet. Jamais, nous n'avons observé la spirale continue figurée par LEYDIG, PL. II, FIG. 8. Au surplus, la déformation décrite ne se produisait que sur des tronçons *limités* du canal collecteur, alors que dans l'hypothèse combattue, elle devrait se manifester *d'un bout à l'autre*, avec facilité et d'une façon absolument uniforme; toujours aussi les tronçons immédiatement voisins des disques étirés en tonnelet montraient le tube axial avec sa netteté typique.

Quoi qu'il en soit, cette méthode un peu brutale ne saurait suffire ici, et il faut de toute nécessité recourir à la méthode des coupes en séries.

Résumons les conclusions auxquelles nous sommes arrivé par cette voie et par l'observation du canal à frais :

1° Seule la paroi externe du canal collecteur contient des noyaux. Tous les éléments intérieurs dépendent donc cytologiquement des cellules de la paroi externe.

2° Ces cellules s'étalent non en spirale, mais en disques normalement à l'axe du canal; elles se fusionnent sans trace apparente de membranes de séparation. La partie axiale des disques est cuticulaire et hyaline : le protoplasme très réduit est confiné à la paroi externe.

3° Les disques vus de champ produisent la striation transversale et l'aspect nacré du canal. Ils ne sont pas toujours parallèles entre eux, mais se soudent parfois deux à deux sous un angle très aigu : de là quelques stries *obliques* éparses.

4° Les disques sont percés d'une grande lumière centrale sur le pourtour de laquelle leur tissu s'épaissit, s'étire en cylindre et se soude d'un disque au suivant, de manière à former un tube continu, hyalin, inclus.

5° Ce tube interne lui-même présente sur sa paroi un fil d'épaississement spiralé très semblable à celui des trachées; il porte aussi vers l'intérieur du tube des sortes de petites massues anhistes, libres, PL. II, FIG. 9 et 10, que LEYDIG plaçait dans l'épaisseur même de la paroi. Le *Brachynus* et le *Callistus lunatus* sont les seules espèces où nous ayons observé ce détail curieux, dont la signification nous échappe.

Nous pensons que l'explication de LEYDIG est encore en défaut parce qu'elle suppose au tissu en question une *contractilité* que nous ne lui avons pas reconnue. Aussi bien, le canal une fois étiré *jusqu'à rupture du canal interne* ne manifeste aucune tendance à reprendre sa forme première.

Par contre, le naturaliste allemand a le mérite d'avoir observé le premier que le tube interne n'a pas de *matrice*, c'est-à-dire de membrane chitino-gène propre, et qu'il dépend par conséquent des cellules du tube externe.

#### *Le réservoir.*

Comme les lobes sécréteurs et leur gros canal efférent, le réservoir est enveloppé d'une mince tunique péritonéale. Si les coupes ne la montrent guère, on la voit bien sur les préparations anatomiques traitées au vert de méthyle acétique.

L'organe a la forme d'une besace avec le côté convexe dirigé vers l'axe du corps et le côté concave en dehors. C'est au fond de la dépression que débouche le canal collecteur, PL. II, FIG. 6, B. Nous en concluons que le sac antérieur est l'homologue du réservoir chez les autres carabides, et que le sac postérieur est l'homologue du gros canal *cylindrique* éjaculateur. On le verra, le mode de projection du produit de la glande exigeait l'élargissement de la partie terminale du réservoir. Ce n'est du reste pas la seule particula-

rité anatomique du *Brachynus*. Dans les autres genres, les pores de sortie se trouvent *sur les bords latéraux* du pygidium, *assez loin de l'anus*; leur lumière est lisse. Dans le genre *Brachynus*, les sacs postérieurs débouchent *plus en arrière, au contact du sphincter rectal*, PL. II, FIG. 6, A. Leur ouverture porte une pièce cornée brunâtre, armée de soies raides, PL. II, FIG. 14. LEYDIG l'a signalée et nous pouvons confirmer son observation. On verra tout à l'heure l'importance de ces détails insignifiants en apparence.

La paroi du réservoir a une constitution non moins caractéristique. Elle est formée entre la *propria* et l'*intima* par un feuillet de fibres musculaires entrecroisées. Au dire de LEYDIG, cette musculature serait forte : *-eine starke quergestreifte Musculatur-*. Nous avons été fort surpris de lui trouver au contraire sur nos coupes une épaisseur d'une ou deux fibres à peine; et encore il y a des lacunes. Les préparations anatomiques montrent un réservoir *flasque*; pendant la dissection de l'organe, il s'affaisse à mesure qu'il se vide. Ailleurs, chez les *Carabus* surtout, les muscles sont remarquablement puissants et si épais que, pour monter l'organe dans le baume, il faut couper une partie du réservoir. La poche de réserve est donc incapable d'un grand effort de contraction; il importe de s'en souvenir, si l'on veut expliquer le fonctionnement si typique de la glande pygidienne chez le *Brachynus*.

L'*intima* est une tunique cuticulaire plissée et parsemée de noyaux aplatis; elle émet des brides qui relient les parois opposées, FIG. 13, apparemment pour augmenter la résistance aux pressions internes.

### § III. Physiologie.

#### *Liquide sécrété.*

Au point de vue physiologique, la partie sécrétante et le canal collecteur n'offrent rien de particulier. Le produit élaboré filtre à travers la vésicule intracellulaire jusque dans le filament canaliculé qui le déverse dans le tube de drainage. Il se refoule lui-même hors des lobes sécrétants par le tube axial du canal collecteur et s'accumule dans le réservoir jusqu'au moment de l'usage.

a) *Caractères physiques.* C'est un *liquide incolore, limpide*, à odeur faible, mais caractéristique. Il irrite légèrement la peau, et y fait des taches brunes, non douloureuses, pénétrantes, persistant pendant plusieurs jours malgré des lavages réitérés aux bases et aux acides.

Sa propriété la plus remarquable est sa grande volatilité : il bout à une température probablement inférieure à  $+ 15^{\circ}$  sous la pression ordinaire. Comme l'on pense bien, ce point d'ébullition approximatif n'a pas été déterminé par la méthode de la distillation à température invariable usitée en chimie ! Comment recueillir même quelques milligrammes d'un produit extrêmement volatil, dans un organe fort petit, chez un insecte rare, mesurant de 7 à 10 millimètres seulement ? Nous croyons pourtant notre thèse vraie, et nous allons entreprendre de la prouver d'une manière plus ou moins indirecte.

1. Quand on dissèque un *Brachynus* sous l'eau, rien d'extraordinaire ne s'observe, tant que la glande pygidienne est intacte ; mais que l'aiguille vienne à la léser en un point quelconque, aussitôt une effervescence se produit jusqu'à ce que l'organe se soit vidé. Ce fait nous explique une méprise de LEYDIG. D'après cet auteur, on peut, en dissociant le canal collecteur sur porte-objets, voir l'air extérieur entrer soit dans le tube axial seulement, soit en même temps dans la gaine externe. Nous avons repris son observation. Même sous le cover, au sein de la solution physiologique, on voit se former des bulles gazeuses au milieu du canal collecteur, alors qu'à droite et à gauche il y a du liquide. Dans ce cas, ce n'est certes pas l'air qui entre ! D'ailleurs, si le liquide du *Brachynus* n'a pas des propriétés spéciales, comment se fait-il qu'à la dissection le tube axial des tronçons du canal collecteur soit aussitôt envahi par un produit gazeux, tandis que, chez toutes les autres espèces examinées, ce même canal est et reste rempli de liquide, avant et après fixation ? Pourquoi n'y a-t-il pas, de part et d'autre, le même - appel d'air - ? C'est donc bien le produit de sécrétion lui-même, qui, à la faveur d'une diminution de pression par rupture de la paroi, se refoule en se volatilissant. Si, après tiraillement du canal, le gaz formé envahit aussi la gaine externe, c'est qu'ici, comme chez l'*Omascus*, les disques ne se souident que faiblement au niveau du canal interne. Le moindre effort mécanique les sépare. L'apparition de bulles gazeuses dans les loges discoïdes de la gaine n'a jamais lieu du reste que sur des tronçons très courts.

2. Une autre preuve de la volatilité du liquide défensif, c'est son passage subit à l'état gazeux au moment de la crépitation. Pourquoi cette vaporisation instantanée en masse chez un insecte à réservoir à *peine musclé*, alors que les *Carabus* avec leur poche si puissante ne lancent que des gouttelettes liquides ?

3. Un troisième argument absolument décisif, c'est que la crépitation peut être provoquée même chez un insecte mort depuis des heures. Il suffit



à cet effet de dégager et de presser *légèrement* au moyen d'une aiguille l'ouverture extérieure du réservoir.

4. Rappelons, en guise de quatrième argument, la structure si spéciale du réservoir.

5. Un liquide entre normalement en ébullition à la température pour laquelle la tension de sa vapeur est égale à la pression qu'il supporte. Partant de ce principe, on peut déterminer le point d'ébullition du liquide glandulaire du *Brachynus* en mesurant sa tension de vapeur et en notant la température pour laquelle elle fait équilibre à 760 mm. de mercure.

D'autre part, sous la pression atmosphérique, le point d'ébullition du liquide générateur d'une vapeur coïncide avec le point de liquéfaction de cette vapeur. Ce dernier s'observe aisément pour les liquides de volatilité moyenne.

Nous avons tenté ces deux méthodes. Malheureusement, la vapeur fournie par deux ou trois individus est insuffisante pour l'élimination des causes d'erreur multiples, inhérentes à toute détermination des constantes physiques d'un liquide volatil. Or, en entamant ce chapitre, il ne nous restait plus qu'une dizaine de *Brachynus* vivants, et encore fallait-il tenir des réserves pour d'autres essais. Voici le résultat de l'un d'eux : il nous paraît décisif.

Nous disséquons un *Brachynus* dans la solution physiologique à 0°, et, la glande étant bien mise à découvert, nous faisons arriver goutte à goutte de l'eau tiède. Tout en observant le thermomètre, nous pratiquons des ponctions à l'aiguille : l'organe est donc ouvert. Or, pendant les premiers temps, on n'observe aucun dégagement gazeux ; mais vers + 8° l'une ou l'autre bulle se forme et à + 9° la vaporisation est rapide jusqu'à épuisement. Au commencement de ce mémoire, nous avons parlé d'un point d'ébullition *voisin de* + 15°. L'observation précédente nous autorise à croire que ce chiffre est trop fort.

b) *Caractères chimiques.* Le liquide volatil de notre bombardier s'écarte par ses propriétés de tous les corps chimiques que nous connaissons. Le produit glandulaire des autres carabides rougit énergiquement le papier bleu de tournesol ; celui du *Brachynus* le rougit à peine. KARSTEN et DUFOUR l'assimilent à l'acide nitrique. Tout en rejetant ce rapprochement, nous avouons notre ignorance complète de sa nature. Est-ce un principe immédiat nouveau, bouillant à la température ordinaire et maintenu liquide par pression ? Est-ce un gaz dissous qui se dégage brusquement à l'air libre ? Nous opinons

plutôt pour la première hypothèse, vu la quantité minime de dissolvant qu'il y aurait dans la supposition contraire et la faible solubilité des gaz dont on peut raisonnablement supposer la présence habituelle en quantité relativement grande au sein d'un organisme animal. Il est certain d'autre part que le contenu de l'organe à +15° est liquide. KARSTEN supposait que le produit glandulaire se décompose à son contact avec l'air atmosphérique, qu'il absorbe de l'oxygène avec formation d'oxyde et d'acide nitriques (1). Nous avons entendu énoncer des hypothèses analogues par des personnes au courant de nos résultats. Aucune d'elles ne paraît probable.

Si la liqueur défensive s'altère en arrivant à l'air, l'altération est due soit à une oxydation ou à une hydratation au dépens de l'oxygène et de la vapeur d'eau atmosphériques, soit à une dislocation moléculaire par suite de la diminution de pression.

Or, les hydratations les plus violentes comme celles des anhydrides sulfurique et phosphorique, les hydratations combinées d'oxydation comme celles du potassium et du sodium sont très lentes à l'air par rapport à une décharge du *Brachynus*; la faible proportion de vapeur d'eau dans l'air fait qu'il n'en peut être autrement. D'autre part, toute oxydation dans l'atmosphère suppose l'afflux *successif* de nouvelles couches d'air, où l'oxygène ne figure que dans la proportion de 1/5. C'est pourquoi, à notre connaissance, aucune oxydation à l'air n'est instantanée et explosive, à moins que le corps oxydant et le corps oxydable se trouvent intimement mêlés, et qu'une cause quelconque les porte, au moins en un point, à leur température d'inflammation. Dans le cas présent, aucune de ces conditions n'est réalisée. L'hypothèse d'une oxydation doit être écartée d'un autre chef, car la volatilisation en masse du liquide glandulaire se fait en l'absence complète d'oxygène, à la dissection sous l'eau, dans les liquides fixateurs, sous le cover de préparations anatomiques. - Il suffit, pour observer le phénomène tout à son aise, dit KÜNCKEL D'HERCULAIS (2), de plonger un de ces insectes dans un flacon d'alcool; on entend alors une série de petites crépitations assez fortes, jusqu'à ce que notre artilleur condamné à mort, ayant épuisé sa poudre et ses forces, se rende et dépose les armes -. Cette observation est exacte. Comme on pouvait s'y attendre, la même chose se produit, quand l'insecte est maintenu dans l'eau ou dans le mercure à 60°. Dans l'un et l'autre cas, il se dégage un gaz insoluble dans l'eau et dans l'alcool. Il ne resterait donc qu'à

(1) KARSTEN : *Müller's Archiv*, 1848, p. 372

(2) BREHM : *Merveilles de la nature. Les Insectes*: p. 114.

supposer une décomposition moléculaire. Ce serait, à notre avis, superposer à notre hypothèse une autre hypothèse gratuite et inutile.

*Fonctionnement de la glande.*

Voici donc comment nous comprenons la projection du liquide défensif.

A la suite d'une excitation extérieure, l'animal dégaine les derniers anneaux de l'abdomen. Par le fait même, les ouvertures des glandes se trouvent à découvert. Il suffit alors que le sphincter obturateur se relâche, pour que le contenu liquide du réservoir s'échappe sous sa propre pression et se volatilise en masse. C'est en miniature ce qui se passe, quand on débouche une bombe d'anhydride sulfureux, de chlorure de méthyle ou de gaz carbonique liquéfiés, à cette différence près que la contraction de la tunique cuticulaire interne, des brides élastiques et de la paroi musculaire, si faible soit-elle, peut encore augmenter la force de projection. Les peignes chitineux de l'orifice servent à pulvériser plus vite la liqueur.

On le voit, l'anatomie du sac glandulaire est en corrélation étroite avec la nature et la destination du produit qu'il doit contenir. Tout concorde dans notre hypothèse.

Nous allons en trouver une nouvelle confirmation dans un fait extrêmement curieux, déjà observé par DUFOUR et resté jusqu'à présent sans explication.

Si on reçoit la décharge sur un papier blanc, on constate qu'elle laisse un résidu *fixe jaunâtre*. Or, au microscope, on voit le liquide glandulaire, *parfaitement limpide et incolore, se volatiliser sans résidu*. Et si, au moyen d'une pince, on serre le thorax d'un *Brachynus*, l'insecte recourbe l'arrière-train en arc sous le corps, à peu près comme font les fourmis, une crépitation se produit et d'ordinaire l'abdomen est souillé de matières jaunâtres. D'après nous, ce résidu fixe, ces matières sont les excréments. Le microscope démontre leur origine extraglandulaire et les identifie avec le contenu du rectum normalement coloré en jaune brun. Or donc, comme les réservoirs affleurent au-devant et au contact de l'anus, l'inflexion complète de l'abdomen en amène les ouvertures derrière le sphincter. Que dans cette attitude le liquide volatil se dégage tandis que le rectum se vide, le jet gazeux rase l'anus réduisant en poussière fine les excréments rejetés, mitraille d'un nouveau genre bien faite pour déconcerter l'agresseur le plus audacieux et le mieux armé.

Ces lignes étaient écrites, quand nous avons pu prendre connaissance du mémoire de DUFOUR sur *L. Aptinus displator*, la plus grande des espèces

européennes. Nous en extrayons un passage significatif qui corrobore notre opinion d'une manière inespérée.

« *L'Aptinus* pressé, inquieté, peut fournir dix ou douze décharges bien conditionnées; mais, après qu'il a été fatigué, l'explosion avec bruit n'a plus lieu, et, au lieu de fumée, *il ne peut plus répandre qu'une liqueur brune ou jaunâtre* qui se fige ou se concrète aussitôt sous la forme d'une légère croûte et qui, *observée immédiatement après son émission, laisse échapper des bulles d'air comme si elle fermentait*. L'insecte a la faculté de diriger sa fusée dans tous les sens, soit à raison de la mobilité particulière des derniers anneaux de l'abdomen qui ne sont points recouverts par les élytres, soit par le jeu des diverses pièces ou panneaux de la vulve extérieure. Aussi l'irrite-t-on en dessous du corps? il courbe en bas l'extrémité de son ventre et lance entre les pattes sa fusée caustique. Sent-il que c'est sur le corselet qu'on l'inquiète, il réfléchit l'anus en dessus et *la surface de ses élytres est bientôt saupoudrée d'une poussière jaunâtre déposée par le nubécule*<sup>(1)</sup> ».

Nous doutons que le *Brachynus*, aux élytres moins courts, puisse lancer sa mitraille dans toutes les directions. Très ordinairement, la fusée passe d'arrière en avant entre les pattes et sous le corps de l'insecte. Pour le reste, analogie parfaite entre l'observation de DUFOUR chez l'*Aptinus* et la nôtre. Si le naturaliste français a constaté que la liqueur jaunâtre épaisse fermentait, c'est qu'il s'y trouvait non de l'air, mais des gouttelettes microscopiques du liquide glandulaire rejetées avec le contenu du rectum et instantanément volatilisées. Quant à la poussière jaunâtre des élytres, elle s'identifie avec le dépôt que nous avons recueilli sur le papier ou sur les doigts, et observé sur la face ventrale du *Brachynus*. Vu l'absence de toute ouverture naturelle autre que la vulve, l'anus et les pores de la glande, notre explication paraît la seule possible.

#### § IV. Expériences de contrôle.

Poussons plus loin notre analyse.

Qu'observerait-on si on mettait une substance volatile bien connue dans des conditions analogues à celles où se trouve le produit volatil du *Brachynus*?

(1) DUFOUR — *Loc. cit.*, p. 12.

1. Dans un tube à boule effilée en pointe et munie d'un thermomètre, PL. I, FIG. 62, nous introduisons de l'éther sulfurique; puis, après avoir fermé la pointe du tube au moyen du doigt, nous portons le petit appareil dans de l'eau chauffée à des températures croissantes. Quand l'éther est au degré voulu, nous débouchons brusquement soit dans l'air, soit dans l'eau, et nous observons des phénomènes certainement comparables à ceux que présente le *Brachynus* vivant ou disséqué sous l'eau.

A + 10°, l'éther coule dans l'air; sous l'eau, il s'échappe du tube en petites gouttelettes *bien liquides*, qu'on voit monter à la surface. La tension de vapeur est seulement de 287 mm. de mercure d'après REGNAULT.

A + 20°, sous une tension de 423 mm., le liquide sort avec plus de violence, toujours, il est vrai, à l'état liquide.

Entre + 20° et + 34°, la tension de vapeur double à peu près, et la force de projection croît avec elle. Outre l'éther liquide, il se dégage sous l'eau *des bulles d'éther volatilisé* en quantité croissante. C'est la vaporisation qui s'active.

A + 34°,97 l'éther entre en ébullition sous une pression de 760 mm. Si on ouvre le tube à une température un peu supérieure, vers + 36°, la *vaporisation en masse* a lieu tant dans l'air que dans l'eau. Dans l'air, le jet est partiellement pulvérisé; il n'y a pas ici, pour le diviser, de peigne chitineux comme chez le *Brachynus*. Sous l'eau, l'éther gazéifié produit un remous considérable, et, dans les deux cas, on entend le bruit caractéristique d'une limonade qu'on débouche.

La tension de vapeur du liquide et la pression atmosphérique entrant ici seules en jeu, nul doute que les différents liquides volatils ne se comportent de la même façon au voisinage de leur température d'ébullition. Si donc la vaporisation de l'éther ne prend un caractère explosif et ne se produit sous l'eau qu'à une température voisine de + 35°, nous devons conclure qu'un liquide qui, à + 15°, se réduit en vapeur au sein de l'air ou donne lieu à une effervescence vive au sein de l'eau, quand la lésion des organes a supprimé la pression des parois élastiques du réservoir, nous devons conclure, disons-nous, que ce liquide a son point d'ébullition à une température plus basse peut-être, mais certainement pas plus élevée.

2. Nous avons dit déjà que si, aussitôt après dissection, on examine au microscope un tronçon de canal, on voit le contenu *liquide et hyalin* du tube axial faire place à des bulles gazeuses qui *prennent naissance* aux deux bouts et parfois au milieu du tronçon et finissent par l'envahir sur toute sa longueur. Établissons par comparaison les conditions de ce phénomène.

Soit sur la platine du microscope un tube en verre un peu écrasé en face de l'objectif. A droite, il communique par des tubes en caoutchouc munis de pinces-à-vis avec deux entonnoirs contenant l'un de l'eau à 0°, l'autre de l'eau chaude. A gauche, il est ouvert et terminé en bec à 6 ou 7 cm. de l'axe optique de l'instrument, de manière que l'eau s'écoule avec facilité. Un thermomètre de précision peut être glissé dans l'extrémité ouverte, de manière que la boule soit près de l'objectif. Après avoir fait passer un courant d'eau froide, nous introduisons dans le tube un tube capillaire en verre étiré, rempli d'éther et ouvert aux deux bouts, en ayant soin d'éviter toute bulle d'air capable de troubler l'observation. La fabrication du thermomètre à alcool donne tout le secret de cette manœuvre. Après la mise au point du tube capillaire et du thermomètre, nous faisons arriver goutte à goutte l'eau chaude : elle se mélange à l'eau froide et le thermomètre accuse une élévation lente et régulière de la température.

A + 34°, nous avons constaté, mais exceptionnellement, la formation de quelques bulles gazeuses isolées; à + 30°, les bulles se succèdent régulières et nombreuses; à + 37°, tout se dégage avec projection. Chez le *Brachynus*, les choses ne se passent pas avec cette violence, bien que nous ayons d'ordinaire observé le liquide glandulaire à une température supérieure de plusieurs degrés à sa température d'ébullition supposée. La raison en est que notre tube, si capillaire soit-il, a encore des dimensions énormes par rapport au tube axial du canal collecteur : or, l'on sait la résistance opposée par les parois ouvragées d'un tube infiniment mince à la circulation de bulles gazeuses au sein d'un liquide!

La signification de cette expérience n'échappera à personne. Si l'éther ne se volatilise en masse dans un tube capillaire qu'à une température supérieure à son point d'ébullition, il faut, semble-t-il, que le liquide glandulaire du *Brachynus* se comporte de même; et nous voilà ramené encore une fois à une température inférieure à + 15°.

#### § V. Réponse aux objections.

Notre hypothèse — pourquoi le dissimuler? — a soulevé déjà bien des objections. On nous a dit : si le liquide glandulaire bout entre + 9° et + 15°, il faut qu'en dessous de + 9°, le *Brachynus* ne puisse plus crépiter. — Comment l'insecte résisterait-il à une si forte pression interne, surtout par les fortes chaleurs de l'été? — Comment supporterait-il le refroidissement qu'entraînerait la vaporisation en masse de son produit glandulaire?

1. Pour répondre à la première objection, interrogeons d'abord les faits.

Inutile de soumettre l'animal aux températures très basses. Dans un tube refroidi par un mélange de sulfate de sodium et d'acide chlorhydrique, l'animal est aussitôt congelé, tué et rendu impropre à toute observation. Mais excitons un *Brachynus* placé depuis une heure dans un vase fermé au sein de la glace fondante. L'insecte dégaine et recourbe encore les derniers segments de l'abdomen. Dans une suite d'essais, c'était tout. Une fois pourtant, nous avons observé une crépitation, faible, il est vrai, chez un individu maintenu à 0° : il n'en faut pas davantage, ce semble, pour renverser notre théorie.

En réalité, même en dessous du point d'ébullition, la glande du *Brachynus* peut fonctionner. Consultons la table des tensions de vapeur de différents liquides d'après REGNAULT. L'éther bout à + 35°, ce qui veut dire qu'à cette température sa vapeur fait équilibre à 760 mm. de mercure, qu'elle a une pression d'une atmosphère. Or, à + 10°, elle équilibre encore 287 mm. de mercure, soit plus d'un tiers d'atmosphère. Sa vapeur est donc capable d'un effort mécanique à 25° en dessous du point d'ébullition. On en est convaincu, quand on a vu et entendu les flacons d'éther se déboucher spontanément dans un laboratoire légèrement surchauffé, mais encore bien en dessous + 35°. Et les chiffres de REGNAULT prouvent qu'on pourrait multiplier les exemples.

Nous en concluons que la vapeur d'un liquide dont le point d'ébullition est inférieur à + 15° peut avoir encore vers 0° une tension suffisante pour se refouler lui-même. Au surplus, nous ne nions pas absolument le rôle de la paroi musculaire et de la paroi cuticulaire du réservoir dans l'éjaculation du produit glandulaire. Ceux-là du moins ne nous en feront pas un grief, qui prétendent expliquer par leur seule élasticité le caractère explosif de la crépitation du *Brachynus*!

L'objection, au lieu de renverser notre thèse, la confirme : il en résulte que le point d'ébullition cherché est probablement plus voisin de + 9° que de + 15°.

2. Le fait de l'ébullition d'un liquide à + 9° n'implique pas l'existence d'une pression de quatre ou cinq atmosphères à la température maxima de la saison chaude. L'éther bout à + 35° avec une tension de vapeur de 760 mm. ; il faut le chauffer jusque vers + 54° pour atteindre une tension double ; sa vapeur équilibre 3 atmosphères vers + 70°, et, d'après les tables de REGNAULT, la même progression s'observe assez exactement pour les divers liquides très volatils. Le liquide du *Brachynus* serait donc à deux

atmosphères vers  $+ 30^{\circ}$ , à trois atmosphères vers  $+ 45^{\circ}$ . Or, il ressort de nos observations que la projection est sensiblement plus forte dans un milieu chaud; vraisemblablement la tension de vapeur du liquide y est pour quelque chose. Supposons maintenant qu'elle devienne gênante. *L'insecte a manifestement toute facilité pour la ramener dans les limites normales.*

Et fallût-il admettre une pression de plus de deux atmosphères, cette conséquence ne nous effraierait point. Sans doute, il serait difficile, pour les animaux du moins, d'invoquer, en faveur de notre thèse, des observations de pressions *internes* analogues, et c'est précisément ce qui en constitue l'intérêt; mais les botanistes ne nous apprennent-ils pas que la simple turgescence développe parfois dans les cellules végétales des pressions de 3, 7, 13 atmosphères (1)? La résistance aux pressions élevées est affaire d'organisation. Qu'on se rappelle l'expédition du *Challenger* (1873-1876), du *Travailleur* (1880) et du *Talisman* (1883). N'a-t-on pas capturé des poissons jusque par des fonds de 5300 m.? Même une pression extérieure de 530 atmosphères n'est donc pas un obstacle à la vie; seulement, l'adaptation de l'organisme aux conditions de milieu est de rigueur, et, sous ce rapport, on n'a jamais trouvé la nature en défaut. Les poissons que la drague ramène des grandes profondeurs périssent avant d'atteindre la surface où leurs corps arrivent considérablement déformés (2). Pourquoi les parois cuticulaires du réservoir et du canal collecteur du *Brachynus* et même les cellules sécrétantes ne pourraient-elles pas résister à des pressions de 2 ou 3 atmosphères, tout comme certaines cellules jeunes et peu incrustées des tissus végétaux?

Aussi bien les pulvérisateurs, que l'on actionne avec une poire en caoutchouc ou à la bouche, prouvent qu'il suffit, pour expliquer les projections explosives du *Brachynus*, d'admettre chez lui une pression supérieure de quelques millimètres de mercure à la pression atmosphérique.

3. Quant au refroidissement consécutif à la crépitation, il serait illogique d'emprunter un terme de comparaison à l'anhydride carbonique liquéfié qu'on débite actuellement, comme l'hydrogène et l'oxygène, dans des tubes en acier à des pressions atteignant 120 atmosphères. Si le froid produit est fonction de la chute de pression, quel doit être, en proportion, l'effet frigorifique de peut-être un ou deux milligrammes de liquide volatil passant

(1) VAN TIEGHEM : *Traité de botanique*, 1884, p. 601.

(2) DE LAPPARENT : *Traité de géologie*, 1893, p. 122.



brusquement de quatre, trois ou deux atmosphères à la pression d'une atmosphère? Si minime soit-il, cet effet est réel pourtant; mais, le corps de l'insecte n'y est pas intéressé d'une façon appréciable.

Dans la liquéfaction et la solidification de l'anhydride carbonique est-ce la bombe qui se refroidit? Nullement. Un abaissement de température se fait sentir tout au plus dans le tube de sortie, et la raison en est *qu'à cet endroit la chute de pression commence*. Le liquide comprimé en se volatilissant emprunte sa chaleur de vaporisation *au milieu ambiant et surtout à lui-même*. C'est pourquoi l'anhydride carbonique *se solidifie*, par la détente, sous forme d'une poussière blanche. Pour la même raison, sans doute, le nuage du *Brachynus* devient plus visible à 0°, bien qu'après avoir opéré à cette température, nous ayons trouvé une *trainée* d'excréments près de l'anus, et que, par conséquent, le produit glandulaire semble n'avoir plus eu une tension suffisante pour les pulvériser.

#### CHAPITRE IV.

### Type du *Calathus fulvipes* Gyll.

#### *Caractéristique du type.*

Revenons un instant à la FIG. 3 de la Pl. II, et rapprochons en la FIG. 15. Le passage théorique de l'une à l'autre est plus facile qu'on ne le croirait à première vue. Supposons que le creux de l'acinus chez l'*Omascus vulgaris*, FIG. 3, A, se réduise, et que les cellules du tapis de revêtement interne *ép*, au lieu de s'étaler tangentiellement, s'étirent suivant le rayon; nous aurons encore une structure cytologique équivalente qui se réalise chez le *Calathus fulvipes*, FIG. 15, et, avec des modifications accessoires, chez les espèces suivantes :

- Trechus minutus* FABR.
- Badister bipustulatus* FABR.
- Calathus cisteloides* ILL.
- Calathus fulvipes* GYLL.
- Calathus fuscus* FABR.
- Anchomenus angusticollis* FABR.
- Anchomenus prasinus* THUNB.
- Anchomenus sexpunctatus* L.
- Anchomenus parumpunctatus* FABR.

*Anchomenus viduus* (var. *mæstus* PANZER).

*Lamprias chlorocephalus* HOFFM.

*Dromius quadrimaculatus* L.

*Diachromus germanus* L.

*Anisodactylus nemorivagus* DUFTSCHIM.

*Abax striola* FABR.

*Abax ovalis* DUFTSCHIM.

*Zabrus gibbus* FABR.

*Harpalus æneus* FABR.

#### *Lobes sécréteurs de la forme type*

Chez le *Calathis fulvripes*, les disques du canal collecteur se réduisent près de l'entrée de l'acinus; le tube axial et le tube extérieur se confondent et leur paroi commune se renfle en boule parfois déprimée, criblée de petits trous, comme une pomme d'arrosoir, PL. II, FIG. 15. On y voit déboucher les filaments canaliculés efférents qui, après avoir traversé d'abord une zone plus hyaline cuticulaire, puis la zone des petits noyaux, vont drainer les vésicules intracellulaires de la zone sécrétante. Il nous paraît évident que les petits noyaux pressés autour de la pomme d'arrosoir correspondent aux cellules épithéliales, *ép*, qui tapissent la cavité des pseudo-acini de l'*Oma-seus*; car de petits noyaux identiques tapissent le canal collecteur du *Calathus* à sa naissance, établissant ainsi un trait d'union avec les noyaux blottis plus loin dans la paroi externe du double canal collecteur. Il y a donc encore une fois continuité du tissu épithélial, et, malgré la différence d'aspect, analogie parfaite avec les formes précédemment décrites.

Sur les coupes faites en hiver, les vésicules du *Calathus* sont fort minces, au point que nous nous sommes demandé d'abord si elles ne se réduisent pas à de simples canalicules dans un étui de protoplasme plus dense et légèrement rayonnant. Le traitement à la potasse à 1 o/o, les préparations faites en d'autres saisons et l'examen de l'organe frais ont levé tout doute à cet égard. Toujours est-il que, d'une manière générale, le sommeil hivernal et l'activité des mois plus chauds influent beaucoup sur l'état de la glande. Toutes nos meilleures coupes, celles où les vésicules sont plus épanouies et leur structure radiée plus apparente, sont empruntées à des insectes sacrifiés en été. D'énormes différences constatées sur des glandes de plusieurs individus, fixées simultanément, enrobées et coupées dans le même bloc, donnent lieu de croire qu'il y a encore d'autres causes de variations accidentelles.

*Types voisins.*

1. *Acini*. Deux particularités caractérisent le genre *Anchomenus*, PL. III, FIG. 18. C'est la chitination fort nette de la pomme d'arrosoir sur une zone d'une épaisseur d'environ le quart du rayon des pseudo-acini. Cette cuticule n'équivaut-elle pas au petit filament que l'on observe chez l'*Omascus* sur les cellules épithéliales de la cavité du lobe sécréteur, PL. II, FIG. 3, A, ép? La seconde particularité est la forme capricieuse des vésicules très apparentes sur certaines coupes équatoriales et mieux encore sur les coupes polaires rasantes, PL. III, FIG. 19. Déjà contournées dans la partie plus centrale des acini, elles émettent près de la périphérie des lobes irréguliers où il nous a été impossible de suivre le canalicule.

Chez le *Badister*, le *Lamprias*, le *Dromius*, le *Diachromus* et l'*Anisodactylus*, nous retrouvons le grain glandulaire du *Calathus* avec des différences secondaires sans intérêt.

Le *Harpalus* se distingue par un plus grand élargissement de la pomme d'arrosoir.

A voir la forme extérieure de l'*Abax striola*, on s'attendrait à lui trouver le type glandulaire de l'*Omascus*, PL. II, FIG. 3. Ces deux espèces sont si voisines en apparence, que LEYDIG les a confondues, ainsi que nous en avons la preuve dans les FIG. 2, 3 et 21 des planches II et III (voir l'explication des planches). Or, le genre *Abax* se rattache plutôt au *Calathus* par la forme des acini. En effet, le canal collecteur s'y termine par un cul-de-sac arrondi, à cuticule criblée de trous à la façon d'une pomme d'arrosoir. Encore tranche-t-il sur ce type par la grandeur des lobes sécréteurs, des cellules actives et des vésicules, PL. III, FIG. 21.

Voilà donc un genre aux affinités douteuses, à ne tenir compte que de la glande pygidienne. Nous allons en rencontrer d'autres et il n'y a pas lieu d'en être surpris, puisque l'on connaît 8500 espèces de carabides répartis en 613 genres et que par suite notre étude comparée, si étendue soit-elle, offre d'immenses lacunes.

Le *Zabrus gibbus* FABR. est une de ces formes embarrassantes. BEDEL range les Zabrinini entre les Harpalini et les Pterostichini. Nous lui trouvons une glande pygidienne typique par ses formes massives; le canal collecteur double et gros rappelle l'*Omascus*. Dans les acini, la pomme d'arrosoir s'écrase sur le canal collecteur et s'étale latéralement comme un chapeau de champignon.

2. *Canal collecteur.* Sauf chez l'*Abax*, le *Zabrus* et le *Harpalus*, le canal collecteur se distingue dans ce groupe par sa longueur exagérée. Celui du *Calathus* dépasse le double de la taille de l'insecte, PL. I, FIG. 35 à 55. De même que celui de l'*Anisodactylus* et du *Diachromus*, il garde le même diamètre jusqu'à sa soudure aux acini, PL. II, FIG. 15. Dans leur voisinage, le canal devient brusquement beaucoup plus mince et d'une structure plus simple chez le *Badister*, l'*Anchomenus*, le *Dromius* et le *Lamprias*, PL. III, FIG. 18. Nos dessins rendent cette particularité; ils mettent aussi en évidence les principales variations cytologiques du canal.

L'*Anchomenus*, FIG. 18, présente des disques simples comme l'*Omasus*; seulement les noyaux sont beaucoup plus rares. Chaque cellule a donc pris une forme bien plus compliquée, un ou plusieurs disques entiers devant forcément se trouver sous la dépendance d'un seul noyau. La coupe transversale du canal de l'*Anisodactylus* porte jusque trois noyaux, FIG. 22, *b*; les stries rayonnantes autour de la lumière centrale y sont fort remarquables; elles reflètent la structure extrêmement compliquée des disques. Près du tube axial, les disques se clivent en plusieurs feuillets qui, dans une coupe longitudinale, s'étalent en éventail, FIG. 22, *a*, se plissent dans leur propre plan et se fusionnent avec le tube interne très plissé lui aussi. De là un aspect caractéristique qui dérouterait, si des types plus simples, comme le *Calathus* et l'*Anchomenus*, ne fournissaient tous les intermédiaires.

Dans cette dernière espèce, nous trouvons près des acini, FIG. 18, le passage du canal double au *canal simple sans tube inclus*, la forme normale chez les genres dont il nous reste à traiter.

## CHAPITRE V.

### Type du *Carabus auratus* L.

#### § I. Anatomie.

##### *Caractéristique du type.*

C'est par cette espèce, de toutes la plus commune, que nous avons entamé l'étude des glandes pygidiennes chez les carabides. Impossible d'abord d'interpréter les coupes des FIG. 26 et 28 : la signification des petits noyaux nous échappait. Elle nous a paru claire le jour où nous avons étudié l'*Omasus*.

Supposons que le grand creux central des lobes sécréteurs de ce carabide, PL. II, FIG. 3, A, se réduise et qu'à sa place apparaissent sur les ramifications du canal collecteur deux, trois, quatre bourgeons minces, irréguliers, pointus, hérissés de filaments canaliculés à la façon d'autant de petits goupillons; nous aurons une image assez exacte de la structure des pseudo-acini dans le type *Carabus*, telle qu'on l'observe sur la glande éclaircie à la potasse, PL. III, FIG. 24. Dans cette déformation imaginée à plaisir, les cellules épithéliales à petits noyaux, PL. II, FIG. 3, A, ép, vrais satellites des canalicules efférents, sont entraînées vers la périphérie. Elles s'écrasent et se groupent sans limites nettes entre les cellules sécrétantes, PL. III, FIG. 26; mais celui qui a compris le type de l'*Omascus* et celui du *Calathus* pourrait d'une main assez sûre tracer à chacune son aire propre. Nous avons été surpris d'en trouver parfois assez près de la surface des acini. Cette métamorphose du lobe sécréteur avec glissement et chevauchement des cellules sécrétantes est une indication au sujet de leur différenciation embryologique. Nous aurons à y revenir dans un chapitre spécial.

Rétrécie pendant l'hiver, la vésicule est fort belle durant la belle saison chez le *Carabus auratus*. Nous avons quelques préparations anatomiques montées dans le baume et bien transparentes, où elles semblent envahir tout l'acinus, tant elles se pressent les unes contre les autres en refoulant les autres éléments de la cellule. L'examen de l'organe frais nous a prouvé que cet aspect n'est pas dû à une altération. Toutefois, à une même époque de l'année, il y a de grandes différences individuelles.

Les FIG. 26, 27 et 28 reproduisent des coupes d'acini empruntées à un individu fixé au sublimé nitro-osmique.

La première est médiane et passe par le canal collecteur; la seconde est perpendiculaire à ce canal; la troisième presque rasante. Nous avons dessiné à un grossissement d'environ 1500 diamètres une cellule empruntée à cette dernière coupe; on y voit le noyau et une section transversale de la vésicule. Le noyau est finement réticulé et renferme, outre un peloton nucléinien en boyau étranglé, un ou deux nucléoles plastiniens moins chromatophiles. Le protoplasme assez granuleux ordonne ses trabécules autour de la poche sécrétante et les filaments se continuent par delà la membrane avec les rayons de la vésicule. Si le filament canaliculé n'est pas marqué au centre, c'est que la coupe passe dans la région des noyaux. Or, à ce niveau les canalicules sont peu ou pas chitinisés, FIG. 24.

Quant au canal collecteur, il présente une structure presque identique

en dehors de la grappe, FIG. 30, et dans le corps des lobes sécrétants, FIG. 26; seulement son diamètre diminue régulièrement du tronc principal aux dernières ramifications. Il n'y a plus ici *deux* tubes concentriques; aussi pour maintenir notre comparaison avec un radiateur de calorique, nous devons dire que les disques sont maintenant à l'intérieur du tube retourné, empiétant plus ou moins sur la lumière du canal. En coupe longitudinale, on a à peu près l'apparence d'une trachée avec sa membrane chitinogène à noyaux, sa lame chitineuse interne et son fil spiral, le tout plus épais et moins régulier. Le bourrelet interne ne forme pas une vraie spirale et il est entrecoupé de lamelles plissées, PL. I, FIG. 3'. La présence *exclusive* des noyaux dans la paroi prouve qu'il n'y a encore ici qu'*un* feuillet cylindrique de cellules plus ou moins laminées, à relief cuticulaire sur leur face interne.

LEYDIG ne s'était formé qu'une idée imparfaite de cette organisation; la potasse gonflait outre mesure les éléments cytologiques qu'il avait sous les yeux, PL. III, FIG. 31. Dans les lobes sécréteurs, il n'a pas su reconnaître à l'intérieur de chaque cellule le noyau et la vésicule sécrétante. Ses dessins représentent les canalicules ouverts, et rien ne fait soupçonner qu'il ait entrevu comment ils se terminent au sein du protoplasme (1).

#### *Types voisins.*

L'architecture *fondamentale* de la glande défensive du *Carabus auratus* se retrouve dans les espèces suivantes :

- Cychrus rostratus* L.
- Procrustes coriaceus* L.
- Carabus granulatus* L.
- Carabus cancellatus* ILL.
- Carabus monilis* FABR.
- Carabus catenulatus* SCOP.
- Carabus purpurascens* FABR.
- Carabus convexus* FABR.
- Carabus nemoralis* MÜLLER.
- Notiophilus palustris* DUFTSCHM.
- Notiophilus biguttatus* FABR.
- Leistus spinibarbis* FABR.
- Nebria brevicollis* FABR.

(1) LEYDIG : Müller's Archiv, 1859. p. 50, et Pl. II, fig. 13.

1. *Carabini et Cychnini.*

Chez les neuf premières espèces citées, la glande forme une magnifique grappe, très ramifiée, avec un nombre de *pseudo-acini* proportionné à la taille de l'animal. Les FIG. 1—9 de la PL. I en donnent un grossier croquis; les FIG. 26, 27, 28, 32, 33 de la PL. III ont été tracées à un grossissement uniforme de 420 diamètres : elles permettent donc de juger de la grandeur relative des grains de la grappe.

Ces grains sont plus volumineux chez le *Cychnus*, FIG. 33, et les *Carabus*, FIG. 28, que chez le *Procrustes*, FIG. 32, et ils comptent un bien plus grand nombre de cellules. Chez les *Carabus* et surtout chez le *Procrustes*, les acini ont une grande tendance à se souder. Leur texture fine ne présente pas de différences importantes.

La structure radiée des vésicules chez les carabides n'est pas facile à constater, tant leurs dimensions sont réduites et leurs trabécules rayonnantes serrées. Nous l'avons vue pour la première fois avec évidence sur les lobes sécréteurs de *Cychnus*, FIG. 33, fixés à la date du 26 juin, au moyen de la solution mercuro-nitrique et colorés avant enrobage au carmin de MAYER. Nous avons cru quelque temps avoir affaire à une espèce privilégiée : l'examen de la glande du *Cychnus* capturé sous la mousse en hiver nous a détrompé : elle présentait des vésicules atrophiées, réduites presque au canalicule efférent.

L'indication était précieuse : elle permettait de conclure à une structure radiée chez les espèces que nous ne trouvions qu'assoupies en terre durant la mauvaise saison. Il n'a pas fallu toutefois nous contenter de cette induction justifiée, ce nous semble, par des observations analogues nombreuses. Car, en forçant dans la solution fixatrice au sublimé la proportion d'acide nitrique, nous avons réussi à provoquer un gonflement artificiel fort utile pour les types douteux. Au point de vue esthétique, les objets perdent à ce traitement : souvent, d'ordinaire même, les vésicules fortement soufflées crèvent; mais il en reste toujours quelques-unes plus ou moins intactes avec des trabécules radiales distendues. La constance de leur orientation prouve que la structure vraie est simplement masquée par une contraction et une atrophie temporaires dues au sommeil hivernal.

Le *Procrustes* et tous les *Carabus* ont un canal excréteur parfaitement semblable à celui du carabe doré, sauf certaines striations, certains plissements très accessoires, visibles seulement dans le canal examiné en entier, PL. I, FIG. 1', 2', 3'. Le *Cychnus* a des bourrelets, des disques un peu plus

envahissants; malgré ce rétrécissement de la lumière du tube, il n'y a pas trace de tube axial inclus.

Chez tous les Carabini, le réservoir ovoïde se distingue par l'épaisseur de la paroi musculaire.

## 2. *Nebriini*.

Au point de vue cytologique, il faut ranger ici le *Nebria brevicollis* et le *Leistus spinibarbis*. L'un et l'autre ont la même cellule glandulaire que le *Procrustes*. Seulement, les acini se pressent les uns contre les autres jusqu'à se souder partiellement en une masse globuleuse. PL. I, FIG. 14, 15, ou réniforme. Les coupes révèlent cette anatomie. A l'intérieur du massif glandulaire, on voit les canaux à parois hyalines lisses raccorder plusieurs goupillons entre eux ou avec le canal collecteur.

Les anastomoses de cette sorte deviennent si nombreuses dans le genre *Notiophilus* que les grains glandulaires ne sont plus qu'indiqués à la surface de l'organe. De là l'apparence parfaite d'un rein que DUFOUR signale déjà chez l'*Omophron* et le *Blethisa* (1). En fusionnant diverses coupes successives, nous avons indiqué dans la FIG. 36, PL. III, la ramification du canal de drainage.

Malgré leur aspect si caractéristique, les lobes sécréteurs n'offrent aucune autre particularité, sinon le passage graduel de l'épithélium interne à petits noyaux aux cellules du canal.

Par contre, le canal collecteur est intéressant : il tend à n'être plus qu'un feuillet de cellules polygonales enroulé en cylindre comme chez le *Panagæus crux-major*, PL. III, FIG. 38, a. A cet effet, les disques se dissolvent en quelque sorte dans leur plan, en ce sens que les cellules de la paroi, fusionnées chez le *Carabus*, apparaissent, dans leur individualité, bien distinctes de leurs voisines. Chez le *Nebria*, on trouve encore, il est vrai, une protubérance mousse sur la face interne des cellules; mais dans le *Notiophilus* et ailleurs, cette ébauche des bourrelets discoïdes se réduit jusqu'à disparaître.

## § II. Remarques sur les observations de BORDAS.

Les premières feuilles de ce mémoire étaient déjà tirées et la rédaction de ce chapitre finie, quand nous avons rencontré dans les *Comptes*

(1) DUFOUR : Annales des sciences naturelles, 1826. p. 7.



rendus du 23 janvier 1899 (p. 288) une note de BORDAS, intitulée *Recherches sur les glandes anales des Carabidae*. Dans notre seconde partie, nous aurons à parler d'une note antérieure sur les glandes pygidiennes des dytiscides.

Condensons ici, sous forme de corollaire, notre analyse critique de la première en date.

Une remarque d'abord au point de vue historique. LEYDIG a publié en 1859 dans les « Archives de MÜLLER » une étude sur les glandes défensives du *Brachynus crepitans*, du *Procrustes coriaceus* et de l'*Omasus vulgaris*, que, d'après notre étude cytologique, il a mal déterminé sous le nom d'*Abax parallelus*.

Le lecteur peut voir reproduites dans nos planches les figures du naturaliste allemand, PL. II et III, FIG. 2, 7, 31, et y retrouver les détails signalés par BORDAS, à part ceux qui regardent le réservoir et le canal excréteur — le texte seul les mentionne —, à part naturellement aussi ceux dont un examen microscopique soigné permet de révoquer en doute la réalité.

BORDAS ne parle guère que du *Carabus nemoralis*. Nous avons jugé à propos de ne décrire que le *Carabus auratus*; ce qu'on dit de l'un, on peut le dire de l'autre, à tel point la structure même fine de la glande pygidiennne est identique. Nos préparations en fournissent la preuve palpable.

Cela étant, nous constatons que l'auteur de la note semble n'avoir pas entrevu l'organisation si typique des pseudo-acini chez les *Carabus*, quand il se borne à dire : « Chaque lobe sécréteur, entouré d'une membrane externe, est constitué par une série de petits tubes qui vont converger vers un réservoir central d'où part le canalicule excréteur » (entendez : le cul-de-sac d'où part une branche du canal collecteur).

LEYDIG a déjà écrit et figuré cela, après un examen rapide à la potasse. Nous avons vainement cherché dans la note de BORDAS quelques mots sur la signification cytologique de ces tubes. L'auteur paraît ignorer leur nature intracellulaire et laisse donc la question au point où elle en était il y a quarante ans.

Notre surprise est allée croissant à la lecture du paragraphe relatif au canal qui relie la partie sécrétante au réservoir :

- Ses parois sont *épaisses* et comprennent, outre une mince membrane „ externe, deux assises musculaires, dont l'externe, composée de faisceaux „ circulaires est de beaucoup la plus épaisse. Ces divers faisceaux sont disposés par bandes concentriques, simulant assez nettement l'apparence que

- *présentent les anneaux chitineux spiralés des trachées. L'épithélium interne - est constitué par une seule couche de cellules aplaties -*.

Sauf le rapprochement, d'ailleurs discutable, du canal collecteur avec les trachées des insectes, chaque mot exprime une erreur. Il n'y a pas trace de fibres musculaires dans ces canaux formés exclusivement d'un épithélium et d'une cuticule à détails plus ou moins complexes suivant les espèces.

Le réservoir, d'observation plus facile, a été bien décrit. Mais, dans le paragraphe relatif au *conduit excréteur*, qui va du réservoir à la surface du corps, nous rencontrons encore plusieurs points auxquels il nous est impossible de souscrire. Nous transcrivons :

" A sa partie terminale, on constate *la présence d'une sorte d'ampoule* .  
- *se continuant par un tube très court. Ce dernier va s'ouvrir dans le*  
.. *cloaque, au fond d'une petite dépression de la paroi interne de la plaque*  
.. *dorso-postérieure abdominale.... Des parois latérales externes de la ré-*  
.. *vésicule partent deux faisceaux musculaires. dont les contractions facilitent*  
.. *les dilatations de cette dernière et du sphincter anal pour permettre au*  
.. *liquide, lancé brusquement par le réceptacle, de franchir sans encombre*  
.. *l'orifice terminal et d'être expulsé au dehors -*.

Nous avons disséqué des centaines de carabides; nous pouvons produire, pour une cinquantaine d'espèces, la glande pygidienne intacte, avec les lobes sécréteurs, le canal collecteur et le réservoir, et, pour plusieurs, les pores d'affleurement à *la surface du corps* avec le canal éjaculateur en place. En présence des faits que nous avons sous les yeux, nous maintenons catégoriquement les trois propositions suivantes :

1. La glande pygidienne n'a aucun rapport avec le cloaque. Elle débouche directement au dehors, *sur les bords du pygidium*, à environ 2 mm. à droite et à gauche de la ligne médiane chez les grands *Carabus*, et un peu en avant du sphincter anal chez les *Brachynus*.

2. La « vésicule », c'est-à-dire la partie renflée du réservoir, flotte *librement* dans la cavité générale, abstraction faite des ramifications trachéennes et peut-être de quelques fins cordons nerveux. *De sa surface il ne se détache pas trace de faisceaux musculaires*. Que faudra-t-il donc penser de leur rôle si ingénieusement combiné avec celui du réservoir et du sphincter anal? Aussi bien l'insecte n'en aurait que faire. Chez les *Carabus*, la paroi musculaire de la poche glandulaire est assez forte pour la projection de la gouttelette microscopique qu'on leur voit expulser. Disons-le en passant.

Nous avons lieu de croire que cette paroi a des centres d'innervation spéciaux, car, après l'avoir détachée du corps lors d'une dissection dans la solution physiologique, nous l'avons vue à la loupe se contracter, pendant quelques secondes, d'une manière rythmique et saccadée, avec expulsion successive du liquide glandulaire, sous la forme de petits globules odorants, huileux, insolubles dans l'eau.

3. Le conduit excréteur des *Carabus* reste assez régulièrement cylindrique sans ampoule, depuis le réservoir jusque près du pore de sortie. Mais, dans le voisinage de ce dernier, il reçoit un faisceau de filaments canaliculés, les tubes efférents d'un amas de glandes unicellulaires magnifiques, dont BORDAS n'a pas soupçonné la présence. Il en sera question au chapitre IX.

## CHAPITRE VI.

### Type du *Panagæus crux-major* L.

#### § I. Anatomie.

##### *Ensemble de la glande.*

Par la physionomie de son appareil odorifère, le *Panagæus crux-major* est un type absolument aberrant parmi les carabides indigènes que nous avons examinés, PL. I, FIG. 17. Nous y trouvons néanmoins encore, de part et d'autre du rectum, la glande, le canal collecteur et le réservoir. Celui-ci a un volume relativement considérable; la partie sécrétante au contraire est filamenteuse et délicate, au point qu'on ne la distingue guère qu'au microscope. Il nous a fallu la disséquer avec des crins, plus élastiques que l'aiguille et surtout moins rudes. Les acini affectent une forme cylindrique, allongée; on en compte de vingt à trente. Plusieurs portent des tronçons latéraux. Ils communiquent avec le réservoir par un canal collecteur à ramifications lâches, presque dichotomiques et à calibre régulièrement croissant vers le tronc principal.

##### *Lobes sécréteurs.*

Après l'étude des types précédents, la structure cytologique se devine à la simple inspection des préparations anatomiques. On y remarque, suivant l'axe de l'acinus, un tube de drainage bordé circulairement de sphères relativement volumineuses transparentes, faisant saillie à la surface. C'est à peu près l'apparence d'un épi à grains ronds sensibles.

Sur les coupes, PL. III, FIG. 37, *a* et *b*, on voit le canal de drainage légèrement plissé et parsemé de petits noyaux, sans nul doute les homologues des cellules épithéliales de la cavité des acini chez l'*Omaseus*. Quant aux cellules sécrétantes, elles se réduisent presque à la vésicule que borde à peine un liséré de protoplasme avec le noyau. La vésicule est sensiblement sphérique, radiée et en communication avec le canal axial par un canalicule très court, presque rectiligne. Ce canalicule s'aperçoit difficilement sur les préparations microtomiques; nous avons réussi à le mettre en évidence en colorant rapidement la glande entière sur porte-objet au moyen de l'hématoxyline de DELAFIELD en solution concentrée, après fixation préalable. Dans ces conditions, les canalicules tranchent comme des traits noirs sur le fond à peine teinté de la glande. Ils partent du centre des acini et vont presque en ligne droite s'aboucher au canal en face. Nulle part ailleurs nous n'avons mieux vu les canalicules intracellulaires efférents.

#### *Canal collecteur.*

Le canal collecteur est formé par une assise de cellules polygonales disposées en cercle au nombre de huit environ sur chaque rang, FIG. 38, *b*. Ces cellules ne font que très légèrement saillie à l'intérieur du tube. Nous voilà loin des disques minces et complexes de l'*Omaseus* et de l'*Anisodactylus*. Le lecteur connaît les traits d'union entre ces deux extrêmes.

Anormal par son anatomie, l'organe ne l'est pas moins par le produit sécrété. Celui-ci nous rappelle à la fois la créosote, l'acide phénique et la naphthaline.

#### § II. Type voisin : Le *Chlænius velutinus* DUFTSCH.

Le *Chlænius velutinus* (1) répand une odeur semblable à celle du *Panagaus*. La structure fine de l'organe défensif rapproche du reste ces deux types d'une façon tout à fait inattendue, PL. I, FIG. 17 et 43.

La glande du *Chlænius velutinus* est d'une délicatesse et d'une beauté extraordinaires, PL. I, FIG. 51 et 51'. Il est difficile de l'extraire intacte. Pour y réussir, nous détachons l'abdomen, nous le sectionnons sur les deux bords, puis, après avoir rabattu en arrière le tégument dorsal, nous secouons vivement la pièce dans le fixateur. Les organes s'étalent dans le liquide, sans

(1) Cette espèce étrangère à notre faune nous a été envoyée de France avec quelques autres types par le P. PANTEL.

subir aucune lésion. Après un quart d'heure de fixation, nous lavons dans l'alcool à 50 o/o. Sous le microscope de dissection, nous enlevons prudemment les organes génitaux, les lobules de graisse, les trachées, les parties supérieures du tube digestif, une partie des téguments; puis, après avoir coupé le canal éjaculateur de la glande, nous tirons sur le réservoir au moyen d'une pince. Les petites trachées se rompent; le canal collecteur résiste et entraîne les dernières ramifications de la grappe glandulaire. Si on veut bien les étaler, il faut procéder comme les botanistes font pour les algues : introduire dans la cuvette un porte-objet, mettre la glande en place sous l'alcool, puis, la retirer du liquide. L'organe se fixe sur le verre, pourvu qu'on laisse évaporer une bonne partie de l'alcool. Il est facile ensuite de colorer, de déshydrater et de monter au baume.

Le réservoir est plus ou moins ovoïde. A une distance d'environ 6 mm. de son point d'insertion, le canal collecteur se divise en plusieurs troncs secondaires encore ramifiés plus loin et de plus en plus minces. Les lobes sécréteurs cylindriques, très allongés, grêles et moniliformes, au nombre d'environ 50, s'anastomosent parfois à deux ou trois au bout de longs pédicelles, dernières branches du canal de sortie. Il en résulte une sorte de grappe composée extrêmement lâche.

Quant à la structure fine, c'est le décalque de celle du *Panagæus*, PL. I, FIG. 39. Les grains pisiformes, qui s'échelonnent le long du canal de drainage dans les acini, ne sont autre chose que les cellules sécrétantes avec leur noyau, leur vésicule radiée et leur canalicule intravésiculaire. Dans le canal central, nous retrouvons encore une fois les petits noyaux de l'épithélium de revêtement, qui font suite aux cellules polygonales du canal collecteur, simple mais dentelé sur sa face interne.

### § III. Le genre *Chlænium*.

Grande a été notre surprise de rencontrer chez le *Chlænium vestitus* PAYK. un organe cytologiquement bien différent. La préparation anatomique, PL. I, FIG. 48 et 48', nous montre une grappe trapue, des acini régulièrement cylindriques, un canal collecteur double avec ramifications peu nombreuses et fortes. En coupe, PL. III, FIG. 40, *a* et *b*, on ne voit plus ni cellules globulaires, ni vésicules sphériques. Les cellules sont prismatiques et les vésicules allongées, irrégulières, divisées en plusieurs lobes près de la périphérie des acini. Ce détail apparaît nettement sur les coupes tangentielles.

Le protoplasme a un réseau plus grossier et des granulations très marquées surtout dans le voisinage du noyau. Sous ce rapport, le *Chlœnius vestitus* tranche sur toutes les espèces que nous avons décrites. Même les préparations anatomiques permettent de vérifier ce point.

La coupe de la FIG. 40, c, a pour nous un intérêt particulier; nous y voyons les cellules épithéliales du canal de drainage changer de forme près du grand canal collecteur, devenir massives et cubiques, se laminer suivant un plan normal à l'axe, se souder et émettre dans le corps du canal des expansions tubulaires dont la fusion forme le tube interne. C'est absolument ce qui s'observe chez l'*Omascus*, PL. I, FIG. 3. à cela près que le tube axial, au lieu d'avoir une surface lisse, régulièrement cylindrique, porte ici sur sa face interne des épaisissements en réseau à grandes mailles, tout à fait caractéristiques et colorés en jaune pâle sur le vivant.

Le *Chlœnius Schranki* DUFT. mérite qu'on s'y arrête un instant, non qu'il offre des formes cytologiques nouvelles, mais parce que la glande diffère notablement de celles du *Chlœnius velutinus* et du *Chlœnius vestitus*. La grappe est serrée et formée d'acini ovoïdes; les cellules sécrétantes ont des vésicules piriformes sans lobes. On peut s'en faire une idée en consultant la FIG. 11 empruntée au *Brachynus*. Un canal à double paroi relie la glande au réservoir: l'épaisissement en réseau y est beaucoup moins marqué que chez le *Chlœnius vestitus*.

Comme l'allure et les formes extérieures permettaient de le prévoir, on confondrait aisément la glande du *Chlœnius nigricornis* FABR. avec celle du *Chlœnius Schranki*. De part et d'autre, même forme ramassée de la grappe, même aspect du canal, même simplicité de la vésicule sécrétante. Les dimensions des lobes sécréteurs, doubles à peu près chez le *Chlœnius Schranki*, ne constituent évidemment qu'une différence secondaire.

Tous ces faits sont significatifs, si l'on tient compte de l'uniformité ordinaire de la structure des organes chez des espèces voisines. Sans préjudice de recherches ultérieures indispensables, nous sommes porté à croire que le genre *Chlœnius*, au dire de BEDEL - le plus homogène de la famille - (1), est en réalité un genre artificiel. Nous reviendrons sur cette question au chapitre VIII.

(1) BEDEL : Faune des coléoptères du bassin de la Seine, t. 1, p. 56.

## CHAPITRE VII.

Remarques sur la genèse des glandes pygidiennes  
et sur la signification de leurs éléments constituants.

Nous nous sommes borné jusqu'ici à décrire la remarquable structure des glandes pygidiennes. Il nous reste à donner l'interprétation des étranges particularités histologiques et cytologiques que signale notre exposé.

Tout d'abord la présence des petites cellules qui, chez tous les carabides, tapissent les cavités glandulaires et s'insinuent souvent un peu entre les cellules sécrétantes, n'aura pas manqué de paraître insolite au lecteur qui connaît la structure d'une glande ordinaire. Leur signification nous a beaucoup intrigué nous-même au début de nos recherches.

Il nous semble qu'il faut, à leur sujet, choisir entre ces deux hypothèses : ou bien ce sont des éléments *épithéliaux* qui, à l'encontre des cellules voisines, ne se sont pas différenciés en cellules à canal interne et à vésicules; ou bien ce sont des éléments *mésoblastiques* qui, venus de l'extérieur, se sont insinués entre les cellules sécrétantes.

Cette dernière hypothèse nous était suggérée par la comparaison de nos glandes avec certaines glandes unicellulaires décrites par M. le professeur IDE chez les crustacés édriophthalmes (1). Les FIG. 13 et 15, par exemple, montrent une cellule glandulaire multilobée, dont tous les prolongements sont enveloppés d'une *propria* à nombreux petits noyaux. On trouve ceux-ci jusqu'au voisinage du centre de l'organe. Or, on peut concevoir que les glandes pygidiennes aient été, au début de leur formation, des masses plus ou moins multilobées, et la pénétration d'éléments mésoblastiques entre leurs cellules constituantes ne paraît pas plus impossible que celle des cellules de la *propria* entre les lobes d'une glande unicellulaire.

Mais l'étude comparative des différents types de glandes pygidiennes nous a bientôt montré que cette hypothèse doit être absolument écartée. Il est de toute évidence que les noyaux du centre appartiennent à de petites cellules épithéliales. Sans doute, chez les *Carabus*, PL. III, FIG. 26, on en rencontre quelques-uns relativement près de la surface des acini; cela tient à la terminaison plus ramifiée du canal de drainage à l'intérieur des lobes glandulaires. Ailleurs, chez le *Procrustes*, l'*Abax*, l'*Anchomenus*, le *Calathus*, le *Brachymus*, PL. III et II, FIG. 32, 21, 18, 15, 11, les noyaux intercalaires

(1) IDE : *Glandes cutanées à canaux intracellulaires chez les crustacés édriophthalmes*; La Cellule, 1891, t. VII.

ont une tendance manifeste à se serrer autour de la pomme d'arrosoir. Ici le doute au sujet de leur provenance est encore possible à la rigueur. Il doit s'évanouir en présence de la coupe médiane de l'acinus-type et du canal collecteur de l'*Omasus*, PL. II, FIG. 3, A. Il serait bien téméraire de supposer au tapis de petites cellules de la cavité un rapport génétique avec la *propria* mésoblastique qui enveloppe l'organe, alors qu'on n'en trouve aucune trace dans la couche périphérique si épaisse des cellules sécrétantes à vésicule.

Le passage lent, graduel des petites cellules internes de l'acinus aux cellules du canal, si apparent au point de soudure, est encore bien plus significatif. Nous l'avons signalé et figuré chez tous les types décrits avec une insistance que justifiait seule son importance théorique exceptionnelle.

Cela posé, nous concevons la genèse des récessus glandulaires pygidiens, ainsi qu'il est indiqué dans la série des figures schématiques qui, dans la PL. I, portent les numéros 57 à 60. Ces figures demandent à peine une explication.

L'organe doit évidemment débiter, comme une glande typique, par une invagination susceptible de se ramifier. Au moment où il a pris sa configuration générale, peut-être même plus tôt, les éléments épithéliaux, qui constituent les derniers acini ou tubules, se différencient graduellement, et à partir de ce moment, la glande tranche de plus en plus avec le type des glandes communes, tant par la structure du canal efférent que par celle des lobes sécréteurs.

#### *Lobes sécréteurs.*

D'abord toutes semblables entre elles, les cellules de l'extrémité aveugle accusent bientôt une destinée diverse. Tandis que les unes restent sensiblement stationnaires, les autres, en nombre presque égal et alternant avec elles, grandissent et surplombent bientôt leurs voisins du côté périphérique au point de se toucher. En même temps, le protoplasme se régularise autour d'un point ou d'une ligne extérieure au noyau; les trabécules se redressent et s'orientent en rayonnant, puis, à une certaine distance du centre d'insertion, les points nodaux se dessinent, se serrent au point de former une membrane et découpent finalement un corpuscule cylindrique, piriforme, multilobé ou sphérique, qui n'est autre chose que la vésicule radiée. M. GILSON a décrit ce processus chez le *Blaps mortisaga* (1). Toutes

(1) GILSON : La Cellule. T. V. p. 15.



nos observations confirment son hypothèse, si bien d'accord avec le fait de l'existence d'un réticulum protoplasmatique.

Le développement ultérieur accentue définitivement les types.

Dans le type *Omaseus*, PL. I, FIG. 57, A—D, PL. II, FIG. 3, les petites cellules refoulées vers le centre finissent par former à l'intérieur de l'acinus un revêtement épithélial, dont les canalicules efférents des vésicules radiées percent seules le feuillet. Les lobes sécréteurs du *Brachynus*, PL. II, FIG. 11, ont la même genèse.

Dans le type *Calathus*, PL. II, FIG. 15, et spécialement chez l'*Anchomenus sexpunctatus*, PL. III, FIG. 18, PL. I, FIG. 58, les petites cellules épithéliales, tout en se laminant radialement entre les cellules sécrétantes, développent vers le centre du lobe sécréteur une membrane cuticulaire ayant parfois un quart du rayon de l'acinus. Elles restent donc séparées de la cavité glandulaire par une zone hyaline que traversent les canalicules efférents intravésiculaires.

Dans le type *Carabus*, PL. III, FIG. 26, PL. I, FIG. 59, le tube glandulaire invaginé est plus irrégulier, lobé parfois en feuille de trèfle. Dans chaque cul-de-sac, les petites cellules s'intercalent encore aux cellules sécrétantes, mais à des niveaux différents, si bien qu'en coupe tout l'acinus en paraît parsemé, sauf dans la zone la plus externe.

Dans le type *Panageus*, PL. III, FIG. 37, 39, PL. I, FIG. 17, 51, 60, le boursoufflement des cellules actives rend compte de l'aspect moniliforme du rameau glandulaire.

Au fond, le processus est toujours le même : il se borne à une différenciation fonctionnelle et à un développement inégal d'éléments d'abord morphologiquement semblables. La maturation des œufs dans les follicules des ovaires se fait normalement d'une manière analogue. Il faudrait pouvoir, pendant les métamorphoses de l'insecte, suivre expérimentalement cette formation de deux couches cellulaires très hétérogènes aux dépens de l'épiblaste. Par malheur, il est difficile de se procurer des nymphes de carabides, et chez la larve l'organe ne semble pas encore être ébauché.

#### *Canal collecteur.*

Avant de s'occuper de son développement, il est bon de jeter un coup d'œil sur le canal de l'*Anisodactylus nemorivagus*, PL. III, FIG. 22, où la différenciation est poussée à l'extrême.

Primitivement, l'invagination est constituée par une surface tubulaire de cellules pavimenteuses, PL. I, FIG. 56, a, a'; cette forme embryonnaire

persiste chez le *Panagæus crux-major* et le *Chlænium velutinum* adultes, PL. I, FIG. 17, 17', 51, 51', PL. III, FIG. 38, 39.

Peu à peu, les cellules de la paroi boursoufflent leur membrane libre vers l'axe du tube, PL. I, FIG. 56, *b, b'*; il en résulte une structure mamelonnée qui se retrouve sur la face interne du canal collecteur des *Nebria*, des *Notiophilus* et du *Loricera pilicornis*, PL. I, FIG. 15', 13', 11', PL. III, FIG. 34, 36.

Les protubérances en saillie s'étalent ensuite latéralement jusqu'à se souder en un bourrelet continu assez épais, PL. I, FIG. 56, *c, c'*. C'est l'aspect que présente le canal du *Leistus spinibarbus*, PL. III, FIG. 35. Si les bourrelets, originairement plus minces, sont quelque peu laminés dans des plans normaux à l'axe du tube, il en résulte un tube strié, *en apparence* parcouru par un fil spiral comme les trachées. Nous comprenons ainsi le canal collecteur du *Cychrus*, du *Procrustes* et des *Carabus*, PL. I, FIG. 1', 2', 3', PL. III, FIG. 30, 32.

Chez les espèces où le canal collecteur renferme un tube inclus, chez l'*Omascus*, par exemple, et le *Brachynus*, PL. II, FIG. 3, 10, la différenciation va plus loin. On dirait que les cellules laminées en disques s'épaississent autour de la lumière axiale, de manière que, vues de champ sur une coupe microtomique, elles présentent au niveau du tube inclus comme une tête de marteau, avec saillie en avant et saillie en arrière, PL. I, FIG. 56, *d, d'*. Nous n'avons rencontré cette disposition chez aucune forme adulte, du moins sur toute la longueur du canal collecteur; mais elle se dessine nettement près de l'insertion du canal sur l'acinus de l'*Omascus vulgaris*, PL. II, FIG. 3, *B*.

Puisque, dans cette intéressante espèce, les préparations anatomiques montrent un tube inclus parfaitement fermé, il faut bien admettre que les têtes de marteau visibles sur nos coupes sont sur le vivant soudées entre elles, de manière à former une surface cylindrique régulière, PL. I, FIG. 56, *e, e'*. Il nous paraît probable que, dans la réalité, tous les disques, encore épais, se touchent à l'origine; le laminage aurait lieu avec formation de la cuticule aux dépens du protoplasme, sans intéresser ni la paroi externe, ni la paroi interne du tube.

Pour passer de ce stade à la forme si complexe du canal de l'*Anisodactylus*, PL. I, FIG. 56, *f* et *f'*, PL. III, FIG. 22, il suffit d'admettre que les disques, une fois individualisés, se clivent encore plusieurs fois dans la zone la plus voisine du tube axial, phénomène très fréquent dans les formations

cuticulaires, et récemment observé encore par le P. PANTEL sur l'organe antenniforme du *Thrixion halidayanum* ROND. (1).

Le lecteur voit que nous basons notre thèse sur l'étude comparative des diverses formes relevées chez l'adulte; elle est d'autant moins arbitraire que tous les stades supposés, sauf le dernier, s'échelonnent chez l'*Omascus* à l'entrée des acini, où les premières cellules du canal ont seules conservé leur caractère embryologique, PL. II, FIG. 3, B.

## CHAPITRE VIII.

### Contribution à la classification des Carabides.

#### § I. Les caractères de la glande pygidienne et la recherche des affinités naturelles.

Depuis que les idées évolutionnistes sont entrées dans le domaine scientifique, il est peu de questions aussi passionnantes que celle de l'enchaînement des espèces. Aussi la recherche des *groupes* naturels a-t-elle à juste titre donné un regain de faveur et d'actualité à la systématique un peu aride en elle-même et en apparence stérile au point de vue théorique.

Tous ceux qui se sont occupés de la matière savent combien il est ardu, dans certaines familles surtout, d'assigner à chaque type la place qui lui revient dans l'échelle animale. Pour les coléoptères, et pour les carabides en particulier, il y a encore beaucoup à faire dans ce sens.

Au témoignage de PREUDHOMME DE BORRE, ancien président de la Société entomologique de Belgique, les travaux des principaux auteurs modernes, DE CHAUDOIR, PUTZEYS, LE COMTE, BATES, etc., ne nous ont laissé que des classifications défectueuses. Il déclare surannée celle de SCHAUUM, et propose d'y substituer d'urgence, non sans quelques réserves, celle du D<sup>r</sup> HORN de Philadelphie.

- Il y a déjà longtemps, dit-il, que la science recherche les bases du classement des coléoptères ailleurs que dans les tarses, les antennes et les élytres, organes accessoires et extérieurs, auxquels nos anciens maîtres attachaient trop d'importance et dont le rôle dans la vie de l'insecte est plus en relation avec les circonstances extérieures qu'avec la généalogie, véritable source des affinités dans un système naturel.

(1) J. PANTEL : La Cellule, t. XV, 1898, p. 248.

- La structure des organes du tronc, les parties de la poitrine et de l'abdomen ont une importance bien autrement considérable, et c'est là qu'on doit chercher surtout les bases d'une bonne classification. Les élytres, les tarsi, les antennes, les parties de la bouche, sans devoir être laissés de côté, n'ont plus qu'une importance de second ordre et ne doivent entrer en ligne de compte qu'après l'étude du sternum et de ses modifications, où l'on trouve les caractères de premier ordre., (1).

Pour nous, — puisqu'il s'agit ici d'une question de principe, — nous croyons devoir aller plus loin que PREUDHOMME DE BORRE, et nous posons l'état de la question de la manière suivante.

Au point de vue de la classification en général, il importe de distinguer le naturaliste collectionneur et le naturaliste philosophe. Le *philosophe* ne refusera pas, sans doute, l'honneur de mettre sa science au service de l'entomologiste *amateur*. A cet égard, son rôle consistera, *la classification scientifique présumée*, à fournir des caractères extérieurs d'observation facile, permettant de reconnaître aussi aisément que possible les classes, les familles, les genres, les espèces, et de ranger méthodiquement dans les collections les échantillons recueillis. Pour les coléoptères donc, il combinera ses tableaux dichotomiques d'après le détail de la morphologie externe : le tronc, la poitrine, le sternum, l'abdomen, les tarsi, les antennes, les élytres, la bouche, etc.

Mais quand il s'agit de la classification scientifique elle-même, de la recherche des affinités naturelles, de la détermination, de l'enchaînement objectif des espèces et des genres, il importe, sous peine de s'égarer, que le *philosophe naturaliste* tienne compte de toutes les analogies et de toutes les différences observées, à quelque ordre qu'elles appartiennent.

PREUDHOMME DE BORRE exalte à plaisir et à bon droit la réaction contre la méthode tarsale qui avait produit la malheureuse division empirique en pentamères, hétéromères, tétramères, trimères (2). Il est bien à craindre qu'un jour la base de classification qu'il préconise avec HORN ne soit trouvée elle-même insuffisante et que pour l'arrangement des genres surtout, peut-être même pour le classement définitif de certaines espèces douteuses, il ne faille chercher des caractères de premier ordre ailleurs que dans l'étude du sternum, du tronc et de l'abdomen.

(1) PREUDHOMME DE BORRE : Annales de la Soc. entomol. de Belgique, Séance du 4 mars 1882, t. XXVI, p. LXI.

(2) PREUDHOMME DE BORRE : Loc. cit., p. LXI.

Nous avons, pour le croire, les observations cursivement annotées déjà dans la suite de ce mémoire et que nous allons synthétiser ici.

Loin de nous la prétention de vouloir remplacer la systématique des auteurs. Car, si à défaut d'une étude de quelques mois dans les collections publiques et privées de l'ancien monde, où se trouvent des trésors scientifiques que les dollars du nouveau n'ont pas encore su transporter au-delà de l'Atlantique (1), si, à son défaut, PREUDHOMME DE BORRE a reproché au D<sup>r</sup> HORN une trace d'*américanisme*, un quelque chose de ce qu'il appelle *l'entomologie de clocher*, avec quelle humeur plaisante n'eût-il pas accueilli un système de classification des carabides basé sur l'étude comparée d'un seul organe chez un nombre relativement restreint d'espèces de notre petite Belgique!

Pourtant, on le verra, l'anatomie de la glande pygidienne fait toucher du scalpel certaines affinités restées douteuses; elle rend suspects certains rapprochements admis jusqu'ici sans contrôle suffisant. Puisque, de l'aveu de tous, la classification n'est pas fixée, on nous saura gré peut-être de fournir quelques nouveaux éléments de discussion.

Parcourons donc, si l'on veut bien, les différentes tribus de carabides renseignées, à la suite du D<sup>r</sup> HORN, dans notre tableau synoptique des pages 71 et 72.

## § II. Les variations de la glande pygidienne dans quelques tribus des carabides.

*Carabini.* Ce qui nous a frappé d'abord, c'est l'identité presque absolue de la structure *cytologique* de la glande défensive chez tous les *Carabus* proprement dits. Cette identité, nous l'avons retrouvée, après observation d'un moindre nombre d'espèces, il est vrai, et avec des modifications secondaires d'ensemble, dans les genres *Notiophilus*, *Bembidium*, *Pœcilus*, *Omasus*, *Abax*, *Amara*, *Anchomenus*. Ne serait-on pas tenté de voir là un critère, insuffisant peut-être, mais non sans valeur, des affinités naturelles? Quoi qu'il en soit, le *Procrustes coriaceus*, que tous les auteurs classent à côté des *Carabus*, présente la même glande qu'eux, sauf qu'il y a réduction en volume des acini, tendance à la soudure des lobes sécréteurs et diminution du nombre des cellules sécrétantes. Comparez FIG. 32 et FIG. 26, PL. III. Nous regrettons de n'avoir pas disposé d'un

(1) PREUDHOMME DE BORRE : Loc. cit., p. LXXII.

*Calosoma* vivant : il nous est impossible de rien dire au sujet de cette espèce. Quant au *Cychrus rostratus*, on confondrait aisément sa glande avec celle du *Carabus nemoralis*. Nul doute que ces deux types ne soient très voisins. La forme générale si caractéristique du *Cychrus* autorise cependant la création d'un genre séparé; du reste, l'identité de structure s'étend-elle à tous les organes internes? Il serait intéressant de le rechercher. On verrait peut-être jusqu'à quel point HORN et quelques autres auteurs ont eu raison de faire des Cychrini une tribu à part. En tout cas, par sa glande anale, le *Cychrus* est plus voisin des *Carabus* que le *Procrustes*.

*Nebriini*. Comme détail intéressant notre faune, PREUDHOMME DE BORRE fait remarquer dans la classification du naturaliste américain la séparation des Nebriini (*Nebria* et *Leistus*) d'avec les Carabini. Il la dit - très justifiée -, et nous partageons sa manière de voir; car chez le *Nebria* et le *Leistus*, le canal collecteur à paroi simple a mieux conservé son caractère embryologique, en ce sens qu'il ne présente encore sur sa face interne qu'une ébauche des disques bien laminés de la tribu des Carabini (voir PL. III, FIG. 34 et 35). Au surplus, et ceci est tout à fait caractéristique de ce groupe binaire, les acini se rapprochent, se soudent *en partie*, et les ramifications du canal de drainage les traversent de part en part : il en résulte une grappe serrée, plus ou moins globuleuse, aux lobes - perfoliés -. D'ailleurs, HORN n'a pas innové dans l'occurrence. Les - Études entomologiques - de CASTELNAU indiquent dès 1834 la division des Nebriidæ et chez plusieurs auteurs, nous trouvons le *Nebria* et le *Leistus* réunis dans une tribu distincte.

Dans son ouvrage, - Naturgesch. der Insecten Deutschlands -, SCHAUUM rapportait les *Notiophilus* au groupe des Elaphridæ, tandis que les bases de classification de HORN les rattachent au Nebriini. Nous n'avons pas de quoi trancher le différend. Observons toutefois que les *Notiophilus* se séparent nettement du *Leistus* et du *Nebria*, si non par la structure du canal, du moins par la soudure complète des lobes sécréteurs en une seule masse réniforme, PL. III, FIG. 36. Cette particularité est importante. DUFOUR l'a observée chez les types en question et qui nous manquaient : - Il n'existe, - dit-il, dans l'*Omophron* qu'une seule utricule sécrétoire. C'est une espèce - de rein ovalaire, assez grand comparativement aux autres.... Elle est - pareillement unique et de même structure dans l'*Elaphrus* -(1). Dès lors,

(1) L. DUFOUR : Loc. cit. p. 7.

nous avons une forte présomption en faveur d'une plus grande affinité des *Notiophilus* avec les Elaphrini, et leur rapprochement avec les Nebriini proposé par HORN contre SCHAUM pourrait bien n'être qu'artificiel. De plus, il semble probable que les *Notiophilus* et les *Elaphrus* doivent figurer à la suite des *Omophron* en tête de la liste des Carabides, conformément à la classification de SCHAUM. Avec le même auteur, nous mettrions volontiers à leur suite les vrais Nebriini : *Nebria* et *Leistus*, comme formes de passage au *Carabus*. On verrait ainsi les lobes sécréteurs de la glande, d'abord soudés en une masse unique réniforme et mamelonnée, se résoudre graduellement en grains distincts, puis séparés, jusqu'à former chez les *Carabus* une grappe lâche et d'une grande beauté. Nous ignorons pourquoi HORN a rejeté les *Elaphrus* dans la 7<sup>e</sup> tribu, les *Notiophilus*, le *Leistus* et le *Nebria* dans la 9<sup>e</sup>, les séparant ainsi de la 1<sup>e</sup> tribu des Omophronini par les groupes si différents des Cychrini et des Carabini. Il a fallu au savant d'outre-mer des raisons bien graves pour courir sus à SCHAUM, CHENU (1), BEDEL (2), KÜNCKEL D'HERCULAIS (3), FAIRMARE (4) et probablement d'autres encore.

Les hésitations des meilleurs auteurs nous font, il est vrai, toucher au vif l'insuffisance des bases de classification actuelles au point de vue scientifique. Malgré son mérite incontesté, SCHAUM lui-même n'a pas su s'y soustraire. C'est ainsi que dans son " *Catalogus Coleopterorum Europæ* - publié en 1859, les *Nebria* et les *Leistus* sont transposés, loin des Elaphridæ, comme dernier type du groupe des Carabidæ (p. 3), suivant le classement de LACORDAIRE (5). Pourquoi ce remaniement de son premier système? La même place, il est vrai, a été réservée à ces deux genres par STEIN et WEIZE dans la deuxième édition de leur " *Catalogue des Coleoptères d'Europe* ". Il faut donc ici des caractères distinctifs nouveaux; aussi bien l'anatomie interne pourra vraisemblablement seule les fournir.

*Panagæini.* Nous en parlerons à propos du genre *Chlanis*.

*Pterostichini.* La structure fine de la glande anale fait au genre *Abax* une place à part parmi les genres de cette tribu dont nous avons pu nous procurer un exemplaire vivant. Pour s'en convaincre, il suffit de comparer

(1) CHENU : *Encyclopédie d'histoire naturelle, Coléoptères*; 1851, p. 31.

(2) BEDEL : *Faune des coléoptères du bassin de la Seine*; 1881, p. 18.

(3) KÜNCKEL D'HERCULAIS : *Merveilles de la nature* (collection de GREHM, *Les insectes*); p. 99.

(4) FAIRMARE : *Histoire naturelle de la France, Coléoptères*; 8<sup>e</sup> partie, p. 20.

(5) LACORDAIRE : *Genera Coleopterorum*; t. 1—V.

les coupes des acini glandulaires de l'*Abax striola*, PL. III, FIG. 21, et de l'*Omascus vulgaris*, PL. II, FIG. 3, en observant que le second dessin reproduit passablement bien la physionomie cytologique de l'organe dans toute la tribu. Étant donnée l'uniformité de structure dans certains groupes manifestement naturels, la différence profonde constatée ici est bien de nature à surprendre, d'autant plus que chez les auteurs le genre *Abax* est comme perdu parmi les formes nombreuses des Pterostichini ERICHSON (= Feronidæ CASTELNAU). A propos de ce groupe, le désarroi des entomologistes est manifeste. Nous sommes porté à croire que l'*Abax* est à l'extrémité de la série comme type intermédiaire entre les *Omascus* et les *Calathus*.

*Platynini et Licinini.* Dans les classifications moins récentes, le groupe des Pterostichini est remarquablement mal défini. SCHAUUM (1), STEIN et WEIZE (2) y font entrer notamment les genres *Calathus* et *Anchomenus* ERICHSON (*Platynus* BRULLÉ), à côté des *Pæcilus*, *Omascus*, *Platysma*, etc. Personnellement, nous avons la conviction que cette juxtaposition n'a rien d'objectif. Qu'on s'en rapporte à la PL. I, FIG. 22 à 45; aux PL. II, III, FIG. 3, 15, 18, et l'on conclura sans aucun doute qu'il y a lieu d'accentuer avec BEDEL et HORN la scission en plusieurs tribus du groupe si hétérogène des Pterostichini de quelques auteurs.

*Zabrini.* D'après BEDEL, - les Zabrini servent exactement de transition entre les Harpalini et les Pterostichini - (3). A notre point de vue, cette thèse est acceptable. Il nous semble pourtant que le *Zabrus gibbus* est plus proche des *Harpalus* que de l'*Omascus*.

*Harpalini.* - Cette tribu, dit BEDEL, aurait besoin d'une révision - complète. La plupart des genres n'y sont établis que sur des caractères - sexuels, toujours insuffisants lorsqu'ils sont seuls et auxquels DEJEAN et - LACORDAIRE ont attaché une importance exagérée. D'autres caractères, - comme la dent médiane du menton, ou la forme de l'éperon terminal des - tibias antérieurs, varient d'un groupe à l'autre. Un monographe pourrait - seul procéder à une nouvelle distribution des genres, d'après l'ensemble - des espèces que l'on connaît aujourd'hui - (4).

Cette dernière réflexion convient probablement à toute la sous-famille des Harpalidæ. Dans son essai de répartition en tribus, le même auteur

(1) SCHAUUM : Catalogus, p. 7.

(2) KERREMANS : Catalogue des coléoptères de Belgique: 1880, p. 3.

(3) BEDEL : Loc. cit., p. 3.

(4) Loc. cit., p. 62, note 2.



présume qu'un jour il faudra la bouleverser, et il avoue l'insuffisance des caractères sur lesquels il se base (1).

§ III. La glande pygidienne  
chez les genres *Chlænius* et *Panagæus*.

A propos de ces deux groupes, l'examen de nos préparations anatomiques et de nos coupes nous suggère ces trois questions :

- 1° Le genre *Chlænius* est-il un genre naturel?
- 2° Quelles sont les affinités des espèces qu'on y rattache?
- 3° Quelles sont les relations du genre *Chlænius* avec le genre *Panagæus*?

Comme éléments d'une réponse, nous résumons dans le tableau suivant les résultats de nos recherches sur le *Panagæus* et les quatre espèces de *Chlænius* que nous avons pu disséquer.

Le lecteur voudra bien en le lisant consulter le tableau synoptique des pp. 71 et 72, la PL. I, FIG. 17, 48, 49, 50, et la PL. III, FIG. 37, 38, 39, 40.

(1) Loc. cit., p. 51, note 2.

	Panag. crux-major L.	Chl. velutinus DUFTSCHIM.	Chl. vestitus PAYK.	Chl. Schranki DUFTSCHIM et Chl. nigricornis FABR.
<b>Forme de la partie sécrétante :</b>	Elegant arbuscule <i>très raméux</i> , chargé de lobes sécrétants longuement pédicellés, <i>et de 10 à 30 fois plus longs que larges</i> .	« <i>Elegant arbuscule très raméux</i> , chargé de chatons allongés » (Dufour), longuement pédicellés, <i>et de 20 à 40 fois plus longs que larges</i> .	Grappe étalée transversalement, comprenant deux ou trois rameaux principaux avec des pédicelles massifs et des acini cylindriques 3 à 6 fois plus longs que larges.	Grappe plus globuleuse, peu ramifiée, semblable dans son aspect général à celle des <i>Carabus</i> : quelques lobes sécrétants sont encore pédicellés.
<b>Lobes sécrétants :</b>	Véritable épi à surface mamelonnée grâce aux cellules <i>sphériques</i> , sessiles sur le canal interne.	Véritable épi à surface mamelonnée grâce aux cellules <i>sphériques</i> , sessiles sur le canal interne.	Grains allongés à surface irrégulièrement cylindrique; les cellules sont allongées et pressées radialement autour de l'axe.	Acini ovoïdes à surface régulière.
<b>Cellules sécrétantes :</b>	Sphériques, à <i>vésicule sphérique</i> et à protoplasme relativement réduit.	Sphériques, à <i>vésicule sphérique</i> , et à protoplasme relativement réduit.	Allongées prismatiques, avec <i>vésicule multilobée et contournée</i> dans un protoplasme partiellement granuleux.	Allongées prismatiques, assez serrées avec <i>vésicule pyriforme</i> , très régulière; le protoplasme est granuleux.
<b>Pédicelles :</b>	Continuation du canal collecteur progressivement ramifié et <i>réduit en diamètre</i> .	Continuation du canal collecteur progressivement ramifié et <i>réduit en diamètre</i> .	Jusqu'à l'entrée des acini, aspect et <i>dimensions</i> transversales du canal collecteur.	Structure du canal principal, mais léger amincissement près des acini.
<b>Canal collecteur :</b>	Pas de tube inclus. Paroi à cellules polygonales.	Pas de tube inclus. Paroi à cellules polygonales.	Tube axial inclus avec <i>grossier réseau</i> dans sa paroi; il est maintenu par des disques annulistes.	Tube axial inclus avec réseau plus faiblement marqué. Il y a des disques.

De ce tableau, qui nous semble du plus haut intérêt, le lecteur tirera les conclusions qu'il voudra. Voici, dans tous les cas, des faits *acquis* et des faits d'*observation pure* :

1. Dans le genre *Chlanius* actuel, trois espèces voisines présentent pour la structure de leur glande pygidienne les différences les plus profondes que nous ayons constatées dans ce travail.
2. Les différences sont négligeables pour ce qui regarde le *Chlanius nigricornis* et le *Chlanius Schranki* comparés entre eux.
3. *A n'envisager que l'appareil défensif*, le *Chlanius velutinus* a bien plus d'affinité avec le *Panageus crux-major* qu'avec les trois congénères supposés, le *Chlanius vestitus*, le *Chlanius Schranki* et le *Chlanius nigricornis*.

Tous les auteurs que nous avons pu consulter s'accordent pour grouper ensemble les quatre *Chlanius* cités. Ce n'est pas une raison d'admettre le *genre* sans discussion ultérieure et comme de confiance. Ici surtout, l'étude anatomique comparée s'impose; elle doit porter sur toute l'organisation. Nous ne doutons pas que le système digestif, les organes reproducteurs et les autres appareils de sécrétion ne reflètent les différences si caractéristiques de la glande pygidienne. Le contraire constituerait une anomalie peut-être sans exemple dans le règne animal et bien compromettante, à coup sûr, pour les théories évolutionnistes.

Le même intérêt s'attacherait incontestablement à l'examen simultané et approfondi du *Chlanius velutinus* et du *Panageus crux-major*. SCHAUM, CHENU, STEIN et WEIZE, BEDEL, KÜNCKEL d'HERCULAIS et REDTENBACHER ont pressenti, ce semble, les liens étroits de ces deux types : leurs classifications les rapprochent, quoique parfois encore avec un notable intervalle. HORN a été moins heureux : il rejette le *Panageus* et le *Chlanius velutinus* très loin l'un de l'autre, *dans des sous-familles différentes*.

La chose exige un examen ultérieur. Quoi qu'il en soit, au témoignage de BEDEL, - les Chlaniini, *sans caractères bien tranchés*, tiennent à la fois - des diverses tribus voisines; quelque place qu'on leur choisisse, il faut - renoncer à rendre leurs affinités multiples - (1). La question est donc pendante, et toute observation propre à y jeter de la lumière mérite d'être discutée. Y a-t-il impossibilité de rattacher le *Chlanius velutinus* au genre *Panageus*, et de rejeter les Panageini ainsi entendus dans la sous-famille

(1) BEDEL : Loc. cit., p. 55.

des Carabinae de HORN ou dans une sous-famille distincte? Ce serait sans doute le coup de grâce pour les sous-familles supposées des Harpalinae bisetosae et des Harpalinae unisetosae et un grand revirement des idées courantes. Par contre, on aurait ainsi des sous-familles remarquablement homogènes pour la structure du canal collecteur.

Dans la première, le canal collecteur serait relativement court, *toujours simple, sans tube axial*, aux formes plus embryonnaires; dans la seconde, le canal serait tantôt assez court, tantôt très long, *toujours double, à tube axial inclus* et aux éléments cytologiques très différenciés.

En attendant que nous puissions fournir de nouvelles données anatomiques au sujet du *Panagaeus*, du *Chlaenius velutinus* et de ses soi-disant congénères, nous abandonnons notre *hypothèse* à la sagacité des entomologistes de profession.

#### § IV. Essai de répartition des genres d'après l'anatomie comparée de la glande pygidienne.

Malgré le renom scientifique de HORN et l'étendue de ses recherches taxonomiques, nous ne pouvons croire que sa classification des carabides soit définitive. A en juger d'après la structure de la glande pygidienne, elle présente des solutions de continuité déconcertantes et des rapprochements que l'étude comparée de l'anatomie interne ne sanctionnera probablement pas.

Chose digne de remarque, si, de l'avis de BEDEL, les caractères distinctifs *extérieurs* sont - la plupart bien faibles -, les différences de la glande pygidienne sont si fortes entre certains groupes que l'enchaînement des formes nous échappe. Par malheur, les carabides forment une des plus nombreuses familles de l'ordre des coléoptères, et leur aire de dispersion est énorme. Il y a donc peu de chance que l'on connaisse un jour toutes les formes intermédiaires : une monographie portant sur la constitution des organes ainsi que sur la morphologie est matériellement impossible. Aussi, en groupant méthodiquement les genres observés, n'avons-nous d'autre but que de résumer ce travail et de mieux faire ressortir les points de contact certains et les lacunes évidentes. C'est la raison d'être du tableau dichotomique suivant.

SOUS-FAMILLES DES CARABIDES.

- 1. Canal collecteur simple, sans tube axial inclus . . . . . 2
- Canal collecteur double à tube axial inclus maintenu par des disques hyalins . . . . . 3. **Harpalinæ unisetosæ et bisetosæ** HORN.
- 2. Lobes sécréteurs *acineux*, sphériques et libres en grappe, ou arrondis et soudés plus ou moins en une masse subglobuleuse ou réniforme . . . . . 1. **Carabinæ** HORN.
- Lobes sécréteurs *tubuleux*, en épis parfois ramifiés, très grêles, à surface mamelonnée, de 10 à 50 fois plus longs que larges. Grappe extrêmement lâche . . . . . 2. **Panagæini** LATREILLE et **Chlænius velutinus** DUFTSCHM.

PREMIÈRE SOUS-FAMILLE : **CARABINÆ** HORN (1).

- 1. Acini *massifs*. Le canal collecteur s'y termine par un ou plusieurs goupillons, sans renflement en une grande cavité ou en pomme d'arrosoir. . . . . 2
- Acini *creux*. Le canal collecteur s'y termine par une grande cavité plus ou moins sphérique . . . . . 6
- 2. Acini *soudés* en masse . . . . . 3
- Acini non soudés en masse, mais réunis en *grappe lâche* sur le canal collecteur qui s'amincit tout en se ramifiant jusqu'aux derniers pédicelles . . . . . 5
- 3. Acini *soudés en une masse unique* mamelonnée, *réniforme*, à l'intérieur de laquelle le canal collecteur se ramifie . . . . . **Omophron** (2), **Notiophilus**, **Elaphrus**.
- Acini *partiellement soudés* en une masse subglobuleuse et *perfoliés*, les ramifications du canal collecteur les traversant de part en part . . . . . 4
- 4. Acini serrés en une masse *vaguement réniforme* . . . . . **Leistus**.
- Acini serrés en une masse *globuleuse* . . . . . **Nebria**.

(1) Sauf pour le *Loricera* qui est rejeté dans une autre série, notre classement des Carabine coïncide d'une manière remarquable avec celui de SCHUMM dans sa *Naturgeschichte der Insecten Deutschlands, I, Coleoptera*, 1856 :

ERSTE REIHE — ERSTE GRUPPE : **Omophronidæ.**

*Omophron*.

ZWEITE GRUPPE : **Elaphrii.**

*Notiophilus, Elaphrus, Blethusa*

DREITE GRUPPE : **Carabidæ.**

*Leistus, Nebria, Calosoma, Carabus, Pterocrates, Cyclurus.*

ZWEITE REIHE. — VIERTE GRUPPE : **Scaritidæ.**

*Dyschirius, Clivina.*

(2) Nous classons l'*Omophron* et l'*Elaphrus* d'après les observations de L. DELOUK qui en a fait l'anatomie.





tandis que, chez les genres voisins, il ne se simplifie qu'à son extrémité distale.

Chez le *Platyderus ruficollis* MARSH (*depressus* DEJEAN), presque tous les acini sont doubles et très déprimés, si bien qu'en coupe optique la pomme d'arrosoir affecte la forme d'une ancre.

NOMS DES ESPÈCES	Aspect de la glande et du canal collecteur	Taille de l'insecte en mm.	Longueur du can. collect. en mm.	Nombre approximatif des lobes sécréteurs.
<i>Tribu des Bembidini.</i>				
56. <i>Bembidium littorale</i> Ol.	Type 19, acini oblongs, tous sessiles sur le canal collecteur.	5 1/2	6	20
57. <i>Bembidium femoratum</i> Sturm.		4-5	5	20
58. <i>Bembidium articulatum</i> Panz.		2 1/2-3	4 1/2	16
<i>Tribu des Pogonini.</i>				
21. <i>Trechus minutus</i> Fabr.		3 1/2	6	8
<i>Tribu des Pterostichini.</i>				
59. <i>Omasseus nigrita</i> Fabr.	Type 27.	10	1 1/2	12
<i>Tribu des Licinini.</i>				
60. <i>Badister bipustulatus</i> Fabr.	Type 35	5-7	12	21
<i>Tribu des Platynini.</i>				
61. <i>Platyderus ruficollis</i> Marsh.	Type 37, acini doubles déprimés.	8	13	12
62. <i>Calathus melanocephalus</i> L.	Type 37.	7	15	14
63. <i>Anchomenus allopes</i> Fabr.	Type 40.	8	16	20
64. <i>Anchomenus marginatus</i> L.		9	20	30
<i>Tribu des Lebiini.</i>				
65. <i>Lebia cyathigera</i> Rossi.	Type 45; chez le <i>Lebia</i> , le canal collecteur devient simple près des acini et près du réservoir.	6	10	28
66. <i>Dromius agilis</i> Fabr.		4-5	10	24
67. <i>Dromius quadrimotatus</i> Panz.		3	8	10
<i>Tribu des Brachynini.</i>				
68. <i>Brachynus sclopeta</i> Fabr.	Type 46.	3-5	15	20
<i>Tribu des Harpalini.</i>				
69. <i>Harpalus distinguendus</i> Duftschm.	Type 53.	9-10	15	30
70. <i>Harpalus tenebrosus</i> Dej.		10	12	40
71. <i>Harpalus tardus</i> Panz.		9	14	50
72. <i>Harpalus caspius</i> Steven.		11	12	44
73. <i>Acupalpus meridianus</i> L.		Type 37; acini sphér. en grappe lâche.	3 1/2	5
74. <i>Anisodactylus binotatus</i> Fabr.	Type 55.	10	15	54

Au premier aspect le *Trechus minutus* et l'*Acupalpus meridianus* se ressemblent. Nous les avons confondus un instant; aussi le *Trechus*, signalé ci-dessus (n° 21), figure-t-il dans notre tableau de la p. 71, avec les indications relatives à l'*Acupalpus*. Dès l'abord, nous nous sommes défié de notre première détermination; car, par son canal collecteur relativement long et surtout par ses acini sphériques pleins, notre *Trechus* supposé se



séparait nettement des *Bembidium* et des *Pecilus*; il nous faisait songer aux Harpalini. L'examen réitéré et comparatif des deux types nous a montré ultérieurement que la glande du *Trechus minutus* vrai est très semblable à celle des *Bembidium*. De ce chef, le rapprochement de ces deux genres est encore une fois justifié.

A diverses reprises, il nous a été possible, par la dissection de la glande pygidiennne, d'élucider ainsi avec certitude des points restés obscurs pour nous ou pour d'autres.

Le fait est significatif. Nous tenons à le signaler, avant tout, pour rectifier une erreur qui nous avait échappé, mais aussi pour rendre plus évidente aux sceptiques l'utilité de l'histologie fine au point de vue de la taxigraphie scientifique.

Tout ce chapitre, semble-t-il donc, peut se résumer en cette proposition : La glande pygidiennne présente des formes identiques dans beaucoup de genres actuellement admis. Nous sommes autorisé dès lors à suspecter le genre *Chlenius* et à proposer l'extension et la transposition du groupe des Panagæini.

Pour une répartition plus complète des carabides, il faudrait des représentants de tribus exotiques (1).

A notre sens, l'étude consciencieuse des organes internes faite chez le plus grand nombre possible d'espèces peut seule mettre un terme aux incertitudes actuelles de la classification. Résultat bien encourageant!, dira-t-on; la vie d'un homme ne suffirait pas à l'examen complet de quelques groupes restreints! Nous en convenons volontiers, tant sont limitées nos ressources. Toujours est-il que la réalité des choses ne se plie ni à l'impuissance de l'homme, ni à la brièveté de son existence. Il faut, ici comme ailleurs, de nouvelles explorations de détail, des recherches lentes, obscures et laborieuses. Au témoignage de l'histoire, la connaissance du véritable *système de la nature* est à ce prix.

(1) C'est peut-être le moment de recommander nos recherches ultérieures à l'obligeance des entomologistes. Déjà plusieurs fois nous avons reçu de l'étranger, par la poste et comme échantillons sans valeur, de petites boîtes garnies de *mousse humide* et renfermant 20, 30, 50 insectes *parfaitement vivants*, malgré plusieurs jours de voyage et d'abstinence. Rien de plus facile d'ailleurs, que de les tenir en réserve avant l'envoi : à cette date, nous conservons encore, dans un bocal fermé, rempli de sphagnes, des *Brachynus crepitans* expédiés de Vals, le 14 juin 1898.

Note à propos des observations de BORDAS  
sur le genre *Brachynus*.

Le « Zoologischer Anzeiger » du 20 février 1899 nous apporte une nouvelle publication de BORDAS sur l'*Anatomie des glandes anales des Coléoptères appartenant à la tribu des Brachyninae* (1). L'impression de notre chapitre relatif au *Brachynus crepitans* étant terminée, nous sommes forcé de rejeter cette note critique en appendice.

Nos observations complémentaires sur le *Brachynus sclopeta*, les écrits de DUFOUR, KARSTEN et LEYDIG et même, — malgré leur discordance absolue, — les affirmations de BORDAS sur le *Brachynus explodens* DURT., nous donnent la conviction que tous les « bombardiers » étudiés jusqu'à présent constituent un groupe naturel, où la glande pygidienne ne présente pas de différences notables, ni au point de vue anatomique, ni au point de vue fonctionnel. BORDAS est manifestement de notre avis; car, après avoir disséqué plusieurs espèces de *Brachynus*, il ne décrit que le *Brachynus explodens*, sans insinuer même qu'il aurait une organisation autre que ses congénères.

Il n'y a donc nullement lieu de craindre que nous soyons à côté de la question en basant notre critique sur l'étude du *Brachynus crepitans* et du *Brachynus sclopeta*, les seuls que nous ayons pu examiner vivants.

1. *Lobes sécréteurs.* - Les follicules sécréteurs, dit BORDAS, sont « légèrement cylindriques. Ils se continuent par un court et étroit canalicule efférent, qui prend naissance par une extrémité élargie, située dans l'axe du glomérule et va déboucher à différentes hauteurs du canal excréteur commun.

- Chaque corpuscule glandulaire..... est fermé à son extrémité distale et s'ouvre du côté opposé, dans un petit réservoir sphérique ou elliptique formé par l'extrémité évasée du canalicule excréteur. -

Tant que l'auteur n'aura pas produit de dessins moins grossiers que celui qui accompagne sa note, nous nous abstenons de discuter ce texte inconciliable avec nos propres observations. Aussi bien, nous devons avouer ne rien y comprendre malgré une étude prolongée de l'objet et l'examen tant de fois réitéré de nos préparations anatomiques et cytologiques. Peut-être le lecteur sera-t-il plus perspicace que nous : pour le guider, nous nous

(1) BORDAS : Zoologischer Anzeiger, XXII. Band, S. 73.

permettons de le renvoyer à notre chapitre III et aux FIG. 6, 11 et 12 de notre PL. II.

2. *Canal collecteur.* - La structure histologique du canal efférent est très caractéristique et remarquable par la *disposition et l'épaisseur de sa couche musculaire annulaire*. En allant de l'extérieur vers l'intérieur, on rencontre : 1° une très mince membrane enveloppante; 2° une double couche de fibres musculaires, dont l'assise longitudinale est très mince, tandis que l'assise circulaire est constituée par d'épais faisceaux disposés en forme de disques, dont les plans sont perpendiculaires à l'axe du canal. L'ensemble de ces disques annulaires donne au conduit l'apparence d'un tube trachéen. Enfin 3°, tout à fait à l'intérieur est une mince assise épithéliale limitant le lumen central. -

A la lecture de ce paragraphe, nous nous sommes demandé par quel merveilleux procédé BORDAS réussit à voir des fibres musculaires partout. Faudrait-il, par hasard, se passer du microtome et des colorants? Quoi qu'il en soit, confiant dans nos propres méthodes, nous maintenons que les disques du canal collecteur et même le tube axial sont de nature cuticulaire et que, chez les *Brachynus* comme chez les autres carabides, la paroi, si ouvragée soit-elle, ne comprend, outre la *propria*, qu'une seule assise de cellules plus ou moins différenciées. Nous avons assez insisté sur ce point. BORDAS est donc sensiblement en recul sur les observations de LEYDIG, 1859. Peut-être veut-il se faire le champion des idées de DUFOUR, 1820, pour qui les rides du canal collecteur ne sont que des rugosités d'un tissu contractile -, et donnent simplement l'illusion d'une structure analogue à celle des trachées (1) -. Dans cette hypothèse, nous sommes en droit d'exiger mieux que des affirmations sans preuves.

3. *Le réservoir.* - Ce réceptacle affecte une forme sphérique à peu près régulière..... Ses parois comprennent deux couches musculaires épaisses;..... ce sont les brusques contractions de ces divers muscles qui lancent avec force au dehors le liquide (contenu) dans la cavité du réservoir..... Le conduit excréteur terminal prend naissance dans une légère dépression située vers l'extrémité postérieure du réservoir. Il est large, court, peu sinueux et à direction antéro-postérieure. Son orifice terminal est situé dans le cloaque un peu au-dessus et en arrière du pore anal.

- Les parois du canal excréteur sont épaisses, musculaires et comprennent un revêtement interne composé d'une intima chitineuse au-des-

(1) DUFOUR : Ann. des Sc. naturelles, 1826, p. 9.

- sus de laquelle viennent *deux assises de muscles longitudinaux et annulaires dont les contractions facilitent l'expulsion brusque* du liquide contenu dans le réservoir supérieur. -

Le lecteur, qui aura parcouru notre chapitre III et pris connaissance de nos observations si nombreuses et si détaillées sur le *Brachynus*, comprendra sans doute que nous nous dispensons ici d'une réfutation inutile. BORDAS ignore la volatilité exceptionnelle et *absolument évidente* du produit glandulaire. Il faut bien dès lors qu'il se fausse les idées sur le fonctionnement de l'organe défensif et qu'il trouve, malgré tout, des parois musculaires épaisses dans un organe flasque par lui même, mais destiné, selon lui, à produire, par ses contractions brusques, des projections *explosives!*

4. *Conclusion.* - En résumé, ajoute l'auteur de la note, cet appareil glandulaire, par sa disposition et sa structure, permet de s'expliquer la façon dont est expulsé le liquide. -

Que *la disposition et la structure* de l'appareil glandulaire influent sur son fonctionnement; nous le voulons bien. Elles nous ont fourni *toutes* nos preuves *anatomiques* en faveur d'une thèse diamétralement opposée à celle de notre honorable contradicteur. Par malheur, pour démontrer cette subordination, telle qu'il la conçoit, BORDAS a besoin d'introduire - de force -, dans l'organe, des éléments anatomiques introuvables. C'est assez dire qu'il est dans l'erreur. En réalité, sa note n'explique rien. LEYDIG avait bien mieux saisi la structure de l'organe.

Au point de vue physiologique, mettre le *Brachynus* sur le même rang que les autres carabides, c'est nier les particularités si caractéristiques qui ont valu aux divers types du genre des désignations spécifiques bien significatives, et le nom populaire collectif de - Bombardiers -.

On le voit, il y a entre nos observations et celles de BORDAS une contradiction radicale sur presque tous les points. La réfutation de ses trois notes, qui semblent écrites bien à la légère, git dans le mémoire détaillé que nous leur opposons. Le lecteur y trouvera, pensons-nous, tous les éléments d'appréciation.

Nous attendons avec un certain intérêt la publication du mémoire *in extenso* qui nous est annoncé.

## CHAPITRE IX.

## La glande-annexe.

*Situation et méthode d'extraction.*

Sauf chez les *Brachynus*, le réservoir de la glande pygidienne des carabides étudiés communique avec le dehors par un tube cylindrique qui, chez les *Carabus*, débouche sur les bords du pygidium à environ 1 1/2 mm. de la ligne médiane et à environ 1 mm. derrière la dernière paire de stigmates, PL. V, FIG. 58. Cette disposition relevée sur un individu mâle se retrouve sensiblement chez la femelle, bien que les annexes du pygidium se modifient suivant les sexes.

La paroi externe du tube éjaculateur est musculaire, l'intérieure épithéliale cuticulaire et fortement plissée. Chez les *Carabus*, les *Chlenius* et vraisemblablement ailleurs, le pore de décharge reste béant; car, quand au moyen d'une pince on arrache l'organe entier sur un insecte fraîchement disséqué, le tube éjaculateur entraîne parfois un anneau chitineux incolore, soudé au tégument, FIG. 59, *a, ch.* Il y a donc réellement près de l'orifice - un bourrelet circulaire -; mais, contrairement à l'avis de BORDAS, il ne joue pas le rôle de sphincter. Sa nature cuticulaire et sa rigidité le prouvent assez. Le véritable sphincter se trouve, selon nous, au point de jonction du réservoir et du tube excréteur, marqué chez certaines espèces par un léger étranglement.

Or, près du pore de sortie, le tube éjaculateur reçoit latéralement les canalicules efférents d'une belle grappe de glandes unicellulaires. La FIG. 59 indique sa position exacte et ses rapports précis. Pour ne rien préjuger au sujet de sa fonction, nous l'appellerons la *glande-annexe*.

Nous avons constaté la présence de cet organe accessoire chez le *Carabus auratus*, le *C. catenulatus*, le *C. granulatus* et le *Brachynus sclopeti* FABR.; on le retrouverait sans doute dans d'autres genres. Pas plus que ses devanciers, BORDAS n'en fait mention dans sa note du 23 janvier 1899. S'il avait soigneusement fouillé les abords de l'orifice de décharge, comment eût-il pu affirmer que le conduit excréteur de la glande pygidienne débouche dans le cloaque?

La glande-annexe, relativement petite, est située contre le tégument à la pointe postérieure de l'abdomen, où se pressent les uns contre les autres les derniers segments engainés et les pièces si volumineuses et si résistantes de l'armure génitale. Les coupes dans cette région sont, comme on sait,

fort difficiles à réussir; elles ne nous ont fourni aucune indication de grande valeur, car la dissection établit nettement les rapports anatomiques de l'organe; mais, après extraction préalable, nous avons procédé à l'enrobage en vue d'une étude cytologique plus complète.

Ce serait une erreur de croire que la dissection donne infailliblement un bon résultat. Voici le procédé qui nous a fourni pour le *Carabus granulatus* la préparation retracée dans la FIG. 59.

Nous secouons dans la solution physiologique l'abdomen préalablement ouvert, de façon que les organes se séparent et flottent; puis, saisissant le réservoir glandulaire au moyen d'une pince, nous enroulons le tube excréteur autour de ses pointes, de manière à exercer une traction forte mais lente. Si le canal se détache au contact du tégument, il emporte le bourrelet cuticulaire en anneau et, dans son voisinage immédiat, la glande-annexe. Si le canal se brise à une certaine distance du pore de décharge, — ce qui arrive souvent, surtout après fixation, — il ne reste plus qu'à racler le pygidium au moyen du scalpel, au risque de détruire ou de perdre l'objet cherché.

#### *Structure cytologique.*

Prises individuellement, les cellules de la glande-annexe sont beaucoup plus belles que les cellules des acini de la glande pygidienne principale. Celle qui est reproduite dans la FIG. 60 mesure 62  $\mu$  suivant son plus grand axe. On y trouve un noyau de 16  $\mu$  seulement, avec un petit nucléole et un boyau nucléinien assez réduit; à côté, il existe une vésicule sphérique de grande dimension, 36  $\mu$ , dont les trabécules rayonnantes forment dans la cellule une auréole claire et brillante. Cette auréole est nettement découpée, grâce à la grande condensation du réseau protoplasmique près de la membrane vésiculaire.

Au premier coup d'œil, sa partie centrale attire d'abord l'attention. Sur l'objet frais, elle apparaît comme un corpuscule opaque dans chaque cellule. Un plus fort grossissement analyse ce corpuscule opaque et le montre constitué par un ensemble de gouttelettes d'un liquide probablement huileux et manifestement insoluble dans le liquide vésiculaire. Le traitement à la potasse *très faible* et l'enrobage les dissolvent. Le filament canaliculé hyalin apparaît alors terminé par un cul-de-sac mamelonné et moins brillant, où s'insèrent les rayons de la vésicule. Il ne se rentle donc pas en ampoule comme cela a lieu dans les vésicules de la glande pygidienne des dytiscides. La FIG. 61 reproduit une cellule renfermant côte à côte deux vésicules sécrétantes. Ce dédoublement est rare.

Comme on pouvait s'y attendre, la glande-annexe est enveloppée d'une *propria*, qui donne de la cohésion aux cellules et fait qu'on les trouve toujours ramassées dans les coupes.

#### *Autonomie de la glande-annexe.*

Les téguments des insectes sont riches en glandes unicellulaires. Aussi pourrait-on se demander si ce n'est pas à tort que nous faisons de ces cellules remarquables un organe autonome. L'objection nous est venue à nous-même. Nous l'avons discutée. Voici notre réponse.

Tout d'abord, les éléments qui constituent la glande-annexe sont des cellules bien différentes de celles que l'on trouve éparses un peu partout, mais surtout sous la membrane arthrodiiale qui relie les pièces copulatrices et aussi les derniers métamères entre eux. Ces cellules ont été figurées pour le *Carabus catenulatus* par M. GILSON, qui en fait un terme de comparaison dans son travail sur le *Blaps mortisaga* (1). De notre côté, nous les avons dessinées à l'appareil d'ABBE pour le *Carabus granulatus*. Il y a concordance parfaite entre les deux observations. Les cellules en question présentent deux types nettement distincts, tantôt séparés, tantôt réunis, FIG. 64, 65. Les unes sont fusiformes, les autres globulaires. Dans les premières, le canalicule filiforme efférent se termine simplement au sein du protoplasme; dans les secondes, il forme une boule au centre d'une vésicule radiée.

Or, cette vésicule, constante dans ses dimensions, est très petite, FIG. 63. Le diamètre ne dépasse guère 10  $\mu$ , tandis que dans la glande-annexe, il n'est jamais de beaucoup inférieur à 36  $\mu$ , ce qui fait que les cellules de la peau ont une vésicule d'un volume environ quarante-six fois moindre. Nos dessins tracés à un grossissement de 1000 diamètres font, peut-être encore mieux que les chiffres, ressortir cette profonde différence.

En outre, tandis que les glandes unicellulaires des autres régions sont d'ordinaire éparses, avec des points d'insertion bien séparés, les cellules de la glande-annexe forment au contraire un massif compact. Tous les canalicules excréteurs débouchent très près l'un de l'autre et s'ordonnent en un faisceau serré, FIG. 59. Il en résulte un ensemble nettement délimité et caractéristique que nous sommes tenté de comparer à un lobe de la glande pseudo-acineuse du *Blaps* (2).

(1) GILSON : La Cellule, t. V, 1889, fig. 13 14.

(2) GILSON : Loc. cit., fig. 3.

Il va sans dire que, tout en faisant de cette glande un organe à part, nous ne considérons pas moins les éléments constitutifs comme des cellules épiblastiques, homologues des cellules glandulaires éparses. La glande-annexe naît d'une différenciation particulière étroitement localisée en vue d'une fonction spéciale.

*Fonction de la glande-annexe.*

L'insertion des canalicules efférents sur le canal éjaculateur, FIG. 59, semble indiquer un rôle *subordonné* à celui de la glande pygidienne. D'autre part, si la glande-annexe, dépourvue de réservoir collecteur, agit d'une façon continue par une conséquence nécessaire de sa structure anatomique, la glande principale ne sert d'organe défensif que d'une façon absolument intermittente. Que devient son produit d'excrétion quand l'insecte n'est pas inquiété?

Ces faits et la question qui en découle nous ont suggéré l'hypothèse suivante.

Il se pourrait que le canal éjaculateur, malgré le sphincter, laisse normalement ou dans le cas de surproduction suinter des traces d'acide et que la glande-annexe fournisse un liquide basique destiné à les neutraliser.

Chez beaucoup de carabides, le produit glandulaire principal a certains caractères des acides gras de poids moléculaire moyen. Pour les *Carabus*, ce serait de l'acide butyrique, suivant les recherches de PELOUZE. Les deux glandes fourniraient ainsi, par leur action combinée, un corps gras propre à lubrifier les téguments. La glande pygidienne serait donc, en temps ordinaire, l'homologue fonctionnel des glandes arthrodiales et, seulement dans le cas de besoin, un organe de défense.

L'hypothèse est vraisemblable, engageante. Voici une *indication* en sa faveur.

On sait la tendance de l'hématoxyline à bleuir au contact des bases. Or, sur le même porte-objets, nous trouvons la glande-annexe teintée en bleu beaucoup plus que les autres éléments anatomiques soumis en bloc à l'influence du colorant. Nous ne désespérons pas de réaliser des essais plus concluants; jusqu'ici nous avons échoué devant la petitesse de la glande-annexe et le contact immédiat d'une glande volumineuse et *fortement acide*.



## DEUXIÈME PARTIE.

# Les Dytiscides.

### CHAPITRE I.

#### Type du *Dytiscus marginalis* L.

##### § I. Historique

La glande pygidienne des dytiscides a été décrite pour la première fois par DUFOUR en 1826 (1). D'après ce naturaliste, elle se compose :

- 1<sup>o</sup> d'un vaisseau sécréteur filiforme, blanchâtre, flottant, très repley et comme aggloméré, absolument dépourvu des grappes utriculaires qui s'observent dans les carabiques, long de près de deux pouces dans le *Dytiscus Roeselii*, et s'insérant à l'origine du conduit excréteur ;

- 2<sup>o</sup> d'une vessie ovoïde ou oblongue, ayant des parois charnues assez épaisses ;

- 3<sup>o</sup> d'un conduit excréteur qui n'est que le prolongement tubuleux du réservoir et qui a la même texture que celui-ci.

- La liqueur que les dytiscides lancent par les côtés de l'anus est d'une puanteur vulvaire insupportable. Elle est incolore et bien différente de cette humeur lactiforme, également fétide, que ces mêmes insectes répandent entre la tête et le corselet et dont je ne connais pas les organes sécréteurs. -

MECKEL, en 1846 (2), essaie une description plus minutieuse de la glande.

- Le follicule sécrétant, dit-il, a une fine *tunica propria* qui enveloppe plusieurs couches de cellules. Suivant l'axe du follicule court un canal étroit limité par la *tunica intima*, de façon que tout l'espace entre la *tunica propria* et l'*intima* est rempli de cellules. Les deux - peaux - ont une

---

(1) DUFOUR : Annales des Sciences naturelles, t. VIII, 1826, p. 15.

(2) MECKEL : Muller's Archiv, 1846, p. 47.

.. surface unie, sans reliefs dus à des cellules isolées en saillie. La -peau -  
 - interne est assez ferme et légèrement plissée. Les cellules sont grandes  
 - et ont - einen nucleirten Kern -. Leur substance est homogène sans  
 - enclaves? (Niederschläge). -

LEYDIG, en 1859 (1), signale encore d'autres particularités. Voyez  
 PL. IV, FIG. 43.

- De l'*intima* fortement plissée partent vers les cellules de fins canali-  
 - cules en grand nombre. Ceux-ci serpentent beaucoup et *forment par suite*  
 - *très ordinairement des boucles qui se présentent comme des anneaux ob-*  
 - *scurs*. La terminaison des canalicules glandulaires à l'intérieur des cel-  
 .. lules sécrétantes est très typique. Elle est constituée par un corpuscule  
 - bi- ou plus souvent trilobé, plus clair que le canalicule chitinisé. On peut  
 - se convaincre de la réalité de cette structure en examinant d'abord l'or-  
 - gane éclairci à la potasse; après quoi l'on aperçoit, même sur le canal  
 - glandulaire absolument frais et dans les grandes cellules sécrétantes, l'ex-  
 - trémité en feuille de trèfle ou, pour mieux dire, l'origine du canalicule  
 - efférent. La *tunica propria* se divise en un feuillet interne limitant les cel-  
 - lules et un feuillet externe, plus clair, portant de nombreuses trachées.

- Le réservoir a une couche musculaire épaisse croisée; l'*intima* est  
 - très plissée comme dans le tube glandulaire. Le produit sécrété lui-même  
 - a une consistance huileuse; il sort des cellules non - par diffusion -, mais  
 - par écoulement à travers les canalicules que nous avons décrits. „

BORDAS, dans une note présentée à l'Académie des Sciences le 20 juin  
 1898 (2), refait encore une fois la description des glandes pygidiennes des  
 dytiscides. Cet auteur s'est spécialisé depuis longtemps dans des recherches  
 sur l'anatomie des insectes. Il doit donc connaître les écrits de LEYDIG,  
 classiques dans la matière et cités partout. Cependant, s'il avait lu le pas-  
 sage que nous venons de reproduire, et s'il l'avait contrôlé, il nous paraît  
 fort probable qu'il eût renoncé à sa note.

Voici le texte de BORDAS paru aux - Comptes rendus -. Nous y avons  
 souligné les points sur lesquels nous serons forcé de contredire l'auteur. Il  
 sera utile, en le lisant, de consulter la FIG. 41, PL. IV.

- Parmi les Dytiscidæ nous avons étudié les glandes *anales* ou glandes  
 - *défensives* du *Cybister Ræselii* FABR., du *Dytiscus marginalis* L. et du

(1) LEYDIG : Muller's Archiv, 1859, p. 44.

(2) BORDAS : Comptes rendus, t. CXXVI, p. 1824.

„ *Dytiscus latissimus* L., etc. Ces glandes sont très volumineuses, paires  
 - et constituées par deux tubes *blanchâtres*, très développés, entortillés et  
 - *pelotonnés en une masse ovoïde*, d'apparence intestinforme et située dans  
 - les derniers segments abdominaux, de chaque côté du tube pénial, en avant  
 „ et au-dessous du rectum. Chaque tube glandulaire *dépasse*, quand il est  
 - complètement déroulé, *quatre ou cinq fois* la longueur totale du corps de  
 - l'insecte. Il se rétrécit vers sa partie terminale et va s'ouvrir à la face pos-  
 - téro-interne d'une grosse vésicule piriforme, mesurant de 4 mm. à 5 mm.  
 - de longueur sur 3 mm. de large. Cette vésicule est constamment distendue  
 - et renferme un *liquide nauséabond* et *d'une teinte vert foncé analogue à*  
 - *celle que prend la bile quand elle a subi l'action du suc gastrique ou de*  
 - *l'oxygène. Peu à peu la coloration change*, et après un séjour plus ou  
 „ moins long de l'animal dans l'alcool, *la teinte du contenu de la vésicule*  
 - *dévient jaunâtre*, tandis que les tubes glandulaires *conserrent leur colora-*  
 - *tion blanc foncé.*

- *La structure de la glande est des plus simples.* Elle comprend exté-  
 - rieurement une mince membrane péritonéale, *au-dessous de laquelle*  
 - *existe une couche musculaire. Enfin, tout à fait à l'intérieur et limitant*  
 „ *le lumen central, se trouve l'assise épithéliale constituée par des cellules*  
 „ *sécrétrices rectangulaires.*

- Le canal excréteur fait directement suite à la vésicule et peut être  
 - considéré comme le prolongement de cette dernière dont l'extrémité pos-  
 „ térieure va s'amincissant progressivement. On peut cependant considérer  
 - son origine comme située au point d'embouchure de la glande tubuleuse  
 - dans la vésicule. C'est un canal régulièrement cylindrique de 9 mm. à  
 - 12 mm. de longueur. Sa portion terminale rampe sur les parois latérales  
 - du pénis, passe sous les deux portions dilatées des deux pièces chitineuses  
 - provenant de l'arc en fer à cheval qui soutient l'armure génitale, et va  
 „ s'ouvrir, non pas dans le rectum, mais bien *dans un petit cloaque* de chaque  
 „ côté *et un peu en arrière de l'orifice anal.....*

- Le réservoir collecteur et le canal excréteur sont pourvus d'une assise  
 - musculaire *plus puissante que celle qu'on observe dans la glande.*

- Les *glandes anales* ne débouchant pas dans le tube digestif ne doi-  
 - vent, certes, jouer aucun rôle dans les phénomènes de la digestion. *Ce*  
 - *sont peut-être des organes d'excrétion, ainsi que le ferait supposer la cou-*  
 - *leur et la nature du liquide qui est éliminé. Ces glandes anales sont, en*  
 - *tout cas, des organes de défense, dont le contenu, lancé par l'insecte, sert*

„ à écarter ses ennemis et à se dérober à leur poursuite. De plus, l'odeur „ nauséabonde du liquide doit également servir à cette fin. Quand on excite „ l'animal, on voit en effet celui-ci, avant de s'enfoncer dans la vase, lancer „ dans le milieu ambiant un liquide jaunâtre qui obscurcit l'eau momen- „ tanément. „

## § II. Anatomie.

### Remarques.

1. Le *Cybister Roeselii* et le *Dytiscus latissimus* sont très rares en Belgique et même douteux pour notre faune. L'un et l'autre ont été observés seulement à l'état sporadique, et nous n'avons pu nous en procurer d'exemplaires vivants.

BORDAS, il est vrai, généralise sa description en l'étendant indistinctement aux deux types précités et au *Dytiscus marginalis*. Selon toute vraisemblance, cette généralisation est fondée, car chez les douze espèces de dytiscides que nous avons disséquées, la glande pygidienne a la même organisation. Sous ce rapport, la famille est moins intéressante que celle des carabides. Les différences se bornent aux dimensions absolues du tube sécréteur et du réservoir et à des détails secondaires. Par contre, les grands dytiscides présentent des spécialisations cytologiques fonctionnelles d'une beauté surprenante. Nous les décrirons chez le *Dytiscus marginalis* L. et le *Dytiscus punctulatus* FABR.

2. Au point de vue *macroscopique*, on peut accepter la description de DUFOUR et celle de BORDAS avec les réserves suivantes :

a) Le tube glandulaire présente un, deux ou trois diverticules latéraux très courts et espacés, déjà signalés par LEYDIG, PL. IV, FIG. 41.

b) Sa longueur à frais ne dépasse probablement jamais le triple de la taille. La fixation le raccourcit : sur nos préparations anatomiques, il n'atteint jamais le double de la longueur de l'insecte.

c) Il forme non pas une pelote ovoïde, mais une sorte de réseau *très irrégulier* autour du réservoir, avec des anses plus nombreuses du côté interne.

d) Le produit sécrété est toujours jaune de chrome; le tube glandulaire brunâtre et ambré.

### *Examen microscopique préliminaire. Coupe transversale.*

La glande traitée en masse par la potasse à 2 o/o présente l'aspect rendu dans la moitié droite de la FIG. 42 : des filaments en boucles soudés

d'une part au canal interne et terminés d'autre part soit par des anneaux brillants aréolés, soit par des feuilles de trèfle. A frais ou après traitement par le vert de méthyle acétique, on distingue les détails figurés dans la moitié gauche de la même figure : des gros noyaux avec leur nucléole et leur boyau nucléinien et des corpuscules ronds, brillants, parfois lobés, au milieu d'une zone de granulations jaunâtres. La FIG. 43, empruntée à LEYDIG, montre que cet auteur a beaucoup exagéré les dimensions des cellules, dont, croyons-nous, il représente vaguement le noyau dans la partie supérieure du dessin. Il avoue, à propos de l'*Acilius sulcatus*, qu'il ne distingue pas leurs limites et il ne les trace pas, FIG. 53.

Sur une section normale du tube glandulaire, FIG. 44, on trouve près de la périphérie la couche sécrétante épaisse de deux ou trois cellules et au centre une lumière limitée par une cuticule épaisse, plissée et parsemée de petits noyaux. De la cuticule partent des tronçons de filaments canaliculés; d'autres tronçons se retrouvent plus loin, entre les grandes cellules à vésicule, côte à côte avec des bouts de trachées et des noyaux aplatis. Quelques détails au sujet de ces divers éléments.

#### *Les cellules sécrétantes.*

Ces cellules, remarquablement belles, contiennent, outre leur noyau, une vésicule radiée, chargée d'éliminer la sécrétion glandulaire.

1. *Vésicules.* Tandis que chez les carabides les vésicules sont toutes identiques dans un même organe, les dytiscides ont côte à côte deux types de vésicules très tranchés, des vésicules à ampoule centrale fortement réfringente et des vésicules sans ampoule et généralement multilobées. Les premières se rencontrent *surtout* dans les cellules plus profondes, les secondes dans les cellules superficielles.

Examinons ces curieuses formations sur un organe fixé à l'acide osmique, éclairci et coloré au vert de méthyle acétique et contrôlons nos résultats sur un organe *frais* déposé simplement dans la solution physiologique, exempt par conséquent de toute altération par les réactifs. La transparence de l'objet rend ce procédé possible, FIG. 46 et 47.

Dans les deux cas, la vésicule se montre nettement radiée. Quand il y a une ampoule, FIG. 47, son centre est le centre de radiation de la vésicule; en son absence, FIG. 46, les centres de radiation sont multiples. Il en résulte deux, trois, quatre, cinq lobes partiellement fondus en une masse unique. La terminaison distale du filament canaliculé efférent se modifie en consé-

quence : ou bien il se renfle en bouteille avec épaissement et chitinisation notables de sa paroi, ou bien il se bifurque en plusieurs branches atténuées et verruqueuses. Avec un bon éclairage et un grossissement de 1000 à 1500 diamètres, on voit la membrane limitante des vésicules se résoudre en une série de points, et il est aisé de se convaincre que ces points sont des points nodaux en continuité d'une part avec les trabécules rayonnantes de la vésicule et d'autre part avec le réseau du protoplasme. La membrane des vésicules nous a toujours paru nette sur l'organe examiné à frais. Après coupe, sa définition varie suivant les fixateurs employés. La liqueur de FLEMING a sur la glande du *Dytiscus* une faculté de dissociation et de coagulation remarquable. On peut en juger par la FIG. 44. Ce réactif isole plus ou moins les cellules et accentue la membrane vésiculaire dans son ensemble, tout en masquant irrémédiablement sa structure ponctuée. Le sublimé alcoolique de GILSON fait apparaître une limite nette à chaque vésicule. Quand on le mélange à son volume d'acide nitrique à 3 0/0, la membrane de la vésicule tend à s'effacer; par contre, l'irradiation des trabécules vésiculaires dans le protoplasme devient plus évidente. Cette propriété est mise en lumière par la FIG. 43 empruntée au *Dytiscus punctulatus*; nous pourrions produire, pour diverses espèces, un nombre infini de dessins semblables. Il faut donc se défier de l'acide nitrique. Sans doute, il maintient les tissus très bien étalés, mais il estompe toutes les lignes.

L'examen comparé de la glande en masse et des coupes préparées par diverses méthodes de fixation nous permet donc de conclure à l'existence dans chaque cellule sécrétante, d'une poche vésiculaire réellement close.

Dans le cas présent, le fixateur nitrique a cela de très particulier que sur les mêmes coupes il fait disparaître les membranes des vésicules d'une manière très inégale. N'est-on pas en droit d'en déduire que d'une cellule à la voisine, les membranes en question ont probablement une texture quelque peu différente?

A notre avis, il y a là un argument de plus en faveur de la structure réticulée du protoplasme et de la formation des membranes par la simple régularisation et la soudure en réseau des trabécules suivant une surface sphérique, conformément aux idées émises dès 1884 par notre illustre maître, M. CARNOY (1), et confirmées ensuite par tant de travaux, notamment par les observations de M. GILSON sur les vésicules intracellulaires de la glande odorifère chez le *Blaps mortisaga* (2).

(1) CARNOY : La Biologie cellulaire, p. 189, 195, 225.

(2) GILSON : La Cellule, t. V, 1889, p. 12.

Sur les objets soumis à l'enrobage, les réactifs successivement employés ont, selon nous, débarrassé les mailles de l'enchylème solidifié qui les fermait. Seul le réseau de plastine s'est maintenu, et comme les points nodaux d'une membrane très mince sont forcément peu épaissis, comme d'une cellule à l'autre la plaque sphérique limitante ne s'est pas nécessairement accusée au même degré, il peut arriver qu'une coupe équatoriale ne montre plus que les trabécules rayonnantes avec une simple région d'épaississement dans le voisinage de la surface vésiculaire. C'est l'explication de la FIG. 48.

La potasse *très diluée* a un pouvoir de résolution analogue à celui de l'acide nitrique. Sous son influence, non seulement la membrane de la vésicule, mais aussi l'ampoule centrale, si homogène aux grossissements moyens, FIG. 45, *b*, se montrent formées de points ou plutôt de petites masses irrégulières séparées par des intervalles plus sombres simulant des pores. La FIG. 45, *a*, dessinée à l'apochromatique 2,0/1, 30 × 12 compensateur, donne une idée de cet aspect si intéressant. Les points solides plus clairs y apparaissent nettement comme l'origine des rayons de la vésicule.

En parcourant avec un bon objectif un tube glandulaire éclairci à la potasse, on peut se convaincre qu'outre les deux formes typiques de vésicules que nous avons décrites, il y a des formes aberrantes. Dans les cellules périphériques, par exemple, le canalicule de drainage se réduit, suivant le cas, à trois, deux ou une branche, FIG. 45, *c*. Quant à l'ampoule des cellules plus internes, elle porte parfois des appendices simples ou multiples terminaux ou latéraux, plus ou moins capricieux, véritables squelettes d'une vésicule complémentaire, dont il serait aisé de reconstituer les contours, FIG. 45, *a*, *b*, et FIG. 48.

2. *Protoplasme et noyau.* A frais, le protoplasme est particulièrement granuleux; ses enclaves sont presque toutes de nature huileuse. A la suite de la moindre lésion du tube glandulaire, l'enchylème se déverse avec tous les caractères d'une véritable émulsion. C'est un liquide hyalin tenant en suspension une infinité de gouttelettes incolores ou jaunâtres. Nous y voyons une raison de penser que la sécrétion est une fonction du protoplasme et que les vésicules sont simplement des appareils de drainage. Quoi qu'il en soit, les enclaves huileuses se pressent autour de la vésicule en une zone fort dense. Leurs réactions chimiques sont celles du produit contenu dans le réservoir collecteur et leur accumulation donne au tube glandulaire frais une teinte jaune-brun ambré. Cette dernière observation porte, il est vrai, sur un individu abondamment nourri pendant quatre semaines, chez lequel

l'activité fonctionnelle était surexcitée. Chez un individu témoin, mis à la diète pendant quinze jours, nous avons trouvé, avec une teinte plus pâle, un protoplasme beaucoup moins gorgé d'enclaves. C'était à prévoir.

Si DUFOUR et BORDAS ont eu sous les yeux un tube glandulaire *blanchâtre*, ils ont dû opérer sur un tissu atrophié par la faim ou opacifié par l'alcool.

Le noyau des cellules sécrétantes est grand chez les *Dytiscus* : nous en avons mesuré d'un diamètre de 35  $\mu$ . Sur l'organe frais traité au vert de méthyle, le boyau se dessine nettement avec ses anses serrées et nombreuses, FIG. 47. Nous l'avons fort bien vu aussi au commencement de la digestion par le cyanure et le carbonate de potassium. Pourtant, le graveur a quelque peu exagéré la régularité de sa structure. Dans la cellule à vésicule multilobée dessinée avant fixation, nous avons remplacé le noyau par une coupe colorée à l'hématoxyline: cette coupe étant faite à 10  $\mu$ , on n'y trouve naturellement que des tronçons du boyau nucléinien, maintenus par le réseau très apparent du caryoplasme. Les nucléoles, gros et souvent au nombre de deux, se présentent comme un amas de nucléoles plus petits; leur résistance aux digestifs et leur saturation plus faible par l'hématoxyline ne permettent pas de douter de leur nature plastinienne.

3. *Propria*. La section du tube glandulaire, FIG. 44, devrait porter sur son pourtour la trace de la membrane péritonéale signalée par MECKEL, LEYDIG et BORDAS. Même sur les coupes dissociées et ratatinées par le fixateur, nous n'avons jamais vu avec netteté ni noyaux aplatis, ni une membrane distincte de celle des cellules sous-jacentes. La *tunica propria* s'aperçoit tout aussi difficilement sur l'organe dissocié dans le vert de méthyle acétique, à cause sans doute de sa grande adhérence. Et pourtant, nous avons lieu de croire que la *propria* ne revêt pas seulement tout l'organe, mais s'insinue même entre les cellules actives, de manière à former à chacune d'elles une poche enveloppante. En effet, contrairement à ce qui a lieu chez les carabides, on trouve *épars dans les membranes* de la couche sécrétante du *Dytiscus*, des noyaux aplatis analogues aux noyaux des tuniques méso-dermiques.

#### *Le système de drainage.*

1. *Canalicules efférents*. La vésicule de chaque cellule sécrétante se continue jusqu'au canal axial par un tube hyalin très mince et régulièrement filamenteux. Mais ce tube est bien plus long que le trajet à parcourir par le liquide élaboré. Où loge-t-il ses anses; ses boucles nombreuses traversent-



elles les cellules? L'examen de la glande en bloc ou dissociée à frais ne saurait l'apprendre. Les coupes fixées au sublimé acétique ou nitrique ne se prêtent pas davantage à cette discussion. Car, nous l'avons déjà insinué, deux cellules sécrétantes voisines sont probablement séparées par plus d'une membrane. Dès lors, toutes les fois que la paroi intercellulaire paraît complexe, il est bien difficile de décider si l'on a affaire à un filament canaliculé ou à un clivage local des membranes. Dans l'occurrence, la liqueur chromo-acéto-osmique de FLEMING a sur les fixateurs précédents l'avantage de dissocier partiellement les cellules et, en même temps, de rendre les canalicules moins réfringents que le protoplasme, grâce sans doute à la réduction de l'acide osmique par les matières grasses qu'ils charrient. La FIG. 44 permet au lecteur d'apprécier ce résultat. Il y peut voir des tronçons de canalicules dans les - méats " intracellulaires. Pour nous, il nous est arrivé d'en trouver même au milieu d'une cellule : c'étaient assurément des débris entraînés par le rasoir. A preuve, la rareté du fait par rapport à la facilité d'observation avec le mode de fixation adopté, et de plus la projection de ces débris soit sur le noyau, soit sur les vésicules elles-mêmes. On peut donc admettre, ce semble, que le canalicule, en sortant de la cellule sécrétante, s'insinue entre les cellules voisines pour gagner ainsi par de longs circuits le canal de drainage.

D'après LEYDIG, les fins canalicules serpentent en formant des boucles qui se présentent comme des anneaux obscurs. En réalité, cet auteur a pris pour des boucles de cette sorte les ampoules des vésicules plus internes, FIG. 42, 44; car les vésicules à ampoule ne sont pas mentionnées dans le texte, et c'est à leur niveau que son dessin retrace en traits plus gros les boucles supposées des tubules excréteurs, FIG. 43.

2. *Canal axial.* Dans une préparation fraîchement éclaircie à la potasse sur la platine du microscope, ce canal se présente comme un long tube cylindrique aux parois plissées : avec les filaments canaliculés, l'ampoule vésiculaire et les trachées superficielles, il constitue les parties les plus résistantes de l'organe. En coupe, on lui trouve une assez grande épaisseur, une surface interne irrégulière, la surface extérieure tapissée de petits noyaux et sa masse percée çà et là de pores tubulaires, les embouchures de canalicules efférents. Dans la partie plus rétrécie du tube glandulaire, il forme des méandres très apparents sur nos préparations anatomiques. A ce niveau, sa section microtomique est absolument excentrique.

*Noyaux intercalaires.*

Ces éléments cytologiques disséminés entre les cellules sécrétantes, FIG. 44, *ncj.*, sont pour nous une énigme. Faut-il les considérer comme une dépendance du canal axial, comme les satellites des filaments canaliculés excréteurs analogues à ceux que nous avons signalés chez le *Calathus*, l'*Anchomenus* et le *Carabus*, PL. II et III, FIG. 15, 18, 26? Sont-ce des noyaux conjonctifs appartenant à des poches-enveloppes de chaque cellule sécrétante? Poser la question n'est malheureusement pas la résoudre. La facilité avec laquelle le tube glandulaire se dissocie sous l'influence de certains réactifs, FIG. 44, sans qu'il en résulte des lésions cellulaires notables, nous incline vers la seconde hypothèse. Mais dans ce cas, il paraîtra d'autant plus étrange que le bord externe de la coupe ne trahisse jamais la présence d'une membrane distincte et libre.

*Note critique.*

En présence de ces faits, que notre examen comparé rendra encore plus certains, nous nous demandons si BORDAS a pu avoir sous les yeux le même organe que nous, quand il voyait sous la membrane péritonéale extérieure *une couche musculaire* et tout à fait à l'intérieur, *limitant le lumen central, une assise épithéliale constituée par des cellules sécrétrices rectangulaires!* La glande du *Dytiscus* que cet auteur dit *des plus simples*, est à notre sens bien plus complexe, d'une spécialisation bien plus remarquable que les glandes acineuses ou tubulaires communes.

## § III. Physiologie.

DUFOUR (1) et LEYDIG (2) ne sont pas explicites au sujet du rôle supposé de la glande pygidienne des dytiscides; toutefois, le contexte permet de conclure qu'ils en font, comme chez les carabides, un organe de défense. MECKEL (3) s'exprime avec quelque hésitation: « dies Secret *scheint zur Vertheidigung bestimmt zu sein* ». - Les dytiques, dit KÜNCKEL D'HERCULAIS (4), lancent à la face de leurs ennemis un liquide *incolore* d'une odeur « nauséabonde, produit de la sécrétion de leurs glandes anales *accumulée dans leur vaste poche rectale* », et l'auteur assimile ces insectes aux carabes,

(1) DUFOUR : Ann. des Sc. natur., 1826, p. 6 et 15.

(2) LEYDIG : Müller's Archiv, 1859, p. 43.

(3) MECKEL : Müller's Archiv, 1846, p. 46.

(4) BREHM : Merveilles de la nature, Les Insectes, p. 135.

qui usent d'un moyen analogue - dans le but de lasser celui qui les a saisis entre les doigts et de reconquérir leur liberté individuelle -.

Pour BORDAS, qui le dernier a traité la question, les glandes pygidiennes - *sont peut-être des organes d'excrétion et, en tous cas, des organes de défense* (1) -. Nul doute qu'il ne se trouve encore d'autres auteurs favorables à sa théorie, la seule, pensons-nous, qui ait été proposée jusqu'à ce jour.

Il peut paraître téméraire de révoquer en doute une interprétation si bien patronnée. Pourtant, l'observation attentive du *Dytiscus marginalis* nous laisse la conviction que les organes en question ont chez les dytiscides un rôle tout autre que chez les carabides. Le lecteur pèsera les preuves; voici notre thèse :

*La glande pygidiennne du Dytiscus marginalis n'est ni une dépendance du tube digestif, ni un appareil d'excrétion, ni un organe de défense. Elle est destinée à faciliter les fonctions respiratoires. Le véritable appareil défensif est la poche rectale.*

#### *Faits d'observation.*

Recueillons quelques faits avant de formuler notre argumentation.

1. *Anatomie du réservoir glandulaire.* a) Suivant DUFOUR, LEYDIG et BORDAS, la vessie ovoïde qui sert de réservoir a des parois charnues assez épaisses, - une assise musculaire puissante -. En réalité, les fibres croisées, très belles sans doute, forment un feuillet d'une ou deux cellules d'épaisseur. A l'état de vacuité, la poche est flasque. Chez les plus grands *Carabus* et le *Procrustes*, il faut la couper pour montrer la préparation anatomique de la glande, tant elle était ferme et fortement musclée; ici elle se réduit à rien sous le cover.

b) Le conduit excréteur est le prolongement tubuleux du réservoir. Il est tortueux, mince et long de 6 à 8 mm.

Remarquons en passant qu'il débouche symétriquement dans le pli assez profond que forme la membrane arthroïdale postérieure du pygidium. Sa terminaison n'est pas un cloaque, mais un simple pore *très petit*, pratiqué sur le bord de la pièce chitineuse dont est cerclé le sphincter de l'anus sur la face dorsale.

2. *Produit sécrété.* a) Nous avons lieu de croire que le produit de sécrétion est complexe. Comme MECKEL le notait déjà en 1846,

(1) BORDAS : Note citée, p. 1825.

- man sieht in den centralen Röhre des Follikels (de tube glandulaire) Oeltropfen, die in einer wässerigen Flüssigkeit schwimmen - (1). Il y a plus. Dans la poche, le liquide sécrété est à l'état d'émulsion : de là son aspect jaune *opaque*. Au microscope, il se montre composé d'une infinité de gouttelettes huileuses au contact. Observé sans cover, il devient bientôt ambré : c'est que les gouttelettes huileuses se confondent, sans doute par suite de l'évaporation du liquide accessoire. Toujours est-il que la matière sécrétée abandonne sur porte-objet une substance incolore, limpide et volatile, qui rougit énergiquement le papier de tournesol.

Le corps jaune restant est une sorte d'huile grasse. Sans préjudice des indications ultérieures d'une analyse rigoureuse, nous nous bornons à dire qu'il fait sur le papier collé une tache permanente. Il réduit énergiquement l'acide osmique, se dissout instantanément dans la potasse, comme s'il était saponifié et se reprécipite à l'état d'émulsion sous l'influence des acides. Insoluble dans l'eau, il se dissout dans les alcools forts, l'éther, le chloroforme et le sulfure de carbone. Traité par l'acide sulfurique concentré, il prend, comme l'huile de foie de morue, une belle couleur carmin passant bientôt au cachou. L'acide nitrique fumant l'oxyde avec une certaine violence.

b) Sa densité est supérieure à l'eau : rejeté par l'animal, le liquide, un peu pâteux, va rapidement au fond et y forme un amas persistant. Ce caractère est embarrassant, car la plupart des huiles et des corps gras ont une densité inférieure à 1.

c) L'évaporation de sa solution chloroformique donne des cristalloïdes aciculaires en amas rayonnants. Isolé ainsi, il est butyreux et rougit encore le tournesol. Son odeur est fraîche, légèrement éthérée, difficile à définir ; elle nous rappelle le parfum du lilas. Cette odeur ne diffère pas d'ailleurs de celle du produit prélevé directement dans le réservoir, et nous l'avons perçue nettement presque toutes les fois que nous avons touché des dytiques en vue de la dissection.

#### *Discussion.*

a) *La glande pygidienne du Dytiscus marginalis n'est pas une dépendance du tube digestif.*

Son affleurement à la surface du corps le prouve.

(1) MECKEL : Muller's Archiv, 1846, p. 47.

b) *Elle n'est pas un appareil d'excrétion.*

Le *Dytiscus* a les tubes de MALPIGHI normalement développés. Le produit glandulaire ne présente du reste pas les caractères d'un déchet de l'organisme. Les substances analogues aux graisses sont d'ordinaire des réserves et, dans l'occurrence, nous nous demandons, si, dans le cas de disette, le *Dytiscus* ne reprend pas par osmose le liquide élaboré. Quoi qu'il en soit, chez les individus laissés à jeun pendant un mois, et le tube sécréteur et le réservoir étaient dans un état de vacuité remarquable. Nous n'insistons pourtant pas sur ce dernier fait, car pour l'expliquer il suffirait d'admettre que la glande a continué à rejeter le liquide produit, sans réparer ses pertes.

Quant à la couleur *jaune*, elle ne permet pas de conclure que le liquide est devenu inutile, puisque beaucoup de corps gras et les beurres sont colorés en jaune. Or, cette couleur est la couleur normale; chez les quelques douzaines de dytiscides divers que nous avons disséqués, nous l'avons *toujours* retrouvée avec des variations de nuance très légères.

Quand BORDAS parle d'un liquide nauséabond, d'une teinte vert foncé analogue à celle que prend la bile quand elle a subi l'action du suc gastrique ou de l'oxygène, il décrit sans doute un cas pathologique.

c) *Elle n'est pas un organe de défense.*

1. Le liquide a une odeur agréable. Au lieu de se diviser dans l'eau, il tombe au fond, sans même former de trouble.

2. Le canal de sortie est si étroit sur une longueur d'environ 10 mm. et le pore d'affleurement si rétréci, que l'animal ne saurait rejeter brusquement une quantité notable d'un liquide presque pâteux.

3. Au surplus, la paroi musculaire du réservoir est faible.

4. En réalité, même après excitation prolongée, le *Dytiscus* laisse suinter à peine et par exception une trace de matière jaune. Plus d'une fois, nous avons coupé les élytres et fait saillir par pression les organes postérieurs en vue d'étudier leurs rapports. Même alors, nous trouvions à la dissection le réservoir presque rempli. Le produit glandulaire sort donc difficilement et jamais en masse.

d) *Le véritable appareil défensif du Dytiscus est sa poche rectale.*

1. Le rectum a la forme d'un cœcum pointu très dilatable, qui reçoit latéralement l'insertion de l'intestin.

2. Cette poche est normalement remplie de matières excrémentitielles et d'eau. Son contenu répand une odeur infecte d'hydrogène sulfuré.

3. Quand l'animal est harcelé, il vide la poche rectale avec plus ou moins de violence. C'est à ce fait qu'il faut attribuer l'odeur nauséabonde

des dytiscides quand la main les saisit, et le trouble produit dans l'eau, quand ils se soustraient à une poursuite. La glande pygidienne y est absolument étrangère.

Peut-être y aurait-il lieu de reconnaître un rôle accessoire aux glandes des articulations : toutefois leur action paraît trop lente.

KÜNCKEL D'HERCULAIS est manifestement de notre avis, quand il rapporte à la - vaste poche rectale - *le liquide* - incolore - ou plutôt gris-sale, que les dytiques lancent à la face de leurs ennemis; mais ce savant s'est mépris, pensons-nous, au sujet des rapports de la glande pygidienne avec le rectum.

c) *La glande pygidienne est destinée à faciliter la fonction respiratoire.*

1. Comme les carabides, les *Dytiscus* ont une paire de stigmates sur les six somites antérieurs au pygidium. La paire postérieure est plus forte sans doute; mais en principe, quoique paraissant respirer par la région anale seule, l'insecte peut renouveler les gaz trachéens par douze paires de stigmates, à la façon des coléoptères terrestres. A cet effet, il faut et il suffit que, même sous l'eau, les stigmates soient baignés d'air. La nature y a pourvu.

2. En effet, les élytres avec leur surface convexe et la région dorsale avec sa surface nettement concave forment une boîte naturelle, capable d'emmagasiner une grande quantité d'air, à condition que l'eau ne l'envahisse point.

3. Ce résultat n'est pas assez assuré par le seul fait que les élytres embrassent exactement les côtés du corps. La capillarité aidant, l'eau pénétrera par la fente, si les surfaces chitineuses en regard se mouillent, et quand l'insecte flottera renversé à la surface suivant son habitude, avec le pygigien à découvert et les élytres entrebaillées, l'eau pourra même envahir toute la chambre respiratoire. Si, au contraire, l'eau ne mouille point les bords de la fente, il se formera sur tout le pourtour de l'abdomen un ménisque convexe avec dépression du liquide ambiant et étanchéité parfaite de l'espace circonscrit par les élytres.

Or, chez le *Dytiscus*, la face interne des ailes supérieures se mouillent difficilement; il en est de même des ailes membraneuses, de toute la surface dorsale et du duvet soyeux qui la revêt.

Tous ces éléments anatomiques sont normalement enduits d'une matière grasse que nous croyons être principalement le produit de la glande pygidienne. La tendance des corps gras à faire - tache d'huile - et les frot-

tements incessants des différentes pièces intéressées suffisent pour expliquer le transport du liquide glandulaire loin de son pore d'excrétion, d'où il semble se dégager toujours par petites doses.

Aussi bien, quiconque a observé le *Dytiscus* par un beau soleil, dans une mare tranquille, a pu le voir se frotter les élytres avec sa paire de pattes natatoires. Les longs poils des tarsi comprimés se prêtent assurément fort bien alors à faire fonction de brosses. Cette observation nous apprend pourquoi les élytres sont souvent plus gras près de leur bord que vers la partie médiane de l'insecte.

Ainsi, le dytique a, pour protéger les stigmates et emprisonner une grande quantité d'air, un ensemble d'appendices qui, après graissage, constituent un système imperméable. Pour lui faire temporairement perdre ses qualités, il suffit de laver l'animal avec un dissolvant du liquide glandulaire, le chloroforme, l'éther, le sulfure de carbone. Les téguments se mouillent et l'on devine l'état de gêne qui en est la conséquence.

#### *Conclusion.*

La glande pygidienne a donc, ce semble, une fonction comparable à celle de la *glande uropygienne* ou *glande du croupion* chez les oiseaux. Comme l'on sait, - cette glande bilobée, à canal excréteur simple, sécrète une humeur huileuse particulièrement abondante chez les palmipèdes, et servant à enduire les plumes pour les préserver de l'action de l'eau (1) -.

Sans doute, chez les oiseaux, il n'y a ni glandes sébacées, ni glandes sudoripares, tandis que les dytiscides ont le tégument tapissé par endroits, sur sa face interne, de glandes unicellulaires destinées vraisemblablement à graisser les somites. Il semble évident toutefois que chez les dytiscides, une bonne partie d'entre elles sont affectées à un autre usage, puisqu'elles déversent dans les articulations le liquide laiteux, probablement défensif, que les chasseurs de dytiques connaissent bien. En toute hypothèse, nous croyons que si le rôle de la glande pygidienne, au point de vue des fonctions respiratoires, n'est peut-être pas exclusif, il est du moins très réel et probablement prépondérant.

(1) CLAUDE : *Traité de Zoologie*, Paris 1884, p. 1509.

## CHAPITRE II.

## Types voisins.

## § I. Aperçu général.

Si, par ses éléments cytologiques, la glande anale des dytiscides est beaucoup plus belle que celle des carabides, elle présente bien moins de variété. Dans son ensemble, elle reproduit toujours l'aspect de la FIG. 41, à cela près que dans les espèces plus petites, telles que l'*Acilius sulcatus*, il n'y a généralement pas de diverticules latéraux, selon la remarque très juste de LEYDIG (1). Cette dernière espèce fournit un type assez spécial de cellules sécrétantes. Nous la rangerons à part. Les vésicules du *Dytiscus marginalis* se retrouvent, quoique légèrement simplifiées, chez les espèces suivantes :

Tribu des Laccophilini : *Laccophilus obscurus* PANZ.

Tribu des Hydroporini : *Hyphydrus ovatus* L.

*Hydroporus incognitus* SHARP.

Tribu des Colymbetini : *Agabus abbreviatus* Fabr.

*Agabus bipustulatus* L.

*Platambus maculatus* L.

*Rhantus pulverosus* STEPH.

*Rhantus grapii* GYLL.

*Colymbetes fuscus* L.

Tribu des Dytiscini : *Dytiscus punctulatus* FABR.

Tribu des Hydaticini : *Acilius sulcatus* L.

La glande pygidienne du *Dytiscus punctulatus*, FIG. 84, ne présente aucun caractère distinctif par rapport au *Dytiscus marginalis*.

Il serait superflu de décrire longuement les autres formes citées. Chez toutes, l'organisation fondamentale de l'appareil est la même. On peut en juger par les FIG. 49 et 50 empruntées au *Rhantus grapii* et au *Colymbetes fuscus*. Trois remarques seulement :

1. Toutes les espèces examinées ont des vésicules à ampoules et des vésicules sans ampoules. Les premières sont parfois très rares ; les secondes se réduisent d'ordinaire à une sphère simple non lobée.

(1) LEYDIG : Müller's Archiv, 1850, p. 44.



2. Les dimensions absolues des cellules varient assez bien. Petites chez le *Rhantus grapii*, FIG. 49, elles sont énormes chez le *Colymbetes fuscus*, FIG. 50; seulement c'est le protoplasme qui s'est développé, sans accroissement notable de la vésicule et des noyaux.

3. Chez le *Colymbetes fuscus*, les vésicules à ampoule tendent à devenir piriformes, les autres prennent une forme ovoïde. Cette modification va s'accroître dans le dernier type qu'il nous reste à étudier.

## § II. *Acilius sulcatus* L.

LEYDIG a décrit et figuré le tube glandulaire de l'*Acilius*, FIG. 52 (1); il avoue ne pas avoir pu distinguer les limites des cellules. Aussi, comme pour le *Dytiscus*, représente-t-il celles-ci trop grandes et trop rares. Somme toute, la coupe de la FIG. 51 est la reproduction de la FIG. 44. Seules, les vésicules sécrétantes diffèrent notablement. Grâce au pouvoir éclaircissant de la potasse, LEYDIG avait entrevu cette différence. Les canalicules efférents, dit-il, se terminent par un cylindre légèrement courbé, et celui-ci est entouré d'une zone claire de même forme correspondant au corpuscule trilobé du *Dytiscus*. De plus, ajoute-t-il, précisément à la jonction du canalicule efférent et du cylindre terminal, on remarque encore une annexe trilobée (ou renflement?), « einen dreilappigen Ansatz (oder Erweiterung?) ».

Et il se plaint à ce propos de l'insuffisance de son microscope. Les FIG. 51, 54 et 55 complètent et rectifient cette description remarquablement précise pour l'époque. Les cylindres signalés par l'auteur sont les vésicules radiées à ampoules piriformes, FIG. 54. Celles-ci sont arquées en effet et présentent parfois à la base un renflement plus considérable que sur nos dessins. Mieux qu'elles, les vésicules sans ampoules des cellules plus extérieures sont les homologues de la vésicule multilobée de la FIG. 46.

Dans la FIG. 53, nous avons tâché de rendre l'aspect du canal de drainage après digestion par la potasse. Aux plissements longitudinaux se superpose une sorte de carrelage irrégulier avec des dépressions qui se marquent en blanc ou en noir suivant la mise au point.

(1) LEYDIG : Muller's Archiv, 1859. p. 44, et Pl. II fig. 8.

## APPENDICE.

Le *Gyrinus natator* L.

- L'organe qui produit l'humeur excrémentitielle, dit DUFOUR(1), a dans le gyryn la même forme et la même structure que dans les dytiscides -. LEYDIG observe avec raison (2) qu'ici aussi il y a des filaments canaliculés allant des cellules au canal axial; mais, dit-il, ils se groupent par faisceaux isolés, et pour l'insertion de ces faisceaux l'*intima* se boursoufle vers l'extérieur, FIG. 56, de manière que le tube interne est verruqueux dans toute sa longueur. Il déclare n'observer aucun renflement à l'extrémité des canalicules et il suppose que ces canalicules se terminent en pointe.

En réalité, les vésicules intracellulaires sont fort petites. Pour s'en convaincre, il suffit de consulter la FIG. 57, dessinée à l'achromatique  $1/12 \times 2$ . Toutes ont la même forme, des contours sphériques et une structure radiée assez peu apparente. Ce qui caractérise encore ce type de la famille des gyrynides, c'est la petitesse des noyaux et le grand nombre de cellules sécrétantes que l'on rencontre sur un même rayon, de la surface de l'organe au canal de drainage.

## CONCLUSIONS.

## A. Carabides.

## I. Anatomie.

1. Dans la famille des carabides, la glande pygidienne est paire, située de part et d'autre du rectum : elle se compose toujours d'une grappe plus ou moins serrée de pseudo-acini, d'un canal collecteur et d'un réservoir.

2. Le réservoir est une poche ovoïde ou piriforme s'atténuant du côté postérieur en un tube cylindrique éjaculateur. L'un et l'autre a une paroi musculaire plus ou moins forte suivant les espèces, et une tunique interne cuticulaire, imperméable et d'ordinaire très plissée. Les pores de sortie sont situés symétriquement sur les bords du pygidium. Dans le genre *Brachynus*, il existe une structure spéciale.

(1) DUFOUR : Ann. des Sc. nat., 1826, p. 16.

(2) LEYDIG : Muller's Archiv, 1859, p. 45

3. Le canal collecteur s'insère près du col du réservoir. Il est cylindrique, tantôt simple, tantôt à double paroi. Dans le premier cas, il est formé typiquement d'un feuillet de cellules pavimenteuses. Chez certaines espèces, ces cellules se déforment et émettent dans la lumière du tube des protubérances mousses, qui ailleurs se laminent et se soudent dans des plans normaux à l'axe. Grâce aux disques cuticulaires qui s'empilent ainsi d'un bout à l'autre, le canal prend l'aspect d'une trachée. Quand leur lumière s'est beaucoup réduite, ces disques émettent, près de leur centre et normalement à leur plan, des expansions tubulaires *anhistes*, qui se soudent en un tube continu. C'est la genèse théorique du canal collecteur double à tube axial inclus qui caractérise un certain nombre de genres.

4. La glande typique est une grappe de *pseudo-acini* réunis par les ramifications du canal collecteur. Suivant les espèces, les grains sont ronds, ovoïdes, cylindriques ou moniliformes, étalés en grappe lâche, serrés en boule ou même soudés en une masse unique.

5. Chaque grain constitue une association de glandes unicellulaires. On trouve donc dans chaque cellule active un noyau et une vésicule radiée sphérique, cylindrique, piriforme ou multilobée. Cette vésicule communique par un filament canaliculé intravésiculaire avec le cul-de-sac du tube de drainage terminé en dé, en pointe, en pomme d'arrosoir ou en boule.

6. Un épithélium interne à petits noyaux tapisse les lobes sécréteurs; il en épouse toutes les déformations, s'étalant tangentiellement ou radialement suivant le type de la glande.

7. L'épithélium interne des acini passe graduellement aux cellules ordinairement discoïdes du canal collecteur, et celui-ci fait suite à la tunique interne cuticulaire du réservoir et de son canal postérieur. Cette continuité anatomique d'un même tissu nous autorise à considérer tout l'appareil glandulaire comme une invagination épiblastique. Dans les acini, les cellules se seraient fonctionnellement différenciées les unes en cellules sécrétantes, les autres en cellules de revêtement; ailleurs la différenciation se serait faite d'une manière plus ou moins homogène. La couche musculaire du réservoir est mésoblastique.

8. Toute la glande est enveloppée d'une *propria*, tunique hyaline très mince, à noyaux rares et d'ordinaire visibles seulement sur l'organe entier traité au vert de méthyle acétique.

9. Près du pore de décharge sur le pygidium, le tube excréteur reçoit latéralement insertion d'un faisceau de filaments canaliculés. Ce sont les

tubes efférents de glandes unicellulaires à vésicule radiée magnifique, dont le rôle physiologique nous échappe. Ce système de glandes n'a pas encore été signalé : nous l'avons appelé - la glande-annexe -.

## II. Physiologie

Au point de vue fonctionnel, nous n'avons étudié avec quelque soin que la glande du *Brachynus crepitans*.

A. La liqueur sécrétée est limpide, incolore, à odeur faible mais caractéristique. Elle rougit faiblement le tournesol bleu et produit sur la peau des taches brunâtres, non douloureuses, très persistantes. C'est probablement un principe immédiat encore inconnu. Toute analyse est difficile et presque inabordable à cause de la rareté de l'espèce et de la petitesse de l'organe producteur.

B. Son caractère saillant est sa très grande volatilité. Il s'échappe sous sa propre pression avec bruit et formation d'un petit nuage. *Son point d'ébullition doit être intermédiaire entre + 8° et + 15°.*

*Preuves anatomiques.* 1. La faiblesse anormale de la paroi musculaire du réservoir en comparaison des effets mécaniques produits.

2. L'existence dans le réservoir de brides transversales destinées sans doute à contrebalancer les pressions internes.

3. L'élargissement du canal éjaculateur près de l'ouverture externe de la glande en vue de l'expulsion brusque du liquide glandulaire.

4. La présence, dans les pores de décharge, de pièces cornées hérissées de soies pouvant faire fonction de pulvérisateur.

*Preuves physiologiques.* 1. La nature explosive de la crépitation : la poche fortement musclée des *Carabus* produit un jet *liquide*, non une vaporisation en masse.

2. La crépitation sur le cadavre, quand on presse légèrement l'ouverture de la glande au moyen d'une aiguille.

3. La formation de bulles gazeuses aux dépens du liquide glandulaire, à la dissection sous l'eau, au-dessus de la température de + 8°, mais non en dessous.

C. Au moyen du jet gazeux de ses glandes, le *Brachynus* lance ses excréments pulvérisés à la face de ses ennemis. Le petit nuage passe d'ordinaire sous le corps de l'insecte d'arrière en avant, grâce à l'inflexion donnée à l'abdomen à la suite d'une excitation extérieure.

## III. Systematique.

1. La comparaison des glandes pygidiennes chez les carabides ne semble pas devoir fournir d'importants caractères spécifiques dans un même genre *bien défini*. Dans le genre *Carabus*, genre évidemment naturel, les différences sont minimes; elles portent sur le nombre et les dimensions des éléments anatomiques et sont fonction de la taille des insectes. D'après nos observations, un peu restreintes, il en est de même dans les genres *Notiophilus*, *Bembidium*, *Pœcilus*, *Omascus*, *Abax*, *Amara*, *Calathus*, *Anchomenus*, *Badister*, *Dromius*, *Brachynus*, *Harpalus*, *Anisodactylus*.

Nous devons donc considérer comme suspects les genres où nous relevons des dérogations notables à cette loi. Or, si le *Chlanius nigricornis* et le *Chl. Schranki* ont un organe cytologiquement semblable, ils diffèrent beaucoup du *Chl. restitus*; et ces trois espèces présentent vis-à-vis du *Chl. velutinus* l'écart le plus considérable que nous ayons relevé dans cette étude. Il serait surprenant qu'une structure si diverse des glandes pygidiennes s'observât dans des organismes identiques d'ailleurs. Sans rien préjuger au sujet du résultat d'un examen anatomique comparé complet, nous sommes porté à croire que le genre *Chlanius* avec ses limites actuelles est un genre factice.

3. D'après le même principe, il faudrait rapprocher deux espèces, dont la glande, *absolument typique d'ailleurs*, est la copie fidèle l'une de l'autre. C'est le cas pour le *Panagæus crux-major* et le *Chlanius velutinus*.

La classification de HORN rejette ces deux espèces dans des *sous-familles* différentes. Nous y voyons une grave objection contre sa division de la famille des carabides en trois sous-familles :

1. les *Carabinae*,
2. les *Harpalinae bisetosæ*, où le *Panagæus* figure en tête,
3. les *Harpalinae unisetosæ*, où se trouve noyé le *Chlanius velutinus*.

La plupart des auteurs juxtaposent presque les *Panagæini* et les *Chlæniini*. Ce rapprochement semble très justifié, pour le *Chlanius velutinus* du moins, que nous soupçonnons fort appartenir au groupe des *Panagæini*. En tout cas, ce type à canal collecteur *simple sans tube axial inclus* fait tache, *à lui tout seul*, dans la sous-famille des *Harpalinae unisetosæ*. Avec le *Panagæus*, il nous paraît plus voisin de la sous-famille des *Carabinae* de HORN; impossible toutefois de lui assigner une place précise. C'est peut-être une raison de réunir ces deux genres dans une sous-famille distincte entre les *Carabinae* et les *Harpalinae*. On aurait ainsi deux groupes bien délimités

par la structure du canal collecteur, et *vraisemblablement par d'autres détails d'organisation interne*. Dans le premier, le canal collecteur serait simple, sans tube axial, aux formes plus embryonnaires; dans le second, il serait double, avec tube axial inclus, et aux formes cytologiques beaucoup plus complexes.

4. Abstraction faite des genres *Blethisa* et *Calosoma* au sujet desquels nous n'avons aucune donnée anatomique, et eu égard aux observations de DUFOUR sur l'*Omophron* et l'*Elaphrus*, nous croyons fondé l'enchaînement suivant de SCHAUUM : *Omophron*, *Notiophilus*, *Elaphrus*, *Blethisa*, *Leistus*, *Nebria*, *Calosoma*, *Carabus*, *Procrustes*, *Cychrus*. Toutefois, le *Cychrus* paraît plus proche des *Carabus* que le *Procrustes*. Le classement de HORN coïncide beaucoup moins avec les modifications *progressives* de la glande pygidienne.

5. La tribu des *Pterostichini* de HORN, comprenant les *Pæcilus*, les *Omasus*, les *Platysma* et les *Amara*, nous paraît assez homogène, mais à notre avis, il faudrait en séparer le genre *Abax*, et en faire une tribu à part, peut-être entre les *Pterostichini* et les *Platinini*.

6. Avec BEDEL, nous pensons que le classement des genres dans la sous-famille des *Harpalinae* est encore à faire. Si la structure de la glande pygidienne est très semblable dans certains genres voisins, on observe d'une tribu à une autre des différences telles qu'on y cherche en vain un enchaînement logique. Vraisemblablement, une monographie complète peut seule fournir les formes intermédiaires. Vu l'aire de dispersion des carabides, leur grand nombre et le travail immense qu'exigerait une étude comparée des formes externes et de l'architecture interne, il est probable qu'on n'aura jamais que des idées très imparfaites sur les véritables affinités de la famille la plus intéressante des coléoptères.

## B. D y t i s c i d e s .

### I. Anatomie.

1. Dans la famille des dytiscides, la glande pygidienne est double; elle comprend un long tube sécréteur intestinforme avec un ou deux diverticules latéraux, et un réservoir ovoïde faiblement musclé communiquant avec le dehors par un canal tortueux et de petite section. Les pores de décharge se trouvent dans le pli postérieur du pygidium, au-devant du sphincter anal.

2. Le tube sécréteur débouche directement dans le réservoir. Il est traversé sur toute la longueur par un canal axial à paroi cuticulaire fortement plissée et parsemée de petits noyaux. Les cellules sécrétantes occupent tout l'intervalle entre ce canal et la *propria* enveloppante : on en trouve une ou deux sur un même rayon.

3. Chaque cellule sécrétante est une glande unicellulaire ; elle a son canalicule efférent propre partant d'une vésicule radiée magnifique, variable suivant les genres, et qui va déboucher dans le gros canal de drainage.

4. Chez les *Dytiscus*, les vésicules intracellulaires sont de deux sortes. Dans les cellules plus internes, le canalicule efférent se termine d'ordinaire par un renflement hyalin en bouteille avec une auréole rayonnante séparée du protoplasme par une mince membrane. Dans les cellules plus externes, le canalicule efférent se bifurque en deux, trois, quatre ou cinq branches non renflées et à parois minces constituant autant de centres de radiation distincts. Il en résulte une vésicule à plusieurs lobes plus ou moins soudés en une masse unique.

5. Des noyaux aplatis intercalés aux cellules sécrétantes permettent de penser que la *propria* forme à chacune d'elles une enveloppe particulière.

6. Chez l'*Acilius*, les vésicules radiées sont recourbées en arc. Les unes renferment une bouteille réfringente très étirée, les autres un prolongement simple moins apparent du canalicule efférent.

7. Toutes les autres espèces examinées reproduisent plus fidèlement le type du *Dytiscus* ; mais les vésicules à ampoule hyaline sont plus rares et dans les autres vésicules le nombre des lobes tend à se réduire.

8. L'étude comparative de la glande pygidienne des dytiscides ne fournit donc guère de données pour la recherche des affinités naturelles.

## II. Physiologie.

1. La glande pygidienne des dytiscides semble n'être pas un organe de défense. Voici à ce sujet nos observations chez le *Dytiscus marginalis*.

a) Le produit sécrété est d'odeur agréable ; par ses caractères physiques et chimiques, il se rapproche fort des huiles et des graisses, et semble donc peu propre à écarter un ennemi.

b) Le réservoir est faiblement musclé, le canal excréteur de faible section, le pore de décharge très petit. Par le fait même, toute expulsion brusque du *liquide glandulaire* est impossible : en réalité, on ne l'observe

jamais. Après excitation prolongée et compression violente de l'insecte, nous avons souvent, à la dissection, trouvé le réservoir rempli.

2. *Le véritable appareil défensif du Dytiscus est la poche rectale :*

a) Le rectum, très volumineux et très élastique, se termine antérieurement en cœcum ; il est normalement distendu par de l'eau chargée de gaz et de matières excrémentitielles.

b) Quand l'insecte est inquiet, il vide la poche rectale, parfois avec violence. De là le trouble produit dans l'eau ; de là aussi l'odeur d'hydrogène sulfuré, au moment où la main saisit un dytique.

3. *La glande pygidienne des dytiques est destinée à faciliter la fonction respiratoire.*

a) En principe, le *Dytiscus* peut respirer dans l'eau comme les coléoptères terrestres, puisqu'il a une paire de stigmates sur chacun de ses somites antérieurs au pygidium. La surface concave du dos et les élytres convexes constituent un excellent réservoir d'air, pourvu que l'eau ne fasse pas irruption par les fentes.

b) En fait, l'eau forme un ménisque *convexe* sur tout le pourtour de l'abdomen et surtout dans la région anale. Elle ne mouille pas davantage ni la face interne des élytres, ni les ailes membraneuses, ni le tégument dorsal duveteux.

c) Tous ces organes sont normalement graissés, et le maniement fréquent des dytiques nous autorise à dire que l'odeur de cette graisse l'identifie avec le produit de sécrétion de la glande pygidienne.

d) Celui-ci fait donc probablement - tache d'huile -. Les frottements incessants dus aux mouvements désordonnés des dytiques et à la manœuvre périodique de la dernière paire de pattes armées de brosses assurent d'ailleurs le transport de la substance grasse jusqu'aux différentes pièces de la - chambre respiratoire -.



## LISTE DES OUVRAGES CITÉS

- Bedel, L.* : Faune des coléoptères du bassin de la Seine, t. I, Paris, 1881.
- Blanchard, E.* : Métamorphoses, mœurs et instincts des insectes, Paris, 1868.
- Bordas, L.* : Étude des glandes défensives de quelques coléoptères; C. R. Acad. des Sc. de Paris, t. CXXVI, 1898, p. 1824.
- » Recherches sur les glandes anales des carabidae; Ibidem, t. CXXVIII, 1899, p. 248.
- » Anatomie des glandes anales des Coléoptères appartenant à la tribu des Brachiniinae; Zoolog. Anzeiger, 20. Febr. 1899, XXII. Band, p. 73.
- Carnoy, J. B.* : La biologie cellulaire; Lierre, 1884.
- Castelnau* : Études entomologiques, 1834.
- Chenu* : Encyclopédie d'histoire naturelle, Coléoptères, Paris, 1851.
- Claus* : Traité de Zoologie, Paris, 1884
- Dejean* : Species général des coléoptères de la collection de M. le comte DEJEAN, 1825, t. 1.
- de Lapparent, A.* : Traité de géologie, 3<sup>e</sup> éd., Paris, 1893.
- Dufour, L.* : Annales des sc. natur., Paris, 1826, t. VIII, pp. 1 - 16.
- Fairmaire, L.* : Histoire naturelle de la France, 8<sup>e</sup> partie, Coléoptères, Paris.
- Gilson, G.* : Les glandes odorifères du Blaps mortisaga; La Cellule, t. V, 1889.
- Horn, G. H.* : On the genera of carabidae; Transactions of the American entomological Society, 1881, t. IX.
- Ide, M.* : Glandes cutanées à canaux intracellulaires chez les crustacés édriophthalmes; La Cellule, t. VII, 1891.
- Karsten* : Harnorgane des Brachynus complanatus FABR.; Müller's Archiv, 1848, p. 357.
- Kerremans, Ch.* : Catalogue des coléoptères de Belgique, Bruxelles, 1880.
- Künckel d'Herculais* : Merveilles de la nature. Collection de BREHM Les insectes, Paris.
- Lacordaire* : Genera coleopterorum, t. I—IV.
- Meckel, H.* : Micrographie einiger Drüsenapparate der niederen Thiere; Müller's Archiv, 1846, p. 1.
- Leydig* : Zur Anatomie der Insecten; Müller's Archiv, 1859, p. 33.

- Pantel, J.* : Le Thrixion Halidayanum ROND ; monographie d'une larve parasite du groupe des Tachinaires; La Cellule, t. XV, 1898, p. 248.
- Perrier, E.* : Traité de zoologie, Paris, 1893.
- Preudhomme de Borre* : Annales de la société entomologique de Belgique, t. XXVI, 1882, p. LX—LXXII, Séance du 4 mars 1882.
- » Listes des espèces de coléoptères carnassiers capturées en Belgique, Gand, 1886
- » Matériaux pour la faune entomologique du Brabant, Coléoptères, 1<sup>e</sup> - 5<sup>e</sup> centuries, Bruxelles, 1881-1890.
- Redtenbacher, L.* : Tables dichotomiques pour la détermination des coléoptères de Belgique, Bruxelles, 1884.
- Schaum, H.* : Naturgeschichte der Insecten Deutschlands, I, Coleoptera, Berlin, 1856, § 44.
- » Catalogus Coleopterorum Europæ, Berlin, 1859.
- Stein* : Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insecten; Berlin, 1847.
- Stein et Weise* : Catalogue des coléoptères d'Europe, 2<sup>e</sup> éd
- van Tieghem, Ph.* : Traité de botanique, Paris, 1884.

# EXPLICATION DES PLANCHES

## PLANCHE I.

### CARABIDES.

FIG. 1 à 55. Les numéros d'ordre s'appliquent aux espèces examinées et renseignées au tableau synoptique de la p. 71. Nous donnons pour la plupart d'entre elles :

1<sup>o</sup> Le dessin de la préparation *anatomique* de la glande pygidienne, à des grossissements divers, le plus souvent en raison inverse de la taille de l'insecte.

Gross. : 5 diam. : FIG. 1, 2, 3, 4; — 10 diam. : FIG. 15, 16, 17, 19, 22, 23, 24, 26, 27, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 37, 40, 41, 42, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 51, 52, 53, 54, 55; — 20 diam. : FIG. 11, 13, 14, 17, 19, 25.

2<sup>o</sup> La *projection* du canal collecteur observé à frais au grossissement *uniforme* de 240 diamètres. Ce dessin reproduit donc les dimensions relatives.

NOTE I. Nous prions le lecteur de voir simultanément la liste de la p. 71 et la liste complémentaire de la p. 128.

NOTE II. La PL. I ne fournit que des indications sur la *grosse anatomie* de la glande pygidienne. Pour les détails de *structure fine*, il faut consulter les planches suivantes. Il nous a paru superflu de multiplier les gravures pour les espèces qui se rattachent à des types nettement décrits. Les différences un peu importantes sont d'ailleurs signalées dans le texte.

FIG. 56 à 61. Ces figures sont schématiques : elles supposent les deux planches suivantes, dont elles sont comme la synthèse.

FIG. 56. Schéma du développement embryonnaire supposé du canal collecteur chez les Carabides;

*a* et *a'*, 1<sup>er</sup> stade, réalisé chez le *Panagæus crux major*, PL. III, FIG. 38, et le *Chlænius velutinus*, PL. III, FIG. 39, *c*;

*b* et *b'*, 2<sup>e</sup> stade, réalisé chez le *Nebria brevicollis*, PL. III, FIG. 34;

*c* et *c'*, 3<sup>e</sup> stade, réalisé chez le *Leistus spinibarbis*, PL. III, FIG. 35, le *Procrustes coriaceus*, PL. III, FIG. 32, et le *Carabus auratus*, PL. III, FIG. 30;

*d* et *d'*, 4<sup>e</sup> stade, réalisé chez l'*Omasæus vulgaris*, PL. II, FIG. 3, *B*, et chez le *Chlænius vestitus*, PL. III, FIG. 40, au point de soudure du canal avec le lobe sécréteur;

*e* et *e'*, 5<sup>e</sup> stade, réalisé chez les *Omasæus*, les *Pecilus*, les *Calathus*, les *Anchomenus*, etc., PL. II, FIG. 3, 10, 15, PL. III, FIG. 18, 21, 40;

*f* et *f'*, 6<sup>e</sup> stade, réalisé chez l'*Anisodactylus nemorivagus*, PL. III, FIG. 22, *a*.

FIG. 57. Développement embryonnaire supposé d'un acinus chez l'*Omasus vulgaris*, Pl. II, FIG. 3.

A. Invagination homogène de l'épiblaste analogue aux invaginations des glandes acineuses.

B. Différentiation première en cellules sécrétantes, *c. s.*, et cellules épithéliales, *c. ép.*

C. Les cellules épithéliales, *c. ép.*, cheminent vers le centre de l'acinus; les cellules sécrétantes, *c. s.*, vont à la périphérie.

D. Les cellules sécrétantes, *c. s.*, et les cellules épithéliales de revêtement, *c. ép.*, constituent deux assises nettement limitées et concentriques

De A en D, les cellules du canal se sont laminées en disques, tout en restant soudées près de l'axe du tube, de manière à former le canal interne.

FIG. 58. Idem chez l'*Anchomenus sexpunctatus*, Pl. III, FIG. 18. Même légende.

En D, on voit les cellules épithéliales, *c. ép.*, développer vers le centre de l'acinus une cuticule épaisse avec allongement corrélatif des canalicules efférents. Il en résulte une sorte d'auréole anhiste autour de la cavité centrale.

FIG. 59. Idem chez le *Carabus auratus*, Pl. III, FIG. 26.

FIG. 60. Idem chez le *Panagæus crux-major*, Pl. III, FIG. 37.

FIG. 61. Un : lobe sécréteur du *Panagæus* éclairci à la potasse. Gr. : DD  $\times$  2.

FIG. 62. Tube à boule effilée en pointe et munie d'un thermomètre, *th.*, destiné à reproduire au moyen de l'éther des crépitations analogues à celles du *Brachymus crepitans* (v. p. 93).

NOTE RELATIVE AUX PLANCHES II, III, IV. *Sauf indication contraire, les contours des figures ont été pris à l'appareil à dessiner de ABEE, au grossissement DD  $\times$  4 (ZEISS). Il est donc possible, d'une espèce à l'autre, de comparer les dimensions des organes. Les détails ont été complétés à l'objectif apochromatique 2.0/1.30.*

## PLANCHE II.

FIG. 1 à 5. *Omasus vulgaris* L. (*melanarius* DEJEAN).

FIG. 1. Une des glandes pygidiennes de l'*Omasus*. Gross. : 20 diamètres ;  
*gl*, glande en grappe;  
*p*, pseudo-acinus ou lobe sécréteur;  
*can*, canal collecteur;  
*r*, réservoir.

FIG. 2. Un des acini de la glande chez l'*Abax parallelus*, d'après LEYDIG.

L'examen comparé de la glande dans le genre *Omasseus* et dans le genre *Abax* nous prouve que l'auteur a figuré l'organe d'un *Omasseus*. La confusion de ces deux types est facile pour un oeil non exercé: l'anatomie de la glande défensive les sépare nettement (comparez la FIG. 21, PL. III).

- a, Secretionszellen;
- b, Intima mit den Röhrechen.

FIG 3. A. Coupe transversale d'un acinus montrant sa communication avec le canal collecteur;

- cs, cellules sécrétantes;
- n, noyaux;
- vés, vésicules intracellulaires;
- crés, canalicules intravésiculaires;
- ép, cellules épithéliales de revêtement interne du pseudo-acinus;
- np, noyaux de la *propria*.

B. Coupe longitudinale du canal collecteur.

- dis, disques du canal vus de champ;
- tax, tube axial;

pc, paroi externe du canal

C. Coupe transversale du canal collecteur. Disque vu de face.

D. Coupe d'un acinus au niveau des cellules épithéliales

A remarquer dans les coupes A, B et C :

1° Le passage insensible de l'épithélium de la cavité glandulaire, ép, aux disques du canal collecteur, dis, par l'allongement radial et le laminage des cellules;

2° la présence exclusive des noyaux, n, dans la paroi, pc, du canal collecteur, B;

3° le renflement cuticulaire des disques, dis, près de l'axe du canal. A frais, les renflements se soudent en un tube continu, concentrique à la paroi extérieure. Ce canal interne inclus fait défaut chez beaucoup de carabides. Sa présence semble être un élément précieux pour la recherche des affinités naturelles (Voir PL. III, FIG. 18 30, 34, 38, etc., les tableaux de la p. 71 et de la p. 125, et le texte p. 102, 108, 113.)

FIG. 4. Coupe polaire d'un acinus:

- n, noyaux;
- vés, vésicule;
- tr, trachée.

FIG 5. Acinus traité par la potasse:

- cav, cavité centrale;
- crés, canalicules intravésiculaires;
- can, canal collecteur;
- dis, disques du canal;
- tax, tube axial.

FIG. 6 à 14. *Brachynus crepitans* L.

FIG. 6. A. Derniers somites dorsaux de l'abdomen. Gr. : 3 diam ;  
*an*, sphincter de l'anus;  
*or*, orifices glandulaires;  
*st*, stigmates respiratoires.  
 B. Dissection de la glande pygidienne;  
*rc*, rectum

FIG. 7. Fragment de la glande figuré par LEYDIG;  
*a*, Follikel im frischen Zustand und von oben angesehen;  
*b*, nach Kalilauge, wobei die Intima sammt den Röhrchen deutlich geworden ist;  
*c*, gemeinsamer Ausführungsgang, aus dessen Innerem ein scheinbar zweiter Canal hervorsieht.

FIG. 8. Aspect de la partie cuticulaire du canal collecteur, FIG. 8, *c*, étirée au moyen des aiguilles, d'après LEYDIG.

FIG. 9. Projection du canal collecteur après traitement à la potasse. On y voit les sortes de massues qui pendent librement dans le tube interne. Gr. : 500 diam.

FIG. 10. Coupes longitudinale, *A*, et transversale, *B*, du canal collecteur.

FIG. 11. Coupe partielle de la glande. Les lobes se soudent de manière que l'appareil sécrétant communique par un tube de drainage ramifié avec le canal collecteur. Celui-ci n'est pas représenté dans la figure.

FIG. 12. Coupe transversale d'un lobe isolé.

FIG. 13. Gross. : AA  $\times$  2. Coupe oblique du réservoir montrant les brides élastiques, *br*, qui reliait et maintiennent les parois opposées. D'ordinaire, la fixation vide et écrase le sac; alors les coupes montrent les brides au contact (voir FIG. 14, *br*), oblitérant la lumière du réservoir. La couche musculaire externe, *fm*, se réduit en épaisseur à une, deux ou trois fibres, suivant les endroits.

FIG. 14. Gross. : AA  $\times$  2. Fragment d'une coupe transversale de l'abdomen, presque au niveau des pores de la glande. La moitié gauche montre l'armure chitineuse, *ach*, armée de soies, sur lesquelles, suivant notre hypothèse, le produit volatil sécrété se pulvérise à la sortie. La moitié droite donne une tranche prise un peu plus avant du côté de la tête de l'insecte. En bas, le réservoir, *rés*, à son extrémité postérieure, avec les brides, *br*, abauchées, et sa mince paroi musculaire, *fm*. A gauche et vers le haut, suivant le mouvement d'une montre, le commencement de l'armure chitineuse, *ach*, avec des trabécules transverses hérissées de pointes. La communication de cette pièce avec le réservoir est dans les coupes suivantes. De petites flèches indiquent la direction du liquide glandulaire.

FIG. 15. *Calathus fulvipes* GYLL. Coupe médiane d'un pseudo-acinus, *a*, passant par l'axe du canal collecteur, *b*. Les disques, *dis*, de ce canal se clivent vers l'intérieur en plusieurs feuillets étalés en éventail et plissés radialement. De là l'aspect étoilé d'un disque vu de face, *c*.

FIG 15'. *Idem*. Coupe polaire d'un acinus.

FIG. 16. *Dyschirius globosus* HERBST. L'acinus glandulaire unique éclairci par la potasse (voir la FIG. 5).

FIG. 17. *Bembidium lampros* HERBST (*celere* DEJEAN). Quelques lobes sécréteurs en massue éclaircis à la potasse.

### PLANCHE III.

FIG. 18. *Anchomenus sexpunctatus* L. Coupe médiane d'un acinus et du canal collecteur;

*cave*, cavité centrale en pomme d'arrosoir. On en voit partir les canalicules intravésiculaires à travers l'épaisse couche cuticulaire, *cut*, et la couche des petits noyaux rayonnants de l'épithélium de revêtement, *ép*;

*vés*, vésicules intracellulaires multilobées;

*tr*, trachée;

*pl*, partie large du canal collecteur;

*pr*, sa partie rétrécie dans le voisinage de l'acinus. La figure montre nettement le passage graduel de la couche à petites cellules épithéliales de l'acinus au tissu du canal collecteur. La partie large de ce canal naît de la partie rétrécie par le laminage en disques des cellules de la paroi, avec soudure tubulaire des disques dans la région axiale. C'est une forme de passage du canal double au canal simple, qui s'observe dans d'autres espèces;

*pc*, paroi externe du canal. Les noyaux sont rares.

FIG. 19. *Idem*. Coupe rasante d'un acinus. Gr. : Apochr. 2.0/1.30  $\times$  6 comp.;

*n*, noyau;

*vés*, vésicule multilobée;

*tr*, trachées.

FIG. 20. *Acupalpus meridianus* L. Canal collecteur éclairci à l'essence de girofle. Le tube axial est parcouru par une spirale ponctuée d'une régularité surprenante : les disques viennent s'y souder en se gondolant un peu près de la lumière du tube; parfois aussi, ils s'anastomosent obliquement entre eux.

FIG. 21. *Abax striola* FABR. Coupe médiane d'un acinus et du canal collecteur. La pomme d'arrosoir de la cavité centrale est très marquée, les disques du canal collecteur s'ébauchent tout près du centre de l'acinus, contrairement à ce qu

a lieu chez l'*Anchomenus*, FIG. 18, et le *Calathus*, FIG. 16. Nous avons ici une forme intermédiaire entre le *Calathus* et l'*Omaseus*, FIG. 3

FIG. 22. *Anisodactylus nemorivagus* DUFT. *a*, coupe longitudinale du canal collecteur; *b*, coupe transversale. Les disques se clivent en plusieurs feuillets dans le voisinage du tube interne; ils se plissent en même temps suivant leur rayon. Vus de face, ils présentent par suite un aspect radié. Le tube axial, à peu près lisse chez le *Calathus*, FIG. 16, *b*, se plisse lui-même très fort dans le sens de la longueur.

FIG. 23. *Bembidium bruxellense* WESMAËL. Canal collecteur.

### FIG. 24 à 31, *Carabus auratus* L.

FIG. 24 Acinus éclairci par la potasse. Membranes, noyaux et vésicules s'éfacent : on ne voit plus que les éléments chitinisés;

*car*, cavité centrale à ramifications en cul-de-sac hérissées de canalicules intravésiculaires, *crés*, en goupillons. L'extrémité de ces canalicules est ouverte et bordée d'un renflement plus réfringent; près de leur point d'insertion, ils se gonflent en ampoule.

FIG. 25. Cul-de-sac de la cavité vu à un grossissement d'environ 1000 diam., F X 4.

FIG. 26. Coupe médiane d'un acinus double passant par le canal collecteur. Mêmes lettres que pour la FIG. 3.

FIG. 27. Coupe médiane d'un acinus simple; elle est perpendiculaire au canal collecteur.

FIG. 28. Coupe rasante au niveau des noyaux.

FIG. 29. Détails d'une cellule. Gr. : apochr 20/1 30 X 12 comp. Le nucléole est coloré plus faiblement que le boyau nucléinien. Les trabécules de la vésicule se continuent au-delà de sa membrane propre avec les trabécules du protoplasme. Au centre, la lumière est mal délimitée; c'est que la coupe est extérieure aux canalicules chitinisés de la FIG. 24. Le protoplasme granuleux se condense beaucoup autour de la vésicule.

FIG. 30. Coupe longitudinale, *a*, et transversale, *b*, du canal collecteur. Les disques envahissent moins le canal et ne se soudent pas en un tube axial distinct. Le canal est simple et se confondrait à première vue avec une trachée

FIG. 31. La glande, d'après LEYDIG : l'acinus obscur à frais; l'acinus clair après l'action de la potasse.



- a*, Trachées, welche sich auf der Tunica propria verzweigt;
- b*, Secretionszellen;
- c*, Röhrechen, welche aus den Zellen heraus und in den gemeinsamen Ausführungsgang leiten;
- d*, äussere Haut des Ductus communis;
- e*, Querschnitt der Intima;
- f*, Innenfläche der Intima.

FIG. 32. *Procrustes coriaceus* L. Coupe d'un acinus trilobé et de son canal collecteur. Le type est celui du *Carabus*; mais les acini sont plus petits et les cellules moins nombreuses. On soupçonne déjà la transition du goupillon central à la pomme d'arrosoir. Il n'y a pas de tube axial dans le canal collecteur : les disques sont d'ailleurs peu envahissants.

FIG. 33. *Cychnus rostratus* L. Coupe d'un acinus, normale au canal collecteur, passant à égale distance du centre et de la surface du lobe glandulaire. Sur nos coupes les vésicules sont magnifiquement radiées.

FIG. 34. *Nebria brevicollis* FABR. Coupe longitudinale du canal collecteur. Les cellules de la paroi sont polygonales; elles émettent dans l'axe du tube une protubérance mousse, l'ébauche des disques laminés du *Carabus auratus*, FIG. 30.

FIG. 35. *Leistus spinibarbis* FABR. Le canal collecteur vu par transparence. Forme de passage entre les pointes mousses et les disques.

FIG. 36. *Notiophilus palustris* DUFF. La glande en projection demi-schématique. Gr : DD  $\times$  1. Tous les acini se sont soudés en une masse réniforme, où le canal collecteur à paroi simple se ramifie plusieurs fois. La structure cytologique est calquée sur celle du *Carabus auratus*, sauf pour le canal de sortie qui n'a pas de disques, mais un carrelage à protubérances saillantes.

L'anastomose des lobes glandulaires est analogue chez le *Leistus* et le *Nebria*. Nous ne croyons pas devoir nous attarder à les figurer en détail.

FIG. 37. *Panagæus crux-major* L. Coupes longitudinale, *a*, et transversale, *b*, de l'acinus tubulaire moniliforme. Mêmes lettres que pour la FIG. 3.

*tdr*, tube de drainage axial cylindrique tapissé de cellules épithéliales à petits noyaux, *ép*. Ce tube est l'homologue de la pomme d'arrosoir du *Calathus*, FIG. 15, des goupillons du *Carabus*, FIG. 26, du tube intraglandulaire du *Brachynus*, FIG. 11.

FIG 38. *Idem* Coupes longitudinale, *a*, et transversale, *b*, du canal collecteur. Les cellules polygonales pavimenteuses ne font guère saillie dans le canal. C'est l'extrême opposé du canal double si différencié de l'*Anisodactylus*, FIG. 22.

FIG. 39. *Chlanius velutinus* DUFF. Coupes longitudinale et transversale de l'acinus tubulaire moniliforme, *a* et *b*, et du canal collecteur simple, *c* et *d*. L'analogie avec la glande du *Panagæus* est remarquable. Les cellules du canal sont plus dentelées sur leur face interne.

FIG. 40. *Chlanius vestitus* PAYK Coupe longitudinale d'un lobe glandulaire, *a*, et du canal collecteur, *c*;

*b*, coupe transversale du lobe glandulaire.

A remarquer dans ces coupes :

1. l'aspect particulièrement granuleux du protoplasme,
2. la forme tourmentée et multilobée des vésicules,
3. le passage graduel de l'épithélium intraglandulaire, *ép*, au tissu du canal par laminage des cellules,
4. le dédoublement du canal collecteur,
5. la forme non polygonale des cellules de sa paroi externe,
6. l'épais réseau qui sillonne le tube axial,
7. la différence profonde de ces divers éléments chez le *Chlanius velutinus*,

FIG. 39.

## PLANCHE IV.

### D Y T I S C I D E S .

FIG. 41 à 47. *Dytiscus marginalis* L.

FIG. 41. Une des glandes pygidiennes du *Dytiscus*. Gr. : 4 diam.  
*gl*, glande ou tube sécréteur avec ses diverticules latéraux, *div*;  
*r*, réservoir.

FIG. 42. Tronçon du tube sécréteur. Moitié gauche à frais, moitié droite après l'action de la potasse. Gr. : D X 1;

*tr*, trachées;

*cdrax*, canal de drainage axial;

*n*, noyaux des cellules sécrétantes;

*vés*, vésicules;

*crés*, canalicules intravésiculaires efférents

FIG. 43. Theil der Analdrüse, d'après LEYDIG;

*a*, Tunica propria;

*b*, Secretionszellen;

*c*, Tunica intima;

*d*, die Ausführungsröhrchen der Zellen mit verdickter und specifisch geformter Wurzel.

Le texte et le dessin de LEYDIG prouvent qu'il n'a pas reconnu la nature des ampoules fortement réfringentes des vésicules plus internes, FIG. 44, *vam*, 45, *b*. Pour lui, ce sont les boucles formées par le canalicule efférent des vésicules multilobées, *vml*.

FIG. 44 Coupe transversale du tube sécréteur fixé et légèrement dissocié à la liqueur chromo acéto-osmique de FLEMING. Gr. : DD  $\times$  4.

*cdra*x, canal de drainage axial avec sa paroi cuticulaire, *cut*, et sa couche de petits noyaux;

*n*, noyaux des cellules sécrétantes; *ncj*, noyaux intercalaires;

*vml*, vésicules multilobées plus communes dans la zone externe;

*vam*, vésicules à ampoule brillantes, plus communes dans la zone interne;

*crés*, canalicules intravésiculaires efférents;

*tr*, trachée

FIG. 45. Squelettes des vésicules sécrétantes après éclaircissement à la potasse à 200;

*a*, ampoule des vésicules plus internes. Gr. : apochr. 2.0/1.30  $\times$  12 comp. A ce grossissement d'environ 1500 diamètres, on voit la paroi hyaline de l'ampoule se résoudre en points distincts en continuité avec les trabécules rayonnantes de la vésicule.

*b*, diverses formes de l'ampoule. Gr. : achrom. 1/12  $\times$  4. Parfois, elle porte des appendices qui établissent un trait d'union entre les vésicules à ampoule et les vésicules multilobées périphériques.

*c*, divers modes de terminaison du canal collecteur dans les vésicules multilobées. Gr. : apochrom. 1/12  $\times$  4.

FIG. 46 et 47. Cellules prises sur un Dytique bien nourri. Après fixation à l'acide osmique, elles ont été traitées au vert de méthyle acétique. Gr. : apochr. 2.0/1.30  $\times$  8 comp. On y voit, près des vésicules surtout, de nombreuses enclaves huileuses que l'enrobage fait disparaître. Comparez la FIG. 48. L'abondance des granulations de l'enchylème cache la structure réticulée du protoplasme plus apparente sur les coupes. A remarquer toutefois l'aspect ponctué de la membrane vésiculaire. Le noyau renferme un ou deux nucléoles, moins chromatophiles que l'élément nucléinien. Celui-ci est un boyau pelotonné à légers étranglements; la FIG. 47 en exagère quelque peu la régularité.

FIG 48 *Dytiscus punctulatus* FABR Coupe d'une cellule sécrétante. Sublimé acide de GILSON additionné de son volume d'acide nitrique au 1/3 et d'une goutte d'acide osmique Hématoxyline de DELAFIELD. Bleu carmin. Gr. : apochr. 2.0/1.30  $\times$  8 comp.

Une dose plus forte d'acide nitrique dans la solution mercurique de GILSON maintient les tissus, bien étalés sans contractions notables. Elle efface la membrane limitante des vésicules, si apparente sur l'organe fraîchement fixé; mais elle rend d'autant plus évidente l'irradiation de leurs trabécules à travers le protoplasme environnant, avec le réseau duquel ces trabécules finissent par se confondre. Le dessin rapproché des FIG. 46 et 47 prouve qu'on ne peut plus juger, après coupe, de la nature chimique de l'enchylème.

FIG 49. *Rhantus grapii* GYLL. Coupe du tube sécréteur. Gr. : DD  $\times$  4. Sublimé acéto-nitrique Hématoxyline. Rouge Congo.

Voir la légende de la FIG. 44.

*vpér.*, vésicule périphérique sans ampoule.

On retrouve les mêmes éléments anatomiques que chez le *Dytiscus*, mais en nombre plus restreint. Les vésicules multilobées ont fait place à des vésicules simples.

FIG. 50. *Colymbetes fuscus* L. Gr. : DD  $\times$  4.

Même traitement. La forme plus ovoïde des vésicules est comme une transition aux vésicules allongées de l'*Acilius*, FIG. 51. Les cellules sont énormes par rapport aux dimensions des vésicules et des noyaux.

### FIG. 51 à 55. *Acilius sulcatus* L.

FIG. 51. Coupe transversale du tube sécréteur. Sublimé acéto-nitrique. Carmin de MAYER. Gr. : DD  $\times$  4.

Voir la légende de la FIG. 44.

L'ampoule des vésicules sécrétantes, *vam*, est étirée. Quant aux vésicules sans ampoule, elles sont contournées *en virgule* d'une façon absolument caractéristique, *virg.*

Dans les trois dernières coupes, on ne voit guère, ou seulement avec les plus forts objectifs, les filaments canaliculés efférents des vésicules, si visibles sur les coupes de glandes fixées par la liqueur chromo-acéto-osmique de FLEMMING, FIG. 44, *crés*. C'est qu'ils se confondent avec les membranes *non dissociées* entre lesquelles ils sont blottis.

FIG. 52. Theil der Analdrüse von *Acilius sulcatus* (d'après LEYDIG); die obere dunkle Partie im frischen Zustande, die untere hellere nach Einwirkung von Kalilauge.

*a*, Tunica propria;

*b*, Tracheen;

*c*, Secretionszellen;

*d*, Tunica intima;

*e*, die Ausführungsröhren der Zellen mit verdickter und specifisch geformter Wurzel.

FIG. 53. Le canal axial de drainage après traitement à la potasse. Gr. : apochr. 2,0/1,30  $\times$  4 comp. La paroi cuticulaire est formée d'un carrelage irrégulier avec des dépressions, *dép*, marquées en noir sur la figure. Chez le *Dytiscus* et beaucoup d'autres espèces, on observe de simples plis longitudinaux. Les bords montrent l'embouchure des canalicules intravésiculaires, *crés*.

FIG. 54 et 55. Deux cellules observées à frais; le premier noyau après traitement au vert de méthyle, le second après coupe et coloration à l'hématoxyline. Il y a moins d'enclaves que chez le *Dytiscus*, FIG. 46 et 47. Voyez la légende de ces figures.

FIG. 56. *Gyrinus natator* L. Cœcum terminal du tube sécréteur après éclaircissement à la potasse. Gr. : DD  $\times$  2. Les filaments canaliculés efférents sont insérés par faisceaux sur des protubérances latérales.

FIG. 57. *Idem*. Coupe transversale du tube sécréteur. Gr. : apochrom.  $1/12 \times 2$ . Voir la légende de la fig 44

## PLANCHE V.

### CARABIDES. — La Glande-annexe.

FIG. 58. *Carabus auratus* L. Anatomie de la région pygidienne. Gr. : 3 diam. *pyg*, pygidium;  
*an*, anus;  
*r*, rectum;  
*rés*, réservoir glandulaire avec le canal collecteur, *canc*;  
*tr*, trachée;  
*st*, stigmate, le graveur a modifié son aspect réel;  
*pd*, pores de décharge sur les bords du pygidium. Chez le *C. auratus*, ces pores se trouvent à environ 1-2 mm. de la ligne médiane et à 1 mm. derrière la dernière paire de stigmates, *st*.

FIG. 59. *Carabus granulatus* L. Ensemble de la glande-annexe: sa situation précise. Gr. : A  $\times 4$ . A droite, les glandes unicellulaires à frais; à gauche, les mêmes après l'action de la potasse;

*canc.*, canal cylindrique à paroi musculaire externe, *pms*, et à paroi cuticulaire plissée interne. *pcut*; il relie le réservoir glandulaire au bord du pygidium;  
*pd*, pore de décharge (v. fig 58) avec son anneau chitineux incolore, *ach*;  
*filc*, faisceau de filaments canaliculés reliant les grosses cellules à vésicule avec le canal éjaculateur de la glande pygidienne;  
*pex*, pores excréteurs de la glande-annexe;  
*pr*, lambeaux de la *propria* enveloppante.

FIG. 60. *Carabus granulatus*. Deux cellules de la glande-annexe, fixées à l'acide osmique et traitées au vert de méthyle. Gr. : apochr.  $2.0 \text{ } 1.30 \times 8$  comp.

Le protoplasme est très dense près de la vésicule radiée et chargé d'enclaves huileuses;

*n*, noyau;

*rés*s, vésicule sécrétante radiée. Le cœcum du canalicule efférent est masqué par un amas de gouttelettes huileuses insolubles dans le liquide vésiculaire.

FIG. 61, 62. *Carabus catenulatus* Scop. Deux cellules fixées au sublimé alcoolique de Gilson. L'une a une vésicule simple; l'autre, — fait exceptionnel, — une vésicule double. Hématoxyline. Même Gr.

L'enrobage a dissous les enclaves du protoplasme et l'amas huileux du centre de la vésicule. Le canalicule efférent se montre terminé par un cul-de-sac à paroi amincie et mamelonnée.

FIG. 63. *Carabus granulatus*. Glande arthroïdale unicellulaire. Même préparation et même Gr.

Cette figure prouve que la glande-annexe est un organe autonome parfaitement distinct des glandes unicellulaires, éparses, sous le tégument. Dans celles-ci, le diamètre de la vésicule sécrétante, *véss.*, est de 3 à 4 fois moindre que dans la glande-annexe.

FIG. 64, 65. *Carabus granulatus*. Glandes unicellulaires arthroïdiales, sphériques ou piriformes; les premières, à vésicule radiale, *vés.*; les secondes, à canalicule efférent simple, *filc.* Même préparation. Gr. : apochr. 2.0, 1.30 X 4 comp.

*cut.*, cuticule avec sa couche de noyaux dits hypodermiques, *nhyp.* Les glandes arthroïdiales ont leurs pores d'excrétion *éparpillés*; la glande-annexe les a tous *réunis*, FIG. 59, *perc.*, et les filaments canaliculés efférents sont *en faisceau*.

# TABLE DES MATIÈRES

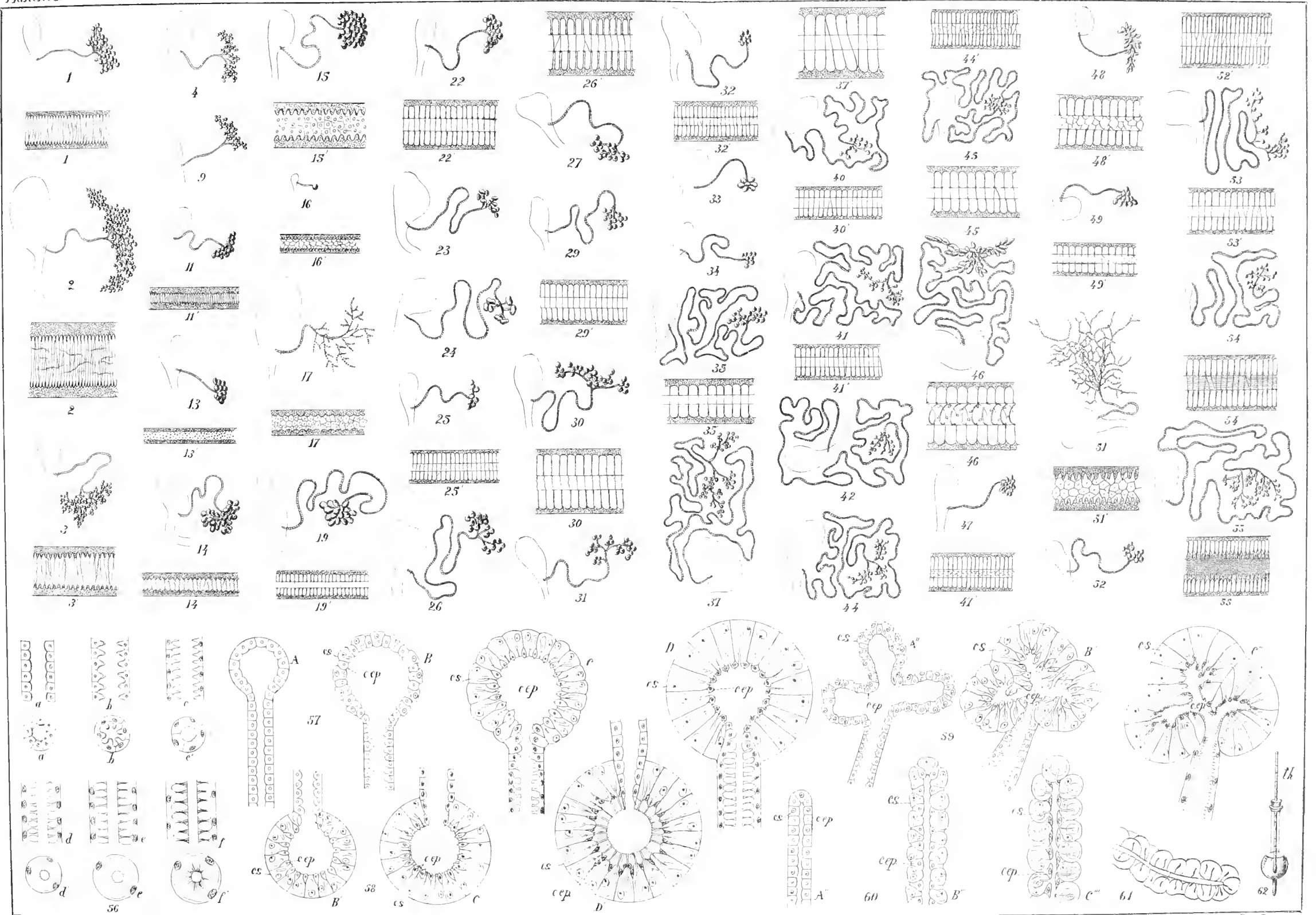
Introduction . . . . .	63
Methodes . . . . .	65

## Première Partie. — Les Carabides.

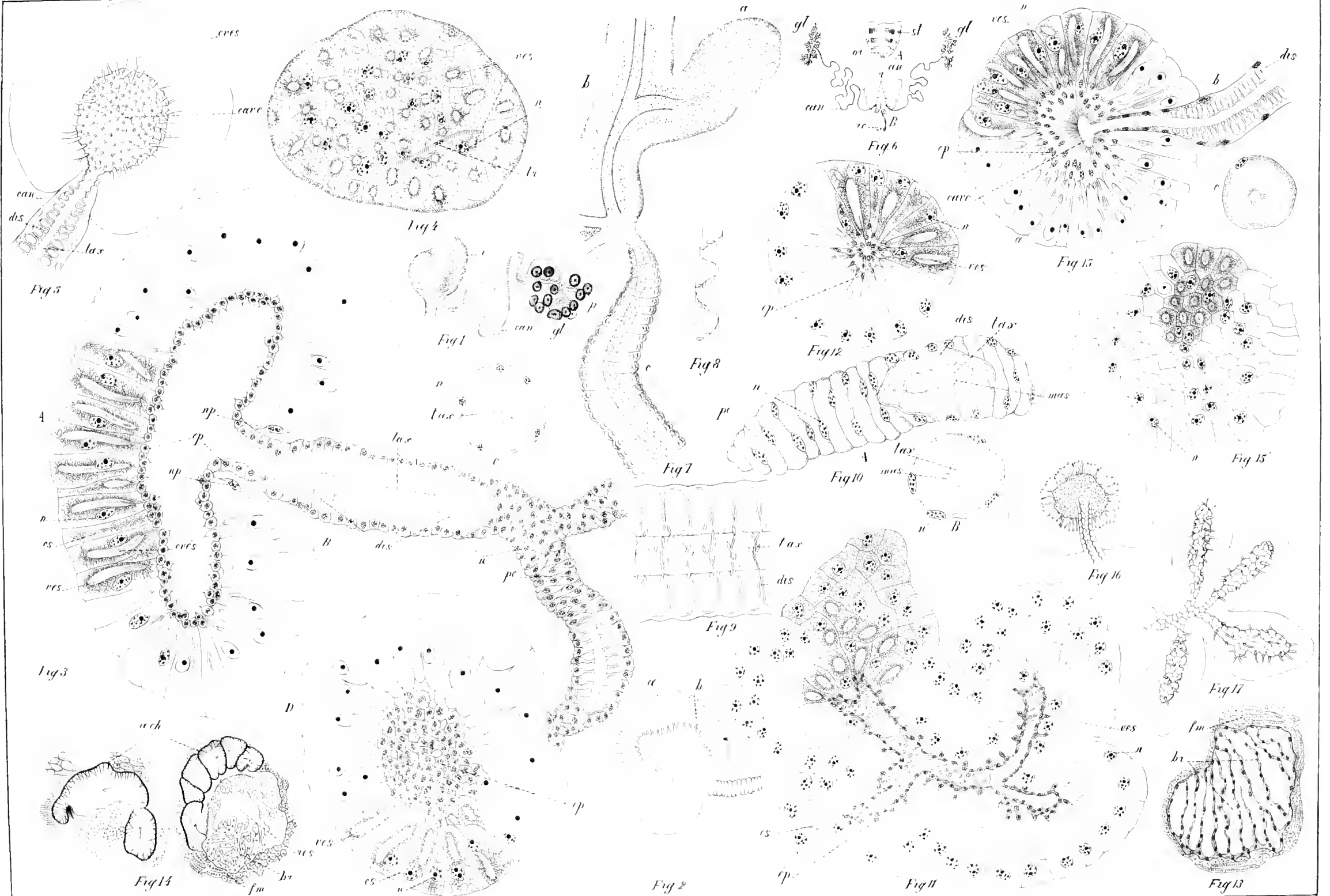
CHAPITRE I. — <i>Généralités sur les glandes pygidiennes des carabides et plan de la première partie</i> . . . . .	68
Tableau synoptique des carabides examinés . . . . .	71
CHAPITRE II. — <i>Type de l'Omascus vulgaris L. (melanarius DEJEAN)</i> . . . . .	73
Ensemble de la glande . . . . .	73
Les lobes sécréteurs . . . . .	73
Les cellules sécrétantes . . . . .	74
Épithélium interne des lobes sécréteurs . . . . .	75
Canal collecteur . . . . .	76
Reservoir . . . . .	77
Propria . . . . .	78
Types voisins . . . . .	79
CHAPITRE III. — <i>Type du Brachynus crepitans L.</i> . . . . .	80
§ I. Historique . . . . .	80
§ II. Anatomie . . . . .	80
Ensemble de la glande . . . . .	80
Lobes sécréteurs . . . . .	81
Canal collecteur . . . . .	82
Reservoir . . . . .	86
§ III. Physiologie . . . . .	87
Liquide sécrété . . . . .	87
a) Caractères physiques . . . . .	87
b) Caractères chimiques . . . . .	89
Fonctionnement de la glande . . . . .	91
§ IV. Expériences de contrôle . . . . .	92
§ V. Réponse aux objections . . . . .	94
CHAPITRE IV. — <i>Type du Calathus fulvipes GYLL.</i> . . . . .	97
Caractéristique du type . . . . .	97
Lobes sécréteurs de la forme-type . . . . .	98
Types voisins . . . . .	99
CHAPITRE V. — <i>Type du Carabus auratus L.</i> . . . . .	100
§ I. Anatomie . . . . .	100
Caractéristique du type . . . . .	100
Types voisins . . . . .	102
1. Carabini et Cycharini . . . . .	103
2. Nebriini . . . . .	104
§ II. Remarques sur les observations de BORDAS . . . . .	104
CHAPITRE VI. — <i>Type du Panagæus crux-major L.</i> . . . . .	107
§ I. Anatomie . . . . .	107
Ensemble de la glande . . . . .	107
Lobes sécréteurs . . . . .	107
Canal collecteur . . . . .	108

§ II. Type voisin : le <i>Chlænium velutinus</i> DUFESCH. . . . .	108
§ III. Le genre <i>Chlænium</i> . . . . .	109
CHAPITRE VII. — <i>Remarques sur la genèse des glandes pygidiennes et sur la signification de leurs éléments constitutants.</i> . . . .	111
Lobes sécréteurs . . . . .	112
Canal collecteur . . . . .	113
CHAPITRE VIII. — <i>Contribution à la classification des carabides</i> . . . . .	115
§ I. Les caractères de la glande pygidienne et la recherche des affinités naturelles . . . . .	115
§ II. Les variations de la glande pygidienne dans quelques tribus des carabides . . . . .	117
§ III. La glande pygidienne chez les genres <i>Chlænium</i> et <i>Panagæus</i> . . . . .	121
§ IV. Essai de répartition des genres d'après l'anatomie comparée de la glande pygidienne . . . . .	124
<i>Note à propos des observations de BORDAS sur le genre Brachynus</i> . . . . .	130
CHAPITRE IX. — <i>La glande-annexe</i> . . . . .	133
Situation et méthode d'extraction . . . . .	133
Structure cytologique. . . . .	134
Autonomie de la glande-annexe . . . . .	135
Fonction de la glande-annexe. . . . .	136
<b>Deuxième Partie. — Les Dytiscides.</b>	
CHAPITRE I. — <i>Type du Dytiscus marginalis</i> L. . . . .	137
§ I. Historique . . . . .	137
§ II. Anatomie . . . . .	140
Remarques . . . . .	140
Examen microscopique préliminaire. Coupe transversale. . . . .	140
Les cellules sécrétantes . . . . .	141
Le système de drainage . . . . .	144
Noyaux intercalaires . . . . .	146
Note critique . . . . .	146
§ III. Physiologie . . . . .	146
Faits d'observation . . . . .	146
Discussion . . . . .	148
Conclusion . . . . .	151
CHAPITRE II. — <i>Types voisins</i> . . . . .	152
§ I. Aperçu général. . . . .	152
§ II. <i>Aeilus sulcatus</i> L. . . . .	153
Appendice . . . . .	154
<i>Le Gyvinus natator</i> L. . . . .	154
<b>Conclusions.</b>	
A. <i>Carabides</i> . . . . .	154
I. Anatomie. . . . .	154
II. Physiologie . . . . .	156
III. Systematique . . . . .	157
B. <i>Dytiscides</i> . . . . .	158
I. Anatomie . . . . .	158
II. Physiologie . . . . .	159
Liste des ouvrages cités . . . . .	161
Explication des Planches . . . . .	163







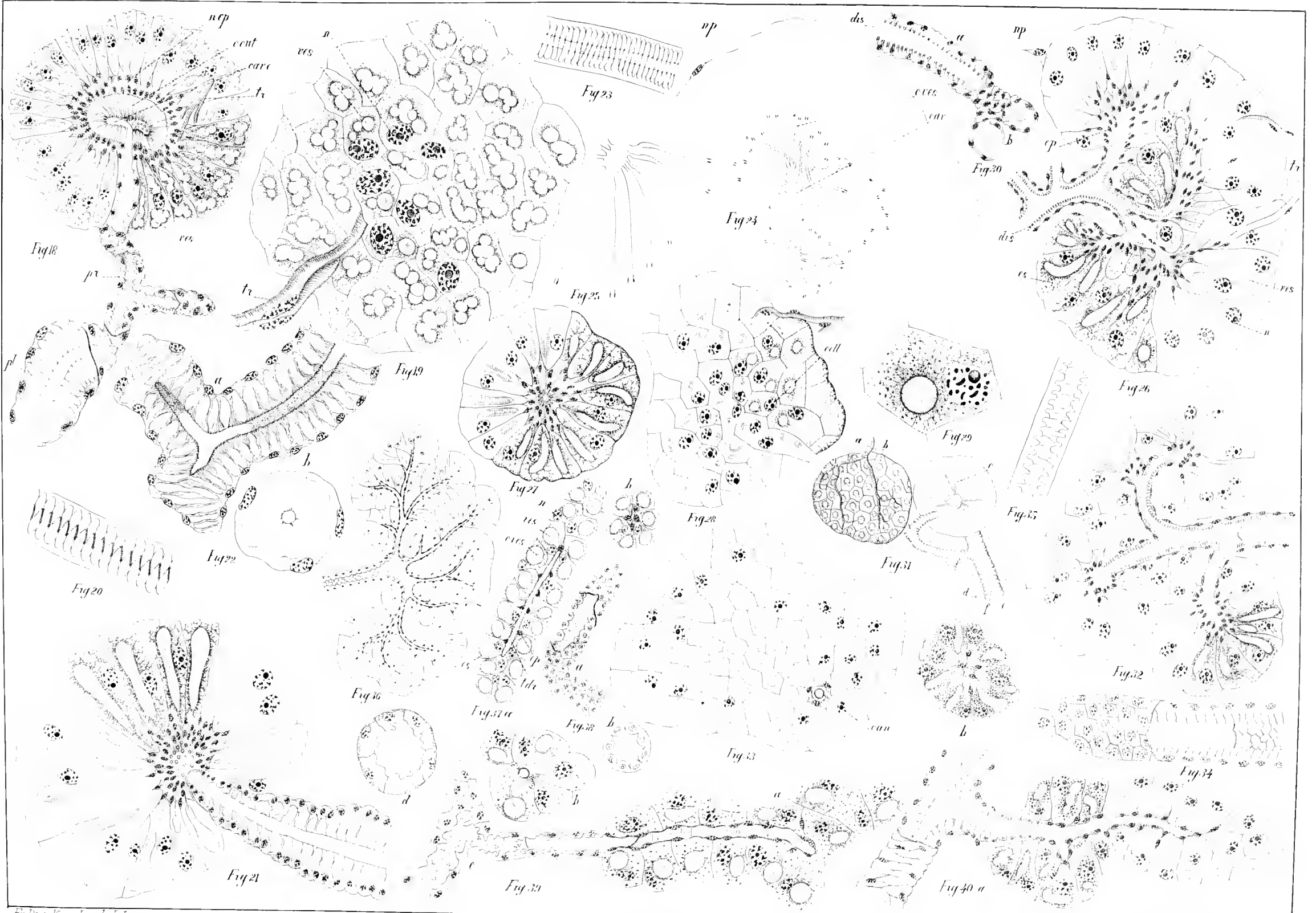


*Echinocystis* ...

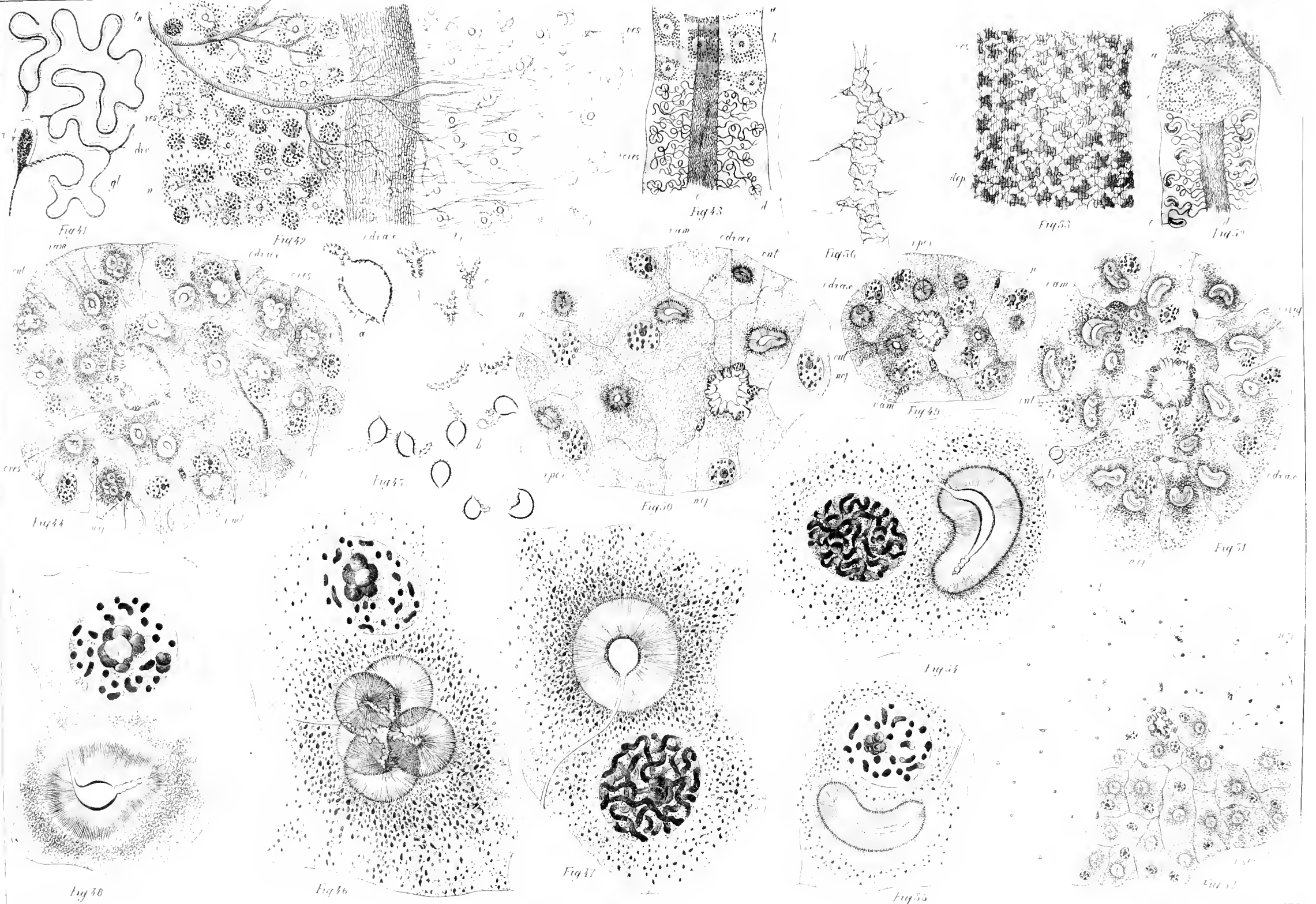
*Life of the ...*

*F. Biesecker Sculp*













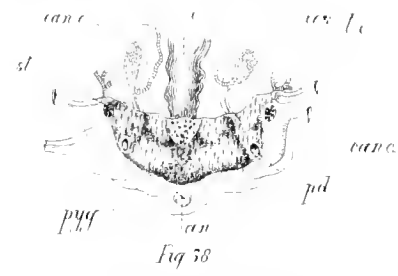


Fig 58

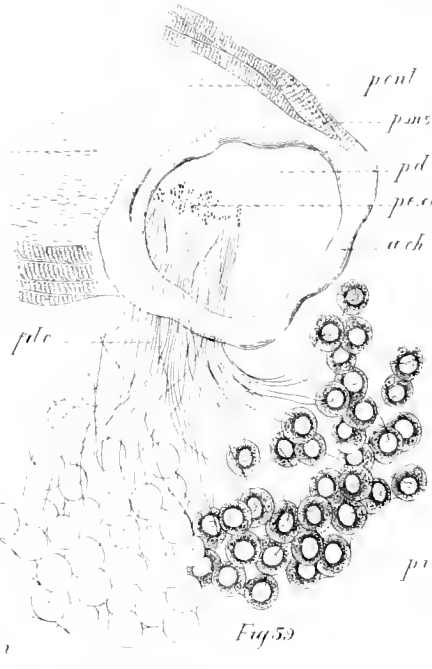


Fig 59

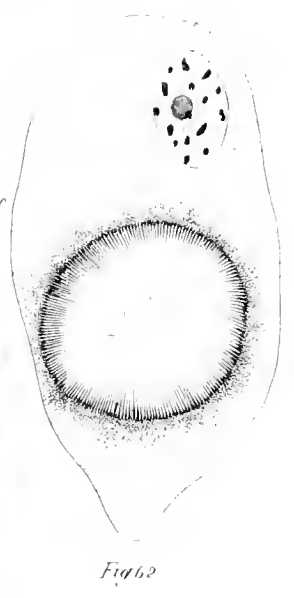


Fig 62

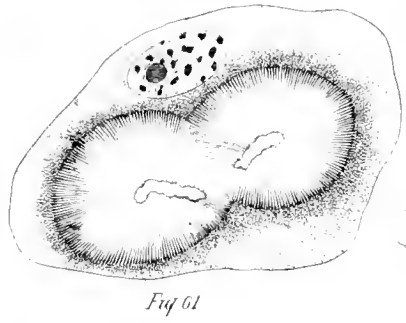


Fig 61

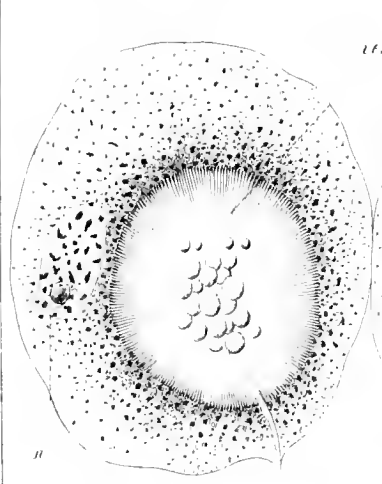


Fig 60

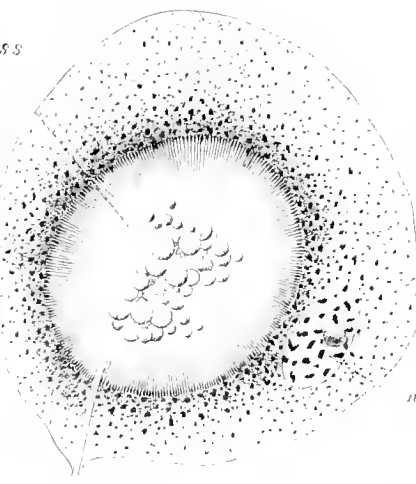


Fig 63

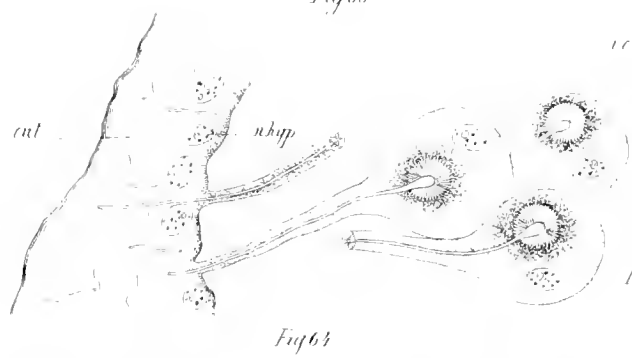


Fig 64

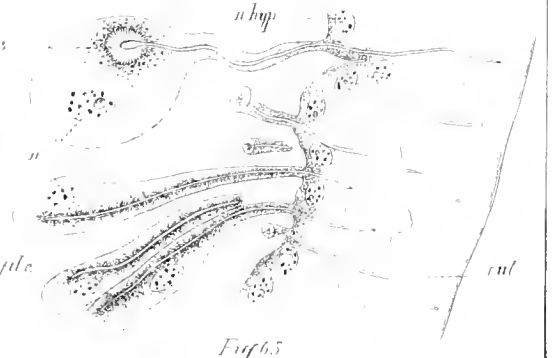


Fig 65



# Systeme Digestif et Systeme Génital

DE LA

## NERITINA FLUVIATILIS

Fragments d'un travail monographique sur cette espèce

PAR

le D<sup>r</sup> J. LENSSEN

PROFESSEUR AU COLLÈGE S<sup>t</sup> JOSEPH A HASSELT

*(Mémoire déposé le 1<sup>r</sup> mars 1899.)*



# SYSTÈME DIGESTIF ET SYSTÈME GÉNITAL

DE LA

## NERITINA FLUVIATILIS

### HISTORIQUE.

Les savants qui se sont occupés de la classification des prosobranches se plaignent du manque de données précises pour la détermination de la place qu'il faut assigner au groupe des Néritidés. Ce groupe est en effet l'un des moins étudiés. Toutefois, divers travaux récents sont à signaler. REMI PERRIER (1), JHERING (2), LANDSBERG (3), TROSCHEL (4), BOUVIER (5), FISCHER (6), BOUTAN (7), BLOCHMAN (8), se sont mis à l'œuvre et déjà le vide commence à se combler; mais comme l'indique assez le titre de leurs travaux, il n'a pas été publié d'étude *complète* sur un seul Néritidé depuis l'origine de la technique moderne.

Sur la *Neritina fluviatilis*, la littérature *récente* est bien pauvre. Ce n'est pas à dire qu'on laisse cette espèce complètement à l'écart; diverses opinions ont été émises sur son système nerveux, sur la disposition du rein et du cœur; mais il n'existe pas d'uniformité dans les conclusions et de nouvelles recherches sont à désirer.

(1) REMI PERRIER : *Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des gasteropodes prosobranches*; Ann. sc. nat., zool., t. 8, 1889.

(2) JHERING : *Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken*; Leipzig, 1877.

(3) LANDSBERG : *Ueber das Herz und die Niere von Neritina fluv.*; Zool. Anzeiger, t. X, 1882.

(4) TROSCHEL : *Ueber das Gebiss der Schneckengattung Nerita*; Verh. d. Naturhist. Ver. d. Preuss., Rhein und Westphal., 34. Jhg., 1877.

(5) BOUVIER : *Le système nerveux des Hélicinidés et des Néritidés*; Bull. soc. Philom. de Paris, 7<sup>e</sup> série, t. X, 1886.

(6) FISCHER : *Remarques sur l'opercule du genre Neritina*; Journal de Conchylogie, vol. 23 (3<sup>e</sup> série, t. 15), 1875, p. 215-216.

(7) BOUTAN : *Sur le système nerveux de la Nerita polita*; C. R., t. 114, p. 1133-35.

(8) BLOCHMAN : *Ueber die Entwicklung der Neritina fluv.*; Zeitschr. f. wiss. Zool., t. 30, 1882.

Au début de nos études, nous espérons au moins trouver des renseignements récents sur les appareils digestif et reproducteur d'un néritidé quelconque, mais nos recherches ont été vaines. Depuis bientôt un demi-siècle, cette question n'a pas été traitée. Force nous fut alors de remonter en arrière et, dans les archives de MÜLLER de 1857, nous avons rencontré le travail de CLAPARÈDE. Le savant Genevois y publie une monographie détaillée de la néritine fluviatile.

Il nous plaît ici de rendre hommage au génie de notre illustre devancier. Son travail, il est vrai, n'est pas sans contenir des erreurs, mais on ne peut s'empêcher d'admirer les nombreux résultats auxquels il est arrivé malgré l'état rudimentaire de la technique à son époque. Tout en se basant surtout sur les données que lui ont fournies les dissections, il n'a pas négligé l'emploi du microscope; mais il ne s'est pas assez servi de la méthode des coupes en séries, par laquelle il aurait pu certainement augmenter la perfection de son ouvrage.

C'est donc au travail de CLAPARÈDE, le seul qui existe sur la matière, que nous comparerons les résultats de nos observations. Tout en rappelant son opinion le plus brièvement possible, nous nous efforcerons de la compléter ou de la corriger, là où nous croirons devoir le faire.

Dans ce travail, nous étudierons l'anatomie et l'histologie du système digestif et du système génital.

Notre intention n'est pas, comme l'indique d'ailleurs le titre de ce mémoire, de borner à ces deux systèmes notre étude de la néritine : notre but est de fournir une monographie complète de cet animal, le seul de cette famille qui existe en Belgique. Notre désir est de contribuer ainsi à la connaissance du groupe si intéressant des Prosobranches.

## MÉTHODES.

L'étude de la néritine est difficile. Avant de pouvoir disséquer ou couper, il faut enlever la coquille et l'opercule; cette tâche n'est pas des plus commodes : la coquille est, en effet, d'une épaisseur qu'on n'est pas habitué de rencontrer chez les gastéropodes d'eau douce, et l'opercule possède un onglet qui s'enfonce profondément dans les muscles du pied.

Ordinairement, nous avons surmonté cette difficulté en ajoutant au fixatif quelques gouttes d'acide nitrique. Lorsque nous aimions avoir l'objet frais, un petit coup de marteau, disloquant la coquille, nous permettait de l'enlever pièce par pièce.

*Fixation.*

Le fixateur que nous avons employé de préférence est le sublimé additionné d'acide nitrique, suivant la formule dite de GILSON indiquée dans le *Manuel technique* de BOLLES-LEE.

L'aldéhyde formique nous a donné aussi de bons résultats pour l'étude histologique. Nous l'avons employé en solution à 10 o/o; d'heure en heure, nous étendions ce liquide d'un volume égal d'alcool à 80 o/o, jusqu'à arriver à peu près à l'alcool pur.

L'acide chromique produit le même résultat que l'aldéhyde formique; nous l'avons employé en solution à 1 o/o, l'animal y séjournant pendant deux jours.

*Coloration.*

L'hématoxyline et le carmin alcoolique de MAYER ont été nos colorants principaux; les meilleurs résultats ont été obtenus en employant ces substances en solution alcoolique étendue. Il faut colorer lentement, décolorer lentement ensuite pour enlever l'excès.

*Dissection. Coupes.*

La dissection nous a servi à nous orienter dans la disposition des organes et à y reconnaître parfois certains détails de structure; mais des organes mous, comme le sont l'estomac et la partie inférieure de l'appareil reproducteur de la néritine, atteignant à peine quelques millimètres, se refusent à l'investigation du scalpel et de l'aiguille. Aussi nous avons dû recourir à la méthode des coupes en séries. Là encore une difficulté se présentait : la radula. Bien souvent nous avons vu nos préparations éraillées par les dents qu'avait entraînées le rasoir. Nous y avons remédié assez bien en obliquant la lame.

# Appareil digestif.

CLAPARÈDE a fait de cet appareil une description qui donne une assez bonne idée de sa constitution générale.

Cependant il n'a guère étudié la structure histologique et ses recherches laissent ignorer bien des détails intéressants de la cavité bucco-pharyngienne et de l'estomac.

C'est de ces deux parties que nous nous occuperons surtout ; nous nous contenterons pour le reste de rapporter sommairement l'opinion du savant Genevois, tout en y ajoutant quelques remarques et des figures explicatives.

## IDÉE GÉNÉRALE DU SYSTÈME.

Voici en quelques mots les éléments qui constituent l'appareil digestif de la *Neritina fluvialilis*.

- 1° La cavité bucco-pharyngienne avec ses dépendances.
- 2° L'œsophage, relativement court.
- 3° L'estomac allongé, plongé dans le foie, avec lequel il communique par plusieurs ouvertures.
- 4° L'intestin bien développé, entouré par le cœur dans sa partie rectale.

### I. Cavité bucco-pharyngienne avec ses dépendances.

La disposition de la partie antérieure du système digestif de la nérutine est assez compliquée.

La cavité bucco-pharyngienne présente une quantité d'évaginations, soit dans les replis de la voûte, soit sous l'appareil lingual. L'étude des coupes y est rendue difficile par la saillie qu'y fait le sac radulier que l'on trouve tantôt soudé aux parois, tantôt complètement séparé.

Pour décrire cette partie, nous nous servirons de figures qui représentent des coupes différemment orientées.

Appelons d'abord l'attention du lecteur sur la fig. 1. Ce dessin, demi-schématique, est une coupe faite longitudinalement suivant l'axe médian du corps. Remarquons avant tout deux parties qui n'appartiennent pas à la tête.



Au-dessus de la portion céphalique se trouve le bord antérieur du manteau avec son épaissement marginal, *M*. Les appendices, *P* et *P'*, sont les deux lobes du pied; le lobe postérieur, *P'*, est reporté en avant parce qu'au moment de la fixation l'animal rétracte cette partie du pied qui porte l'opercule.

La lèvre supérieure, *L*, s'avance fort en avant de la lèvre inférieure, *L'*; elle contribue ainsi à la formation du mufle caractéristique des Néritidés(1). A la partie inférieure du mufle se trouve l'ouverture buccale, *B*. Cet orifice présente des bords fortement plissés, FIG. 2. On y distingue une épaisse cuticule qui se prolonge dans la bouche.

Un système de muscles puissants entoure l'orifice : les uns, insérés au fond des replis, vont se perdre dans la musculature des parois de la tête; d'autres forment un système de fibres circulaires entourant l'orifice. Ces faisceaux sont assez mal délimités de la musculature avoisinante.

L'orifice buccal donne accès dans une large cavité, FIG. 1, *cB*, la *cavité bucco-pharyngienne*. Celle-ci s'étend en arrière jusqu'au niveau de la commissure nerveuse, *N*, où commence la *région œsophagienne*. Outre l'œsophage, FIG. 1, *Oe*, certaines évaginations débouchent dans la cavité bucco-pharyngienne; parmi celles-ci, la plus importante est le fourreau de la radula qui s'y ouvre d'une façon complète en *Or*. Il y a encore la cavité sous-radulaire, FIG. 1, *Csr*, et le cul-de sac *S* qui s'avance dans l'épaisseur de la lèvre supérieure. Cet enfoncement n'est que la continuation des replis de la voûte, replis que nous pourrions mieux observer sur des coupes transversales, FIG. 3, *S*. Dans la bouche s'avance l'appareil lingual supportant la radula. On aperçoit dans la coupe que nous avons sous les yeux une pièce massive qui s'étend au-dessus de la cavité sous-radulaire. Cette pièce est musculaire dans sa partie antérieure, *mi*; un peu en arrière, elle montre en *ci* un cartilage : c'est le cartilage impair dont nous parlerons plus tard. Ces muscles et ce cartilage constituent une partie de l'appareil de soutien de la radula.

Au-dessus de la radula se trouve un prolongement creux en doigt de gant, *P*, qui repose dans le sillon de la radula. Il ne présente aucun point d'attache avec les parois latérales de la région bucco-pharyngienne; mais en arrière, il se continue d'une part avec le plancher de l'œsophage et d'autre part avec la voûte du sac radulier. C'est donc un prolongement en forme de languette partant du bord supérieur de l'orifice du sac radulier. La lèvre

(1) QUOY ET GAIMARD : *Voyage de l'Astrolabe*. PARIS, 1831-1835.

inférieure de cet orifice est massive et très saillante dans la cavité bucco-pharyngienne; elle contient un système compliqué de muscles et de cartilages et supporte dans un sillon la partie antérieure de la radula elle-même.

Continuons l'étude de la cavité bucco-pharyngienne par l'examen d'une coupe transversale au niveau 1 de la FIG. 1; cette section est reproduite dans la FIG. 4, elle complète et rend plus précises les données fournies par notre schéma.

La cavité bucco-pharyngienne (indiquée par un pointillé) s'y montre partagée en deux compartiments superposés par un appareil volumineux qui se rattache à droite et à gauche aux parois de la tête : c'est l'appareil lingual, ou plutôt c'est le prolongement de la lèvre inférieure de l'orifice du sac radulien, lèvre qui contient l'appareil lingual et proémine dans sa partie antérieure comme la lèvre supérieure; mais il est beaucoup plus large, plus massif et, sur les côtés, il ne tarde pas à perdre son indépendance : il se soude aux parois de la cavité bucco-pharyngienne, de sorte que la cavité *Cor* de la FIG. 4 est réellement un recessus, un sac communiquant avec le reste de la cavité en avant par un orifice aplati.

Remarquons encore sur cette coupe que le prolongement inférieur, outre qu'il est plus volumineux que le supérieur et rattaché latéralement à la paroi de la cavité, diffère encore du premier par ce fait qu'il est plein, tandis que la languette supérieure est creuse et constitue une cavité sanguine.

On remarque sur le plancher de la cavité sous-radulaire trois épaisissements longitudinaux : l'un médian, les deux autres à droite et à gauche du premier, FIG. 4, *bs*. Ils correspondent, pensons-nous, aux bourrelets sous-radulaires (Subradulahöcker) que HALLER a observés à cette place chez plusieurs prosobranches (1). Ces épaisissements sont constitués par des cellules allongées de deux types différents, FIG. 5. Les unes sont très étroites; leur noyau, très allongé, se trouve vers la moitié de la hauteur de la cellule. Les autres, plus larges, sont interposées; celles-ci ont le noyau arrondi et basilaire. Une cuticule recouvre ces protubérances; à leur base se trouve un tissu qui semble renfermer quantité de fibres nerveuses.

La voûte de la cavité bucco-pharyngienne est caractérisée par une série de replis longitudinaux très prononcés. Ces replis commencent au cul-de-sac

(1) HALLER : *Die Morphologie der Prosobranchier*; Morpholog. Jahrbuch, 1892. — Voir aussi PEISENER : *Introduction à l'étude des mollusques*.

S de la FIG. 1 et se continue en arrière jusqu'à l'œsophage. Les sillons formés par ces replis sont largement ouverts dans la bouche, et cette disposition continue jusqu'au niveau de la commissure nerveuse, FIG. 1 et 3, s.

#### Appareil de soutien de la radula.

Dans la coupe, FIG. 4, nous voyons encore la section de deux fortes pièces cartilagineuses, *ca*, reliées par une masse musculaire. Ces cartilages sont une partie de l'appareil de soutien de la radula.

Cet appareil se compose : a) de pièces cartilagineuses, b) de muscles.

a) *Cartilages*. - Il y a, dit CLAPARÈDE, quatre pièces cartilagineuses - qui forment un soutien pour la radula : deux pièces de chaque côté - juxtaposées, FIG. 6. Chaque couple a la forme d'un triangle dont la - base est en arrière. La pièce antérieure est plus grande que la posté- - rieure; elle est triangulaire, le plus petit côté en arrière. Non loin de - l'extrémité antérieure apparaît sur elle un bourgeon qui se dirige obli- - quement en avant et vers l'intérieur. Le cartilage postérieur ressemble à - un ovale irrégulier, dont le côté antérieur ondulé s'ajuste à la pièce anté- - rieure. Les deux couples symétriques de pièces cartilagineuses se trouvent - „ à la base de la cavité buccale, leurs extrémités postérieures sont assez - éloignées, tandis que les extrémités antérieures se touchent presque; les - pointes inférieures et celles des bourgeons forment un espace triangu- - laire qui reçoit l'extrémité de la radula, dont les ailes latérales s'appuient - sur les pièces cartilagineuses - (1).

Nous n'aurions pu mieux décrire les quatre pièces principales du cartilage lingual. CLAPARÈDE en a parfaitement observé la position et la forme. Mais si sa description est exacte, elle n'est pas complète. Il nous reste à ajouter trois autres massifs cartilagineux dont il ne parle pas.

1° Une bande cartilagineuse cylindrique assez volumineuse, FIG. 1, 3 et 4, *ci*, qui s'étend sous la partie antérieure de la radula. Cette pièce est complètement enveloppée par les muscles qui y ont leur point d'attache.

2° Deux petits cartilages latéraux, FIG. 6, *cl*, enfoncés dans la paroi de la cavité bucco-pharyngienne; ils sont d'ailleurs beaucoup moins grands que toutes les autres pièces précitées.

En résumé, l'appareil des cartilages odontophores se compose donc de 7 pièces : les 4 pièces décrites par CLAPARÈDE, FIG. 6, *ca*, *cp*; entre les car-

(1) CLAPARÈDE : Archives de Muller, 1857.

tilages *ca*, une pièce impaire soutenant le plancher de la radula, FIG. 6, *ci*; enfin, en dehors des cartilages *cp*, deux petites pièces latérales, FIG. 6, *cl*, logées dans l'épaisseur de la paroi pharyngienne.

Le cartilage *a*, comme le dit CLAPARÈDE, « un aspect végétal ». On croirait vraiment se trouver en présence d'un parenchyme médullaire sans méats, FIG. 7. Ce tissu montre aussi beaucoup d'analogie avec le cartilage de la corde dorsale chez beaucoup de poissons, entre autres les myxinoïdes. Comme LOISEL le décrit chez le buccin (1), il est formé de « grosses cellules polygonales contenant un noyau et de nombreuses granulations protoplasmiques; elles sont séparées par des bandes plus ou moins épaisses de cartilagine ». Le noyau est très visible après coloration à l'hématoxyline ou au carmin. Après fixation par l'acide chromique, le protoplasme de la cellule est ratatiné et renferme des corps arrondis, FIG. 7.

Après fixation à la solution mercurique, il s'y produit un précipité granuleux noir.

b) *Muscles*. Les pièces cartilagineuses servent de point d'attache à quantité de muscles.

Les uns font mouvoir l'une sur l'autre les deux pièces de chacun des couples latéraux, cela ressort de leur face d'insertion, FIG. 3.

D'autres relient la pièce postérieure, *cp*, de chacun des deux couples, soit au plancher du sac radulien, soit plus en avant, à la pièce cartilagineuse impaire.

D'autres réunissent chacune des pièces des 2 couples latéraux à la paroi buccale.

Enfin, une bande musculaire très forte, FIG. 4, *mi*, réunit la base des deux cartilages antérieurs, *ca*.

Tous les muscles que nous venons de mentionner sont formés de fibres striées transversalement d'une façon parfois très nette, mais à structure très difficile à débrouiller, comme du reste tous les muscles de ce genre que l'on a découverts dans le muscle adducteur des *Pecten* et, depuis, chez beaucoup d'autres acéphales.

Nous ne pensons pas qu'on les ait jusqu'ici signalés dans l'appareil radulien des gastéropodes.

(1) LOISEL : *Cartilages linguaux et tissus cartilagineux chez les gastéropodes*; C. R. soc. Biol. de Paris, 9 série, t. 5 p. 193.

Nous ne dirons qu'un mot du fonctionnement de l'appareil de soutien de la radula. L'insertion des muscles qui rattachent les cartilages d'une part les uns aux autres, d'autre part aux parois de la cavité buccale, montre que ces pièces sont capables de mouvements assez variés. Les principaux doivent avoir pour but : 1° d'écarter et de rapprocher les ailes de la radula; 2° de soulever et d'abaisser l'appareil radulien.

#### Radula.

La radula de la néritine est très développée et d'une structure très compliquée. Libre à son extrémité antérieure, elle est ailleurs plongée dans un fourreau qui la tapisse complètement, *fig. 1 et 9, sr.* Ce fourreau s'enfonce profondément dans le corps et se recourbe en crochet à son extrémité postérieure.

Il est facile de préparer la radula; d'un coup d'épingle, on peut aisément enlever les cartilages odontophores et le fourreau qu'ils supportent en partie, *fig. 10*. L'action d'une solution chauffée de soude caustique dissout les muscles et les cartilages pour ne laisser que la radula complètement libre; grâce à sa nature chitineuse, elle échappe à l'action du réactif.

Cet appareil mesure chez les animaux de taille moyenne à peine 4 mm. On y compte environ 80 rangées de dents; une rangée en renferme environ 90, 45 de chaque côté; ajoutons à cela les pièces qui constituent le rachis et qui sont au moins 9 pour chaque rangée, *fig. 11*, et nous arrivons à cette conclusion que la radula de la néritine renferme au moins  $80 \times 90$  ou 7200 plus  $80 \times 9$  ou 720, ce qui fait en tout 7920 pièces.

Notre *fig. 11* rappelle assez bien la *fig. 12* de LOVEN reproduite par CLAUS dans son traité de zoologie.

## II. Œsophage.

La voûte de l'œsophage ne présente qu'une seule particularité : elle porte des replis longitudinaux, *fig. 8, re*. Ces replis se continuent avec ceux dont nous avons signalé l'existence à la voûte de la cavité buccopharyngienne; la partie moyenne de la voûte œsophagienne porte des bandes longitudinales ciliées, *fig. 14, b*.

Son plancher présente au contraire des particularités remarquables, auxquelles quelques remarques comparatives sur la disposition des organes pharyngiens ou œsophagiens d'autres mollusques nous permettront plus loin d'attribuer une certaine importance morphologique.

Ce sont : 1<sup>o</sup> deux sillons parallèles qui débouchent à peu de distance de l'orifice de l'œsophage; 2<sup>o</sup> deux vastes sacs glandulaires à parois plissées.

#### 1<sup>o</sup> Sillons (FIG. 13 et 14).

Examinons d'abord la disposition des sillons, puis la structure de leurs parois.

##### *Disposition.*

Ils courent sur les côtés d'une éminence impaire qui se continue en avant avec la languette en doigt de gant, *P*, FIG. 1.

Dans la partie antérieure de l'œsophage, leur forme, celle de cette éminence et toutes les dispositions des organes du plancher œsophagien sont très régulières, lorsque l'animal se trouve dans un état de contraction modérée; c'est ce qui ressort de la FIG. 13. On constate alors que leur section est semi-lunaire et que les bords de l'éminence médiane les surplombent régulièrement.

##### *Structure.*

La paroi de ces deux sillons présente dans sa structure quelques particularités qui méritent de nous arrêter quelque peu.

La FIG. 14 montre qu'on y rencontre deux éléments distincts, deux espèces de cellules de forme et d'aspect différents. Ces deux espèces de cellules y sont disposées en deux bandes longitudinales séparées, que l'on voit sectionnées transversalement dans la FIG. 14.

La première de ces bandes, FIG. 13 et 14 (de *b* en *c*), forme le bord externe du sillon. Elle comprend des cellules ciliées très hautes, prismatiques, à protoplasme assez dense. Elles ont une grande affinité pour certaines matières colorantes, surtout pour l'hématoxyline.

Ces éléments se distinguent à première vue de tous les éléments épithéliaux voisins par un facies spécial. Ils apparaissent comme un élément à part, tout à fait étranger au reste du revêtement épithélial. Et cependant ce tissu ne constitue pas un organe séparé, une production anatomiquement autonome, mais seulement une partie d'un organe bien déterminé dans sa forme : le sillon œsophagien.

L'autre bande, FIG. 13 et 14, de *a* en *b*, se poursuit sur la section transversale parfois jusqu'au bord interne du sillon et là elle fait place à l'épithélium ordinaire de l'œsophage; parfois aussi elle est moins large et ne va pas jusqu'à la lèvre interne du sillon. Celle-ci est alors formée par l'épithélium œsophagien qui peut même pénétrer assez bien dans le sillon, FIG. 14.

Cette bande interne est d'une structure plus complexe que l'externe. Elle comprend d'abord une couche de cellules vibratiles, prismatiques, et dont l'extrémité interne effilée s'insinue dans les couches sous-jacentes, FIG. 14, *Cv*.

Sous cette assise ciliée git un épais massif de cellules globuleuses de forme irrégulière, qui constituent au sillon une forte doublure. Elles donnent à la paroi une épaisseur qui égale et souvent dépasse celle que les cellules prismatiques de la bande externe lui donnent par leur grande hauteur. Ces cellules globuleuses ont aussi un facies particulier; cependant on peut dire qu'elles diffèrent moins de l'épithélium général de l'œsophage que les hautes cellules de la bande externe.

En avant, le revêtement des cellules globuleuses ne se termine pas en s'atténuant; il forme au-devant de l'extrémité du sillon un bourrelet sailant. Dans une série antéro-postérieure de sections transversales, on rencontre ce bourrelet sur plusieurs coupes avant d'entamer la gouttière elle-même.

## 2° Sacs glandulaires.

Outre les deux remarquables sillons que nous venons de décrire, il existe à la partie latérale de l'œsophage deux organes importants. Ce sont deux vastes sacs glandulaires que CLAPARÈDE a signalés et qu'il appelle *glandes salivaires*.

Nous examinerons d'abord leur disposition et leur structure en recourant à nos figures; puis nous dirons un mot de la signification que nous pensons devoir attribuer à ces organes, ainsi qu'aux sillons eux-mêmes.

### *Situation.*

Leur situation n'est pas facile à déterminer avec rigueur. Comme le dit CLAPARÈDE, « ils se trouvent derrière et contre le cartilage et l'entourent si complètement qu'ils semblent se confondre », FIG. 15

Ils s'étendent d'abord sur les côtés de l'appareil cartilagineux de la radula, FIG. 8 et 10, puis au-delà de cet appareil, vers l'arrière, où on les trouve non seulement sur les côtés du sac radulien, mais aussi au-dessous de lui, FIG. 15 et 16, *a*. A ce niveau, ils sont extrêmement développés, se rencontrent et s'appliquent l'un contre l'autre. Leur paroi en cet endroit n'est plus en continuité avec celle du tube digestif, ce qui prouve qu'ils constituent deux expansions dépassant de beaucoup vers l'arrière du corps leurs points d'attache à l'œsophage et ne sont en communication directe avec le tube digestif qu'en avant.

Leur cavité s'ouvre dans deux régions de ce tube : l'œsophage et la cavité bucco-pharyngienne.

La FIG. 13 met sous les yeux du lecteur le fait de leur communication avec l'œsophage; les cavités, *gl*, qui avoisinent en dehors le sillon longitudinal appartiennent déjà à l'organe qui nous occupe.

Mais si l'on suit vers l'avant la série de coupes transversales que nous possédons, on constate un autre fait. C'est que ces mêmes cavités latérales se continuent aussi, quoique sur une assez faible longueur, avec la cavité où s'ouvre le sac radulien, c'est-à-dire avec la cavité bucco-pharyngienne.

Ces deux sacs communiquent donc en avant avec la cavité pharyngienne, mais ils empiètent en outre sur la paroi latérale de l'œsophage.

L'étude attentive de nos préparations et certaines remarques comparatives nous portent à considérer ces deux sacs plutôt comme des productions du pharynx que comme des dépendances de l'œsophage. Ils occupent, nous le répétons, la limite de ces deux régions et empiètent sur toutes les deux. Notons que leur partie antérieure forme comme la postérieure un cul-de-sac qui s'avance au-dessus du pharynx; cependant ce cul-de-sac antérieur est moins volumineux que la partie postérieure.

#### *Structure.*

Nous avons appelé les organes qui nous occupent des *sacs glandulaires*. Leur structure rappelle, en effet, celle de certains organes glandulaires du genre des néphridies des gastéropodes. Ce sont réellement des sacs; mais leur cavité n'est pas vide ni béante : elle est remplie de lames épithéliales assez nombreuses qui se rattachent à leur paroi et ne sont que de simples replis, FIG. 15.

Ces feuillets partent généralement de la paroi supérieure et externe de l'organe et dirigent leur bord libre en bas et en dedans. Ils sont tapissés par un épithélium qui ne présente rien de bien saillant. Il est généralement stratifié, FIG. 16, *b*, et formé de deux couches partiellement engrenées l'une dans l'autre. Du tissu conjonctif pénètre dans les feuillets et leur forme une lame de soutien.

#### Signification des sacs glandulaires et des sillons.

Comme le dit le professeur LANG, il n'est pas encore possible de faire une étude comparée des glandes salivaires des gastéropodes. Toutefois, sans oser traiter le sujet en entier, nous croyons bien faire en émettant



quelques remarques, quelques idées, qui sont le fruit de notre étude de la néritine et dont peut-être ceux qui aborderont la question pourront tirer quelque profit.

- Tous les gastéropodes (à de très rares exceptions) possèdent une paire de glandes débouchant dans la cavité buccale, de part et d'autre de la radula : ce sont les glandes salivaires proprement dites. Ces glandes, chez les Aspidobranches et les Ampullaires, ont leurs conduits très courts et débouchent en arrière du collier nerveux périœsophagien - (1).

- Un renflement œsophagien plissé se trouve chez les Trochoïdes et „ les *Littorina*; il est surtout très développé dans les Naticida, Lamellariidæ et Cypræidæ, où ses parois internes sont feuilletées. Vers le même endroit, les Cassididæ présentent un renflement séparé de l'œsophage, „ dans lequel il s'ouvre seulement par une fente - (2).

D'après SOULEYET (EYDOUX et SOULEYET : *Voyage de la Bonite*, 1852, p. 577), chez la Naticæ marbrée, - on rencontre une dilatation œsophagienne énorme feuilletée à l'intérieur -. Il l'assimile chez cette espèce à une sorte de glande salivaire et cela avec raison à ce que croit MALARD (3).

Nous attirerons l'attention de ceux qui pourraient entreprendre des recherches comparées à ce sujet sur les conditions dans lesquelles se présente la néritine. La néritine est un prosobranche à une seule paire de glandes.

Ces glandes empiètent sur le pharynx et sur l'œsophage.

On doit donc se demander d'abord si les glandes salivaires de notre prosobranche sont les homologues des glandes buccales qui se rencontrent pour ainsi dire chez tous les gastéropodes ou bien des glandes œsophagiennes des naticidæ, puisqu'elles communiquent avec l'œsophage aussi?

Est-ce une glande œsophagienne qui a empiété sur le pharynx en avant ou bien une glande pharyngienne empiétant sur l'œsophage en arrière?

Nous sommes plutôt porté à les regarder comme appartenant au pharynx, parce que leur voûte se continue avec la voûte pharyngienne sans interruption et que les sillons portés par l'une se continuent avec les sillons de l'autre.

Les deux espèces de glandes, buccales et œsophagiennes, n'existeraient-elles pas en réalité confondues en un seul organe dont la partie antérieure

(1) PEISENER : *Introduction à l'étude des Mollusques*; p. 65.

(2) Ibidem, p. 66.

(3) MALARD : Bull. de la Soc. phil. de Paris, 7<sup>e</sup> série, t. XI, 1887.

s'ouvrant dans la cavité bucco-pharyngienne constituerait la première paire et dont la partie postérieure s'ouvrant dans l'œsophage constituerait la seconde paire?

En outre, nous sommes fortement porté à attribuer une valeur morphologique aux deux productions énigmatiques, mais bien remarquables, que nous avons décrites plus haut : les sillons œsophagiens, FIG. 13 et 14.

Ces sillons appartiennent à l'œsophage et sont, ainsi que nous l'avons montré, en rapport intime avec l'appareil qu'on appelle salivaire.

Rappelons la structure remarquable et insolite de ces sillons; on y constate deux parties bien distinctes : une lame de hautes cellules épithéliales d'un facies tout particulier, à protoplasme très chromophile, et une autre lame plus puissante, comprenant une couche superficielle ciliée et plusieurs assises profondes de cellules globuleuses présentant un aspect assez semblable à celui des cellules qui tapissent les feuillettes des sacs salivaires, FIG. 14.

Que signifie cette différenciation si nette, si tranchée, de cet épithélium œsophagien?

Émettons ici une hypothèse : l'une des deux bandes représente peut-être la paire de glandes œsophagiennes des monotocardes. Il n'y a là rien d'in vraisemblable.

Cette différenciation mérite réellement ce qualificatif d'insolite que nous venons de lui appliquer, si on ne la considère comme le résultat de la réduction, de la rétrogradation d'un organe autrefois volumineux.

On est aisément porté à la considérer comme le seul reste d'une disposition autrefois importante, réduite aujourd'hui à l'état de simple reliquat ancestral ne jouant plus qu'un rôle accessoire.

Mais laquelle de ces deux bandes représenterait une glande salivaire œsophagienne?

La bande de cellules hautes et chromophiles?

Peut-être. Car ses éléments diffèrent le plus de toutes les cellules épithéliales des environs.

La bande ciliée avec ses assises de cellules globuleuses?

Peut-être aussi, car le canal des glandes salivaires est souvent cilié et le massif épais de cellules globuleuses rappelle le tissu de certaines glandes salivaires.

Qui sait même si ces deux parties n'appartiennent pas au système salivaire réduit : l'épithélium élevé représentant ce qui embryogéniquement

aurait donné les parties profondes de la glande, la bande de petites cellules ciliées étant la partie qui, si elle s'était développée comme autrefois, aurait donné le canal excréteur cilié.

Il nous suffit de poser ces questions pour le moment et nous espérons qu'on nous saura gré de le faire et d'avouer sincèrement notre impuissance à les résoudre. Nous comptons poursuivre sans tarder des recherches comparatives dans les formes voisines, entre autres dans des *Nerita* qui doivent nous arriver des Antilles.

Disons en achevant, de parler des glandes salivaires, que nous ne savons à quoi fait allusion CLAPARÈDE, lorsqu'il écrit que leur canal de sortie est cilié et passe sous le collier œsophagien; il a certainement fait erreur.

En arrière des sacs glandulaires, l'œsophage ne présente rien de saillant. Il ne se dirige pas - directement en arrière -, mais il forme un coude très prononcé; contournant le sac de gauche, il descend brusquement, arrive à la partie inférieure du corps et de là se rend directement à l'estomac. Il possède une paroi épaisse tapissée par un épithélium cylindrique cilié. Sa coupe transversale, FIG. 17, présente une lumière étoilée à cause d'une série de sillons longitudinaux.

### III. Estomac.

Voici comment s'exprime CLAPARÈDE au sujet de cet organe. - L'estomac est un sac allongé qui se porte obliquement d'arrière droite vers l'avant gauche; il se divise en deux par un étranglement à peine visible, FIG. 18 calquée de l'auteur. La partie postérieure (fundus ventriculi) forme un large cul-de-sac qui s'ouvre dans l'antérieure plus étroite. Celle-ci atteint presque l'appareil cartilagineux lingual postérieur, de sorte que l'intestin antérieur repose sur la partie antérieure droite de l'estomac et se jette dans cet organe à droite de l'étranglement. -

Cette description de l'aspect extérieur de l'estomac est assez exacte.

Ajoutons que cet organe peut atteindre 6 mm. de longueur et 2 à 3 mm. de largeur à sa partie renflée; et que la limite de l'intestin avec l'estomac est indiquée par un petit cul-de-sac qui se trouve à côté de l'appareil cartilagineux, FIG. 19, *Cu*.

On peut donc distinguer dans l'estomac une partie antérieure, FIG. 20, de *p* à *c*, s'étendant de l'intestin à l'étranglement dont parle CLAPARÈDE; cet étranglement se trouve au niveau de l'ouverture œsophagienne.

La partie postérieure s'étend de *c* jusque *a* dans la FIG. 20 et constitue le large cul-de-sac (fundus ventriculi).

Par sa face inférieure, l'estomac est très superficiel; il est intimement collé à la paroi du corps; sa face supérieure en est séparée par les lobes du foie et de la glande sexuelle. CLAPARÈDE ne s'arrête presque pas à la structure intime de l'estomac; c'est donc surtout à ce point de vue que nous l'étudierons.

L'estomac de la néritine est très compliqué; il ressemble en certains points à celui de la *Crepidula* PER., prosobranche étudié avec tant de soin par HALLER (1).

Il n'est pas aisé d'en exposer la structure en peu de mots. Nous ne sommes arrivé à nous la représenter d'une façon nette qu'à la suite de l'étude attentive d'un grand nombre de préparations. Nous avons reproduit un certain nombre de coupes, qui nous permettront de faire comprendre la disposition générale de l'organe et la structure intime des différentes productions qui s'y rencontrent.

Examinons auparavant la FIG. 19; elle représente l'estomac ouvert par sa face inférieure. Une préparation de ce genre, examinée à la loupe, nous montre que la paroi interne de l'estomac est loin d'être uniforme. Elle présente des saillies diverses; même à l'œil nu, on y distingue des plages diversement colorées: les unes claires, les autres foncées, presque noires, qui indiquent autant de régions assez distinctes. Nous avons admis avec CLAPARÈDE que l'examen extérieur de l'organe permet d'y distinguer deux portions: un large cul-de-sac ou portion postérieure, et un petit cul-de-sac ou portion antérieure. Ces deux parties se voient bien dans la vue de l'intérieur que nous donnons dans la FIG. 19. Le grand cul-de-sac comprend toute la moitié inférieure du dessin. Il est lui-même divisé en deux parties, deux compartiments incomplètement séparés dont la paroi présente des caractères différents.

L'un de ces compartiments, dont la paroi est rejetée à gauche dans l'estomac ouvert que représente notre FIG. 19, est le plus vaste des deux; sa paroi, comme l'indique le dessin, est d'une couleur foncée. L'autre, à paroi claire, est beaucoup plus petit; il occupe le côté droit de la figure dans sa moitié inférieure.

Arrêtons-nous un instant à l'examen de certains rapports que ces deux compartiments affectent avec les parties voisines et entre eux.

(1) HALLER: Morph. Jahrbuch. 1892, Band XVIII Heft 3.

Le petit, celui de droite, trouve sa limite supérieure au niveau du léger étranglement dont nous avons parlé. Immédiatement sous ce léger repli, il reçoit l'œsophage, FIG. 19, *œ*. Non loin de l'orifice œsophagien s'ouvrent plusieurs canaux hépatiques dont les orifices sont larges et béants (un seul est visible, *hc* dans la FIG. 19). Le compartiment de gauche du grand cul-de-sac est limité d'avec le cul-de-sac antérieur par le même léger étranglement auquel nous venons de faire allusion; mais il est encore séparé de ce sac antérieur au même niveau par une production interne plus caractérisée : une crête à direction à peu près transversale, *cp*, qui existe à l'intérieur sous le sillon externe et qui porte elle-même un sillon.

Cette crête saillante n'est pas dépourvue d'importance.

Nous nous sommes assuré qu'elle n'a pas seulement pour effet de délimiter le compartiment pigmenté du grand cul-de-sac d'avec le petit cul-de-sac antérieur, mais encore d'empêcher le passage du bol alimentaire et des liquides hépatiques directement du compartiment œsophagien vers le haut, c'est-à-dire vers le petit cul-de-sac et l'intestin. Quand le lambeau qui forme la partie gauche de la FIG. 19, au lieu d'être relevé et rejeté en dehors sur la gauche de l'incision longitudinale qui a été faite, occupe sa position naturelle, la crête séparatrice se place un peu obliquement. Elle ferme alors le passage du compartiment œsophagien dans le petit compartiment antérieur en s'appliquant contre la paroi du premier, qui présente une saillie au-dessus des orifices hépatique et œsophagien.

Mais, d'autre part, dans sa position incurvée en demi-cercle qu'elle présente alors, grâce aussi à la gouttière, elle laisse subsister le passage entre le compartiment gauche du cul-de-sac postérieur et la partie droite du cul-de-sac antérieur. Tels sont les rapports du petit et du grand compartiment de la partie postérieure avec la partie antérieure : le petit, c'est-à-dire le compartiment œsophagien, FIG. 19 et 20, *dr*, ne communique pas normalement avec le compartiment antérieur; le grand s'y ouvre au contraire directement.

Les rapports des deux compartiments postérieurs entre eux doivent nous occuper à présent.

Ils communiquent largement l'un avec l'autre, mais un organe particulier porté par la paroi peut fermer plus ou moins cette communication. Cet organe, que nous appellerons *crête stomacale*, est visible dans la FIG. 19, *cr*. Elle y apparaît comme une lame un peu arquée et portant des sillons transversaux. Sa forme, aussi bien que celle des deux compartiments et les

rapports de ceux-ci entre eux se révèlent avec beaucoup plus de précision dans la FIG. 21. Cette figure représente une coupe transversale pratiquée au niveau indiqué par le trait 1 dans le dessin schématique, FIG. 20. Les deux cavités du grand cul-de-sac s'y voient nettement. La partie droite, *dr*, correspond au petit compartiment œsophagien. Elle a la forme d'une gouttière assez régulière, deux bourrelets, *Bo*<sub>1</sub> et *Bo*<sub>2</sub>, la délimitant d'avec le grand compartiment, *g*.

Si l'on examine le sort de cette partie dans la série des sections parallèles à cette coupe, on voit qu'elle se continue en haut avec la lumière de l'œsophage et qu'elle reçoit aussi les canaux hépatiques, FIG. 22.

Le grand compartiment, c'est-à-dire toute la portion gauche de la FIG. 19, *g*, est bien plus spacieux que la *gouttière œsophagienne*, *dr*. Sa voûte colorée en brun sombre ne contient rien qui doive nous arrêter ici, mais en *gp* existe une profonde gouttière analogue à la gouttière œsophagienne. Si l'on suit cette gouttière dans la série des coupes parallèles, on la voit se continuer avec l'intestin ou plutôt avec une autre contenue dans le petit cul-de-sac antérieur et qui se poursuit sans discontinuer jusqu'à l'intestin. Elle mène donc en fin de compte au pylore, c'est-à-dire à l'endroit où le petit cul-de-sac stomacal se continue avec l'intestin au niveau du petit diverticule, *Cu*, FIG. 19. Nous pouvons donc l'appeler *gouttière pylorique*.

#### Crête stomacale.

Entre la gouttière œsophagienne ou petit compartiment stomacal et la gouttière pylorique du grand compartiment, la paroi de ce dernier porte un organe très remarquable, une crête fort saillante, *Cr*. On distingue à cette crête une face latérale concave surplombant un peu la gouttière pylorique, et une face latérale convexe; une arête très vive, tranchante, est formée par l'union de ces deux faces. Cet organe, avons-nous dit, peut fermer plus ou moins complètement la communication qui existe entre les deux compartiments. C'est là un fait d'observation. En effet, sur certaines coupes, on la trouve fortement soulevée et presque en contact avec la paroi d'en face; la partie postérieure de l'estomac est alors divisée en une partie droite et une partie gauche.

Ceci soit dit sans empiéter sur les remarques que nous ferons plus loin au sujet de la fonction de cet organe.

Remarquons que HALLER représente chez la *Crepidula* PER. une production tout à fait semblable à la crête stomacale de la néritine. Quant à

CLAPARÈDE, quoiqu'il ait pratiqué des coupes dans l'estomac, il n'a pu obtenir à son sujet que des données vagues et peu précises. Nous croyons rencontrer la crête stomacale dans ce qu'il appelle - räthselhaft kammförmiges Organ -. Il ne donne aucune indication utile au sujet de sa structure ni surtout de sa fonction.

Partie antérieure de l'estomac.

La partie antérieure ou petit cul-de-sac de l'estomac, FIG. 20, de *p* en *c*, se subdivise, comme le grand cul-de-sac, en deux compartiments situés côte à côte, FIG. 23.

Le compartiment gauche, FIG. 19, *str*, est situé au-dessus du grand compartiment gauche du grand cul-de-sac; il en est séparé par la crête transverse, *ep*. Il s'atténue vers l'avant et le petit boursoufflement, FIG. 19, *Cu*, n'en est que l'extrémité antérieure.

Sa paroi est pigmentée aussi, mais moins fortement que celle du grand cul-de-sac (*fundus ventriculi*). Sa surface est ornée de replis qui lui donnent un aspect strié sur les vues de face, FIG. 19, *str*.

Le compartiment droit, FIG. 19, *gp'*, a la forme d'une gouttière régulière; celle-ci est limitée par deux replis saillants, *s*, *s'*, dont celui de gauche, *s*, porte lui-même un petit sillon comme la crête transverse, *ep*; sous son extrémité, le *fundus ventriculi*, *g*, communique sans obstacle avec la gouttière, *gp*, qui nous occupe.

Cette gouttière peut sans inconvénient porter le nom de *gouttière pylorique* dans les deux segments de l'estomac. Ce n'est qu'une seule et même production, dont une moitié court dans le grand cul-de-sac et l'autre dans le petit cul-de-sac. Notons que dans sa partie postérieure, là où elle longe la concavité de la crête stomacale, *cr*, c'est un simple sillon de ce cul-de-sac, limité par la crête qui la surplombe, FIG. 21, *gp*. Ajoutons que, considérée ainsi dans toute l'étendue de l'estomac, la gouttière pylorique possède une structure différente suivant qu'on l'étudie dans la partie antérieure ou la partie postérieure de l'organe.

Telle est la disposition générale de l'estomac.

La description de cet organe est malaisée; il est en effet difficile de s'orienter dans la série des coupes, surtout à cause de la variabilité de forme et de position des parties qui s'y trouvent intéressées. Cette variabilité dépend surtout de ce fait que des individus différents, tués en même temps, se trouvent fixés dans des états très divers de contraction; la position de

l'estomac, sa forme et la disposition de ses parties internes peuvent varier dans la même mesure et présenter des aspects qui déroutent l'observateur.

#### Structure des parois de l'estomac.

La paroi de tout l'appareil stomacal comprend une couche épithéliale parfois très développée et une couche musculaire très mince. Examinons ces deux parties dans les diverses régions de l'organe.

##### 1° *Gouttière œsophagienne.* FIG. 21, *go.*

Cette portion du grand cul-de-sac est revêtue d'un épithélium cylindrique cilié. Chez certains individus cependant, il nous a été impossible de découvrir des cils sur le fond de la gouttière, alors que chez d'autres ils y étaient aussi développés que sur les deux crêtes,  $Bo_1$ ,  $Bo_2$ , qui en bordent les lèvres; l'épithélium est beaucoup plus élevé sur ces deux crêtes que sur le reste de la surface, FIG. 24.

##### 2° *Paroi du grand cul-de-sac en dehors de la crête ou dent stomacale.*

Cette portion qui fait face à la dent, *cr*, possède un épithélium qui présente à l'œil nu et à la loupe une coloration brun-noirâtre, FIG. 25. Sur les coupes minces, on constate que cette teinte est causée par l'accumulation dans les cellules épithéliales de granules d'un jaune-brunâtre. L'aspect de cette paroi n'est donc pas dû à la présence de cellules pigmentaires, ainsi qu'on pourrait le penser à première vue, mais à ces granules contenus dans l'épithélium lui-même et dont nous ignorons la signification.

Toute cette partie de l'épithélium est recouverte d'une lame épaisse de substance d'un aspect vitré. Nous l'étudierons à part, après avoir indiqué la structure de la crête stomacale, qui possède le même recouvrement.

##### 3° *Crête stomacale,* FIG. 26.

Son épaisseur est considérable; cependant la saillie qu'elle forme dans la cavité est due presque uniquement à la hauteur des cellules disposées en une seule rangée qui la constituent. Elle est revêtue d'une lame analogue à celle qui recouvre les parties voisines et dont nous venons de parler.

##### 4° *Recouvrement interne de la cavité stomacale.*

Nous avons dit que la face interne de l'estomac est tapissée de cils vibratils en certains points et recouverte d'une lame de substance solide en d'autres.



En fait, l'étude de la structure intime et de la signification de tout ce revêtement est hérissée de difficultés.

Bien souvent, nous avons trouvé la paroi supérieure et antérieure du grand compartiment de l'estomac, en face de la crête stomacale, recouverte d'une couche qui en certains points était simplement granuleuse; ailleurs elle perdait cette structure et devenait hyaline, FIG. 27, *a*; en d'autres endroits, elle se montrait nettement striée tout en conservant une réfringence très forte indiquant une densité considérable, FIG. 27, *b*; enfin, en d'autres points encore, on la voit perdre cette réfringence et cet aspect dense et présenter alors une structure striée fort nette et d'une apparence telle qu'il n'y est pas possible de trouver une différence quelconque entre l'aspect de cette couche et celui d'un champ de cils vibratils ordinaires.

Il est cependant des endroits qui sont certainement ciliés; ce sont les crêtes qui bordent la gouttière œsophagienne, FIG. 24.

Là, les cils sont toujours visibles et nous n'y avons jamais trouvé une lame réfringente et vitreuse à leur place; jamais non plus nous n'avons trouvé de couche semblable sur le fond de la gouttière œsophagienne.

Ces remarques nous conduisent à nous poser la question suivante. Les bâtonnets semblables à des cils qui apparaissent en certains points variés dans la lame, qui ailleurs ou en d'autres moments est réfringente ou granuleuse, ces bâtonnets sont-ils des cils vibratils?

Ne sont-ce pas plutôt des bâtonnets de HEIDENHAIN, et la lame n'est-elle pas plutôt une production homologue au plateau strié des cellules épithéliales de l'intestin et d'autres organes?

On se figurera aisément la difficulté devant laquelle nous nous trouvons : un épithélium porte sur une certaine surface un véritable champ vibratil et tout à côté de cette surface ce champ fait place à une lame qui peut être hyaline et non striée, ou bien striée ou bien formée de bâtonnets semblables à des cils. La question est de savoir si l'on a devant soi un champ vibratil plus ou moins englué d'un produit coagulable — excrété ou venu, au contraire, du bol alimentaire — ou bien un plateau strié. On nous dira que le simple examen de lambeaux de la muqueuse examinés en vie dans un liquide indifférent, sérum, sang de l'animal lui-même, permettrait de vider la question en un instant : on verrait si les cils battent ou non.

Mais on se heurte ici à des difficultés opératoires. La néritine est un animal de très petite taille et d'une dissection difficile; l'estomac lui-même est très petit, d'une structure compliquée et de plus difficile à extraire. Il

n'est pas possible d'en extirper avec précision telle ou telle partie, et si l'on y arrivait, ce ne serait qu'après un temps trop long pour que l'on puisse dire avec sécurité que des bâtonnets immobiles sur le porte-objet n'étaient pas des cils très vifs dans l'animal vivant.

La lame épaisse qui recouvre la crête n'est pas d'une étude moins ardue.

Son aspect présente des variations analogues, mais non pas identiques à celle de la lame qui tapisse le reste du grand cul-de-sac stomacal.

Nous ne l'avons jamais trouvée parfaitement hyaline. Elle présente toujours des stries tantôt parallèles à sa surface, tantôt perpendiculaires ou à peu près.

Dans le premier cas, FIG. 26, la lame présente un aspect semblable à celui de la plupart des cuticules dermiques des arthropodes; il n'est donc pas étonnant que HALLER lui ait appliqué cette dénomination dans la *Crepidula*; mais lorsqu'elle est striée radialement, elle perd cette ressemblance et prend des aspects tout particuliers et assez variés; elle possède alors une réfringence extrêmement variable qui semble due à l'accumulation plus ou moins considérable d'une substance hyaline dans son épaisseur. On dirait que plus faible est cette réfringence, plus visibles sont les stries radiales; quand la substance hyaline est peu abondante ou fait défaut, les stries deviennent de véritables bâtonnets libres, semblables à des cils, ici comme dans la lame plus mince qui tapisse le grand compartiment de la région postérieure de l'estomac.

Examinons quelques-uns des aspects que peut présenter le recouvrement de la crête.

La FIG. 26 montre celle-ci fort imprégnée de la substance hyaline; elle ne possède que des stries à peine saisissables; en outre, dans la courbure de la face concave, on remarque des stries parallèles à la surface indiquant des couches concentriques distinctes dans la partie profonde de la lame; la partie superficielle, au contraire, est striée radialement comme tout le reste.

Dans la FIG. 28, *a*, la lame ne forme pas un recouvrement continu; chacune des cellules sous-jacentes semble posséder en propre une portion de cette lame, un prisme adhérent à sa face externe et distinct des prismes voisins.

Dans la FIG. 28, *b*, l'épithélium est complètement dépourvu de substance incrustante et au lieu d'une lame simplement striée, il porte une série de bâtonnets parfaitement distincts et semblables à d'énormes cils vibratils.

Enfin la FIG. 28. c, reproduit un aspect très intéressant aussi de la couche recouvrante. Celle-ci est elle-même tapissée d'une substance granuleuse qui, à une certaine distance, se confond avec le contenu alimentaire. Elle est fortement striée et sa face externe y paraît comme rongée et en voie de décomposition.

La substance granuleuse s'y avance dans certains sillons parfois très profonds et limite des piliers assez volumineux de substance striée.

Nous pourrions signaler encore bien d'autres variétés d'aspect présentées par cette production, mais nous pensons que celles dont nous venons de parler suffisent pour expliquer au lecteur comment, à la suite d'une étude attentive du recouvrement de la crête et de toute la surface interne de l'estomac, nous inclinons fortement à penser que l'expression de - cuticule - ne lui convient nullement, du moins si l'on donne à ce terme sa signification cytologique ordinaire. Ce recouvrement n'est pas une cuticule dans le sens le plus ordinaire du terme; il n'est pas de la même nature que le revêtement dermique des arthropodes. C'est plutôt un - plateau strié - comme celui qui tapisse l'épithélium intestinal des vertébrés, des insectes et d'autres êtres.

Quant à décider quelle est la véritable nature de ce plateau en général, quant à fixer sa signification cytologique, quant à expliquer sa genèse et les modifications qu'il subit au cours de la digestion et en dehors d'elle, c'est là une tâche difficile, nécessitant des recherches comparatives qui nous entraîneraient hors du cadre de ce mémoire.

#### Remarques sur le rôle de la crête stomacale.

Tout en nous abstenant d'approfondir cette question, nous nous permettrons de présenter une simple remarque au sujet du rôle que HALLER (1) attribue à la crête stomacale et à la portion de la paroi qui fait face chez la *Crepidula*. - Die durch die Vorderdarmmündung in den Darm geleitete - Nahrung vermengt sich im weiten Magensacke mit den beiden Sekreten - (der Leber und eines drüsigen Cöcums) und wird dann durch die als Magenwulst (crête stomacale) bezeichnete Vorrichtung an jene Stelle gedrängt und dort zurückgehalten, welche ich zur Resorption geeignet schilderte. - D'après cet auteur, la crête est donc un organe destiné à retenir, à comprimer la masse alimentaire contre la voûte du *fundus ventriculi* et à provoquer ou favoriser ainsi l'absorption des éléments nutritifs.

(1) HALLER : Morph. Jahrbuch, 1892, p. 506, figure 50.

Cette assertion ne nous paraît pas parfaitement assise. D'abord, nous ne constatons l'existence au niveau de la crête d'aucun appareil musculaire spécial permettant de considérer cette production comme plus mobile que le reste de l'estomac. Il n'existe à ce niveau qu'une lame fort mince de fibres musculaires extrêmement aplaties, semblables à celles qui enserrant tout l'organe.

Nous nous gardons cependant de soutenir que la crête n'exerce aucune pression sur les aliments; nous pensons même que cette pression s'exerce, mais dans une mesure assez faible, étant donné le peu de développement des muscles qui seuls peuvent mettre cet appareil en jeu. Et si cette pression s'exerce, elle peut favoriser l'absorption des liquides tant par la paroi située en face que par la crête elle-même.

Mais si l'on peut admettre que cette pression se produit et que, si faible qu'elle soit, elle peut favoriser dans la même mesure l'absorption, il est cependant permis de douter de la valeur de l'argument que HALLER met en avant pour attribuer à la crête la valeur d'un appareil destiné spécialement à l'absorption : l'accumulation au voisinage de la paroi stomacale opposée à la crête d'un tissu qu'il appelle conjonctif, - Bindegewebe -, et dont les cellules sont bourrées de sphérules colorables par le carmin ammoniacal. Ce tissu est répandu partout; il compénètre tous les organes et il est divers endroits du corps chez la néritine où il est au moins aussi abondant et aussi riche en sphérules qu'au niveau en question. En outre, les sphérules que contiennent ces cellules ne proviennent certainement pas directement de l'alimentation; elles sont le produit d'un travail de nutrition cellulaire complexe, et leur présence au voisinage de l'estomac n'indique rien de plus que leur accumulation dans les endroits les plus reculés où le sang puisse apporter les produits de la nutrition.

En achevant de parler de l'estomac, ajoutons encore que CLAPARÈDE se trompe étrangement, lorsqu'il considère le tissu que HALLER appelle conjonctif comme une glande annexe du système digestif, - développée plus ou moins suivant les individus, glande qui, chez plusieurs, enveloppe non seulement toute la surface inférieure de l'estomac, mais pénètre partout entre les organes, enveloppe tout l'intestin et se prolonge jusqu'à la base de la branchie et au voisinage de l'anus -.

Le tissu, FIG. 29, est indépendant de l'appareil digestif. On en trouve des lobes et parfois même des cellules isolées dans toutes les parties du corps; il ressemble fort au tissu grasseux des insectes. D'après CLAPARÈDE,

- la couche interne de l'estomac est formée par un épithélium cylindrique - constitué par de très petites cellules -. Nous n'avons pas à y revenir. Nous pourrions dire qu'au contraire, en général, l'estomac est remarquable par la hauteur des éléments qui constituent son revêtement interne.

#### IV. Intestin.

Rapportons ce que dit CLAPARÈDE :

- L'intestin est cylindrique et présente près du cardia des raies longitudinales de pigment. L'intestin est cilié; au voisinage de l'anus, il présente de nouveau de nombreux plis longitudinaux, mais toute la partie inférieure de l'intestin est dépourvue de pigment -.

Ce court exposé est assez exact; ajoutons y quelques mots.

Avant d'arriver au rectum, l'intestin présente une structure particulière, FIG. 30. Sa paroi est mince; il y persiste cependant un épaississement longitudinal formé de cellules cylindriques ciliées.

Le rectum a sa partie interne formée par un épithélium cylindrique cilié, FIG. 31. Quoi que pense LANDSBERG (1), CLAPARÈDE a raison de dire que le rectum traverse le cœur; certes, le rectum traverse aussi le rein, mais seulement après avoir traversé le cœur, FIG. 32.

#### Anus.

L'intestin s'ouvre à l'extérieur, à l'extrémité du bourrelet qui s'avance dans la partie droite de la cavité palléale; l'anus se trouve du côté gauche, donc du côté interne de l'orifice sexuel.

Chez la femelle, il s'ouvre tout contre l'orifice de la ponte.

---

(1) LANDSBERG : Zool. Anzeiger, 1882, p. 662.

# Appareil reproducteur.

## APPAREIL FEMELLE.

### OBSERVATIONS DE CLAPARÈDE.

Après cet illustre savant, nul ne s'est occupé de l'appareil reproducteur de la nérítine ; nous mettrons donc le lecteur au courant des observations qu'il a pu faire il y a 40 ans environ ; nous exposerons ensuite le résultat de nos propres recherches.

CLAPARÈDE, dans sa monographie de la *Neritina fluvialilis*, donne de l'appareil reproducteur femelle de cet animal un dessin que nous reproduisons dans la FIG. 34 ; toutes les parties qu'il y distingue n'y sont pas représentées.

Voici le résultat de ses recherches.

L'appareil reproducteur femelle de la nérítine se compose :

- 1<sup>o</sup> d'un ovaire ;
- 2<sup>o</sup> d'un oviducte, FIG. 34, *b* ;
- 3<sup>o</sup> d'une glande annexe, FIG. 34, *a* (weibliche Nebendrüse) ;
- 4<sup>o</sup> d'un utérus, FIG. 34 (Gebärmutter) ;
- 5<sup>o</sup> d'un réceptacle séminal, FIG. 34, *c* (Samentasche).

- L'oviducte est un canal étroit, à parois minces, pas très long, qui part de l'ovaire, se dirige vers le Nebendrüse et y pénètre. Il est difficile à trouver...., il n'a pu être suivi à l'intérieur de la glande annexe, il est certainement en continuité avec la cavité de cette glande. -

- Entre l'utérus et l'oviducte, il n'y a pas de réunion directe ; l'oviducte débouche dans la glande annexe et l'utérus n'est pas immédiatement réuni à cette glande. Il y a un canal étroit cilié qui va du renflement postérieur de la poche séminale (Samentasche) dans la substance de la glande, dans la cavité de laquelle il aboutit certainement. -

Ce canal n'est pas représenté dans la FIG. 34, on en voit un tronçon dans la FIG. 33, *a* (1).

---

(1) Le canal en question est certainement en *a*, figure 2. Il n'est point de doute pour nous que si la figure le met en *b*, c'est simplement par erreur du dessinateur.

On remarquera dans ce dessin que le réceptacle séminal est divisé en deux renflements et que le canal cilié débouche dans le renflement inférieur. Le canal cilié établit donc une communication entre la glande annexe et l'utérus par l'intermédiaire du réceptacle séminal.

L'utérus est renflé en boule au sommet. C'est dans sa portion inférieure ou vagin que débouche le réceptacle séminal.

#### *Marche des œufs.*

Voici comment l'auteur se représente le cheminement des œufs à travers les voies éliminatrices.

Détachés de l'ovaire, ils parcourent l'oviducte et arrivent dans la cavité de la glande annexe; puis, par le canal cilié, ils gagnent le renflement inférieur du réceptacle séminal. Là, ils rencontrent les spermatozoïdes déposés par le mâle et sont fécondés. Ils passent ensuite dans l'utérus où ils reçoivent probablement leur capsule solide (1).

Telles sont les données que nous fournit CLAPARÈDE.

#### *Remarque.*

Disons de suite que la sagacité du savant de Genève, observateur si distingué cependant, s'est ici trouvée en défaut, devant une disposition toute particulière, insolite.

Les organes de la néritine sont d'ailleurs extrêmement difficiles à débrouiller; les résultats auxquels nous a permis d'arriver une technique plus précise sont loin d'être concordants avec ceux de CLAPARÈDE.

Sans entrer pour le moment dans aucun détail, indiquons cependant sans plus tarder les principales divergences qui nous séparent.

C'est à tort que CLAPARÈDE considère toutes les parties dont il signale l'existence comme des tronçons successifs très différenciés d'un tractus éliminateur unique. C'est une erreur aussi de sa part de n'attribuer à l'appareil femelle qu'un seul orifice.

(1) « Den von den Eiern zurückgelegten Weg vom Eierstock bis zur äusseren Geschlechtsöffnung hat man sich also folgendermassen vorzustellen. Die reifen Eier gleiten im Eileiter herunter bis in die Höhle der weiblichen Nebendrüse von wo aus ein besonderer Gang dieselbe in die untere Abtheilung der Samentasche führt. Da treffen sie mit den Zoospermien zusammen und werden von denselben befruchtet.

« Ein schmaler Gang bringt dann die befruchteten Eier in die Gebärmutter, wo sie wahrscheinlich erst mit der harten Kapsel versehen werden. »

CLAPARÈDE : *Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Neritina fluvialtilis*; MULLER'S Archiv für Anatomie und Physiologie, 1857, p. 130.

Le système éliminateur de la nératine femelle, simple à sa sortie de l'ovaire, se bifurque à un moment donné comme le fait le canal ovospermiducte des *Arion*, des *Limax*, des *Helix*, etc.

Les deux branches de bifurcation présentent sur leur parcours des différenciations variées et se dirigent séparément vers la surface du corps.

L'appareil femelle est donc muni non pas d'un seul orifice comme le croit CLAPARÈDE, mais de deux orifices distincts.

Il paraît évident que l'une de ses branches est affectée à l'accouplement et que son orifice est l'*orifice copulateur*.

L'autre branche, munie d'un appareil glandulaire albuminipare très volumineux, sert à donner à l'œuf son enveloppe nourricière et sa coque protectrice. Son orifice doit être affecté uniquement à l'évacuation des œufs. C'est l'*orifice de la ponte*.

#### OBSERVATIONS PERSONNELLES.

##### Aperçu anatomique.

Laissant de côté pour le moment l'étude des caractères histologiques des organes, nous décrirons les diverses parties qu'il faut distinguer, en mentionnant les rapports qu'elles affectent entre elles.

Ces parties sont indiquées dans le dessin explicatif, FIG. 35, qui n'est qu'une simple reconstitution d'organes étudiés surtout dans des séries de coupes, bien que certaines données fournies par la simple dissection y aient aussi été introduites; cette figure a pour but principal de faire voir clairement comment communiquent entre elles les différentes parties qui constituent l'appareil femelle. Les figures suivantes reproduisent des coupes. Elles permettent au lecteur de se rendre un compte plus exact des faits que nous avons eu sous les yeux et sur lesquels nous basons nos descriptions.

La structure générale de l'appareil est facile à suivre dans le croquis d'ensemble que présente la FIG. 35.

On remarque d'abord l'ovaire, *ov*, puis l'oviducte, *ovd*. Ce dernier est un canal étroit qui aboutit à une masse volumineuse et complexe, dans laquelle le système sécréteur subit son dédoublement en deux voies séparées.

La portion supérieure de cette masse contient deux cavités, *pa* et *po*. Cette dernière communique d'une part avec l'oviducte par la cavité *pa*, et d'autre part elle émet deux conduits, dont l'un descend vers l'orifice de la



ponte, *c*, tandis que l'autre se détache latéralement et mène finalement vers l'orifice copulateur, *a*.

Disons ici un mot de la valeur relative que nous accordons à ces deux voies tubulaires.

Nous croyons qu'il faut considérer la voie large, glandulaire, qui aboutit à l'orifice *c*, comme le canal principal, comme la partie inférieure du véritable canal excréteur de l'ovaire; si elle a perdu toute fonction copulatrice, elle sert néanmoins seule à l'évacuation des œufs.

L'autre voie avec ses appendices est une annexe affectée exclusivement à l'accouplement; nous parlerons plus loin de sa signification morphologique.

Après cet aperçu sur l'ensemble de l'appareil, décrivons-en rapidement les parties constituantes.

#### 1° Ovaire, FIG. 35, 36, *c*, 37, *ov*.

L'ovaire occupe avec une portion du foie toute la partie postérieure du corps; cette extrémité forme un petit lobe qui se sépare très nettement du reste par un étranglement. L'ovaire s'étend plus en avant; il recouvre l'estomac et l'enveloppe sur toute sa partie droite et supérieure; il en est cependant séparé par les lobes interposés de la glande hépatique. A la dissection, la glande se distingue du foie par sa teinte blanche, alors que le foie est plutôt d'un jaune verdâtre.

#### 2° Canal excréteur.

On découvre dans ce canal quatre segments successifs se distinguant nettement les uns des autres par leur calibre différent et par la structure de leur paroi.

##### a) Premier segment : *Oviducte proprement dit*.

Nous l'appellerons simplement l'oviducte. C'est un tronçon assez régulier dont l'étude n'offre pas de difficulté. On le voit en *ord* dans la FIG. 35, qui est explicative, et dans la FIG. 37, qui en fournit la représentation partielle exacte d'après une section microtomique. L'oviducte ne va pas directement de l'ovaire à la poche de confluence; il se replie sur lui-même et forme un petit peloton avant de pénétrer dans la région palléale.

b) Deuxième segment : *Première ampoule*.

C'est ici que surgissent les complications qui rendent fort laborieuses la compréhension et la description de l'organe.

D'une façon générale, on peut dire que le canal excréteur de l'ovaire, à partir d'un point donné, subit, en se dirigeant vers l'orifice de la ponte, deux espèces de modifications :

- 1° des dilatations ;
- 2° des changements de structure de sa paroi.

Ces deux espèces de modifications conduisent à y distinguer divers tronçons successifs ou régions, auxquelles nous donnerons des noms particuliers.

En outre, l'oviducte s'unit dans ce trajet à un canal spécial venant de l'appareil de la copulation : le canal communiquant, visible en *co* dans la FIG. 35.

Ce que nous appelons - première ampoule - n'est autre chose que la partie inférieure de l'oviducte proprement dit, dont la lumière se dilate et se plisse un peu, en même temps que sa paroi s'épaissit, FIG. 35, 38, 39, 40, *pa*.

c) Troisième segment : *Poche de confluence*, FIG. 35, 38, 39, 40, *po*.

Il y a tout lieu de croire que c'est dans cette cavité, *po*, que les œufs et les spermatozoïdes se rencontrent ; mais comme nous n'avons pas constaté le fait d'une façon positive, nous lui donnons simplement le nom de *cavité de confluence*, expression qui ne préjuge en rien de sa fonction et ne fait qu'indiquer un rapport anatomique : là se rencontrent les deux branches du système devenu double.

Cette portion du système excréteur est une nouvelle dilatation plus considérable que l'ampoule précédente.

Examinons sa cavité, sa paroi et ses rapports avec les parties voisines. Sa cavité est fort large et fort irrégulière.

C'est une dilatation coiffant l'utérus en communiquant avec lui et le longeant un peu latéralement tout en haut.

On la voit en *po* dans la FIG 40, et on la retrouve en *po* dans la FIG. 38, où elle est coupée plus bas, à un niveau où elle ne surmonte plus l'utérus, mais le longe latéralement.

Cette cavité n'est béante, comme on le voit, que dans la partie qui surmonte l'utérus, FIG. 40 ; elle est réduite à une fente dans sa partie latérale, FIG. 38.

La paroi est mince dans la portion supérieure béante; elle s'épaissit beaucoup dans la portion latérale, FIG. 38 et 39. En ce point, elle subit une modification unilatérale : elle porte du côté externe un fort épaississement, un bourrelet formé d'acini cylindriques. A ce même niveau, mais en face de ce bourrelet acineux, elle s'épaissit aussi, mais moins, FIG. 38, et ne porte pas d'acini ou seulement quelques-uns qui sont d'un aspect tout différent de ceux d'en face.

Quant aux rapports de cette poche, ils sont multiples. Sa cavité communique avec trois cavités voisines :

1<sup>o</sup> avec la petite ampoule de l'oviducte. Cette communication est assez étroite, FIG. 38;

2<sup>o</sup> avec l'utérus. Le fait est évident dans les FIG. 38 et 39. L'ouverture qui mène de *po* à *co* n'est autre chose que la lumière du fond de l'utérus, dont les acini caractéristiques se voient de chaque côté;

3<sup>o</sup> avec le canal communiquant. Cette communication ne se fait pas seulement par l'intérieur de l'utérus, ainsi qu'on pourrait le croire si l'on n'examinait que la FIG. 38, elle est aussi directe dans la partie supérieure de la poche, partie qui surmonte l'utérus, ainsi que nous l'avons déjà dit plusieurs fois.

Cette partie à paroi mince, FIG. 40, dans les coupes de la même série que la FIG. 38, mais situées au-dessus, s'abouche largement avec le canal communiquant.

Ceci nous mène à faire une remarque au sujet de cette partie supérieure à paroi mince.

Si nous l'avons fait rentrer jusqu'ici dans la poche de confluence, c'est parce que la cavité qu'elle limite ne fait qu'un avec celle qui possède les acini glandulaires dont nous avons parlé et parce que nous désirons simplifier la description de cette poche.

Cependant en fait, nous croyons que la partie surplombante à paroi mince appartient en propre au canal communiquant, parce que sa paroi a la même structure.

La poche de confluence est donc formée à la fois par l'oviducte et par le canal communiquant, qui à un point donné se dilatent et confondent leur cavité en une seule poche, dont la paroi conserve pourtant partiellement la nature de ces deux organes distincts.

d) Quatrième segment : *Utérus*, FIG. 35, 38, 39, 41, *ut.*

L'utérus forme une masse allongée placée obliquement au-dessus du rectum, du canal copulateur et du réceptacle séminal; il se trouve donc immédiatement sous la paroi du manteau, excepté dans sa partie antérieure où il est recouvert par la poche à cristaux.

Il constitue la partie la plus volumineuse de tout l'appareil génital; à la dissection on le reconnaît aisément à sa teinte jaunâtre. Sa lumière est, sur des coupes transversales, une large fente en croissant, FIG. 41. Ses parois sont extrêmement épaisses et d'une structure glandulaire que nous étudierons plus loin.

Rappelons les rapports de sa partie supérieure : il communique d'une part avec la poche de confluence, et d'autre part il reçoit le canal communiquant élargi.

En bas, l'utérus présente un court tronçon dépourvu d'acini glandulaires.

e) Cinquième segment : *poche à cristaux*, FIG. 35, 42 (*a*), *cri.*

Dans sa partie inférieure, l'utérus porte une vaste dilatation qui se replie sur lui et s'accôle à l'une de ses faces, FIG. 35.

Nous avons donné à cet organe le nom de poche à cristaux, parce qu'elle contient des corps cristallins, parmi lesquels nous avons reconnu des octaédres. Sa signification et son rôle nous sont inconnus. Nous y avons aussi trouvé des diatomées. Notons que CLAPARÈDE ne fait aucune mention de cet organe.

### 3° Appareil copulateur.

Un coup d'œil sur le dessin schématique, FIG. 35, permettra au lecteur d'acquérir une idée générale de l'organe que nous désignons sous ce nom.

Il comprend les différentes parties que voici :

- 1° le canal copulateur ou vagin, FIG. 35, *Cc*;
- 2° la poche copulatrice, FIG. 35, *Pc*;
- 3° le réceptacle séminal, FIG. 35, *Rs*;
- 4° le canal communiquant, FIG. 35, *Co*.

Le canal copulateur fait suite à l'orifice d'accouplement, *a*. C'est un canal à paroi plissée longitudinalement, qui ne présente rien de bien spécial.

À son extrémité aboutissent côte à côte deux sacs aveugles :

1° La poche copulatrice, *pc*, cœcum renflé au sommet, à pédicule assez long et présentant les mêmes plis que le canal copulateur.

CLAPARÈDE, ainsi que nous l'avons dit, n'a pas saisi la disposition de l'appareil femelle et s'est complètement mépris sur la signification de certaines parties. Aussi nous ne pouvons accepter le terme - utérus - qu'il applique à ce cœcum.

2° Le réceptacle séminal, *Rs*, cœcum moins développé que le précédent. Il est étranglé au milieu et divisé aussi en deux renflements que CLAPARÈDE a bien observés.

C'est le renflement inférieur qui porte le canal communiquant. Celui-ci, FIG. 35, *Co*, est assez irrégulier dans son calibre. Ce fait ne peut guère s'observer par la dissection, mais il résulte de l'examen de nos séries de coupes; il est assez fortement pelotonné sur lui-même au voisinage du réceptacle séminal. De l'autre côté, c'est-à-dire vers l'utérus, il se dilate fortement; on se rappelle qu'il s'unit d'une part à la partie supérieure ou surmontante de la poche de confluence et d'autre part à l'utérus lui-même par un orifice en fente.

La description anatomique que l'on vient de lire est le résultat de l'étude suivie de nos coupes en séries jointe à de nombreuses dissections.

Pour la facilité de l'exposition, nous n'avons guère eu recours jusqu'ici qu'à une figure schématique synthétisant ces résultats; toutefois, l'on pourra trouver dans nos FIG. 38, 39, 40, la représentation de certaines d'entre nos sections; l'on pourra y constater certains rapports et y noter certains faits en accord avec notre description.

#### Remarques.

##### 1° Critique de CLAPARÈDE.

Nous avons indiqué plus haut d'une façon générale les divergences qui existent entre les résultats de CLAPARÈDE et les nôtres.

Sa grande erreur est d'avoir méconnu le caractère double, bifurqué du système excréteur de l'appareil femelle.

A présent que le lecteur a pris connaissance de la structure de ce système tel que nous la concevons, nous pouvons émettre quelques critiques plus détaillées du travail de notre savant devancier.

CLAPARÈDE n'a donc pas remarqué qu'il y a deux orifices génitaux. En outre, et par suite de cela, il n'a bien compris ni les rapports ni la signification des divers organes dont il parle.

Tout d'abord, il appelle *glande annexe femelle* (weibliche Nebendrüse)

toute la masse d'organes situés dans la partie droite de notre schéma, FIG. 35, comprenant l'extrémité renflée de l'oviducte, la poche de confluence, l'utérus et la poche à cristaux.

Ensuite, il appelle *utérus* ce que nous appelons poche copulatrice.

Il est fort probable que s'il avait seulement découvert que sa glande annexe s'ouvre par un orifice propre, il l'aurait appelée *utérus* et n'aurait pas donné ce nom à un appendice de l'appareil copulateur où les œufs ne passent jamais.

CLAPARÈDE croyant que tout ce qui vient de l'oviducte doit aboutir au canal copulateur ou vagin, parce qu'il ne voyait pas d'autre orifice, s'est demandé quelle était la signification des deux cœcums portés par le canal copulateur; puis, trouvant des spermatozoïdes dans l'un des deux, il l'a appelé réceptacle séminal (Samentasche); quant à l'autre cœcum, il a supposé que les œufs y séjournent pour s'y entourer d'un albumen et d'une coque et il lui a donné le nom d'utérus; c'est une pure hypothèse de sa part.

Elle est réduite à néant par la découverte du rapport direct de ce que nous appelons l'*utérus* (glande annexe de CLAPARÈDE) avec l'extérieur.

## 2° Structure de l'appareil femelle d'après nos recherches.

Quant à nous, grâce à la connaissance plus exacte que des méthodes plus précises nous ont donnée des rapports des organes, nous sommes amené à une autre interprétation du rôle des diverses parties femelles et de leur signification. Nous regardons la portion renflée à paroi glandulaire qui constitue le quatrième segment du système excréteur de l'ovaire comme l'endroit où les œufs reçoivent leur albumen ou au moins leur coque et nous pensons que, si l'on veut employer ici le terme d'utérus, ce tronçon est le seul auquel il soit applicable.

Dès lors, il n'est plus possible de considérer tout l'appareil aboutissant à l'autre orifice que comme un appareil copulateur, recevant et conservant pendant quelque temps le sperme du mâle.

Mais on pourrait nous demander pourquoi nous appelons le grand cœcum, *pc*, poche copulatrice, et l'autre, le cœcum étranglé, réceptacle séminal.

Au début de ces recherches, c'était une simple conjecture de notre part.

Nous pensons que le petit cœcum, étant plus voisin du canal communiquant et directement en rapport avec lui, devait garder les spermatozoïdes jusqu'au moment où ils s'engagent dans le même canal pour passer ensuite

dans la poche de confluence et y féconder les œufs. Dans cette hypothèse, nous ne pouvions imaginer pour le grand cœcum d'autre fonction que celle de recevoir directement et temporairement le sperme lors de l'accouplement pour le faire passer plus tard dans le petit cœcum.

Cette hypothèse s'est vue plus tard confirmée par un fait d'observation : le grand cœcum ou vésicule copulatrice qui était vide déjà en automne était demeuré vide dans tous les individus que nous avons sacrifiés pendant l'hiver ; au contraire, le petit cœcum contenait toujours des spermatozoïdes.

Mais, à partir du milieu de juin, nous avons trouvé quantité de spermatozoïdes dans le grand cœcum ; ils provenaient évidemment d'un accouplement récemment effectué. Nous avons aussi à cette époque rencontré des éléments mâles dans le canal communiquant jusque près de la poche de confluence.

Les spermatozoïdes qu'on trouve même en hiver dans le réceptacle séminal proviennent probablement de la saison précédente.

Ces diverses observations paraissent confirmer pleinement notre première hypothèse.

Voici donc, pour résumer, comment nous concevons le fonctionnement de tout l'appareil génital femelle.

1° Les œufs descendent de l'ovaire et marchent vers la poche de confluence.

2° D'autre part, les spermatozoïdes sont déversés par le mâle dans la poche copulatrice.

3° Après l'accouplement, celle-ci se contracte et fait descendre son contenu jusqu'à l'embouchure du réceptacle séminal

4° Le canal copulateur est alors contracté et le sperme doit monter dans le réceptacle séminal qui probablement se dilate en ce moment. (Les cils vibratils et les mouvements propres des spermatozoïdes contribuent probablement à ce mouvement). Là, ils se disposent de la façon régulière que nous avons représentée dans la FIG. 43.

5° A un moment donné, le réceptacle séminal se contracte, son pédicule se tenant aussi en état de constriction sous le canal communiquant, et le sperme est poussé dans ce canal.

6° Les spermatozoïdes atteignent ainsi la poche de confluence où ils rencontrent et fécondent les œufs.

7° Les œufs fécondés descendent dans l'utérus, dont les acini pariétaux entrent en action et déversent sur eux leur contenu qui forme la coque.

On ne doit pas se figurer que chaque œuf s'entoure d'une coque épaisse

à la façon des *œufs durants* que pondent à certaines parties de l'année les rotateurs et beaucoup de petits arthropodes; il s'agit ici d'une enveloppe plus volumineuse, d'une capsule qui peut contenir une septantaine d'œufs. - Les capsules qu'on considère ordinairement comme œufs de néritine, dit - CLAPARÈDE, sont rondes, un peu aplaties d'un côté et mesurent 0,7 à - 1 mm. de largeur. Elles se composent de deux segments d'abord forte- - ment adhérents, qui se séparent plus facilement peu après; le segment - supérieur est le plus grand. Les néritines femelles déposent leurs œufs - sur la coquille de leurs voisines, sur la coquille de *Dreysena polymorpha*, - de *Limnaeus*, de *Paludina*, etc. \* (1)

Nous avons trouvé une des capsules dont nous venons de parler dans la cavité utérine de la néritine, tout près de l'orifice que nous avons appelé l'orifice de la ponte. L'importance de ce fait est évidente; c'est la preuve de l'exactitude de notre manière de voir quant à la marche des œufs dans l'appareil femelle; c'est la réfutation de l'opinion émise à ce sujet par CLAPARÈDE, ainsi que de la terminologie qu'il a adoptée. Lorsque les œufs sont enfermés dans la capsule, la fécondation a eu lieu et il est physiquement impossible que la coquille qui les renferme suive alors une autre voie que celle que nous avons indiquée.

La valve inférieure de chaque capsule est munie d'un rebord en crochet : elle peut de la sorte se fixer là où elle a été déposée.

Les deux valves qui constituent la capsule ne sont pas tout à fait de même nature; toutes deux, il est vrai, résistent aux alcools et aux acides, mais leur structure est un peu différente : alors que la valve supérieure présente un aspect granuleux, l'inférieure, plus réfringente, semble être constituée par une substance parfaitement homogène, FIG. 58.

### 3° *Intérêt morphologique de la disposition double de l'appareil femelle.*

Nos recherches dans les nombreux travaux traitant de l'anatomie des mollusques ne nous ont fait jusqu'ici découvrir aucune indication d'un appareil femelle appartenant à une espèce dioïque qui soit bifurqué et muni de deux orifices distincts (2).

(1) CLAPARÈDE : Ouvrage cité.

(2) Il est bien vrai que QUOY et GAIMARD (*Voyage de l'Astrolabe*) signalent chez la *Nerita* un petit appareil s'ouvrant à côté de l'orifice femelle dans la cavité palléale. Mais ils n'osent pas affirmer catégoriquement que ce corps, dont ils font une description très peu claire, appartient réellement à l'appareil genital.

En tout cas, ils ne supposent pas même que cet appareil pourrait être en communication directe avec le système femelle et ils sont bien loin d'en deviner la signification.



Dans l'appareil hermaphrodite, au contraire, une disposition analogue s'observe. Le canal hermaphrodite ou ovospermiducte se bifurque à un moment donné en un canal femelle et un canal mâle, muni chacun de leur orifice particulier. Telle est la disposition générale chez les basommatophores. Ailleurs, la disposition ainsi acquise se complique encore par la formation d'une invagination cutanée entraînant les deux orifices dans un sac vestibulaire (*Helix, Arion, Limax*, etc.). Chez les *Doris*, la disposition se complique par la subdivision du canal femelle en deux parties : un conduit copulateur et un conduit excréteur ou canal de la ponte, munis chacun de leur orifice particulier. Le conduit génital est alors trifurqué ou triaule (1).

Or, c'est cette dernière disposition qui est réalisée dans l'appareil femelle de la Nérítine, *animal dioïque*.

On peut donc dire que l'appareil femelle de la Nérítine est constitué dans sa partie inférieure comme le canal femelle des *Doris* hermaphrodites.

On est loin de connaître avec toute la précision désirable toutes les dispositions de l'appareil femelle des gastéropodes et même des prosobranches.

Peut-être existe-t-il dans ce groupe des dispositions intermédiaires qui permettraient de suivre à la piste le développement phylogénétique de la disposition de la Nérítine, comme on trouve pour l'appareil hermaphrodite des dispositions expliquant comment s'est développé le canal mâle, qui au début n'était qu'une simple gouttière menant de l'orifice unique au tubercule pénial.

Pour le moment, toute hypothèse à ce sujet serait purement gratuite.

D'ailleurs, la séparation de l'appareil copulateur restant uni dans la profondeur à l'oviducte et le dédoublement de l'orifice paraissent être des phénomènes plus difficiles à expliquer que la formation du canal pénial par simple fermeture d'une gouttière.

L'étude du développement embryonnaire de ces organes jetterait peut-être quelque lumière sur la question.

## APPAREIL MALE.

L'appareil mâle de la Nérítine est assez simple, mais cependant plus compliqué qu'on ne le croirait à la vue du dessin, FIG. 12, et de la description qu'en donne CLAPARÈDE.

(1) PLESSENER : *Introduction à l'étude des mollusques* ; Bruxelles, 1894, p. 80.

De même que pour l'appareil femelle, il confond différentes choses dans la partie inférieure en une seule glande annexe (*Nebendrüse*), à laquelle il ajoute le pénis (*Ruthe*). Quant à la structure microscopique, il la dit différente de celle de la glande annexe femelle, sans donner des renseignements positifs.

Nous croyons donc pouvoir procéder dans notre description comme pour l'appareil femelle.

### Disposition générale du système.

Ici encore, pour la facilité, nous avons reproduit dans une figure schématique le plan général de structure de l'appareil; nous prions donc le lecteur d'accorder un regard à notre FIG. 45.

L'appareil mâle se compose d'un testicule formé d'une quantité de petits lobes, dont les canaux excréteurs se réunissent et constituent le canal déférent, FIG. 45. Celui-ci est très long; d'abord excessivement mince, il traverse l'étranglement qui divise le corps de la Nératine, s'élargit, forme un peloton très compliqué, se rétrécit de nouveau et débouche en même temps qu'une glande annexe, FIG. 45, *gla*, dans la cavité semilunaire d'un vaste sac piriforme à parois glandulaires, qui se termine à l'orifice mâle.

Celui-ci est situé à côté de l'anús, à l'extrémité du bourrelet qui fait une saillie oblique sur la partie droite de la voûte palléale.

#### 1° Testicule.

Le testicule enveloppe la partie supérieure et la partie latérale droite du foie; il se trouve immédiatement sous la peau, FIG. 46, *te*. Il y a donc superposition et non mélange des diverticules hépatiques avec la glande testiculaire. Les deux organes sont très distincts à la simple dissection; les lobes généralement cordés du testicule se détachent du foie par leur coloration.

Il est difficile de séparer les deux organes, parce que les canaux excréteurs du testicule s'enfoncent davantage dans les tissus et sont très grêles.

#### 2° Canal déférent, FIG. 45 et 46, *cd*.

Le canal déférent est excessivement long : il peut atteindre 5 centim.

D'abord mince, il forme un peloton dont les premières anses se renflent énormément et sont bourrées de spermatozoïdes, FIG. 46, *cd*; les spermatozoïdes y sont généralement placés suivant la longueur, mais assez irrégulièrement.

3<sup>o</sup> Poche semilunaire.

Immédiatement après le peloton, le canal déférent s'amincit pour se rendre dans un large sac à paroi épaisse et à cavité semilunaire, FIG. 47, *pos.* Ce sac, dernier tronçon du conduit évacuateur de la glande génitale, rappelle l'organe que nous avons appelé l'utérus chez la femelle.

Il occupe la même position et a également des parois glandulaires, FIG. 47, *pos.* On peut le considérer comme homologue. La véritable nature et la fonction de cet organe ne nous sont pas encore connues d'une façon absolument certaine et précise.

D'après les observations de nos prédécesseurs (CLAPARÈDE, MOQUIN-TANDON) et d'après les nôtres, on n'y rencontre jamais de spermatozoïdes. Ce n'est donc pas une vésicule séminale. Pourquoi cet organe posséderait-il donc une cavité aussi vaste?

Suivant CLAPARÈDE, il n'est pas invraisemblable que le transport des spermatozoïdes se fasse sous la forme de spermatophores. S'il en est ainsi, le rôle de la poche semilunaire ne peut être que celui de sécréter la substance du spermatophore. Ce rôle correspondrait donc à celui que possède l'organe qui lui est homologue chez la femelle : l'utérus, dont la fonction est sans aucun doute de sécréter la capsule destinée à renfermer les œufs; cependant jusque maintenant, nous n'avons trouvé dans le canal copulateur rien qui puisse être considéré comme spermatophore.

C'est ici le moment de signaler une production énigmatique appartenant à la poche semilunaire.

Il existe le long de la paroi externe une crête fortement saillante en section transverse, ainsi qu'on le voit dans la FIG. 47, *Crp.* Cette crête est absolument constante, elle apparait comme un repli de la paroi de la poche, mais c'est un repli d'une forme bien définie et qui ne s'efface jamais.

Nous nous sommes demandé si cette crête ne représente pas un organe copulateur très peu développé, en voie de rétrogradation, mais jouant peut-être encore un rôle dans l'accouplement, la poche semilunaire se retournant à l'extérieur comme le font diverses parties des organes copulateurs chez d'autres mollusques.

Cette hypothèse concernant la fonction de la crête nous semble infirmée par le fait que cet organe ne présente pas la constitution musculaire qui caractérise le pénis d'autres gastéropodes.

L'intérieur du repli contient bien certaines fibres ayant plus ou moins l'aspect de fibres lisses. Mais, si même ce sont réellement des muscles, on

ne peut dire que la crête soit un organe musculaire. C'est un organe épithélial renfermant quelques fibres musculaires. La poche elle-même est très pauvre en fibres musculaires, comme tous les organes de la néritine, à part le pied et l'organe bucco-radulier.

#### 4° Pénis.

CLAPARÈDE indique comme pénis, FIG. 44 (Ruthe), la partie inférieure de l'organe, que nous avons appelée poche semilunaire. Ailleurs, il écrit :  
 - les organes d'accouplement sont chez la néritine comme chez les scuti-  
 - branches très peu développés ; il y existe un petit pénis qui peut sortir  
 \* quand même, mais qui ne pourrait atteindre la poche séminale, FIG. 34  
 - (Samentasche) - (1).

Nous n'avons rien trouvé qui puisse faire considérer cette partie comme un organe particulier ; fixée comme elle est à la paroi du manteau, dépourvue de l'appareil musculaire indispensable à tout organe évaginable, cette portion terminale de l'appareil mâle ne peut, à notre avis, être considérée comme pénis.

D'après LAMEERE, - le pénis existe dans les néritacés...., il constitue  
 - une saillie développée, non invaginable, située à la partie antérieure du  
 - corps...., il s'est développé aux dépens de la tête - (2).

Nous avons, en effet, trouvé, chez un individu, un organe particulier allongé, musculéux, situé à côté du tentacule droit ; cet organe se prolonge en arrière jusqu'au niveau de l'orifice mâle en une proéminence qui, surplombant pendant une certaine longueur un enfoncement de la partie supérieure droite de la tête, détermine ainsi une gouttière caractéristique, FIG. 59, *pc*. Cette gouttière existe toujours chez le mâle et, s'il y a chez la néritine un organe qui mérite le nom de pénis, c'est cette lèvre musculaire, FIG. 60, dont la forme et la constance chez le mâle semblent trahir une part active dans l'accouplement. Il est possible que cette éminence qui n'est en somme pas très développée s'exagère à certaines époques et prend la forme ordinaire du pénis céphalique.

(1) CLAPARÈDE : Ouvrage cité.

(2) LAMEERE : Ouvrage cité.

## Structure histologique des organes génitaux.

## APPAREIL FEMELLE.

## 1° L'ovaire.

Il a la forme d'une grappe et est constitué d'acini piriformes, FIG. 37. Ces acini portent sur leur paroi deux espèces d'éléments : des œufs et des cellules intercalaires. Les œufs se voient en toute saison à des états très divers de développement. Leur cytoplasme se charge progressivement de globules vitellins et en même temps leur volume augmente beaucoup; mais à côté de gros œufs mûrs ou presque mûrs, il s'en trouve toujours un grand nombre dont le développement est peu avancé.

L'étude du développement des œufs chez la *Neritina* est pleine d'intérêt. Nous ne pouvons le décrire ici en détail; nous en dirons seulement quelques mots.

Plus l'œuf est petit, plus il se colore. Au commencement, le noyau remplit à peu près complètement la cellule ovulaire; on peut cependant distinguer dans le cytoplasme un corps chromophile nettement différencié; il correspond à ce que nous avons appelé *Kernkappe* dans les jeunes œufs de l'*Hydatina senta*; ce corps change de forme à mesure que le développement progresse : prenant la forme d'un croissant, il s'applique contre le noyau par sa face concave et bientôt, s'étendant encore, il enveloppe complètement le noyau dont il accentue le contour; dès ce moment, son pouvoir chromophile commence à diminuer et bientôt on ne distingue plus rien du corps dont nous parlons.

Le noyau renferme un nucléole bilobé comme celui que FLEMING a montré dans l'œuf ovarien d'*Unio* et qu'on a ensuite retrouvé chez quantité de mollusques; le noyau renferme en outre un second nucléole plus petit, moins colorable, dont nous ignorons la nature.

A mesure que l'œuf augmente de volume, il se bourre de plus en plus de globules vitellins. Les œufs sont séparés par des cellules intercalaires; celles-ci sont d'ordinaire très allongées et s'incurvent souvent autour des œufs de moyenne taille; il arrive que leur noyau quitte le voisinage de leur extrémité basale; elles produisent souvent l'illusion d'une membrane enveloppante et l'on serait tenté de croire que les œufs sont enveloppés d'un véritable follicule. Mais il n'en est rien, et tous les œufs jeunes, ainsi que la

majorité des œufs d'âge moyen sont dépourvus de toute apparence d'enveloppe. Arrivés à maturité, ils se détachent et tombent dans la cavité de l'organe comme chez les autres mollusques.

## 2° Appareil excréteur de l'ovaire.

### 1° *Oviducte*, FIG. 37, *ovd.*

La FIG. 5 montre que c'est un canal à lumière ouverte. Il est tapissé de petites cellules cuboïdes ciliées à noyau basal.

### 2° *Première ampoule*, FIG. 42, *b*, et 40, *pa.*

Ici la paroi se modifie; elle s'épaissit beaucoup et devient un épithélium cylindrique stratifié, dont la dernière couche est ciliée; les cellules, surtout celles de la dernière couche, contiennent des sphérules albuminoïdes assez chromophiles.

### 3° *Poche de confluence*, FIG. 38, 39, 40, *po.*

Nous avons dit que c'est un sac dont la paroi est formée de deux parties distinctes; la première, développée surtout sur la portion latérale voisine de la première ampoule, est de la même nature que le canal propre de l'ovaire. Elle présente deux aspects divers.

D'abord du côté externe, elle s'épaissit tout à coup énormément et porte de gros acini cylindriques analogues à ceux que nous allons décrire dans l'utérus. Nous ne les avons jamais trouvés tous chargés de sphérules chromophiles comme ceux de ce dernier organe. Ils sont toujours plus translucides et à demi-vides.

Ces acini forment sur cette paroi un bourrelet très épais et bien limité, FIG. 38, *ac.* En face de ce bourrelet, la paroi présente un aspect tout autre. Elle y est revêtue d'un épithélium cylindrique très clair, dépourvu de sphérules et même de granules. Il présente pourtant un certain nombre d'acini, mais ils y sont dépourvus de sphérules chromophiles. On dirait qu'en cet endroit l'épithélium a gardé des caractères embryonnaires et n'est pas entré en fonctionnement. Tout cet épithélium est cilié.

L'autre partie de la paroi de la poche présente des caractères tout différents. Elle porte un épithélium cylindrique assez bas, cilié et dépourvu d'enclaves; ce sont les caractères de la paroi du canal communiquant.

4° *Utérus*, FIG. 35 et 41.

Nous avons dit que c'est un organe très glandulaire. Il faut le considérer comme un énorme renflement de la dernière partie du canal excréteur de l'ovaire. Sans doute, c'est une véritable dilatation de ce canal, puisque sa lumière a pris un calibre beaucoup plus fort. Mais c'est surtout à l'épaisseur de sa paroi qu'il doit son volume et sa forme extérieure en poire. La structure des acini y est très remarquable. Les cellules qui en constituent l'épithélium ne sont pas toutes semblables. Celles qui sont situées au voisinage de l'orifice de l'acinus sont courtes et petites; elles contiennent, comme tous les éléments de l'acinus, des sphérules très chromophiles; mais rien dans leur structure ne mérite de nous arrêter.

Si l'on pénètre plus avant dans le petit récessus glandulaire, on voit les cellules s'allonger par leur extrémité interne et se terminer par un cylindre très régulier et très mince, FIG. 52 et 53. Ce cylindre se dirige plus ou moins obliquement vers l'orifice de la glandule et y aboutit. Aussi les cylindres partant des cellules du fond sont-ils aussi longs que l'organe lui-même. C'est dans ces dernières que le cylindre est aussi le plus régulier. On y reconnaît nettement un tube à paroi extrêmement mince, mais fort bien constitué. Ce tube est un véritable canal excréteur de ces cellules glandulaires. Il est rempli d'un bout à l'autre de sphérules chromophiles très régulières et alignées en une seule série d'un bout à l'autre, sauf à la base où la série se perd dans un amas remplissant le corps de la cellule.

Ainsi chacune des cellules épithéliales, au lieu de s'ouvrir dans la lumière de l'acinus comme le font tant de cellules mucipares ou d'y déverser directement leur contenu par suintement, envoient jusqu'à l'orifice de la crypte un long tube rempli de sphérules solides alignées en une seule série et vont les déverser régulièrement et une à une directement dans la cavité de l'utérus, ce qui constitue un processus curieux d'excrétion cellulaire.

Une disposition semblable s'observe dans les glandes cutanées du lombric (CERFONTAINE) et chez certains mollusques, mais nulle part nous ne l'avons vue présenter des caractères aussi remarquables que chez la néritine. On y obtient des préparations vraiment admirables à l'aide des méthodes de coloration multiple.

5° *Poche à cristaux*, FIG. 42 (a), *Cri.*

L'épithélium est simple, prismatique et cilié, FIG. 54.

## 3° Appareil copulateur.

1° *Canal copulateur*, FIG. 55.

Il porte des plis longitudinaux. Ceux-ci sont recouverts d'un épithélium à cils vibratils extrêmement forts et longs.

2° *Vésicule copulatrice*, FIG. 56.

Elle paraît n'être que la continuation du canal copulateur : sa paroi a la même structure. Notons seulement que les cils y atteignent une hauteur encore plus remarquable que dans la partie inférieure. Cette identité de structure était encore notre manière de voir au sujet du rôle de la vésicule copulatrice : si cette dernière n'est que le prolongement de l'organe copulateur, il est d'autant plus admissible que le sperme déversé par le mâle s'y engage directement et avant de passer dans le réceptacle séminal.

3° *Réceptacle séminal*, FIG. 43.

L'épithélium est cuboïde ou un peu allongé et cilié.

4° *Canal communiquant*.

Sa paroi a la structure que nous avons assignée à la partie à paroi mince de la poche de confluence.

## Remarque sur les muscles.

Toute la partie évacuatrice du système est très pauvre en muscles. C'est à peine si l'on constate quelques fibres excessivement plates et faibles autour de l'utérus. La partie copulatrice en est mieux fournie. On y constate l'existence d'une tunique longitudinale interne et d'une tunique circulaire externe, FIG. 55. Le canal copulateur possède les deux mêmes tuniques. Quant au réceptacle séminal, il en possède également, mais elles sont moins développées que dans les deux parties précédentes. Le canal communiquant en est dépourvu.

## APPAREIL MALE.

## 1° Testicule, FIG. 48.

Les lobes cordiformes du testicule sont autant d'acini remplis de cellules-mères à divers stades de leur évolution, FIG. 48. Nous n'avons pas entrepris l'étude spéciale de leur développement. La néritine n'est pas un objet favorable à l'étude de cette question délicate.



**2<sup>o</sup> Canal déférent, FIG. 49.**

Ce long canal a une forme très simple; elle comprend une membrane conjonctive très mince et un épithélium de cellules cuboïdes à noyau volumineux. Ces cellules renferment un pigment très noir abondant surtout de leur côté interne; le canal déférent n'est pas cilié.

**3<sup>o</sup> Poche semilunaire, FIG. 50.**

Sa paroi est épaisse, moins épaisse pourtant que celle de son homologue : l'utérus. Son épithélium est cylindrique, stratifié et cilié; il donne naissance aussi, surtout par sa convexité, à de courts acini. Nous trouvons d'ordinaire ces cellules dans des états très divers : les unes sont claires et paraissent exemptes de toute accumulation de substance sécrétée. D'autres contiennent des sphérules chromophiles.

**4<sup>o</sup> Glande annexe, FIG. 51.**

L'énorme glande annexe qui débouche dans la cavité semilunaire est un organe d'un facies particulier. Ses longs tubules sont entièrement ciliés. Ils sont tapissés d'un épithélium cylindrique qui donne naissance, çà et là, à des récessus très courts. On y distingue aussi, comme dans la poche semilunaire, des cellules en activité et des cellules plus ou moins vides. Les premières contiennent des sphérules tout à fait analogues à celles des remarquables acini de l'utérus. Elles ressemblent beaucoup aux cellules utérines, mais elles sont moins longues et leur extrémité libre n'est pas prolongée en un col mince et tenu. Le processus de la sécrétion y est le même : il consiste également dans l'expulsion directe de sphérules chromophiles. Les longs cils, production que l'on ne trouve guère dans les organes glandulaires typiques, servent probablement à chasser ces sphérules vers la poche.

## Tableau résumé des principaux points traités dans ce mémoire.

### SYSTÈME DIGESTIF.

1° La description de l'appareil bucco-pharyngien nous occupe assez longuement, parce que la structure en est difficile à saisir et à décrire avec précision. Nous étudions les particularités de la cavité et surtout l'appareil lingual : massif formé de cartilages et de muscles soutenant la radula.

2° L'œsophage nous arrête surtout à cause des deux sillons si remarquables et non décrits jusqu'ici que nous y signalons.

Ces sillons ont peut-être une signification morphologique : ils représenteraient les glandes salivaires œsophagiennes d'autres prosobranches.

3° L'estomac présente une disposition compliquée que la dissection et les coupes nous ont permis de débrouiller. La surface interne porte un organe très intéressant, une crête dont nous recherchons le rôle.

La structure histologique de l'estomac et surtout celle de son revêtement interne est fort remarquable.

4° L'intestin, présentant peu d'intérêt, nous retient peu de temps.

### APPAREIL REPRODUCTEUR.

#### a) *Appareil femelle.*

Si la description de CLAPARÈDE était exacte, l'appareil femelle ne présenterait rien de fort particulier au point de vue de sa disposition générale. Mais cette description est entachée d'erreurs et en réalité le savant Suisse s'en est fait une idée très fautive.

Le principal intérêt que présentent ces organes réside dans le fait que le système femelle possède deux orifices : un orifice de la ponte et un orifice copulateur. Le canal oviducte se bifurque à un moment donné en deux branches, dont l'une, qui porte deux vésicules, représente certainement la portion copulatrice, et l'autre, glandulaire, est le siège de la fécondation et l'endroit où l'œuf revêt son albumen et sa coque; c'est par elle que l'œuf est éliminé.

Semblable disposition ne paraît pas avoir été signalée jusqu'ici dans un animal dioïque : c'est un *appareil femelle diaule*.

La structure de l'utérus présente beaucoup d'intérêt, comme d'ailleurs celle de tout l'appareil femelle. Les glandules de l'utérus sont extrêmement remarquables; ils sont le siège d'un processus tout spécial d'excrétion cellulaire.

b) *Appareil mâle.*

L'appareil mâle reproduit bien la disposition de l'appareil femelle, moins l'annexe copulatrice. Il n'a qu'un seul orifice; il possède une glande annexe très intéressante : elle est ciliée intérieurement et possède dans sa paroi des cellules analogues à celles de l'utérus.

Nous avons entrepris ce travail sous la direction de M. le professeur GILSON; nous tenons à lui exprimer ici toute notre reconnaissance pour le dévouement qu'il a montré à suivre nos recherches et à nous guider par ses conseils.



## EXPLICATION DES PLANCHES.

<i>B.</i>	Bouche.	<i>M.</i>	Manteau.
<i>b.</i>	Vésicule copulatrice.	<i>Oe.</i>	Oesophage.
<i>Br.</i>	Branchie.	<i>Or.</i>	Ovaire.
<i>Ca.</i>	Cartilage antérieur.	<i>Ord.</i>	Oviducte.
<i>CB.</i>	Cavité bucco-pharyngienne.	<i>P.</i>	Pied.
<i>Cc.</i>	Canal copulateur.	<i>pa.</i>	Première ampoule.
<i>Ci.</i>	Cartilage impair.	<i>pe</i>	Pénis.
<i>Cl.</i>	Cartilage latéral.	<i>po.</i>	Poche de confluence.
<i>Co.</i>	Canal communiquant.	<i>R.</i>	Rectum.
<i>Cp.</i>	Cartilage postérieur.	<i>Rs.</i>	Réceptacle séminal.
<i>Cr.</i>	Crête stomacale.	<i>te.</i>	Testicule.
<i>Csr.</i>	Cavité sous-radulaire.	<i>tent.</i>	Tentacule.
<i>lbe.</i>	Foie.	<i>Ut.</i>	Utérus.
<i>Int.</i>	Intestin.		

### PLANCHE I.

FIG. 1. Coupe longitudinale médiane de la région céphalique (demi-schématique) : *B*, bouche; *cB*, cavité bucco-pharyngienne.

FIG. 2 Coupe transversale au niveau de l'ouverture buccale : *T*, tentacule; *O*, œil.

FIG. 3 (A ZEISS  $\times 2$ ). Coupe transversale faite au niveau 2 de la FIG. 1.

FIG. 4. Coupe transversale faite au niveau 1 de la FIG. 1 : *bs*, bourrelets sous-radulaires

FIG. 5. Epithélium des bourrelets sous-radulaires.

FIG. 6. Disposition des cartilages odontophores.

FIG. 7 (D  $\times 4$ ). Coupe à travers un de ces cartilages.

FIG. 8. Coupe transversale oblique à travers la région céphalique : *Ca*, cartilage antérieur; *Cp*, cartilage postérieur; *rad*, radula; *br*, branchie; *gl*, sac glandulaire.

FIG. 9 (D  $\times 2$ ). Coupe transversale du fourreau de la radula; celle-ci n'y est pas dessinée.

FIG. 10. Disposition des principaux cartilages odontophores par rapport à la radula et aux sacs glandulaires.

FIG. 11 (D  $\times 2$ ). Fragment de la radula.

FIG. 12. Une rangée transversale de la radula (d'après S. LOVEN), copiée de CLAUS.

FIG. 13 ( $D \times 2$ ). Coupe transversale à travers l'œsophage (moitié gauche) montrant le sillon œsophagien et sa communication avec un sac glandulaire.

FIG. 14 ( $D \times 4$ ). Sillons œsophagiens.

FIG. 15. Coupe transversale en arrière des cartilages : *gl*, sac glandulaire; *Int*, intestin; *rad*, radula.

FIG. 16 *a*. Disposition des sacs glandulaires par rapport aux cartilages postérieurs.

FIG. 16 *b*. (Immersion  $1/12 \times 2$ ). Épithélium des sacs glandulaires.

## PLANCHE II.

FIG. 17. Coupe transversale à travers l'intestin.

FIG. 18. Disposition générale de l'appareil digestif, d'après CLAPARÈDE.

FIG. 19. Estomac ouvert : *Int*, intestin postérieur; *Oe*, intestin antérieur; *cr*, crête stomacale; *he*, ouverture hépatique; *g*, fundus ventriculi

FIG. 20. Dessin schématique de l'estomac.

FIG. 21. Coupe à travers l'estomac au niveau 1 de la FIG. 20 : *gp*, gouttière pylorique.

FIG. 22. Coupe à travers l'estomac au niveau 2 de la FIG. 20 : *go*, gouttière œsophagienne.

FIG. 23. Coupe à travers l'estomac au niveau 3 de la FIG. 20.

FIG. 24 ( $D \times 4$ ). Épithélium d'un bourrelet, *Bo*.

FIG. 25 ( $D \times 4$ ). Épithélium du fundus ventriculi.

FIG. 26 ( $D \times 4$ ). Épithélium de la crête stomacale. Le graveur n'a pas réussi à rendre exactement la couche de revêtement, *a*, qui présente un aspect trop strié.

FIG. 27 *a* et *b* (Imm.  $1/12 \times 2$ ). Revêtement de l'épithélium du fundus ventriculi.

FIG. 28 *a*, *b*, *c* (Imm.  $1/12 \times 2$ ). Revêtement de l'épithélium de la crête stomacale.

## PLANCHE III.

FIG. 29 (Imm.  $1/12 \times 2$ ). Tissu probablement mésoblastique enveloppant tous les organes.

FIG. 30. Coupe transversale de l'intestin.

FIG. 31. Coupe transversale du rectum.

FIG. 32. Coupe transversale du rectum au niveau du cœur.

FIG. 33. Réceptacle séminal (d'après CLAPARÈDE) : *a*, Stiel der Samentasche; *b*, der sich in die Drüse senkende Gang.

FIG. 34. Portion inférieure de l'appareil femelle (d'après CLAPARÈDE) : *a*, weibliche Nebendrüse; *c*, Samentasche; *f*, kugelige Anschwellung der Gebärmutter; des deux canaux que l'on voit s'ouvrir côte à côte, celui de gauche est le canal sexuel; celui de droite est le rectum.

FIG. 35. Appareil femelle (dessin schématique).

FIG. 36. Fragment d'un acinus ovarien.

FIG. 37. Coupe oblique à travers l'oviducte et quelques acini ovariens.

FIG. 38 ( $A \times 2$ ). Coupe oblique à travers la région postérieure de l'appareil terminal femelle. L'oviducte, *ovd*, communique avec la première ampoule, *pa*; celle-ci avec la poche de confluence, *po*, laquelle s'ouvre dans la cavité de l'utérus, *Ut*; *b*, vésicule copulatrice; *Rs*, réceptacle séminal.

FIG. 39 ( $A \times 2$ ). Coupe pratiquée dans un autre individu au même niveau que dans la figure précédente; la poche de confluence, *po*, communique d'une part avec la première ampoule, *pa*, et d'autre part, avec le canal communiquant, *co*, par l'intermédiaire de la cavité utérine.

FIG. 40 ( $A \times 2$ ). Coupe pratiquée dans la partie tout à fait postérieure de l'appareil terminal femelle.

FIG. 41. Coupe à travers l'utérus

FIG. 42 *a* Coupe transversale au niveau de l'ouverture de la poche à cristaux dans la lumière de l'utérus.

FIG. 42 *b* (Imm. 1/12  $\times 2$ ). Épithélium de la première ampoule, *pa*.

FIG. 43. Coupe à travers le réceptacle séminal, montrant la disposition des spermatozoïdes.

## PLANCHE IV.

FIG. 44. Appareil mâle (d'après CLAPARÈDE) : *e*, Ruthe; *d*, Nebendrüse; *c*, schlauchförmige Erweiterung der Samenblase; *b*, ductus deferens; *a*, Hoden; *f*, Darm; *h*, Herz; *k*, Kieme.

FIG. 45. Appareil mâle (dessin schématique).

FIG. 46. Coupe à travers la région testiculaire : *te*, lobes du testicule; *he*, foie; *est*, estomac; *cd*, canal déférent; *Re*, lobe du rein.

FIG. 47. Coupe à travers l'appareil terminal mâle : *pos*, cavité semilunaire; *gla*, glande annexe; *cd*, canal déférent; *R*, rectum; *lor*, lobe du rein.

FIG. 48 ( $A \times 4$ ). Coupe à travers un acinus du testicule.

FIG. 49 ( $A \times 4$ ). Coupe longitudinale du canal déférent.

FIG. 50 (Imm. aq.  $\times 4$  apochr.). Épithélium glandulaire de l'organe à cavité semilunaire.

FIG. 51 (Imm. aq.  $\times 4$  apochr.). Épithélium de la glande annexe.

FIG. 52 ( $D \times 2$ ). Acini de l'utérus.

FIG. 53 (Imm. 1/12  $\times 2$ ). Cellules d'un acinus de l'utérus.

FIG. 54 (Imm. 2 mm  $\times 4$  apochr.). Épithélium de la poche à cristaux

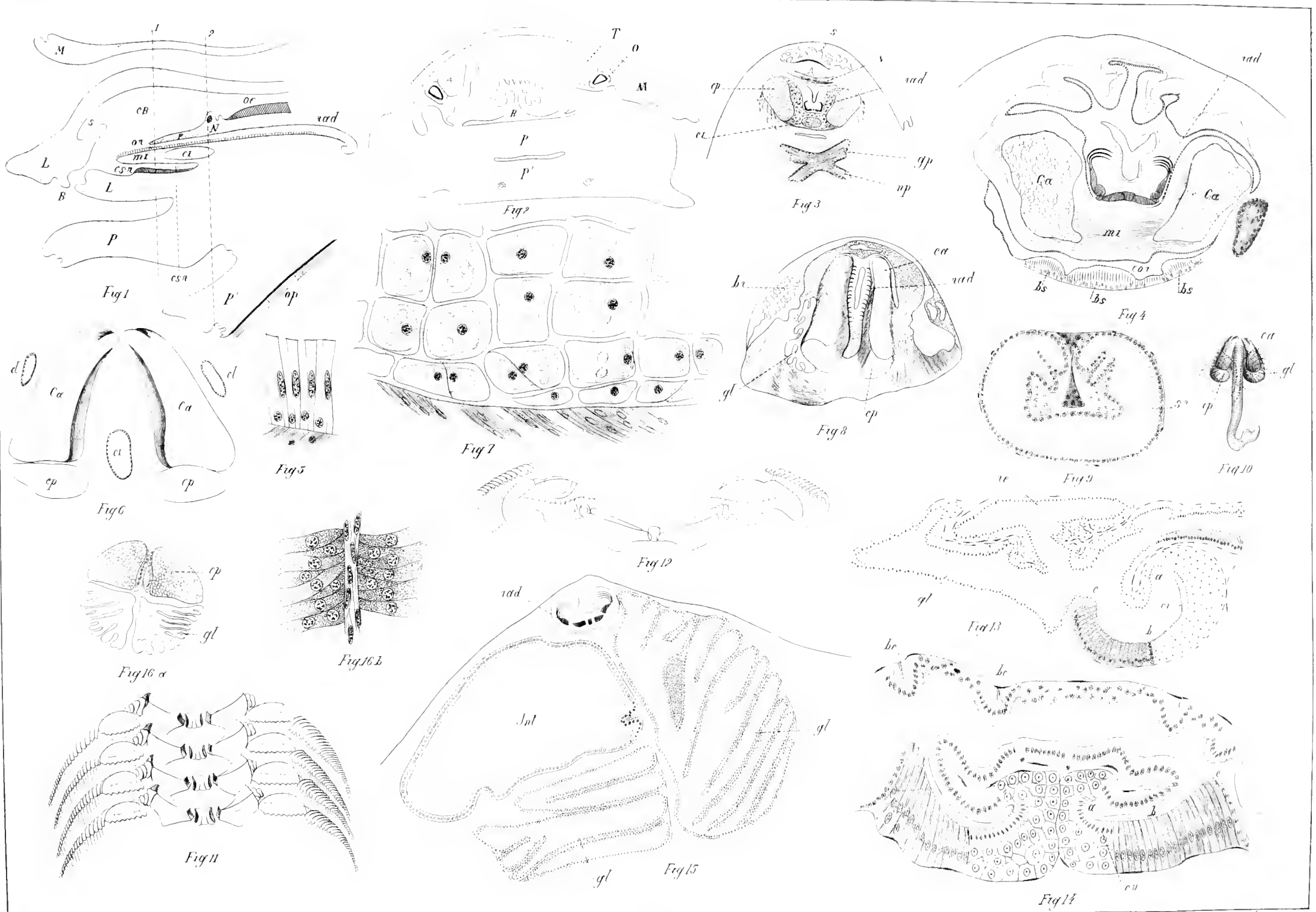
- FIG. 55 (Imm. aq.  $\times 4$  apochr.). Épithélium du canal copulateur.
- FIG. 56 (Imm. 1/12  $\times 2$ ). Épithélium de la vésicule copulatrice.
- FIG. 57 (D  $\times 4$ ). Coupe transversale de deux acini de l'utérus.
- FIG. 58. Coupe à travers une capsule remplie d'œufs.
- FIG. 59 (A  $\times 2$ ). Coupe transversale à travers la partie antérieure d'une néritine mâle : *pe*, pénis; *tent*, tentacule; *Br*, branchie; *P*, pied.
- FIG. 60. Coupe transversale du pénis.



# TABLE DES MATIÈRES

	PAGES
<b>Historique</b> . . . . .	179
<b>Méthodes</b> . . . . .	180
Appareil digestif . . . . .	182
Idée générale du système . . . . .	182
I. Cavité bucco-pharyngienne avec ses dépendances . . . . .	182
Appareil de soutien de la radula . . . . .	185
Radula . . . . .	187
II. Œsophage . . . . .	187
Sillons . . . . .	188
Sacs glandulaires . . . . .	189
Signification des sacs glandulaires et des sillons . . . . .	190
III. Estomac . . . . .	193
Crête stomacale . . . . .	196
Partie antérieure de l'estomac . . . . .	197
Structure des parois de l'estomac . . . . .	198
Remarques sur le rôle de la crête stomacale . . . . .	201
IV. Intestin . . . . .	203
Anus . . . . .	203
Appareil reproducteur . . . . .	204
Appareil femelle . . . . .	204
Observations de CLAPARÈDE . . . . .	204
Observations personnelles . . . . .	206
Aperçu anatomique . . . . .	206
1. Ovaire . . . . .	207
2. Canal excréteur . . . . .	207
3. Appareil copulateur . . . . .	210
Remarques . . . . .	211
Appareil mâle . . . . .	215
Disposition générale du système . . . . .	216
1. Testicule . . . . .	216
2. Canal déférent . . . . .	216
3. Poche semilunaire . . . . .	217
4. Penis . . . . .	218
<b>STRUCTURE HISTOLOGIQUE DES ORGANES GÉNITAUX</b> . . . . .	219
Appareil femelle . . . . .	219
1. L'ovaire . . . . .	219
2. Appareil excréteur de l'ovaire . . . . .	220
3. Appareil copulateur . . . . .	222
Remarques sur les muscles . . . . .	222

Appareil male . . . . .	222
1. Testicule . . . . .	222
2. Canal défèrent . . . . .	223
3. Poche semilunaire . . . . .	223
4. Glande annexe . . . . .	223
TABLEAU RÉSUMÉ DES PRINCIPAUX POINTS TRAITÉS DANS CE MÉMOIRE. . . . .	
Système digestif . . . . .	224
Appareil reproducteur . . . . .	224
a) Appareil femelle . . . . .	224
b) Appareil male . . . . .	225
Explication des planches . . . . .	227





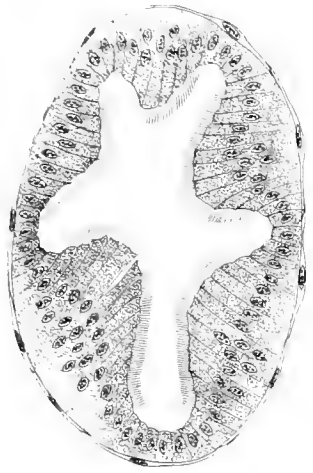


Fig 17

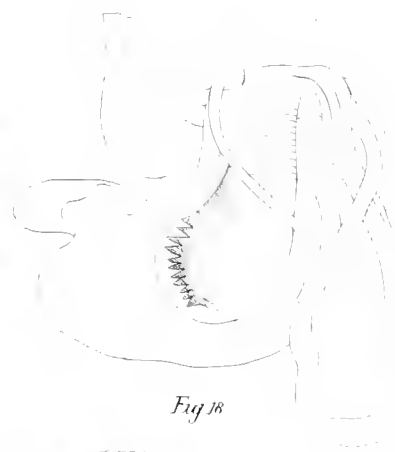


Fig 18

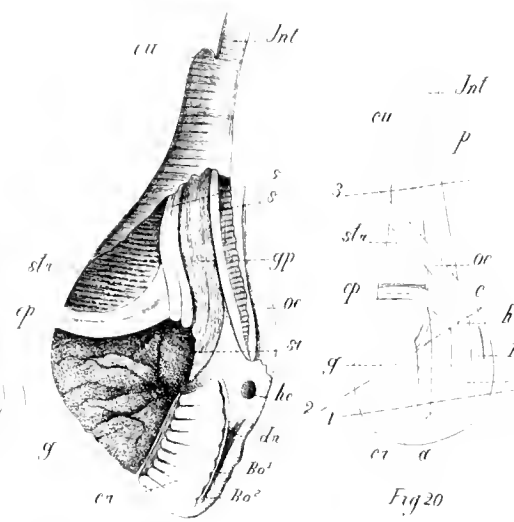


Fig 19

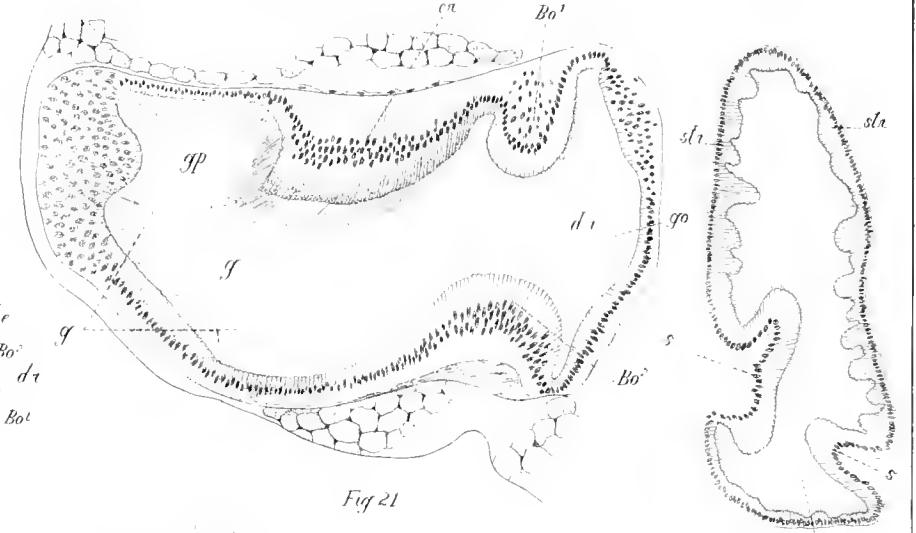


Fig 20

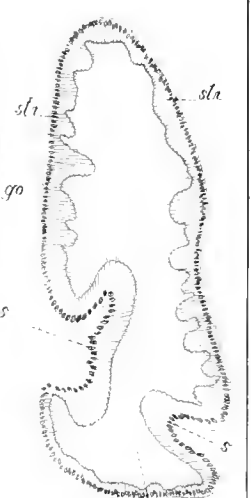


Fig 21

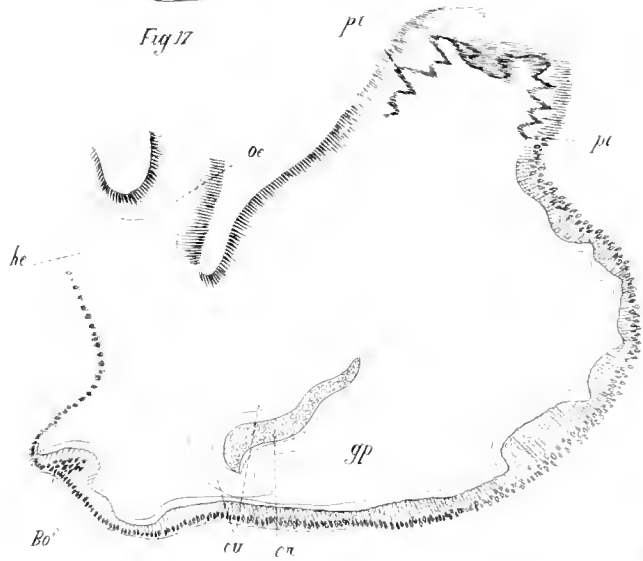


Fig 22

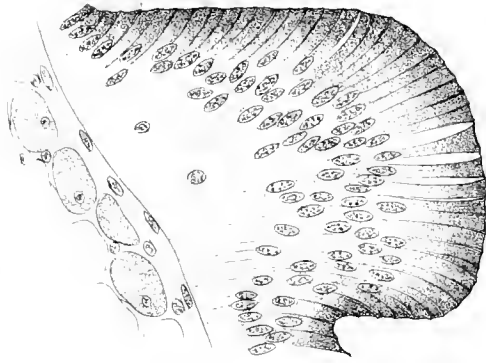


Fig 23

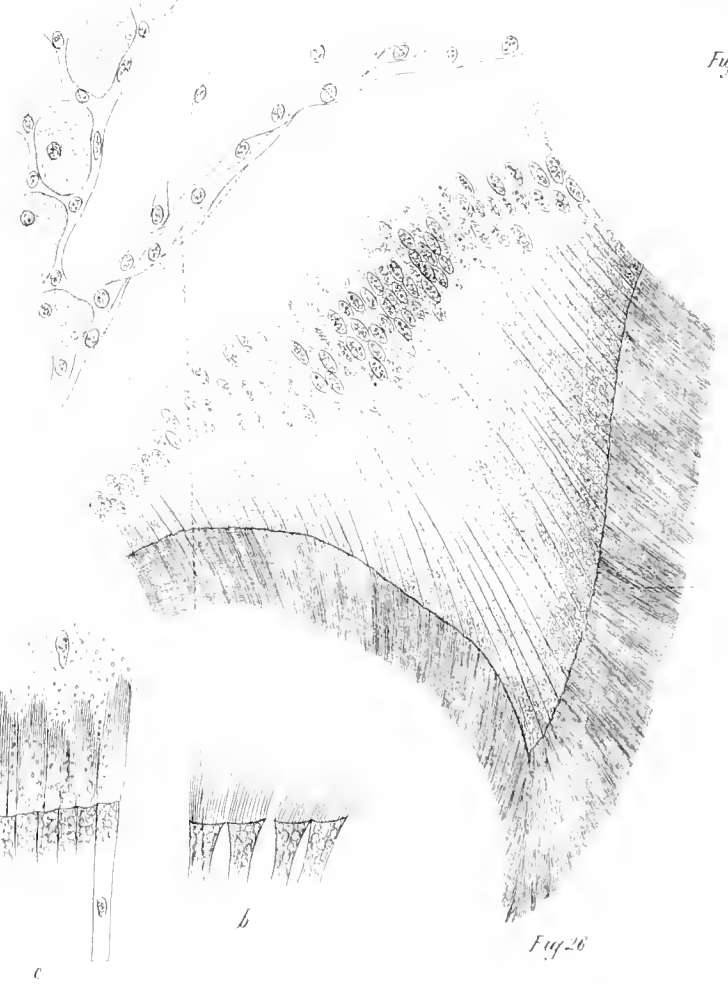


Fig 24

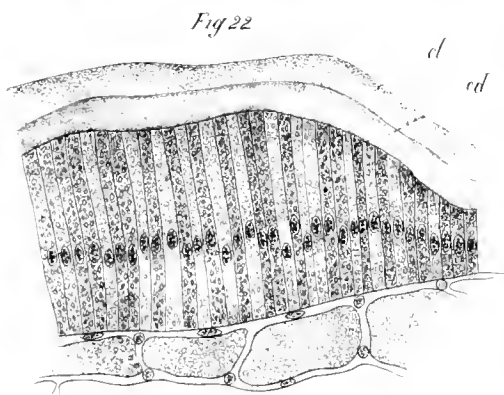


Fig 25

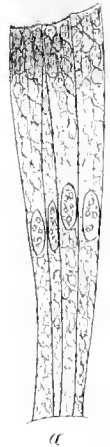
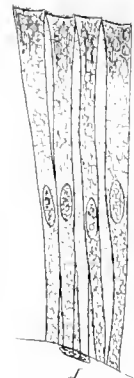


Fig 26



d

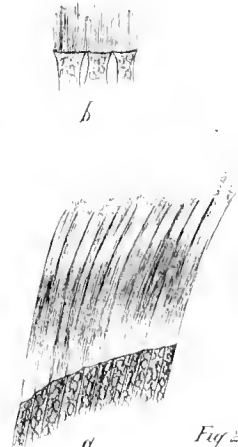


Fig 28



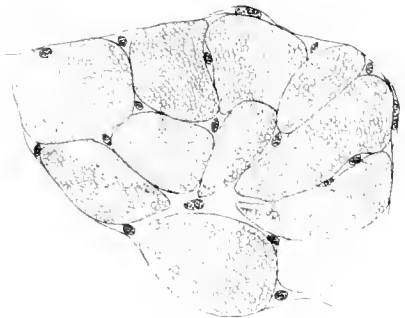


Fig. 29



Fig. 30



Fig. 31

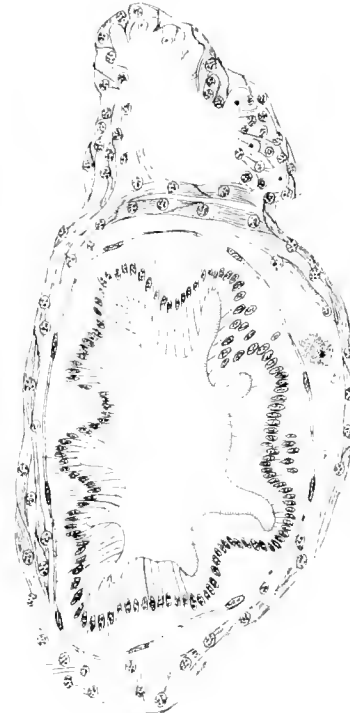


Fig. 32



Fig. 33



Fig. 34

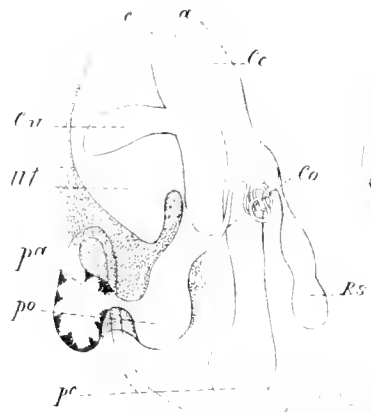


Fig. 35

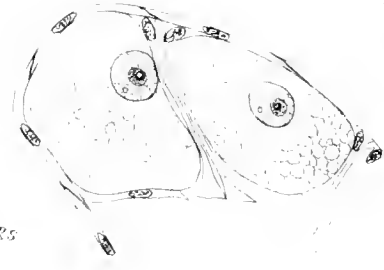


Fig. 36

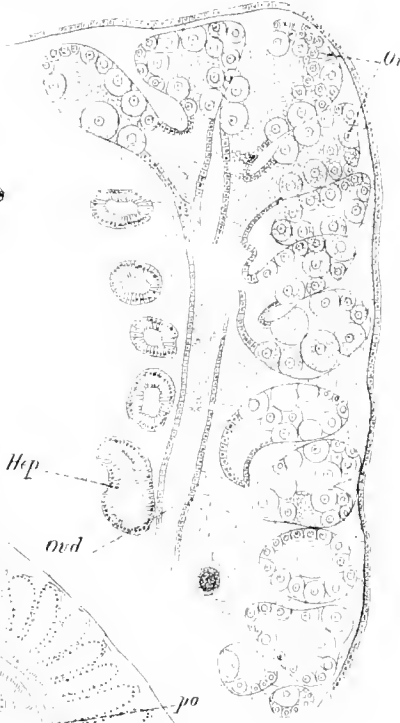


Fig. 37

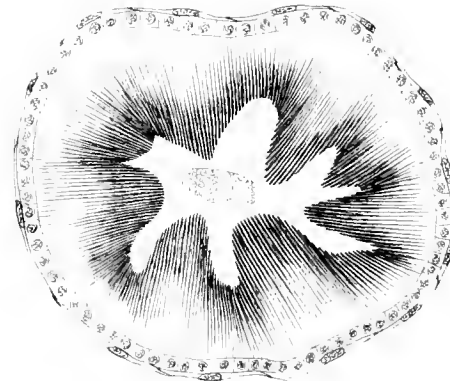


Fig. 43

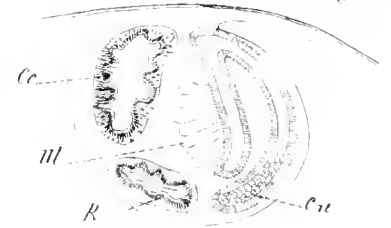


Fig. 42 a

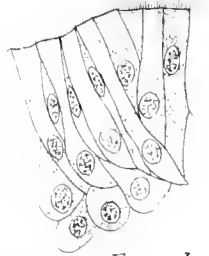


Fig. 42 b



Fig. 39

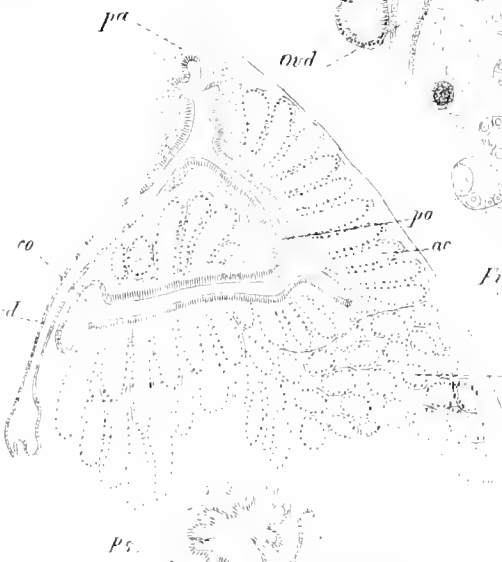


Fig. 38

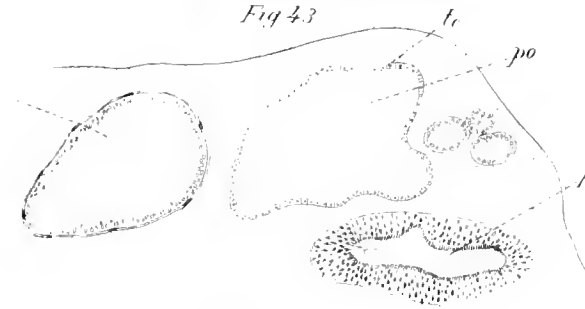


Fig. 40

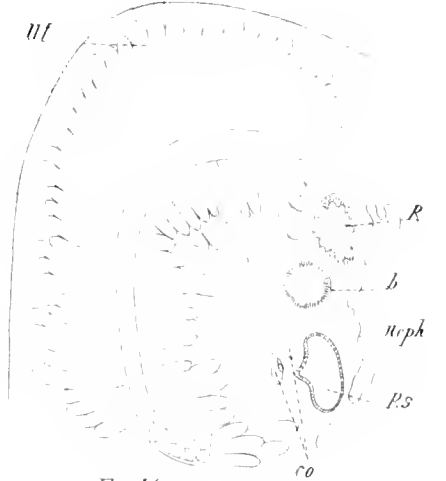


Fig. 41





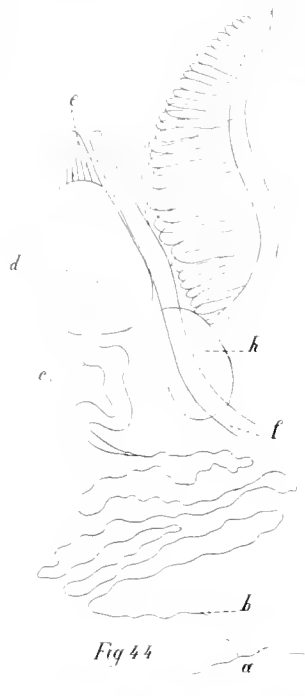


Fig 44

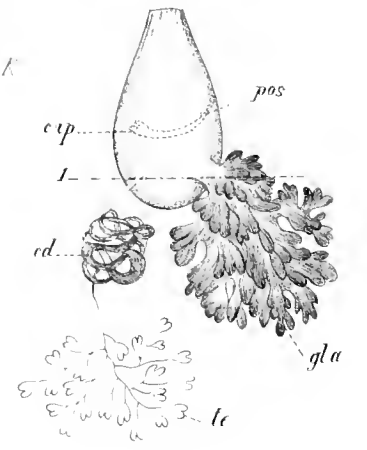
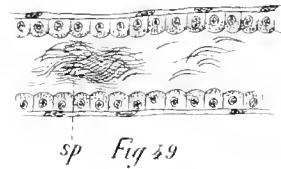


Fig 45



sp Fig 49

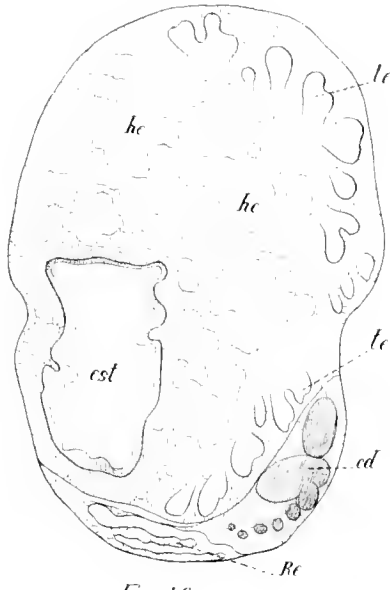


Fig 46

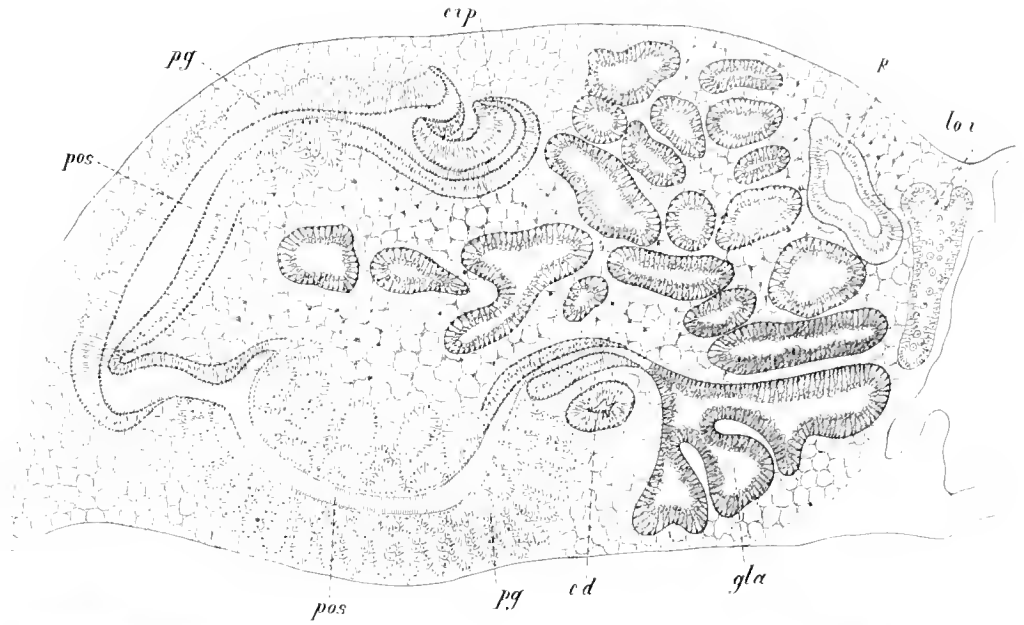


Fig 47



Fig 48

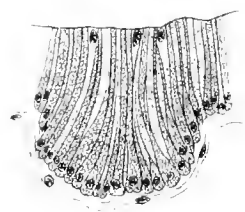


Fig 50

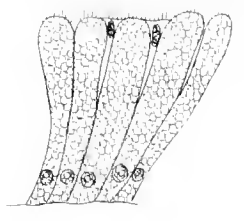


Fig 51

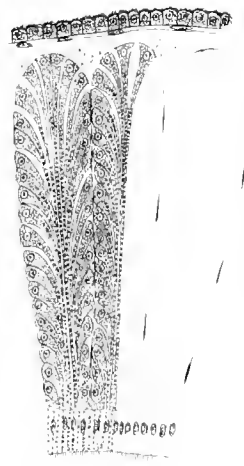


Fig 52



Fig 53

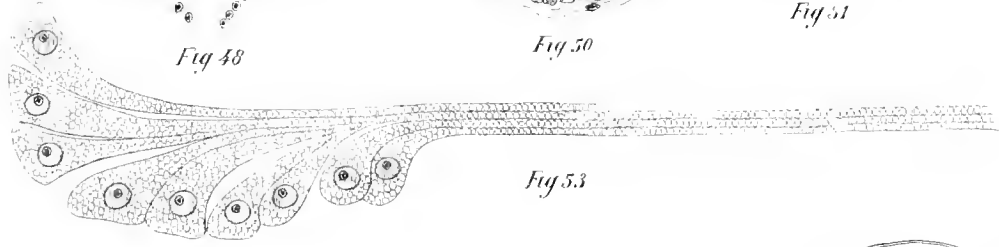


Fig 53



Fig 56

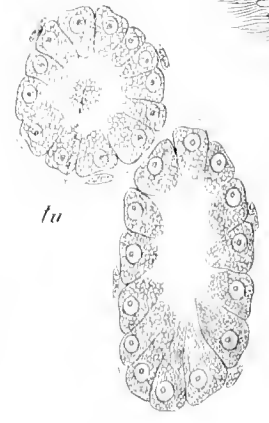


Fig 57



Fig 55

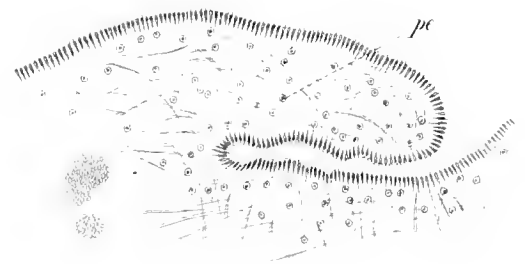


Fig 60

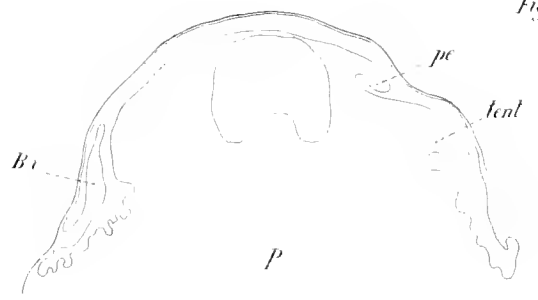


Fig 59

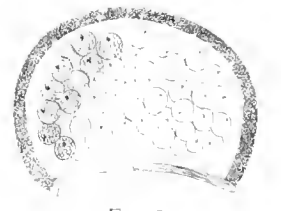


Fig 58



LA CELLULE



# LA CELLULE

RECUEIL

DE CYTOLOGIE ET D'HISTOLOGIE GÉNÉRALE

PUBLIÉ PAR

J. B. CARNOY, PROFESSEUR DE BOTANIQUE ET DE BIOLOGIE CELLULAIRE,

G. GILSON, PROFESSEUR DE ZOOLOGIE ET D'EMBRYOLOGIE,

A L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE DE LOUVAIN

AVEC LA COLLABORATION DE LEURS ÉLÈVES ET DES SAVANTS ÉTRANGERS

**TOME XVI**

2<sup>e</sup> FASCICULE.

- I. Les cinèses polliniques chez les Liliacées,  
par V. GRÉGOIRE.
- II. La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens,  
par J. B. CARNOY et H. LEBRUN.
- III. Changes that occur in some Cells of the Newts stomach during digestion.  
A cell study,  
by E. WACE CARLIER.

LIERRE

TYP. DE JOSEPH VAN IN & C<sup>o</sup>,  
Grand'place, 39.

PARIS

G. CARRÉ & C. NAUD, ÉDITEURS,  
rue Racine, 3.

1899



LES  
CINÈSES POLLINIQUES

chez les LILIACÉES

PAR

**V. GRÉGOIRE,**

DOCTEUR EN SCIENCES NATURELLES,  
ASSISTANT A L'INSTITUT CYTOLOGIQUE DE LOUVAIN.

*(Mémoire déposé le 1<sup>er</sup> mars 1869.)*





# LES CINÈSES POLLINIQUES CHEZ LES LILIACÉES

---

## APERÇU HISTORIQUE.

Les nombreux travaux qui ont été publiés durant ces dernières années touchant les divisions des cellules-mères du pollen sont loin d'avoir amené un accord unanime parmi les savants. Deux points divisent encore principalement les cytologistes : la question de l'existence d'un centrosome dans les végétaux supérieurs, et surtout la question de la réduction nucléaire. Mais tandis que sur le premier point l'union tend à se produire, sur le second au contraire le désaccord est complet. On peut, si l'on ne s'attache qu'aux grandes lignes de la question, grouper les auteurs en plusieurs catégories; mais si l'on descend dans le détail des phénomènes, tout classement devient impossible : on rencontre autant de descriptions différentes que d'observateurs. En présence d'un si grand nombre d'opinions contradictoires, il est absolument nécessaire de reprendre une étude minutieuse de ce problème fondamental. Seule, la concordance d'observations répétées, faites de différents côtés et indépendamment les unes des autres, pourra servir un jour de base à une conclusion définitive.

Au début de notre travail, nous croyons indispensable de rappeler à grands traits les principales opinions qui ont été émises sur ce sujet et dont aucune encore n'est parvenue à obtenir droit de cité. Ce préambule nous semble nécessaire pour deux raisons : d'abord nous pourrons dégager nettement de cet exposé l'état de la question, tel qu'il se pose aujourd'hui, et définir avec précision les points fondamentaux qui réclament encore la lumière; ensuite, il nous permettra de faire, au cours de notre travail, d'une façon plus alerte à la fois et plus claire pour le lecteur, la critique des interprétations de nos devanciers. Les opinions qui se disputent la faveur des savants sont si nombreuses et si disparates qu'un travail de déblayement

est devenu nécessaire. Pour atteindre son but, et ne pas s'exposer à ne faire qu'encombrer davantage le terrain, une description nouvelle doit s'accompagner d'une discussion minutieuse des observations antérieures.

Nous comparerons donc nos propres observations avec les descriptions déjà produites, nous suivrons celles-ci pas à pas, pour les confirmer ou pour les combattre, et nous nous attacherons à rechercher les causes d'erreur et à montrer les lacunes de certaines de ces descriptions.

On sait qu'on a désigné sous le nom de réduction nucléaire des choses fort différentes.

Cette dénomination a été appliquée, dès le principe, à la *réduction dans le nombre* des chromosomes, qu'on avait signalée chez les animaux, lors du passage des cellules somatiques aux cellules-mères des éléments sexuels.

A côté de cette réduction dans le nombre des chromosomes, on a distingué une réduction appelée *quantitative*. Dans les cinèses somatiques, chaque noyau-fille entre dans une période de repos, pendant laquelle il acquiert le volume normal du noyau des cellules considérées. Il s'ensuit que, lorsqu'il se divise à son tour, il transmet lui aussi à ses deux descendants la moitié de la quantité normale de nucléine. Les deux cinèses sexuelles, au contraire, ne sont pas séparées par un stade de repos des noyaux. Les éléments nucléiniens distribués dans la première cinèse aux deux noyaux-filles entrent bientôt à leur tour en division et se partagent eux-mêmes entre deux nouveaux noyaux.

Les noyaux-filles de la première cinèse sexuelle n'ont donc pas le temps d'acquérir le volume normal, et ils ne transmettent aux noyaux sexuels définitifs que le quart de la quantité normale de nucléine. Les noyaux sexuels définitifs ne reçoivent ainsi que la moitié de la quantité de nucléine dévolue aux noyaux végétatifs, et c'est ce phénomène qu'on désigne sous le nom de *réduction quantitative*.

Enfin, lorsque WEISSMANN publia ses vues théoriques touchant les problèmes de l'hérédité et de la variation, il attribua à ce mot de réduction un sens tout nouveau. WEISSMANN appliqua d'abord ses théories aux animaux. Aussi, est-ce dans le camp de la zoologie que se livrèrent les premières batailles au sujet de la nouvelle réduction. Deux écoles se sont constituées parmi les zoologistes. Nous nous arrêterons un instant à exposer cette divergence d'opinion, parce qu'elle a eu son contre-coup dans le monde des botanistes.

WEISSMANN a été suivi par VOM RATH, HECKER, RÜCKERT, etc. D'après ces auteurs, les deux cinèses sexuelles diffèrent essentiellement chez les animaux des cinèses somatiques en ce que, au cours de l'une des premières, la formation des chromosomes-filles a lieu par voie de division transversale. Or, s'il est vrai, comme le pense WEISSMANN, que les ides différents, porteurs des différents groupements de propriétés élémentaires, se trouvent disposés le long du peloton nucléinien en une file longitudinale, s'il est vrai, d'autre part, que chacun de ces ides jouit de la propriété de se diviser en deux ides-filles, identiques entr'eux et semblables à l'ide-mère, il s'ensuit que la division longitudinale d'un chromosome produira deux chromosomes-filles composés des mêmes ides, tandis que la division transversale distribuera aux deux chromosomes-filles des ides différents. La division transversale qui interviendrait au cours des cinèses sexuelles aurait donc pour effet de répartir, entre les quatre noyaux définitifs, des chromosomes-filles absolument différents entr'eux par les ides qui les composent, et porteurs par conséquent de propriétés dissemblables. Il en résulterait une différence de *qualité* entre les groupes de chromosomes départis à chacun des quatre noyaux définitifs. C'est à la production de cette différence de qualité que WEISSMANN et son école ont aussi appliqué le nom de réduction, et ils distinguent deux espèces de division : l'une accompagnée de la division longitudinale des chromosomes, produisant par conséquent des chromosomes-filles identiques, c'est la *division équationnelle*; l'autre accompagnée d'une division transversale, donnant naissance à des chromosomes-filles de qualité diverse, c'est la *division réductionnelle*.

Quant à la véritable réduction dans le nombre des chromosomes, ce n'est pas, pour ces auteurs, celle qui marque le début de la première cinèse sexuelle.

Celle-là n'est qu'une réduction apparente, *Scheinreduktion* (HECKER). En effet, chacun des chromosomes est en réalité double, puisqu'il doit se diviser plus tard transversalement en deux. Le nombre ne paraît donc diminué que parce que deux chromosomes, destinés à se séparer dans la suite, demeurent quelque temps réunis, et c'est seulement lorsque ces deux chromosomes se séparent, que se produit la vraie réduction de nombre.

Il arrive souvent que les chromosomes, dès la première cinèse, subissent les deux divisions, l'une longitudinale, l'autre transversale, qui doivent les partager en quatre chromosomes-filles au cours des deux cinèses. Chaque chromosome est ainsi transformé en un groupe de quatre chromosomes-

filles. C'est à de pareils groupements que ces auteurs ont donné le nom de *Vierergruppen*, qui n'est d'ailleurs que la traduction des « *groupes à quatre bâtonnets* » de CARNOY (1886).

Beaucoup de zoologistes n'admettent pas cette interprétation de WEISSMANN. D'après eux, il n'existe aucune différence essentielle entre les cinèses sexuelles et les cinèses somatiques, pour ce qui concerne *la division des chromosomes-mères en chromosomes-filles*. De part et d'autre, c'est par une division longitudinale que ces derniers prennent naissance. La différence entre ces deux modes de cinèse consiste précisément dans le nombre différent de chromosomes qui entrent en jeu. Quant aux *Vierergruppen*, ils existent, il est vrai, mais ils ont une tout autre origine et une tout autre signification que celle que leur attribue l'école de Fribourg. Ils sont dus à l'anticipation de la division longitudinale de la seconde cinèse. Les chromosomes, dès la première cinèse, se partagent par une double division longitudinale en quatre chromosomes-filles. Il n'existe donc pas de réduction qualitative, au sens de WEISSMANN, et il faut admettre que la réduction de nombre se produit lors du passage des cellules somatiques aux cellules-mères des éléments sexuels.

Nous allons exposer maintenant les principales descriptions qui ont été données des cinèses polliniques, et nous retrouverons parmi les botanistes les deux écoles rivales entre lesquelles se divisent les zoologistes.

Nous ne nous étendrons pas sur les premières recherches faites sur cette matière. Rappelons seulement que STRASBURGER (1888) et GUIGNARD (1891) admettaient une division longitudinale au début de chacune des deux cinèses. A part la réduction de nombre, les cinèses polliniques ne différaient pas essentiellement, dans l'opinion de ces auteurs, des cinèses végétatives.

En 1894, BELAJEFF décrit, le premier, une phase importante du phénomène. La forme en V, ou les formes analogues, que possèdent les chromosomes-filles, lorsqu'ils se retirent vers les pôles, n'est pas due, comme on l'avait cru auparavant, à un recourbement progressif qu'ils subiraient durant cette ascension.

Ces formes existent déjà dès le début de la séparation des chromosomes-filles, lorsque ceux-ci sont encore réunis à l'équateur de la figure. Malheureusement, BELAJEFF n'explique pas assez clairement la genèse de ces formes en V. La division longitudinale, dit-il, se produit dès le stade de peloton. Les segments chromatiques, tandis qu'ils se raccourcissent peu à

peu, *prennent la forme* d'un V, d'un Y ou d'un X chez la *Fritillaria* et d'un bâtonnet double chez le *Lilium*. Ces chromosomes se placent au fuseau de manière à ce que les deux branches des V, Y, X, dans la *Fritillaria*, ou les deux demi-bâtonnets, dans le lys, soient situés côte à côte dans le plan équatorial. Puis, une division orientée dans ce même plan partage chacun des chromosomes en deux chromosomes-filles. Ceux-ci héritent par conséquent de la forme des chromosomes d'où ils proviennent.

Il est impossible, d'après cette description, de se rendre compte des phénomènes.

En effet, la production de la forme des chromosomes-mères peut être comprise de deux façons, qui entraînent deux interprétations tout à fait différentes du processus de la division. Les deux branches des V, Y, X, peuvent n'être pas autre chose que les deux moitiés longitudinales raccourcies, ou bien elles pourraient être dues à un repliement des chromosomes, suivi, pour produire la forme en X, de la rupture du chromosome en son point de courbure et du croisement des deux moitiés ainsi produites. Dans la première hypothèse, la division qui, à l'équateur, sépare deux V, deux Y, deux X, serait nécessairement une seconde division longitudinale. Dans la seconde hypothèse, au contraire, elle ne serait que la réapparition ou plutôt la mise en œuvre de la division longitudinale produite déjà dans le peloton. Or, BELAJEFF ne prend parti pour aucune de ces deux hypothèses. Plus tard, nous verrons qu'il recourt à une autre interprétation, mais sa description de 1894 ne la comporte pas, et ne peut s'accorder qu'avec les deux hypothèses que nous venons de mentionner.

BELAJEFF n'étudie pas la seconde cinèse et n'émet aucune conclusion touchant la réduction nucléaire.

Tout incomplet et imprécis qu'il soit, le travail de BELAJEFF marque cependant un pas en avant. La découverte de la forme en V que possèdent les chromosomes filles, dès leur séparation à l'équateur, oriente dans une nouvelle voie l'interprétation des phénomènes.

FARMER (1895), le premier, tente une explication de ce détail important. Les chromosomes, composés déjà de deux chromosomes-filles droits et parallèles, se placent au fuseau par un bout. Les deux chromosomes-filles sont superposés l'un à l'autre. Chacun d'eux, de son côté, coule un peu sur le fuseau. Le chromosome prend ainsi la forme d'un T. La barre horizontale est constituée par les deux portions des chromosomes filles qui se sont déjà écartées l'une de l'autre. La barre verticale est formée par les deux portions qui demeurent encore accolées. Cette barre verticale se raccourcit

de plus en plus, au fur et à mesure que la barre horizontale s'élève sur le fuseau. Alors apparaît, dans cette barre verticale, une nouvelle division, à angle droit avec le plan de séparation des deux chromosomes-filles, orientée par conséquent dans le plan axial de la figure. C'est cette division qui amène les chromosomes-filles à prendre la forme de V. Touchant la seconde cinèse, FARMER mentionne simplement qu'elle se fait de la même façon que les cinèses végétatives. Elle comporte, par conséquent, une division longitudinale des chromosomes.

En 1895, STRASBURGER reprend à nouveau l'étude des cinèses polliniques. Il se rapproche beaucoup de FARMER dans son interprétation; il explique, comme le professeur de Londres, la forme en V des chromosomes-filles par une double division longitudinale. Seulement, d'après lui, la seconde division commence à se produire à l'extrémité centrale des chromosomes-filles superposés et se poursuit vers leur extrémité périphérique. Les V des couronnes polaires, après s'être unis bout à bout pour constituer un peloton, réapparaissent au début de la seconde cinèse. Ils se divisent à leur angle et donnent ainsi naissance aux chromosomes-filles de la seconde cinèse. Cette division des V n'est que l'achèvement de la seconde division longitudinale qui avait donné naissance aux V eux-mêmes.

STRASBURGER en conclut, contre HECKER, qu'il n'intervient aucune division transversale.

C'est d'ailleurs à tort, selon lui, qu'on s'efforce d'établir un parallèle entre la réduction nucléaire chez les animaux et le processus désigné par le même nom chez les végétaux, c'est-à-dire entre les phénomènes dont les cellules-mères du pollen et du sac embryonnaire sont le siège, et ceux qui se déroulent dans les spermatocytes et ovocytes des animaux. Ces derniers phénomènes préparent directement les éléments sexuels proprement dits, œuf et spermatozoïde. Ils sont le préambule immédiat de la fécondation. Mais il n'en va pas de même pour les cinèses dites sexuelles chez les plantes.

En effet, les cellules-mères du pollen sont les homologues des cellules-mères des spores chez les cryptogames supérieures, et la réduction nucléaire chez ces dernières se manifeste précisément dans la cellule-mère des spores. Or, chez les cryptogames, la spore, homologue du grain de pollen, est séparée encore de la fécondation par les innombrables générations cellulaires du prothalle. Dans les gymnospermes elles-mêmes, la cellule-mère du sac embryonnaire est séparée de l'oosphère par toutes les générations cellulaires de l'endosperme. C'est donc dans une autre voie qu'il faut chercher les bases d'un rapprochement et d'une homologation.

La même année, DIXON donne une interprétation toute différente. A l'inverse de ses devanciers, il n'admet pas l'apparition précoce de la division longitudinale. Pour lui, les deux moitiés entrelacées qui constituent chaque chromosome, au moment où il s'isole du peloton, ne sont pas le résultat d'une division longitudinale mais représentent deux tronçons du peloton qui, dès avant la segmentation transversale de ce dernier, se sont rapprochés et entrelacés. Les chromosomes, ainsi constitués, prennent en se raccourcissant et en s'épaississant la forme d'un bâtonnet droit et double. Ils se placent au fuseau par un bout de façon à ce que les deux moitiés se trouvent côte à côte dans le plan équatorial. C'est alors seulement que les chromosomes subissent la division longitudinale. Elle commence à l'extrémité centrale de chacune des moitiés du chromosome et se produit dans le plan équatorial, perpendiculairement par conséquent au plan de séparation des deux moitiés. Les deux chromosomes-filles sont donc eux aussi constitués de deux moitiés semblables à celles qui composent le chromosome-mère. La division longitudinale progresse, et en même temps les deux moitiés primitives, qui constituent le chromosome-mère, s'écartent l'une de l'autre à la périphérie de la figure tout en restant unies au centre. Les chromosomes-filles ont, par suite de ce manège, la forme de V. Ces V en se rendant aux pôles se brisent à leur angle, restituant ainsi les deux tronçons indépendants dont ils sont composés. Malheureusement, DIXON n'a pas suivi le sort ultérieur de ces chromosomes-filles dans le *Lilium longiflorum*. Il décrit brièvement pour terminer une division longitudinale des chromosomes de la seconde cinèse dans les *L. Martagon* et *Chalcedonicum*.

DIXON n'admet donc pas non plus l'intervention d'une division transversale.

FARMER (1895<sub>2</sub>) revient sur sa première opinion. Il admet maintenant plusieurs modes de division des chromosomes, modes déterminés par les diverses formes que possèdent ces derniers au moment de se ranger au fuseau. Ces formes variées résultent du degré d'achèvement de la division longitudinale, qui se produit, d'après FARMER, dans les chromosomes déjà isolés. Trois cas se présentent : 1<sup>o</sup> la division est complète; elle s'étend d'un bout à l'autre du chromosome; 2<sup>o</sup> elle n'entame que la portion médiane du chromosome et ne s'achève pas aux deux extrémités; il en résulte la forme d'une ellipse ou d'un anneau; 3<sup>o</sup> la division s'achève à un bout du chromosome, mais laisse intacte l'autre extrémité. La seconde forme est la plus fréquente et correspond au type normal de la division des chromosomes.

Ces ellipses se plient en deux, de manière à rapprocher l'un de l'autre les deux bouts du chromosome, et cela au moment de la fixation au fuseau, auquel les chromosomes s'attachent par leur point de courbure. Les chromosomes-filles ont ainsi, en se retirant vers les pôles, la forme de V. A côté de ce type normal, il existe plusieurs variétés. La principale est celle qui se produit souvent lorsque le chromosome est entièrement divisé ou qu'il est encore indivis à un bout. Souvent dans ce cas, les chromosomes demeurent droits et s'attachent par un bout au fuseau. Les chromosomes-filles se courbent en cheminant vers les pôles.

De même que dans son premier travail, FARMER n'étudie que la première cinèse.

MISS SARGANT étudie ces phénomènes en 1895, et plus au long en 1897. Dans son dernier travail, elle confirme sa première interprétation. Nous ne nous occuperons donc que du mémoire de 1897. MISS SARGANT y compare les phénomènes qu'elle décrit dans le *Lilium Martagon* avec ceux que décrit BRAUER dans l'*Ascaris*, et elle se prononce contre l'hypothèse de WEISSMANN. Les chromosomes acquièrent leur forme définitive, simplement par le raccourcissement et l'épaississement des deux chromosomes-filles produits par la division longitudinale. Seulement, ceux-ci, avant que le chromosome n'atteigne sa « maturité », montrent déjà eux-mêmes les indices d'une division longitudinale. Les chromosomes se fixent au fuseau en des endroits fort différents de leur longueur. C'est grâce à un recourbement progressif, qu'ils subissent durant leur marche vers les pôles, que les chromosomes-filles prennent la forme de V. Ces V persistent dans le noyau reconstitué. Ils se placent au fuseau de la seconde cinèse, en tournant leur angle vers le centre de la figure. Puis ils subissent, ainsi rangés à l'équateur, une division longitudinale qui les partage en deux V-filles. Cette division longitudinale n'est que l'achèvement de la division longitudinale, ébauchée dans les chromosomes-filles de la première cinèse.

On voit donc que, jusqu'à l'année 1897, aucun savant botaniste n'avait encore admis pour les végétaux l'interprétation de WEISSMANN, qui paraissait alors trouver un appui solide dans les observations de plusieurs zoologistes. Mais, en ce moment, se publient presque en même temps plusieurs travaux qui semblent trancher la question en sa faveur, pour ce qui concerne les végétaux.

ISHIKAWA et CALKINS, le premier dans l'*Allium fistulosum*, le second dans le *Pteris*, décrivent des formes absolument analogues quant à leur origine, leur constitution et leur destinée, aux *Vierergruppen* de RÜCKERT, HECKER et VOM RATH.



D'après ISHIKAWA, le peloton se divise d'abord, dans l'*Allium*, en huit chromosomes. Chacun d'eux se dédouble par une division longitudinale, et, ainsi dédoublé, se courbe en son milieu. Ensuite les deux chromosomes-filles parallèles se fusionnent l'un avec l'autre au point de courbure. Ce procédé amène la formation de figures semblables aux *Vierergruppen* de l'école de Fribourg. Les chromosomes s'attachent au fuseau par leur point de courbure; les chromosomes-filles se séparent et affectent, grâce à cette courbure, la forme de V. Ces V se brisent à leur angle durant l'ascension polaire, subissant ainsi une véritable division transversale. Les noyaux se reconstituent et dès que les chromosomes apparaissent pour la seconde cinèse, ils se montrent constitués d'une paire de bâtonnets. Ce sont ces deux bâtonnets qui se séparent l'un de l'autre vers les pôles opposés. ISHIKAWA ne se prononce pas sans réserves sur la nature des chromosomes de la seconde cinèse. Il incline cependant à croire qu'ils ne sont autres que les V du retour polaire de la première division et que les deux bâtonnets qui les constituent représentent les deux branches de ces V. Il s'ensuivrait donc que la seconde cinèse serait une division réductionnelle dans le sens de WEISSMANN.

CALKINS décrit aussi dans les cellules-mères des spores chez le *Pteris* des groupes quaternes, produits par une division longitudinale suivie d'une division transversale.

D'autre part, MOTTIER et STRASBURGER admettent aussi, bien qu'avec hésitation, une division transversale. Chaque chromosome de la première cinèse, déjà constitué de deux chromosomes-filles grâce à la division longitudinale produite dans le peloton, se plie en deux dès sa sortie du peloton; il prend ainsi la forme d'un U dont les deux branches s'entrelacent le plus souvent. Ensuite, après s'être raccourci et épaissi, il se fixe au fuseau par son point de courbure. C'est grâce à ce repliement en U du chromosome-mère que les chromosomes-filles prennent, durant le retour polaire, la forme d'un U ou d'un V. Ces V, après s'être unis bout à bout pour constituer un peloton, réapparaissent comme tels au début de la seconde cinèse et, en se coupant à leur angle, fournissent les chromosomes-filles. Ceux-ci seraient donc dus à une division transversale et la seconde cinèse serait réductionnelle dans le sens de WEISSMANN.

Remarquons dès maintenant que MOTTIER et FARMER, malgré leur apparente conformité de vues touchant la première cinèse, diffèrent essentiellement l'un de l'autre dans leur description. FARMER, en effet, ne fait intervenir un repliement des chromosomes qu'au moment même de la mise au

fuseau, tandis que MOTTIER place déjà ce phénomène lors de la segmentation du peloton. Il s'ensuit que ce que MOTTIER considère comme les deux branches d'un U dans les chromosomes encore dispersés dans le noyau ne représente pour FARMER que les deux moitiés longitudinales, c'est-à-dire les deux chromosomes-filles.

L'accord, qui paraissait s'établir entre les observateurs, ne fut pas de longue durée.

Quelques mois après l'apparition de leurs premières études, STRASBURGER et MOTTIER annoncent qu'ils ont découvert, lors de la prophase de la seconde cinèse, une véritable division longitudinale du peloton. Les V que l'on observe à la couronne équatoriale de la seconde cinèse seraient dus à l'écartement plus ou moins considérable des deux moitiés longitudinales des chromosomes. En conséquence, ces auteurs abandonnent l'interprétation de WEISSMANN.

De plus, MOTTIER annonce avoir retrouvé, contrairement à la description d'ISHIKAWA, une semblable division longitudinale dans l'*Allium*.

On remarquera que la division longitudinale décrite par STRASBURGER et MOTTIER au début de la seconde cinèse n'a rien de commun avec celle que fait intervenir Miss SARGANT. Pour les premiers auteurs, les V sont le produit de cette division longitudinale. Pour M<sup>lle</sup> SARGANT au contraire, ces V sont les chromosomes-filles de la première cinèse et ce sont eux qui à l'équateur se dédoublent en deux V-filles.

Les observations de STRASBURGER et MOTTIER, que nous venons de décrire semblent tout à fait concluantes à HECKER (1). Mais BELAJEFF ne se rend pas aux conclusions du professeur de Bonn. Se basant surtout sur la différence de formes qui se manifeste entre les chromosomes des cinèses so-

---

(1) Nous ne pouvons nous empêcher de faire remarquer une méprise dans laquelle est tombé HECKER *Über weitere Übereinstimmungen*, etc., en s'efforçant de rapprocher les phénomènes qui se passent chez les végétaux de ceux qu'a décrits l'école de Erlbourg dans certains animaux. Ce savant se rallie aux conclusions de STRASBURGER et MOTTIER, dans leur dernier mémoire. Il admet donc comme démontrée l'existence d'une division longitudinale véritable au début de la seconde cinèse pollinique dans les Liliacées. Néanmoins, plus loin, après s'être efforcé d'établir, en se basant sur des phénomènes de la première cinèse, la présence d'une *Schweinreduktion* dans certaines plantes, il exprime l'espoir de pouvoir généraliser un jour cette théorie et l'étendre même aux Liliacées. C'est là que gît la méprise du professeur de Erlbourg. En effet, une *Schweinreduktion* n'est possible que s'il intervient dans l'une ou l'autre des deux cinèses une division transversale des chromosomes. De l'aveu de HECKER, ce n'est pas à la seconde cinèse. Quant à la première, tous les observateurs s'accordent à décrire une division longitudinale. Si donc on admet l'interprétation de STRASBURGER et MOTTIER touchant la seconde cinèse chez les Liliacées, il est impossible de conserver l'espoir de retrouver un jour dans ces plantes une *Schweinreduktion*.

matiques et ceux des cinèses sexuelles, il considère ces derniers comme formés de deux chromosomes distincts qui, en s'accolant de diverses façons, amèneraient les formes en V, Y, X, qui caractérisent la première cinèse. Chaque chromosome de la première division serait donc réellement bivalent. D'autre part, grâce à la division longitudinale qui se serait produite dans le peloton, chacun des deux chromosomes élémentaires accolés est lui-même constitué de deux moitiés distinctes. Chacun des V, des Y, des X, serait donc composé, si l'on peut ainsi parler, de deux V, de deux Y, de deux X filles. Ce sont ces derniers qui se séparent à la première cinèse. Ils gardent leur individualité dans le noyau reconstitué. Aucune division longitudinale n'intervient au début de la seconde cinèse. Les deux branches qui composent les V, Y, X, se séparent simplement l'une de l'autre vers les pôles. Cette séparation ne fait, comme on le voit, que restituer les chromosomes élémentaires qui s'étaient accolés lors de la première cinèse et correspond par conséquent à une division transversale. BELAJEFF se rallie donc à l'interprétation de WEISSMANN.

Enfin, tout récemment, dans une note préliminaire, GUIGNARD revient à peu près pour le *Najas major* à l'interprétation proposée par FARMER et par STRASBURGER en 1895 pour les Liliacées. Les chromosomes se placent au fuseau par un bout et de façon à ce que les deux chromosomes filles soient superposés dans le plan axial. Ceux-ci se séparent l'un de l'autre vers leurs pôles respectifs et en même temps subissent dans un plan perpendiculaire à leur plan de séparation une division longitudinale, dont les premiers indices étaient apparus dès avant leur arrangement au fuseau. Au début de la seconde cinèse, les V du retour polaire de la première réapparaissent. Ils se brisent à leur angle et produisent ainsi les chromosomes-filles. La rupture des V à leur angle n'est que l'achèvement de la seconde division longitudinale des chromosomes-filles de la première cinèse. Il n'intervient donc aucune division transversale et GUIGNARD se prononce contre l'hypothèse de WEISSMANN.

Tels sont les vicissitudes par lesquelles a passé jusqu'ici l'étude des cinèses polliniques. Non seulement ces phénomènes ont suscité autant d'interprétations différentes qu'il y a eu d'observateurs, mais encore les auteurs, qui ont voulu les sonder à diverses reprises, ont émis chaque fois une nouvelle opinion. De l'exposé que nous venons de faire, tâchons maintenant de dégager nettement les points fondamentaux et décisifs sur lesquels doivent se porter nos recherches.

Tous les auteurs, à part DIXON, décrivent une division longitudinale dès le début de la première cinèse, soit au stade de peloton, soit lors de la segmentation de celui-ci en chromosomes isolés.

Tous les auteurs, à part SARGANT, admettent que les chromosomes-filles possèdent la forme de V, dès le moment de leur séparation vers les pôles.

D'après tous les auteurs enfin, les V du retour se raccourcissent pour reconstituer les noyaux-filles, et, pendant ce raccourcissement, les branches des V ne se rapprochent pas l'une de l'autre pour se souder ensemble; au contraire, elles s'éloignent l'une de l'autre de manière à ce que le V devienne un arc de cercle.

L'accord étant presque unanime sur ces points, il reste plusieurs questions à élucider pour trancher le différend et décider de la véritable signification des cinèses polliniques.

1<sup>o</sup> Il faut d'abord étudier la genèse de la forme ou des formes que possèdent les chromosomes lorsqu'ils se placent au fuseau. Il importe de suivre *pas à pas* les transformations qui, depuis la division longitudinale, amènent les chromosomes à leur forme définitive. Cette forme, nous le verrons, n'est pas unique pour tous les chromosomes et il est nécessaire de rendre compte des diverses variétés qu'elle présente. MISS SARGANT a déjà fait ressortir l'importance de cette étude.

2<sup>o</sup> Le mode d'insertion des chromosomes au fuseau réclame aussi des recherches attentives. Cette insertion offre des variétés qui, peut-être, ont leur contre-coup sur des stades ultérieurs. Il faudra aussi définir avec précision ces divers modes d'insertion.

On comprend aisément que de la réponse à donner à ces deux questions dépendra la façon d'interpréter la forme en V des chromosomes-filles et de trancher le point de savoir si ces V sont dus à une courbure, ou bien s'ils prennent naissance par une double division.

3<sup>o</sup> Enfin il faut déceler la véritable nature de la division longitudinale que certains auteurs ont décrite au début de la seconde cinèse. Les V que l'on observe à l'équateur de la seconde cinèse, et dont les deux branches se séparent l'une de l'autre vers les pôles sont-ils dus à l'écartement de deux moitiés produites par une division longitudinale des chromosomes, ou bien ne sont-ils que les V du retour polaire de la première cinèse, destinés à se fendre à leur angle pour produire les chromosomes-filles.

Ce sont là les trois points sur lesquels nous porterons surtout notre attention : nous nous efforcerons de les élucider en discutant minutieusement tous les aspects et toutes les formes que nous rencontrerons.

La pensée d'entreprendre ces recherches nous a été inspirée par M. le Professeur CARNOY, dans le but surtout de contrôler et discuter minutieusement les opinions si disparates qui règnent parmi les savants. Nous nous permettons de dédier ce premier travail à notre vénéré maître.

**MÉTODES.** *Fixation.* La plupart de nos matériaux ont été fixés par l'alcool à 95°, additionné de quelques gouttes d'acide chlorhydrique. Nous avons aussi employé les liqueurs de HERMANN et de FLEMMING. Mais nous avons trouvé la fixation à l'alcool chlorhydrique préférable pour les matériaux que l'on veut colorer ensuite par la méthode de HEIDENHAIN.

Nous avons étudié surtout le *Lilium speciosum* et le *L. Martagon*. Mais nous avons contrôlé aussi nos observations sur le *L. candidum*, le *L. excelsum*, le *L. croceum* et la *Fritillaria imperialis*.

Nous avons enrobé les anthères dans une paraffine douce, fondant à 49°. Nos coupes ont été faites à une épaisseur moyenne de 7 1/2  $\mu$ .

*Coloration.* Nous avons employé de préférence la méthode de HEIDENHAIN. Elle se recommande, pour l'étude des chromosomes et des nucléoles, par sa netteté et sa précision. Nous avons obtenu aussi de bonnes colorations par l'hématoxyline de DELAFIELD, après mordantage à l'alun ammoniacal, comme GUIGNARD le recommandait en 1891.

## OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Notre intention n'est pas de décrire simultanément les transformations que subissent, au cours des deux cinèses polliniques, les divers éléments qui constituent la cellule. Nous croyons préférable de suivre séparément l'évolution de chacune des parties qui composent la figure cinétique. Notre but principal dans ce travail est d'élucider le mécanisme par lequel la nucléine de la cellule-mère se partage entre les quatre cellules polliniques. Nous étudierons donc tout d'abord la suite des phénomènes qui opèrent cette répartition.

L'histoire des nucléoles fera l'objet d'un second chapitre, dans lequel nous verrons aussi ce qu'il faut penser de la question des centrosomes.

Nous décrirons enfin rapidement la formation du fuseau.

## CHAPITRE I.

## L'élément nucléinien.

## I. Première cinèse.

L'élément nucléinien de la cellule-mère au repos se présente sous la forme d'un long filament granuleux, extrêmement replié sur lui-même et remplissant tout le noyau. Le début du mouvement de la division est marqué par le raccourcissement et l'épaississement de ce filament. En même temps, on observe une apparence sur laquelle on a beaucoup discuté, nous voulons dire l'état de contraction du noyau que MOORE a appelé *synapsis*. Nous avons toujours retrouvé cette apparence à ce stade, FIG. 1 et 3. Mais comme ce phénomène, s'il est naturel, n'influence pas le développement ultérieur de l'élément nucléinien, nous ne nous sommes pas attardé à l'étudier à fond. Nous croyons cependant qu'il représente une phase réelle de la division des cellules sexuelles. La prétendue sensibilité spéciale de la nucléine à ce moment, à l'endroit des agents fixateurs, n'est qu'un postulat. D'autre part, il semble qu'on ne peut rien objecter aux observations et aux expériences précises que MISS SARGANT a faites sur le vivant. Si on ajoute à cela la constance du phénomène, il en résulte une grande probabilité pour l'opinion qui considère la *synapsis* comme un stade naturel.

Sans nous y arrêter plus longtemps, nous passerons directement à la description de la division longitudinale du peloton.

#### DIVISION LONGITUDINALE ET SEGMENTATION DU PELOTON.

C'est à la fin de la synapsis que le peloton se divise dans le sens de sa longueur.

Le peloton est alors formé d'un cordon plastinien dans lequel sont enchassés les disques de nucléine. Ceux-ci sont très visibles et assez espacés les uns des autres. Ces disques, chose importante à noter, ne présentent pas un aspect homogène. Ils sont formés d'un amas de granules très petits et très irrégulièrement distribués. Aussi, n'offrent-ils pas de contour nettement défini : leur bord est comme frangé ou hérissé de fines pointes. Cet aspect a été noté déjà par MOTTIER.

Au moment où le peloton commence à se détendre dans le noyau, presque tous les disques sont encore simples et indivis, **FIG. 3**. Parfois cependant, sur certains tronçons du peloton, ils sont divisés en deux moitiés encore accolées, même *fig.*, *a*. C'est le premier indice de la division longitudinale. Celle-ci, en effet, ne tarde pas à se marquer sur toute l'étendue du filament nucléinien. Le phénomène débute par le dédoublement des disques. Il en résulte la formation de deux rangées parallèles de granules. Bientôt les deux moitiés longitudinales s'écartent l'une de l'autre et deviennent distinctes sur toute l'étendue du peloton. Elles n'acquièrent pas cependant une complète indépendance. Elles demeurent liées l'une à l'autre par un procédé, plusieurs fois décrit, qui commande toute la suite de leur évolution. Il consiste en ce que ces deux moitiés se trouvent, dès leur apparition, entrelacées et enroulées l'une autour de l'autre.

C'est cet aspect qui a conduit DIXON à émettre sa théorie. Nous verrons tout à l'heure que son hypothèse n'est pas justifiée. Les autres auteurs mentionnent simplement ce détail sans en tenter l'explication. L'aspect que présente le peloton au moment de sa division, et que nous avons tâché de rendre dans notre **FIG. 4**, nous semble l'expliquer assez clairement. Le peloton paraît alors un peu aplati et tordu sur lui-même. Cette torsion est probablement une conséquence des nombreuses circonvolutions auxquelles doit se plier le peloton, très long à ce stade, pour se disposer dans le noyau. Il résulte de cette torsion que, lorsque la division se produit, les deux moitiés longitudinales sont disposées comme deux spirales courant parallèlement l'une à l'autre. Si alors elles s'écartent l'une de l'autre, elles de-

meureront nécessairement entrelacées. Cet entrelacement s'explique ainsi tout naturellement.

En ce moment, le peloton, double suivant sa longueur, n'est pas encore divisé transversalement. Avant de se segmenter en chromosomes, il subit encore quelques transformations. On peut les suivre facilement et, pour ainsi dire, pas à pas. On trouve souvent, *dans une même loge*, à un bout, le peloton encore indivis dans le sens de la longueur, tel qu'il se dégage de la synapsis, à l'autre extrémité, les chromosomes isolés, tels qu'ils sortent du peloton, et dans la partie médiane, tous les stades intermédiaires. On voit, pour ainsi dire, les deux moitiés longitudinales se raccourcir, les granules de nucléine, encore distincts les uns des autres, s'épaissir graduellement. En même temps, les deux moitiés longitudinales s'écartent davantage l'une de l'autre et leur entrelacement devient plus visible. Bientôt, le peloton se segmente transversalement en chromosomes très longs. Notre FIG. 5 représente ce stade.

Tous les auteurs, nous l'avons vu, à part DIXON, décrivent cette division longitudinale. DIXON, au contraire, considère ces deux portions enroulées comme deux tronçons du peloton qui se seraient rapprochés et entrelacés. Si cette manière de voir était justifiée, elle constituerait un élément important de la question. Chaque chromosome, en effet, serait alors formé de deux portions transversales du peloton et par conséquent de deux chromosomes complets. Il serait donc bivalent, dans le sens que l'école de Fribourg attribue à ce mot. C'est pourquoi nous avons tenu à vérifier avec précision la division longitudinale du peloton et à contrôler l'origine de ces deux portions entrelacées. La description que nous venons de faire et les figures dont nous l'appuyons démontrent à toute évidence l'existence de cette division longitudinale et font voir, d'autre part, que les deux portions entrelacées, qui constituent chaque chromosome, sont bien les deux moitiés produites par cette division.

DIXON, dans sa description, passe sans transition du stade de la « balle synaptique » au stade que nous re présentons dans notre FIG. 5, et il appuie son interprétation sur deux considérations : premièrement, sur l'écartement et le croisement des deux portions du chromosome, deuxièmement sur ce fait que, dans la suite, ces deux portions se rapprochent l'une de l'autre et deviennent plus strictement parallèles.

Or, ces apparences s'expliquent très bien sans recourir à l'hypothèse de DIXON. L'écartement des deux portions, tel qu'il se présente au stade où le considère DIXON, c'est-à-dire au stade de notre FIG. 5, semble, il est vrai,



s'expliquer tout naturellement par l'opinion de cet auteur. Mais cet écartement n'apparaît pas, dès le début, tel qu'il existe à ce stade. Il se produit graduellement, et nous l'avons suivi depuis le moment où les disques se divisent en deux granules accolés, au sortir de la synapsis. Nous avons représenté, FIG. 2, trois étapes successives de l'écartement graduel des deux moitiés longitudinales. Quant au croisement des deux moitiés longitudinales, il résulte, nous l'avons vu, tout naturellement, de la torsion préalable du peloton.

Enfin, si ces deux moitiés deviennent dans la suite plus étroitement parallèles, cela est dû au raccourcissement progressif qu'elles subissent. Il faut donc attribuer l'erreur de DIXON à ce qu'il n'a pas suivi d'assez près les transformations du peloton, depuis sa sortie de la synapsis jusqu'à sa segmentation transversale.

#### ÉLABORATION DE LA FORME DÉFINITIVE DES CHROMOSOMES.

Le stade que nous désignons sous ce nom n'est pas moins décisif que le précédent.

Au moment où ils s'isolent du peloton, les chromosomes sont encore très longs. Ils sont loin d'avoir atteint la forme qu'ils possèdent, lorsqu'ils se placent au fuseau. Il s'agit de suivre les transformations qui les amènent à cette forme définitive. Pour rendre notre description plus claire et faire en même temps mieux saisir le sens et la portée de la question qu'elle est destinée à résoudre, nous devons intervertir l'ordre des phénomènes et décrire d'abord la forme des chromosomes à maturité. Avant de chercher à élucider les moyens employés, nous montrerons le but à atteindre.

Les FIG. 9, 11 et 12 montrent l'aspect des chromosomes à maturité, la première dans le *Lilium speciosum*, la seconde dans le *L. Martagon*, la troisième dans la *Fritillaria imperialis*. Ils sont tous alors formés de deux moitiés plus ou moins entrelacées. Sur la plupart d'entre eux, on peut suivre ces deux moitiés dans toute la longueur du chromosome. A chaque bout de celui-ci, on retrouve deux extrémités libres. Les deux moitiés sont donc absolument distinctes l'une de l'autre dans toute leur longueur.

Au contraire, sur d'autres chromosomes, on ne discerne les deux extrémités des moitiés constituantes qu'à un seul bout du chromosome. A l'autre bout, au lieu de trouver deux extrémités libres, on voit les deux moitiés réunies l'une à l'autre sans interruption par un arc de cercle. Le chromosome définitif paraît formé par le repliement sur lui-même d'un chromosome plus long, suivi de l'entrelacement des deux branches de l'U ainsi

produit. Enfin, d'autres chromosomes présentent l'aspect représenté en *d*, FIG. 9. A première vue, on croirait avoir affaire à un chromosome semblable à ceux que nous venons de décrire en second lieu. Mais, en y regardant de près, on voit l'arc de cercle interrompu en son milieu et on reconnaît les extrémités libres des deux portions parallèles. Le chromosome *a*, FIG. 15, est aussi démonstratif sous ce rapport.

A ce stade, les chromosomes ont perdu leur aspect granuleux. Ils apparaissent homogènes sur toute leur étendue et prennent la matière colorante avec une égale intensité sur toute leur surface.

Ces chromosomes, enfin, ne sont pas tous de la même longueur; certains d'entre eux sont beaucoup plus longs et plus volumineux que leurs voisins.

Telles sont les formes diverses dont il faut expliquer la genèse et qu'il faut relier à la forme que possèdent les chromosomes au moment de la segmentation transversale du peloton.

Plusieurs interprétations, nous le savons, ont été proposées. Nous avons déjà discuté la manière de voir de DIXON.

MOTTIER admet un repliement des chromosomes à leur sortie du peloton. Les deux portions parallèles qui constituent le chromosome mûr seraient les deux branches dues à cette courbure. L'auteur américain considère ce repliement comme le procédé normal. Il admet cependant que certains chromosomes restent droits, les deux chromosomes-filles ne faisant que se raccourcir et s'épaissir. Il ajoute que parfois les chromosomes paraissent brisés à leur point de courbure. C'est ainsi qu'il explique les chromosomes semblables à ceux que nous avons représentés en *a*, *b*, *c* de la FIG. 9.

BELAJEFF considère ces deux portions parallèles du chromosome à maturité comme deux chromosomes complets, plus ou moins accolés.

Tous les autres auteurs les considèrent, au contraire, comme les deux chromosomes-filles produits par la première division longitudinale, raccourcis et épaissis. Nous avons pu nous convaincre que cette interprétation est la vraie.

Voici la conclusion à laquelle nous sommes arrivé : la forme normale des chromosomes est celle de *a*, *b*, *c*, FIG. 9. Mais il arrive assez souvent que les deux chromosomes-filles se soudent plus ou moins à une extrémité, de façon à simuler une courbure. Souvent, cette fusion n'est que partielle et on peut encore distinguer, à l'endroit de la courbure apparente, la limite entre les deux chromosomes-filles, FIG. 9, *d*. Mais parfois aussi la fusion de ceux-ci est assez accentuée pour voiler complètement leur indépendance, FIG. 18, *e*, *f*.

Nous allons, en reprenant l'histoire des chromosomes à partir de leur individualisation, et en discutant les opinions divergentes, établir cette interprétation.

De même que l'on peut souvent suivre dans une seule loge les étapes successives de la division longitudinale du peloton jusqu'à la segmentation de ce dernier, de même aussi certaines loges présentent, échelonnés, les stades ultérieurs jusqu'à la constitution de la forme définitive des chromosomes. Les transformations se font insensiblement, *sensim sine sensu*. Il s'en suit que, ici encore, pour asseoir une conviction solide, rien ne peut remplacer l'observation directe. Pour ne pas multiplier les dessins outre mesure, nous avons choisi deux de ces stades intermédiaires, FIG. 8 et 6; ils nous semblent suffire avec la description que nous allons donner pour permettre de se rendre compte de la marche des phénomènes.

Au moment de la segmentation du peloton, les chromosomes montrent encore distinctement les granules de nucléine, FIG. 5. Ceux-ci, cependant, se sont déjà développés et ont acquis une dimension égale à celle des disques primitifs. Les chromosomes-filles sont très distincts et leur entrelacement apparaît très clairement. Il importe de noter ce détail; nous en verrons tantôt l'importance.

Les chromosomes ne sont pas orientés suivant une ligne droite. La cavité du noyau est d'ailleurs trop petite et les chromosomes sont trop longs, pour que ceux-ci puissent demeurer droits. Tous les chromosomes présentent une ou deux anses plus ou moins accentuées. Ce sont ces anses que MOTTIER considère comme le résultat du repliement des chromosomes.

Au stade que nous avons représenté FIG. 8, les chromosomes sont déjà beaucoup plus courts. Ils ont généralement, à ce moment, perdu leur aspect granuleux. Les deux portions enroulées que l'on observe maintenant, devraient être, d'après MOTTIER, les deux branches de l'U. Il n'en est pas ainsi.

En effet, il faudrait, dans cette hypothèse, admettre que, d'abord, les deux moitiés longitudinales des chromosomes de la FIG. 5 se sont rapprochées et fusionnées, de manière à devenir indistinctes, et que, ensuite, les deux branches de l'U, produit par le repliement, se sont entrelacées. Or, dans toutes les cellules qui, dans une même loge, séparent le stade de la FIG. 5 de celui de la FIG. 8, on peut suivre, sans interruption, les deux moitiés longitudinales. La fente qui les sépare ne s'oblitére pas un instant, elle demeure toujours très visible et *il est évident qu'elle est la même que*

*celle qui sépare les deux moitiés parallèles des chromosomes de la FIG. 8.* Nous le répétons, rien ne peut ici remplacer l'observation directe.

D'ailleurs, on ne voit jamais les deux moitiés symétriques des chromosomes repliés de la FIG. 5 se mettre en contact l'une avec l'autre et s'entrelacer mutuellement.

*Les deux moitiés des chromosomes de la FIG. 8 sont donc bien les deux chromosomes filles.*

Nous avons représenté deux noyaux à ce stade, FIG. 7 et 8, pour montrer la diversité qu'on observe souvent, de noyau à noyau, dans la dimension des chromosomes à une même étape.

Les chromosomes-filles continuent à se raccourcir et à s'épaissir. Ils passent bientôt à la dimension que nous avons représentée, FIG. 6, et, enfin, ils atteignent leur forme définitive.

Au stade de la FIG. 6, vient se placer un phénomène très important pour l'explication des processus qui vont suivre. Il a été noté déjà par SARGANT et par GUIGNARD.

Il arrive que, à ce moment, les chromosomes-filles ont encore conservé un aspect granuleux, et c'est alors surtout qu'on peut observer le phénomène que nous allons décrire. Chaque chromosome-fille présente une apparence absolument semblable à celle du peloton, au début de la division longitudinale. On reconnaît assez clairement, dans chaque chromosome-fille, deux rangées parallèles de granules, laissant entre elles, par endroits, une fente bien apparente, FIG. 10. Il n'y a pas de doute que ce soit là l'ébauche d'une seconde division longitudinale. Et cette interprétation s'allie intimement avec la suite des phénomènes, comme nous le verrons.

Les deux moitiés sont, ici aussi, très intimement entrelacées, ce qui obscurcit un peu la nature du phénomène. Lorsque le chromosome a acquis sa forme définitive et qu'il est devenu homogène sur toute son étendue, on ne distingue plus la fente longitudinale des chromosomes-filles.

Nous n'avons pas observé cette apparence fréquemment. Cette seconde division, croyons-nous, est souvent voilée par suite du fait que les chromosomes deviennent homogènes à une étape antérieure. Nous avons pu cependant la retrouver et la reconnaître très clairement dans beaucoup de cellules-mères provenant de fleurs différentes.

De la description que nous venons de faire, il suit que les deux portions parallèles, qui composent les chromosomes à maturité, ne sont pas autre chose que les chromosomes-filles, portant déjà en eux l'ébauche d'une divi-

sion longitudinale ultérieure. La forme normale des chromosomes est donc celle des chromosomes *a*, *b*, *c*, FIG. 9, où l'on voit, à chaque bout, les deux extrémités libres des chromosomes-filles. Quant au repliement apparent de certains chromosomes, il faut l'expliquer par une fusion plus ou moins prononcée des deux extrémités voisines. Nous avons vu d'ailleurs que certains chromosomes montrent, pour ainsi dire, le début de cette fusion. Les deux extrémités sont, en effet, intimement accolées, mais elles demeurent néanmoins perceptibles à une observation attentive.

Il est important de remarquer que MOTTIER n'apporte, dans ses figures, aucune preuve décisive du repliement en U des chromosomes, *suivi de l'entrelacement des deux branches*. Il dessine, fig. 25, *a*, deux chromosomes pliés dès leur sortie du peloton et, dans son texte, il attribue un grand poids à ce fait que les chromosomes présentent tous cette forme, au moment de leur individualisation. Ce fait, par lui-même, ne prouve rien. Car, il est bien évident que la segmentation transversale du peloton se produisant à un stade où il est encore très long et replié sur lui-même, chaque tronçon très long qui en sort, sera lui-même plié et recourbé. Les chromosomes que nous avons représentés FIG. 5, au moment de leur naissance, sont certainement repliés sur eux-mêmes de diverses façons. Mais il est aisé de constater que ces anses des chromosomes ne sont autres que les anses du peloton d'où ils sortent. Cet aspect ne prouve donc rien par lui-même. Ce qu'il importait de faire, c'était de suivre pas à pas le développement ultérieur de ces chromosomes. Or, nous avons vu que, jamais, les deux moitiés symétriques ne se mettent en contact pour s'entrelacer, et que les chromosomes-filles ne font que se raccourcir et s'épaissir.

Nous verrons d'ailleurs bientôt d'autres raisons qui proscrivent cette interprétation de MOTTIER et les conclusions qu'il en tire pour l'explication de la réduction nucléaire.

Remarquons seulement, dès maintenant, que s'il se produisait réellement un repliement des chromosomes sur eux-mêmes, il faudrait admettre que, *souvent*, les chromosomes se briseraient en leur point de courbure. Ce serait le cas, toutes les fois que les chromosomes montrent de chaque côté deux extrémités libres. Nous avons représenté, FIG. 12, un noyau de *Fritillaria*, très clair sous ce rapport. Les chromosomes auraient donc subi une division transversale et ce serait là un nouvel élément jeté dans le débat. MOTTIER avoue que parfois les chromosomes paraissent brisés en deux à leur point de courbure. Mais il ne risque aucune explication de ce fait.

C'est par le mécanisme que nous venons de décrire que prennent naissance les formes en V, Y, X, des chromosomes, dont parle BELAJEFF. Ces formes variées sont dues aux divers degrés d'écartement et de croisement des chromosomes-filles. Lorsque ceux-ci demeurent unis et entrelacés seulement tout à fait à une extrémité du chromosome, et s'écartent plus ou moins l'un de l'autre sur le reste de leur longueur, le chromosome affecte la forme d'un V. La forme d'Y est due à ce que les chromosomes-filles demeurent entrelacés sur une certaine portion de leur étendue. S'ils ne restent unis que vers le milieu de leur longueur, et se séparent l'un de l'autre aux deux bouts, c'est la forme en X qui prend naissance. Si enfin, les chromosomes-filles sont intimement accolés suivant toute leur longueur, le chromosome apparaît comme un bâtonnet double.

Ces formes diverses n'ont donc pas la signification et l'importance que leur attribue BELAJEFF, en les considérant comme produites par l'accolement de deux chromosomes distincts.

BELAJEFF appuie surtout sa manière de voir sur la comparaison entre la forme des chromosomes des cinèses végétatives et celle des chromosomes des divisions sexuelles; tandis que ceux-ci sont disposés en V, Y, X, ceux-là, au contraire, ont la forme d'un U. Cette dernière forme s'explique, dit-il, par une courbure, tandis que les premières ne peuvent s'interpréter que par l'union de deux chromosomes.

Cet auteur n'a pas suivi d'assez près la genèse de ces diverses formes. Il intervient, en effet, dans les cinèses sexuelles, un phénomène tout spécial, la division longitudinale hâtive du peloton nucléinien. C'est à cette séparation précoce des chromosomes-filles, jointe à leur entrelacement, qu'il faut faire remonter la cause de la forme spéciale des chromosomes, dans les cinèses sexuelles.

#### FIXATION DES CHROMOSOMES AU FUSEAU.

Les filaments fusoriaux sont encore très irrégulièrement distribués et convergent encore vers plusieurs pôles, lorsque les chromosomes s'y attachent. C'est à ce moment que prennent naissance, dans le fuseau, les faisceaux de filaments que BELAJEFF a décrits le premier. Nous réservons pour un autre chapitre l'étude du fuseau. Nous croyons cependant que c'est ici la place de rechercher l'origine de ces *faisceaux fusoriaux*. BELAJEFF explique leur naissance de la façon suivante. A partir de deux pôles opposés, deux groupes de filaments pénètrent dans l'intérieur du noyau; ils se diri-

gent l'un et l'autre vers un chromosome auquel ils viennent s'attacher, de part et d'autre. Les deux demi-faisceaux qui relient le chromosome aux deux pôles opposés auraient donc une origine indépendante.

S'il en était ainsi, on ne comprendrait guère comment les deux demi-faisceaux correspondants viendraient toujours s'attacher aux chromosomes, précisément en deux points situés tout juste vis-à-vis l'un de l'autre, ni surtout comment ils présenteraient de part et d'autre des chromosomes un aspect absolument semblable. C'est la difficulté que faisait ressortir M. CARNOY dans son mémoire sur l'*Ascaris*.

Ce n'est pas de cette façon que prennent naissance les faisceaux fusoriaux. Ils sont, dès le principe, continus d'un bout à l'autre de la figure, et se forment indépendamment des chromosomes. En effet, parmi les nombreux filaments, qui, dirigés dans tous les sens, remplissent maintenant l'espace précédemment occupé par le noyau, certains se groupent très étroitement, parallèlement les uns aux autres et forment des faisceaux continus d'un pôle à l'autre, FIG. 14. Ces derniers se produisent en nombre variable, habituellement plus élevé que le nombre des chromosomes. Aussi trouve-t-on souvent, au stade de couronne équatoriale, plusieurs de ces faisceaux continus qui ne servent d'attache à aucun chromosome. Ce dernier phénomène avait déjà frappé DIXON.

Il s'exerce ensuite une sorte d'attraction entre ces faisceaux et les chromosomes et ceux-ci s'attachent à ceux-là. Il s'ensuit, par conséquent, que les deux demi-faisceaux sont toujours situés sur le prolongement l'un de l'autre, et qu'ils présentent un aspect identique dans les deux moitiés superposées de la figure.

En ce moment, les chromosomes sont encore éparpillés sans ordre dans la plage nucléaire. Certains d'entre eux sont situés très loin de la zone équatoriale. Ils s'en rapprochent peu à peu et s'y disposent en couronne.

C'est au stade où nous sommes arrivé que FARMER place un repliement des chromosomes, destiné à produire la forme en V des chromosomes-filles. D'après lui, les deux portions parallèles qu'on distingue dans les chromosomes, *au moment où s'élabore le fuseau*, c'est-à-dire au stade de notre FIG. 11, sont bien les deux moitiés longitudinales. Mais, dans le cas normal, chaque chromosome se courbe en deux à l'instant où il se fixe au fuseau.

Nous croyons que FARMER a été induit en erreur par certaines apparences dont nous parlerons plus loin. Les chromosomes, en effet, ne subissent pas ce repliement sur eux-mêmes.

Au moment où ils s'attachent au fuseau, on suit difficilement les chromosomes-filles sur toute leur longueur, FIG. 13 et 14. Ils sont souvent, à ce stade, intimement accolés, surtout à leurs extrémités. On ne peut donc pas se rendre compte avec précision de la manière dont ils s'insèrent aux faisceaux fusoriaux. On constate cependant facilement, comme nous le verrons tantôt en discutant l'opinion de FARMER, qu'ils ne subissent aucune courbure, *telle qu'elle amènerait au contact les deux branches symétriques*. Seulement, phénomène important à noter pour l'explication ultérieure, ces chromosomes s'insèrent en différents points. Les uns, c'est le cas le plus fréquent, s'attachent par un de leur bouts; d'autres s'attachent en un point voisin de leur milieu; bref, ils s'insèrent en un endroit quelconque de leur longueur.

Lorsque la couronne équatoriale est formée, la véritable orientation des chromosomes-filles devient plus visible, surtout dans le *L. Martagon*, FIG. 15 et 18. On peut alors constater que, toujours, les chromosomes-filles sont insérés chacun de leur côté à l'un des demi-faisceaux, et on reconnaît très clairement les différents modes d'insertion que nous venons de mentionner. Les chromosomes-filles sont donc *superposés l'un à l'autre*, dirigés, l'un vers un pôle, l'autre vers le pôle opposé. Leur plan de séparation coïncide ainsi avec le plan équatorial. Nous verrons plus tard l'importance de la diversité dans l'endroit d'insertion des chromosomes.

DIXON pense que les chromosomes s'insèrent de manière à ranger côte à côte dans le plan équatorial leurs deux moitiés parallèles. L'auteur irlandais a été induit en erreur par des couronnes équatoriales vues du pôle, semblables à celle de notre FIG. 16/bis. Les deux moitiés, il est vrai, paraissent souvent, à leur extrémité périphérique, situées parallèlement dans le plan de l'équateur. Mais cela tient à leur entrelacement.

Par suite de ce phénomène, l'orientation des deux chromosomes-filles par rapport aux divers plans de la figure n'est pas la même aux deux extrémités du chromosome, à son bout périphérique et à son bout central. On ne peut donc pas conclure légitimement de l'une à l'autre de ces deux orientations.

Nous avons représenté, FIG. 16/bis, comme nous venons de le dire, une couronne équatoriale vue du pôle, dans le but surtout de montrer où git l'erreur de FARMER.

Le chromosome *a* est inséré en son milieu et est un peu replié sur lui-même. Les deux moitiés parallèles dont il est formé sont évidemment les



deux chromosomes-filles. Les autres chromosomes doivent s'expliquer pour FARMER, et c'est ainsi que cet auteur les interprète, comme étant le résultat d'un repliement plus accentué, qui aurait amené au contact les deux branches symétriques. Par conséquent, pour le professeur de Londres, les deux portions parallèles qui constituent les chromosomes *b*, *c*, etc., correspondent, non pas aux deux portions parallèles dont est composé le chromosome *a*, mais bien aux deux moitiés qui, dans ce dernier, se trouvent l'une à droite, l'autre à gauche de son point d'insertion au fuseau.

Cette interprétation est erronée. En effet :

1° Lors de la fixation des chromosomes au fuseau, on constate très clairement qu'aucun d'eux ne subit de courbure en U, telle qu'elle amènerait au contact les deux branches de l'U. Il suffit de comparer nos FIG. 11 et 14 pour s'en convaincre. Les deux moitiés qui constituent les chromosomes de la FIG. 14, déjà fixés au fuseau, ne sont évidemment que les deux moitiés qui composent déjà les chromosomes, dès avant la formation du fuseau, FIG. 11, et que FARMER lui-même considère comme les deux chromosomes-filles.

2° Il semble évident que les deux bouts libres qui apparaissent à la périphérie des chromosomes, tels que *b*, *c*, *d*, etc., de la FIG. 16/bis et *a*, *c*, *d*, de la FIG. 18, sont bien les homologues de ceux que l'on retrouve, à chacune des extrémités des chromosomes insérés en leur milieu, tels que FIG. 16/bis, *a*, et FIG. 18, *b*. Si l'opinion de FARMER était vraie, il faudrait rencontrer dans chacun des bouts libres périphériques des chromosomes *b*, etc., FIG. 16 bis, et *a*, etc., FIG. 18, deux bouts libres, correspondant à ceux qu'on observe à chaque bout des chromosomes *a*, FIG. 16/bis, et *b*, FIG. 18. Or, jamais on ne retrouve aucun indice d'une semblable disposition. Bien au contraire, toutes les extrémités libres que l'on observe ont absolument le même aspect et le même diamètre.

Les deux portions parallèles des chromosomes *b*, etc., FIG. 16 bis, et *a*, etc., FIG. 18, ont donc bien la même signification que les portions parallèles qui constituent les chromosomes *a*, FIG. 16/bis, et *b*, FIG. 18, et représentent, par conséquent, de même que ces dernières, les deux chromosomes-filles.

Nous croyons que FARMER, de même que DIXON, n'a pas tenu suffisamment compte de l'entrelacement des chromosomes. Ses figures, trop schématiques, peut-être, ne le représentent pas assez clairement. Cette disposition, comme nous l'avons dit, amène souvent les extrémités périphériques des chromosomes-filles à se trouver toutes deux dans le plan équatorial. De

plus, ces extrémités divergent parfois considérablement l'une de l'autre. Il en résulte que les chromosomes présentent l'aspect d'un V, *placé dans le plan équatorial*. Et, à première vue, on croirait avoir affaire à un chromosome plié en deux et fixé au fuseau par son point de courbure.

Les figures qu'on observe à ce stade peuvent aussi démontrer l'*absence de la courbure, telle que l'entend MOTTIER*. Même, les figures que donne cet auteur semblent condamner sa manière de voir touchant la valeur de la première cinèse. Si nous nous arrêtons encore un instant à la discussion de l'opinion de MOTTIER, c'est que notre intention, comme nous l'avons dit, est de suivre pas à pas les observations de nos devanciers pour les contrôler minutieusement.

1° Le second argument que nous venons de produire contre l'opinion de FARMER exclut aussi celle de MOTTIER. En effet, d'après cet observateur aussi, les deux bouts libres qu'on observe à l'extrémité périphérique de la plupart des chromosomes devraient représenter les branches des U, dus à un repliement, c'est-à-dire devraient correspondre aux deux moitiés qui, dans les chromosomes *a*, FIG. 16/*bis*, et *b*, FIG. 18, sont situées à droite et à gauche des faisceaux fusoriaux. Le même argument s'applique donc ici.

2° Les figures que MOTTIER produit lui-même semblent, disons-nous, contredire son interprétation de la signification de la première cinèse. S'il était vrai, en effet, que les chromosomes, pliés en deux, se fixent au fuseau par leur point de courbure, il faudrait conclure des dessins de l'auteur, *que la première cinèse sépare deux moitiés transversales des chromosomes*.

Considérons d'abord la forme sous laquelle il représente tous les chromosomes, au moment de leur insertion au fuseau, sa fig. 13. Les deux moitiés entrelacées qui constituent chaque chromosome sont distinctes et séparées *aux deux bouts du chromosome*. Chacune d'elles est insérée, de son côté, à un demi-faisceau, chacune d'elles est orientée par conséquent vers un pôle différent, et ce sont évidemment, *d'après la figure*, ces deux moitiés qui vont se séparer l'une de l'autre pour se rendre aux deux pôles opposés. Ainsi, d'après ce dessin, *s'il existait une courbure*, il faudrait admettre une segmentation du chromosome au point de courbure, et admettre ensuite que *la première cinèse sépare deux moitiés transversales d'un chromosome primitif*.

3° La même remarque s'applique aux dessins où MOTTIER représente les chromosomes après leur arrangement définitif en couronne équatoriale. Remarquons que sa fig. 25, *b* à *g*, représente, d'après lui, les

formes que l'on rencontre le plus fréquemment à ce stade du développement. Or, aucune d'elles ne nous semble correspondre à l'interprétation de l'auteur. D'abord, les chromosomes *c*, *d*, *e*, n'ont, de l'aveu de MOTTIER, subi aucun repliement sur eux-mêmes. Pour les formes *f* et *g*, qu'on rencontre très souvent, l'auteur admet une courbure. Seulement, tandis que, d'après son interprétation, les chromosomes se fixent régulièrement au fuseau par leur point de courbure, ceux-ci au contraire tournent leur courbure vers la périphérie de la figure. MOTTIER exprime avec hésitation l'avis que ces chromosomes se sont peut-être brisés en leur point de courbure et qu'ils ont fusionné leurs extrémités périphériques, de façon à intervertir les apparences. En tous cas, à en juger d'après le dessin, les deux portions qui vont se séparer vers les pôles sont ici encore, *s'il y a une courbure, deux moitiés transversales*.

Reste le chromosome *b*. Mais lui aussi est fixé au fuseau comme ceux que nous avons étudiés sous le 2<sup>o</sup>.

Aucune de ces formes de chromosomes ne peut donc établir l'opinion de MOTTIER; elles la contredisent, au contraire, pour ce qui regarde la valeur de la première cinèse. Nous verrons bientôt qu'elles ne s'allient pas à son interprétation de la production des V, durant l'ascension polaire.

#### COURONNE ÉQUATORIALE ET SÉPARATION DES CHROMOSOMES-FILLES.

Nous allons décrire maintenant les phénomènes dont les chromosomes sont le siège, après qu'ils se sont rangés côte à côte en une couronne équatoriale, phénomènes qui aboutissent à la séparation des chromosomes-filles vers les pôles. Mais nous croyons utile d'intervertir encore une fois dans notre description l'ordre des faits. Nous parlerons d'abord de la forme que possèdent les chromosomes-filles au moment où ils quittent le plan de l'équateur.

Nous savons que BELAJEFF signala le premier la forme en V et les formes analogues des chromosomes-filles à ce stade. Ces formes ont été retrouvées par tous les observateurs. Nous voulons seulement insister ici sur un point : c'est que, *avant de quitter le plan de l'équateur, tous les chromosomes-filles, sans exception, possèdent cette forme de V*. Nous n'avons jamais rencontré de chromosomes-filles qui se comportassent d'une autre façon. Ce fait est capital pour la discussion des différentes interprétations.

La diversité dans le point d'insertion des chromosomes entraîne nécessairement des variétés dans l'aspect des chromosomes-filles, au moment où ils se séparent vers les pôles. Considérons d'abord le cas le plus fréquent, celui des chromosomes insérés au fuseau par une extrémité. Nous verrons

ensuite la façon de se comporter des chromosomes insérés à une certaine distance de cette extrémité.

Les chromosomes attachés par un bout présentent d'abord un aspect un peu différent chez le *Lilium Martagon* et chez le *Lilium speciosum*. Dans celui-ci, les deux chromosomes-filles, dès qu'il se fixent au fuseau, s'écartent l'un de l'autre à leur extrémité centrale et tout le chromosome prend la forme représentée FIG. 16, qui correspond à la forme en T de FARMER (1895). Chaque chromosome fille, en effet, possède une portion couchée sur le fuseau et une autre perpendiculaire à l'axe de la figure. Les deux portions couchées sur le fuseau, dirigées vers les pôles opposés, constituent la barre horizontale du T, et les deux parties accolées, orientées perpendiculairement au fuseau, forment la barre verticale. Seulement, à cause de la fusion plus ou moins accentuée des deux chromosomes-filles, on ne peut pas suivre ceux-ci dans la barre verticale du T; on les discerne seulement à l'extrémité périphérique de cette barre, où ils apparaissent sous la forme de deux lobes plus ou moins prononcés.

Dans le *L. Martagon*, la barre horizontale du T, formée des portions des chromosomes-filles écartées vers les pôles, est d'abord beaucoup moins développée et n'apparaît que plus tard, lorsque les phénomènes que nous allons décrire commencent à se produire.

Après être demeurés assez longtemps disposés de la façon que nous venons d'indiquer, les chromosomes-filles se séparent définitivement vers les pôles opposés. C'est à ce moment qu'ils prennent la forme caractéristique en V, dont nous avons parlé tout à l'heure, et dont nous allons rechercher la genèse.

Nous n'avons pas rencontré, dans nos préparations du *L. Martagon*, par suite du petit nombre de fleurs dont nous disposions, de figures bien claires de ce stade. Mais la fig. 14 de MOTTIER correspond tout à fait à ce que nous avons vu chez le *L. speciosum*, FIG. 17, et que nous allons décrire.

Le premier phénomène qui se produit est l'apparition d'une double tête à l'extrémité périphérique de chaque chromosome-fille. Le chromosome, quand il est vu de face, présente à son extrémité périphérique quatre lobes disposés en un quadrilatère et appartenant deux par deux à chacun des deux chromosomes-filles, FIG. 17. Bientôt, on voit chacun de ces derniers divisé dans sa longueur par une fente qui prolonge la ligne de séparation des deux têtes périphériques. Cette fente n'entame pas cependant, pour le

moment, les chromosomes-filles dans toute leur longueur; elle laisse intacte l'extrémité tournée vers les pôles.

Les deux moitiés ainsi produites dans chaque chromosome-fille s'écartent plus ou moins l'une de l'autre, tout en restant unies à l'extrémité polaire qui demeure encore indivise. Il en résulte que chaque chromosome-fille prend la forme d'un V, avec l'angle tourné vers les pôles. L'aspect de ces V varie d'espèce à espèce, suivant les divers degrés d'écartement des deux branches. Dans le *L. speciosum*, ces dernières s'écartent très peu; aussi les V sont-ils presque fermés, FIG. 20. Les V sont plus ouverts dans le *L. croceum*, FIG. 21, et surtout dans le *L. Martagon*, FIG. 22.

Il résulte de cette description que les chromosomes-filles subissent, tant qu'ils sont encore rangés à l'équateur, *une division longitudinale incomplète, et que c'est par ce moyen qu'ils acquièrent la forme de V.*

Nous savons d'ailleurs que cette division s'était déjà indiquée à un stade antérieur de l'évolution des chromosomes. Elle était demeurée alors à l'état d'ébauche, et s'était ensuite oblitérée par le rapprochement intime des chromosomes-filles. Elle se parfait maintenant, au moment où ceux-ci se séparent vers les pôles.

Cette seconde division longitudinale est-elle générale pour tous les chromosomes insérés par une extrémité? Ne pourrait-il pas se faire que certains chromosomes-filles, dans le cas d'une pareille insertion, doivent leur forme en V à un recourbement qu'ils subiraient durant le retour polaire? Ce que nous avons dit au commencement de ce paragraphe, p. 261, montre clairement que cette dernière hypothèse ne se réalise jamais. Nous avons vu, en effet, que *tous* les chromosomes-filles présentent déjà cette forme avant d'être séparés entièrement les uns des autres, et que jamais aucun d'eux ne quitte l'équateur, sans l'avoir acquise. Ce n'est donc que par une division longitudinale que tous les chromosomes-filles peuvent acquérir cette forme.

La suite des phénomènes nous montrera l'importance et le rôle de cette seconde division longitudinale, et confirmera notre interprétation.

Telle est la manière dont se séparent les chromosomes-filles dans les chromosomes fixés par une extrémité. Mais dans le cas des chromosomes fixés, FIG. 18, *b* et FIG. 16/*bis*, *a*, à une certaine distance de leur extrémité, les choses paraissent, à première vue, se passer tout autrement et appeler une interprétation bien différente et beaucoup moins complexe. Il semblerait, en effet, que, dans ce cas, les chromosomes ne subissent pas de nouvelle division longitudinale. La forme en V des chromosomes-filles résulterait

tout naturellement de leur position sur le fuseau et se produirait nécessairement lors du retour vers les pôles.

Nous pensons cependant que ces chromosomes se comportent de la même façon que les autres, et que les chromosomes-filles subissent, ici aussi, une seconde division longitudinale.

Les chromosomes que nous considérons maintenant constituent, à première vue, une grave objection à l'interprétation que nous avons donnée des chromosomes fixés par un bout, et semblent, d'autre part, un solide appui pour les opinions qui cherchent dans un repliement des chromosomes l'origine des V de la couronne polaire. Nous devons donc nous arrêter à les analyser en détail.

L'interprétation que nous proposons nous semble expliquer naturellement certaines formes de chromosomes que l'on rencontre durant le retour polaire. On voit souvent, à ce moment, l'apparence suivante. Deux chromosomes-filles correspondants, c'est-à-dire situés l'un en regard de l'autre, l'un au-dessus, l'autre en dessous de l'équateur, dérivés par conséquent du même chromosome-mère, présentent la forme d'un V à trois branches, FIG. 22, *a* et *b*, et FIG. 23, *a* et *b*. A la pointe du V, à l'endroit où il est attaché au faisceau fusorial, s'insère une troisième branche en continuité avec la pointe du V, et constituant, pour ainsi dire, une *queue* du V. Cette branche est d'une longueur assez variable; quelquefois, elle est aussi longue que les branches elles-mêmes du V; en tous cas, elle a la même dimension dans les deux V correspondants.

Le plus souvent, cette troisième branche n'est pas simple, *elle est elle-même dédoublée* et possède la forme d'un V inséré par son angle au faisceau fusorial.

Le chromosome apparaît donc constitué de deux V, souvent de dimension différente, accolés par leur pointe et rabattus l'un sur l'autre, FIG. 19, *c*.

D'où proviennent ces deux V? Il faut d'abord écarter une hypothèse qui se présente tout de suite à l'esprit et qui les considérerait comme deux chromosomes différents, fixés au même faisceau fusorial. En effet, on suit très facilement et très nettement la continuité de ces deux V l'un avec l'autre. Les deux branches du petit V ne sont que la continuation des deux branches du grand.

Deuxièmement, on ne peut pas attribuer cette forme à un recourbement qu'auraient subi les chromosomes-filles durant leur marche vers les pôles. Nous avons retrouvé de pareilles formes, *dès la séparation des chromosomes-filles à l'équateur*, FIG. 19, *b*.

Il ne reste plus qu'une troisième hypothèse, et elle nous semble s'accorder à merveille avec tous les faits, celle d'attribuer la production de ces formes à la division longitudinale des chromosomes-filles dans le cas de chromosomes fixés en leur milieu ou en un point voisin de leur milieu. Supposons, en effet, que les chromosomes-filles de la FIG. 18, *b*, se retirent vers les pôles. Chacun d'eux prendra nécessairement la forme d'un V, à bras inégaux. Supposons qu'une division longitudinale se produise dans un semblable chromosome-fille : si cette division n'entame que le bras le plus long, il en résultera un V à trois branches ; mais si le bras le plus court se divise à son tour, il prendra lui aussi la forme d'un V, et le chromosome-fille tout entier acquerra l'aspect que nous avons décrit.

C'est ainsi, croyons-nous, que les choses se passent. Cette hypothèse, outre qu'elle semble, comme nous venons de le dire, la seule admissible, relie parfaitement entre elles les diverses apparences et établit l'unité dans le mode de se comporter de tous les chromosomes. C'est ce que nous allons montrer maintenant.

D'abord, nous avons pu suivre, pour ainsi dire, l'histoire des chromosomes fixés en leur milieu. Il suffit de comparer les chromosomes *b* et *c*, FIG. 19, avec la reproduction de chromosomes ainsi fixés, FIG. 19, *a*, pour se convaincre que les premiers marquent un stade plus avancé de l'évolution de ces derniers. Or, il est bien évident que les chromosomes-filles de la FIG. 19, *a* ont été amenés à la forme de la FIG. 19, *b* et *c*, grâce à une division longitudinale qu'ils ont subie à l'équateur.

De plus, nous avons rencontré, assez rarement, il est vrai, une apparence qui ne peut s'expliquer que dans notre manière de voir. Nous avons représenté, FIG. 19, *d*, deux chromosomes-filles correspondants, dans le *L. Martagon*. Ce sont là certainement deux chromosomes-filles, dérivés du même chromosome-mère, et cheminant, chacun de leur côté, vers les pôles. Or, ils se montrent tous deux constitués de deux portions entrelacées. Cette forme ne peut être que le résultat d'une division longitudinale de ces chromosomes-filles. Seulement, les deux moitiés, au lieu de s'écarter de manière à prendre la forme de V, sont demeurées unies et entrelacées.

Nous avons montré tantôt qu'on ne peut pas attribuer la production de ces - *queues* - à un recourbement subi par les chromosomes durant leur marche vers les pôles. Voici d'autres raisons qui confirment cette manière de voir.

D'abord, rappelons-nous que si les chromosomes qui ne se fixent pas

par une extrémité, peuvent s'attacher en un point très variable de leur longueur, de même les queues des V offrent, elles aussi, des dimensions variables. Les différences dans la grandeur des queues trouveraient une cause toute naturelle dans la diversité du point d'insertion.

Ensuite, notons que les V à queue ne sont jamais nombreux. On en trouve deux ou trois dans une même cellule. Or, il en est absolument de même pour les chromosomes fixés en leur milieu; on n'en rencontre non plus que deux ou trois dans une même couronne équatoriale. Cette coïncidence s'explique encore tout naturellement, en admettant que les queues proviennent du fait de l'insertion plus ou moins médiane du chromosome.

Enfin, nous avons représenté, FIG. 26, une couronne polaire qui constitue un nouvel argument pour exclure l'hypothèse, que nous avons déjà écartée, d'une réunion accidentelle de deux chromosomes. Cette couronne polaire est vue de l'intérieur de la cellule. La plupart des chromosomes ont été coupés près de leur extrémité polaire, c'est-à-dire près de l'angle du V. Chacun d'eux est représenté par deux boules correspondant à la section des deux branches du V. Mais certains d'entre eux, au lieu de ne montrer que deux boules, en montrent quatre, reliées entre elles. Les chromosomes dont il s'agit devaient donc être formés de deux V opposés par leur angle, mais rabattus l'un sur l'autre. Or, ce phénomène ne peut pas s'interpréter par la réunion accidentelle de deux chromosomes distincts. En effet, dans tous les cas où nous avons observé un tel groupe de quatre boules, nous avons pu compter facilement les onze groupes de boules correspondant aux autres chromosomes.

De tout ce que nous venons de dire, il résulte que les formes dont nous parlons ne sont dues ni à un recourbement, ni à l'union fortuite de deux chromosomes. Elles ne peuvent s'expliquer que par la division longitudinale des chromosomes-filles insérés en un point voisin de leur milieu.

Nous sommes ainsi autorisé à conclure que tous les chromosomes-filles, quel que soit leur point d'insertion, se divisent longitudinalement à l'équateur.

Les phénomènes que nous venons de décrire constituent une étape fondamentale dans le développement des cellules-mères. Il est nécessaire de de nous y arrêter encore un instant, pour comparer nos observations avec celles de nos devanciers.



Nous avons déjà montré que les chromosomes n'ont pas la signification que leur attribue BELAJEFF. Nous allons voir ce qu'il faut penser, d'après notre description, de la façon dont il explique la séparation des chromosomes-filles. Cet auteur retrouve dans ceux-ci les mêmes formes en V, Y, X, qu'il décrit dans les chromosomes-mères, et il les explique, nous l'avons déjà dit, par le dédoublement de ces derniers. Or :

1° Cette explication suppose, et BELAJEFF l'admet ainsi, que les deux branches des V, Y, X, sont placées au fuseau de façon à se trouver toutes deux dans le plan de l'équateur. Nous avons vu qu'elles sont superposées dans le plan axial et qu'elles sont orientées vers les deux pôles opposés.

2° Quant à la diversité de formes que l'on observe dans les chromosomes-filles, nous sommes heureux d'être d'accord pour le fait avec BELAJEFF. Mais nous avons vu qu'elles s'expliquent d'une façon toute différente de celle qui est admise par ce savant. Les Y ne sont autres que des V avec une queue non encore divisée, et les X, des V avec une queue dédoublée.

DIXON explique aussi la forme en V des chromosomes-filles par une division que subirait à l'équateur les chromosomes doubles qui proviennent de l'accolement de deux tronçons du peloton. Cette division serait, d'après l'auteur, orientée dans le plan équatorial. Cette opinion de DIXON tient à ce qu'il admet, lui aussi, que les chromosomes s'insèrent au fuseau en plaçant leurs deux portions parallèlement dans le plan de l'équateur. Nous avons réfuté, en son lieu, cette dernière opinion de DIXON. Son interprétation de la division équatoriale des chromosomes est donc exclue par le fait même.

FARMER en 1895 et STRASBURGER, la même année, avaient déjà décrit une double division longitudinale. Nos observations concordent avec celles de ces deux auteurs, à part un détail de la description de STRASBURGER. Celui-ci, en effet, admettait que la seconde division longitudinale débute dans la portion du chromosome attachée au fuseau. Nous avons vu qu'elle se manifeste d'abord à la portion périphérique des chromosomes.

FARMER, dans le second mémoire qu'il publie en cette même année 1895, admet que les chromosomes qui sont demeurés droits, acquièrent la forme de V en retournant vers les pôles. Nous avons déjà dit que cette explication ne concorde pas avec les faits. Cette forme existe, en effet, dès la séparation des chromosomes-filles à l'équateur.

La même raison condamne l'interprétation de MISS SARGANT qui attribue, elle aussi, la forme de V à un recourbement subi par les chromosomes-filles durant leur marche vers les pôles. D'ailleurs, MISS SARGANT représente elle-même les chromosomes-filles en forme de V à l'équateur.

Nous avons vu précédemment que les figures de MOTTIER n'appuient pas son interprétation de la valeur de la première cinèse. Si on admet, en effet, comme cet auteur, un repliement des chromosomes, il faudrait conclure de ses dessins qu'il se fait une rupture au point de courbure et que la première cinèse sépare deux moitiés transversales des chromosomes. C'est ce qui fait aussi que ces figures ne s'allient pas à son interprétation de la production des formes en V. En représentant cette rupture des chromosomes au point où ils se replieraient sur eux-mêmes, elles empêchent de considérer ce repliement comme l'origine des V.

Le même auteur explique comme MISS SARGANT, l'origine des V, dans le cas de chromosomes demeurés droits, comme en *c*, *d*, *e*, de sa fig. 25. La remarque que nous venons de faire au sujet de l'opinion de SARGANT, réfute aussi l'interprétation de MOTTIER. D'ailleurs cet auteur ne dit pas avoir rencontré des exemples de séparation des chromosomes-filles, où ceux-ci n'auraient pas la forme de V dès leur départ de l'équateur.

Quant aux chromosomes tels que ceux de notre FIG. 18, *e*, *f*, correspondant à la fig. 25, *f*, *g*, de MOTTIER, cet observateur avoue ne pas bien s'expliquer comment ils donnent naissance à des V. Peut-être, dit-il, ces chromosomes produisent-ils des V avec l'angle tourné vers l'équateur et non vers les pôles. Mais d'abord, MOTTIER lui-même n'a jamais rencontré de pareilles formes. Ensuite, la production de V orientés de cette façon, aux dépens de semblables chromosomes serait impossible. Il faudrait, en effet, pour réaliser cette forme que les deux extrémités libres du chromosome fussent attachées l'une et l'autre à chaque demi-faisceau fusorial. De cette façon seulement, ces chromosomes pourraient produire, en se dédoublant, des V-filles, orientés de la façon indiquée par MOTTIER.

Dans notre interprétation, au contraire, nous l'avons déjà vu, de semblables images n'offrent aucune difficulté. Elles résultent d'une fusion plus ou moins accentuée des chromosomes-filles à leur extrémité périphérique, et cette fusion temporaire n'exerce aucune influence sur le développement ultérieur.

Ce n'est pas sans raison que nous nous arrêtons assez longtemps à ces remarques critiques. Elles apportent, en effet, un nouvel appui à notre interprétation, la seule qui rende compte sans difficulté et sans artifice de tous les phénomènes, en les rattachant étroitement et naturellement l'un à l'autre. Cette interprétation concorde avec celle que GUIGNARD a proposée récemment dans sa note sur le *Naias major*.

Nous aurons l'occasion, en poursuivant notre description, de faire ressortir de nouvelles confirmations de notre manière de voir.

RETOUR DES CHROMOSOMES-FILLES VERS LES PÔLES ET RECONSTITUTION DES NOYAUX.

Nous avons déjà eu l'occasion de parler de la forme de certains chromosomes-filles à ce stade, lorsque nous avons recherché la façon de se comporter des chromosomes qui sont fixés en leur milieu ou en un point voisin. Nous avons vu que parfois, dans ce cas, la seconde division longitudinale s'achève entièrement, de façon à produire deux extrémités libres à chaque bout des chromosomes-filles. C'est ainsi que nous avons expliqué l'origine de ces formes singulières qui semblent constituées de deux V accolés par leur angle et rabattus l'un sur l'autre.

Mais nous n'avons pas insisté alors sur ce détail important. Nous nous réservions d'y revenir plus tard. Beaucoup de chromosomes en effet, sont le siège, durant le retour polaire, d'un semblable phénomène. La seconde division longitudinale, demeurée inachevée dans les chromosomes encore rangés à l'équateur, se poursuit souvent à ce stade par la rupture des V à leur angle, FIG. 23 et 24. Ce dédoublement n'est pas toujours très nettement marqué. Souvent, il se manifeste seulement par la présence, à l'angle du V, de deux têtes jumelles, correspondant aux deux branches; celles-ci demeurent si intimement accolées à leur point de réunion, qu'il est impossible d'y découvrir une fente. Néanmoins, la présence de ces deux têtes distinctes est bien l'indice de l'achèvement de la division longitudinale. On rencontre, en effet, beaucoup de chromosomes-filles où ce dernier phénomène est évident et où les deux branches du V, bien qu'encore accolées, se montrent nettement individualisées, FIG. 23 et 24, *a* et *b*.

Ce processus se manifeste surtout durant la marche des chromosomes-filles vers les pôles. Parfois, cependant, les premiers indices s'en révèlent déjà dans la couronne équatoriale par la présence de deux lobes peu accentués à l'angle des V.

Ce phénomène a été plusieurs fois observé. Mais les auteurs qui le décrivent lui donnent différentes significations, en rapport avec l'idée diverse qu'ils se font de tout le processus des cinèses polliniques.

DIXON pense que cette rupture des V à leur angle restitue tout simplement et rend à la liberté les deux portions transversales du peloton, qui s'étaient unies et entrelacées pour constituer les chromosomes. D'après lui, d'ailleurs, ce phénomène n'aurait aucune influence sur le développement ultérieur des cellules-mères.

Dans sa description, M<sup>lle</sup> SARGANT ne fait aucune mention de ce détail, mais ses dessins nous paraissent le représenter clairement.

ISHIKAWA figure et décrit cette rupture des V dans l'*Allium*. Il la considère comme une division *transversale*, destinée à préparer les chromosomes-filles de la seconde cinèse.

De ce que nous avons décrit précédemment, il suit clairement que le phénomène dont nous nous occupons n'a pas le sens que lui attribue DIXON et qu'on ne peut pas non plus l'interpréter dans les lys de la façon dont ISHIKAWA l'explique dans l'*Allium*.

Ce n'est, comme nous venons de le dire, que l'achèvement de la seconde division *longitudinale* des chromosomes. L'importance de ce phénomène est très grande, mais nous ne pourrons la mettre en pleine lumière que lorsque nous décrirons la seconde cinèse. Il constitue pour ainsi dire, le trait d'union entre la première cinèse et la seconde qui se prépare dès maintenant; car cette rupture des V à leur angle n'est que la production anticipée des chromosomes-filles de la seconde division.

Arrivés aux pôles, les chromosomes-filles se raccourcissent un peu, et leurs branches deviennent plus épaisses. Comment le noyau se reconstitue-t-il aux dépens de ces éléments? D'abord, la fente qui était apparue à l'angle de beaucoup de V, durant le retour polaire, disparaît. Ensuite les V se détendent de façon à prendre la forme d'un arc de cercle. Nous avons représenté une couronne polaire du *L. Martagon*, où ce phénomène apparaît clairement. STRASBURGER et MOTTIER, dans leur note la plus récente, figurent aussi cette étape. Mais ils ajoutent que ces arcs de cercle se fusionnent bout à bout pour constituer un peloton. Nous ne pensons pas que les choses se passent de cette façon, du moins dans le *L. speciosum*, où nous avons surtout étudié ce stade. Il se peut que, parfois, certains chromosomes s'accolent de manière à former pour ainsi dire un tronçon de peloton. Mais ils ne se fusionnent pas tous entre eux, plusieurs gardent une complète indépendance; et ce fait nous autorise à dire que lorsque les chromosomes semblent réunis bout à bout, c'est là une fusion ou un accollement accidentel, qui n'empêche pas les chromosomes de conserver leur individualité. Voici pourquoi nous adoptons cette manière de voir.

Lorsque les chromosomes-filles sont arrivés au pôle, ils se ramassent et se serrent les uns contre les autres. Vu de profil, leur ensemble présente

alors l'aspect représenté FIG. 29. On voit toutes les anses des V groupées étroitement au centre polaire, tandis que leurs branches divergent vers l'équateur. On distingue très nettement encore toutes les extrémités libres. C'est alors qu'apparaît la membrane nucléaire. Elle se forme immédiatement contre cet amas de chromosomes. Elle enserre étroitement du côté polaire les anses de ces derniers et du côté équatorial, leurs extrémités libres, FIG. 30. Jusqu'à ce moment, les éléments nucléiniens ont donc conservé leur indépendance. Ils sont alors très épais. Bientôt ils se détendent, s'allongent et prennent un aspect plus ou moins granuleux. Le noyau paraît alors être rempli par un filament nucléinien continu qui aurait conservé l'orientation des chromosomes eux-mêmes; c'est-à-dire que les anses sont groupées radialement autour du pôle, disposition déjà décrite par STRASBURGER en 1895. Cependant, en y regardant de près, on découvre encore à la périphérie du noyau des extrémités libres, FIG. 28. Et on ne cesse pas d'en voir jusqu'au moment où les chromosomes de la seconde cinèse apparaissent nettement séparés. Il s'ensuit que le peloton des noyaux reconstitués n'est qu'un *pseudo-peloton*. D'ailleurs, l'histoire ultérieure de l'élément nucléinien montre bien que les chromosomes doivent garder leur indépendance dans ces noyaux.

Nous avons cherché à démêler le sort des chromosomes-filles formés de deux V accolés. Ils pourraient en effet se comporter de deux façons. L'un des V pourrait se redresser, de façon à se trouver dans le prolongement de l'autre et à donner à l'ensemble du chromosome la forme d'une croix de St-André. Les deux bras de cette croix, en s'écartant ensuite l'une de l'autre, se disposeraient en V. Ces chromosomes filles seraient ainsi ramenés au type général. Les choses pourraient se passer ainsi, mais elles pourraient aussi se passer de la manière suivante : les deux branches de chacun de ces V se rapprocheraient l'une de l'autre. Il en résulterait un seul V, dont chaque branche serait double. Les deux moitiés longitudinales, au lieu de se séparer comme dans les autres chromosomes, demeureraient donc ici accolées. C'est cette dernière hypothèse qui semble la plus naturelle; elle s'accorde surtout avec la forme de chromosomes-filles que nous avons représentée, FIG. 19, *d*. Nous ne pouvons pas dès maintenant nous prononcer pour l'une ou l'autre de ces deux hypothèses, car nous n'avons pas pu suivre la trace de semblables chromosomes, dans le noyau reconstitué. Mais nous rencontrerons bientôt certains détails qui rendent la seconde hypothèse vraisemblable.

II. *Seconde cinèse.*

Nous l'avons étudiée surtout dans les *L. candidum* et *speciosum*.

Le noyau-fille ne demeure pas longtemps dans le stade où nous venons de l'observer. Les éléments nucléiniens ne tardent pas à se raccourcir et à s'épaissir. *La membrane nucléaire existe encore, lorsqu'on peut déjà voir distinctement tous les chromosomes isolés et indépendants.* Sauf quelques rares exceptions, dont nous parlerons plus tard, ces derniers ont tous *la forme d'un V*. Les branches sont très longues et très ondulées. Mais ce qu'il y a de plus frappant, c'est que, *dès ce moment*, la plupart des *V sont brisés à leur angle*, où ils montrent deux têtes jumelles correspondant aux deux branches.

Nous avons représenté ce stade dans deux figures, FIG. 32, tirée du *L. speciosum* et FIG. 33, tirée du *L. candidum*. Dans cette dernière, la membrane du noyau est encore entièrement conservée. Dans la FIG. 32 elle a déjà disparu en partie, mais est encore intacte sur une portion du pourtour du noyau. La séparation des deux branches à l'angle du *V* est très visible sur la plupart des chromosomes.

Avant de discuter la signification de ces formes, nous achèverons la description de la seconde cinèse.

La FIG. 34 montre l'ébauche du fuseau. A ce moment, les chromosomes s'orientent déjà de façon à tourner leur angle vers le centre de la figure. Lorsque le fuseau est formé, FIG. 36, ils y sont tous attachés par leur angle.

Leur mode d'insertion est très clair, les deux branches sont superposées dans le plan axial. On s'en rend compte facilement en observant les chromosomes vus de profil, FIG. 36. Cette orientation apparaît aussi très clairement dans les couronnes équatoriales vues du pôle, FIG. 35.

Les chromosomes s'insèrent, pour la plupart, par la pointe de leur angle. Quelques-uns, cependant, s'attachent à une certaine distance de cette pointe.

Quant aux portions périphériques des branches, elles divergent irrégulièrement dans divers sens, FIG. 36. Souvent elles sont plus ou moins orientées, l'une vers un pôle, l'autre vers le pôle opposé, mais souvent aussi les deux se dirigent vers un même pôle.

*Les deux branches de chacun de ces V sont les chromosomes-filles de la seconde cinèse.* Ce sont elles qui vont s'écarter l'une de l'autre, et se rendre vers les pôles opposés, pour constituer les noyaux des grains

de pollen. En effet, les extrémités qui touchent au fuseau, ne tardent pas à se séparer. Au fur et à mesure que ces portions centrales remontent vers les pôles, les extrémités périphériques, d'abord divergentes, viennent peu à peu en contact, FIG. 37. Les deux branches sont bientôt entièrement séparées l'une de l'autre, FIG. 38. Chacun des chromosomes-filles a la forme d'un bâtonnet droit présentant à son extrémité polaire un petit recourbement en hameçon. Chez quelques-uns, cette portion repliée atteint une certaine dimension, FIG. 38, *a*, ce qui donne au chromosome l'apparence d'un V à bras inégaux. Ces formes proviennent évidemment de chromosomes fixés à une certaine distance de leur extrémité, comme, par exemple, le chromosome *a*, FIG. 37.

Arrivés aux pôles, ces chromosomes se réunissent et reconstituent le noyau.

Voilà les faits tels que nous les avons observés. Il reste à dégager leur signification précise et à mettre ainsi en lumière la valeur de la seconde cinèse.

A partir du moment où apparaissent les V, dès avant la formation du fuseau, les phénomènes sont très clairs. Nous avons vu que ces V fournissent, en se brisant à leur angle, les chromosomes-filles qui se rendent de part et d'autre aux pôles de la figure. La question qu'il faut donc résoudre pour éclairer la nature de la seconde cinèse, c'est celle qui concerne l'origine de ces V, et la signification par conséquent des deux branches qui les constituent.

Mais ici il importe de ne pas confondre deux questions : l'une qui est de savoir si les chromosomes de la seconde cinèse sont bien les chromosomes-filles de la première et une autre qui concerne l'origine de la forme en V que montrent les chromosomes de la seconde, dès le moment où ils apparaissent nettement isolés. Ces deux questions sont connexes, mais ne se confondent pas, comme nous le verrons bientôt.

La première question trouve sa réponse dans ce que nous avons dit plus haut au sujet de la reconstitution des noyaux de la première cinèse. Nous avons vu que les chromosomes-filles conservent leur indépendance dans le noyau reformé. Les chromosomes de la seconde cinèse sont donc bien les chromosomes-filles de la première.

D'ailleurs, il en serait encore ainsi, semble-t-il, même s'il se reformait dans le noyau un véritable peloton. En effet, le stade de repos, c'est-à-dire le stade où le peloton se détend en un très long et très mince filament sur

lequel se disperse la nucléine et où, par conséquent, les chromosomes, comme tels, disparaissent tout à fait, est supprimé entre la première et la seconde cinèse polliniques. Le peloton, vrai ou simulé, ne subit, comme toute modification, qu'un certain allongement. Les chromosomes-filles qui le constituent sont donc en réalité conservés, ou bien indépendants, ou bien fusionnés bout à bout, et ce sont évidemment eux qui réapparaissent au début de la seconde cinèse. Il n'intervient donc pas dans cette dernière, de formation nouvelle de chromosomes. Les chromosomes-filles de la première cinèse, s'ils s'étaient attachés ensemble, ne font que se détacher et retrouver leur indépendance au début de la seconde.

Quelle que soit donc la manière de se comporter des chromosomes-filles de la première cinèse, pour reconstituer le noyau, ce sont eux qui constituent les chromosomes de la seconde.

Mais ici se pose la deuxième question : par quel mécanisme ces derniers chromosomes ont-ils acquis leur forme en V? Même en admettant la solution que nous venons de donner touchant le premier point, on peut encore imaginer deux hypothèses pour expliquer l'origine de cette forme, et toutes deux ont été proposées. Elle pourrait prendre naissance par la division longitudinale d'un chromosome d'abord simple, suivie de l'écartement, à une extrémité seulement du chromosome, des deux moitiés ainsi produites : c'est l'explication de STRASBURGER et MOTTIER (1897<sub>2</sub>). Ou bien ces V qu'on observe au début de la seconde cinèse, sont simplement les V du retour polaire de la première. Cette forme des chromosomes de la seconde cinèse serait héritée de celle des chromosomes-filles de la première. Cette manière de voir est celle de BELAJEFF, de SARGANT, et de GUIGNARD (1899), et avait souri autrefois à STRASBURGER (1895 et 1897<sub>1</sub>) et à MOTTIER (1897<sub>1</sub>).

Nous allons montrer que cette seconde interprétation est la vraie.

D'abord, nous n'avons, à aucun stade, rencontré une division longitudinale au début de la seconde cinèse. Remarquons que, si une division longitudinale se produit, ce ne peut être, du moins dans les *L. candidum* et *speciosum*, que lorsque le pseudo-peloton existe encore. Nous désignons sous ce nom, comme nous l'avons vu plus haut, cette disposition ramassée de l'élément nucléinien où les chromosomes n'apparaissent pas encore nettement isolés les uns des autres, bien que cependant on retrouve plusieurs extrémités libres. C'est à ce stade, disons-nous, que devrait se produire, dans ces deux espèces, la division longitudinale, si elle existait. En effet, dès que les chromosomes se montrent nettement individualisés, ils pos-



sèdent déjà la forme de V. Si les deux branches des V représentent deux moitiés longitudinales, il faut donc que la division se produise dans le pseudo-peloton et que, à l'instant même, les deux moitiés s'écartent l'une de l'autre à une extrémité. Or, nous n'avons rencontré de division longitudinale ni lorsque le pseudo-peloton est encore long et mince, ni lorsqu'il s'est déjà contracté et épaissi.

Ce n'est là qu'une observation négative; mais elle a sa valeur quand on la rapproche des raisons positives que nous allons donner.

Premièrement, il est facile de se convaincre que les V correspondent *aux anses du pseudo-peloton*, et ne sont pas, par conséquent, le résultat d'une division longitudinale de celui-ci. En effet, les branches de ces V ont absolument le même diamètre que possède, avant l'isolement complet des chromosomes, le pseudo-peloton lui-même. Or, il ne pourrait en être ainsi, si les branches représentaient deux moitiés longitudinales de ce dernier.

Ensuite, notre interprétation, et c'est, à notre avis, son plus ferme appui, relie seule tous les phénomènes par un développement aisé et naturel.

Elle donne d'abord la raison de la ressemblance parfaite entre la forme des chromosomes de la seconde cinèse et celle que possèdent les chromosomes-filles de la première durant le retour polaire.

De plus, seule cette interprétation explique pourquoi les chromosomes-filles de la première cinèse subissent une division longitudinale avant de se séparer. Cette nouvelle division, en effet, serait sans raison d'être si elle ne servait à préparer les chromosomes-filles de la seconde.

Même, dans cette manière de voir, on comprend le but de la particularité que présentent les chromosomes-filles de la première cinèse, et qui consiste dans la rupture des V de leur angle. Cette rupture, en effet, préparerait entièrement les chromosomes-filles de la seconde division.

Notre opinion s'accorde enfin avec ce fait que les noyaux-filles de la première cinèse n'entrent pas dans un stade de repos. Cette particularité, en effet, suppose que la seconde cinèse est déjà préparée au cours de la première.

Si, à tout cela, on joint l'impossibilité de constater une division longitudinale, il en résulte une sérieuse conviction que les V de la seconde division ont hérité leur forme des chromosomes-filles de la première.

Avant d'établir, d'après ces données, la signification et la portée de la seconde cinèse, nous avons à parler de certaines formes de chromosomes qui semblent faire exception à l'interprétation que nous avons déduite des faits. Ces formes, à première vue, paraissent dues à une division longitudi-

nale. On trouve, *parfois*, au stade de la FIG. 32, un chromosome formé de deux moitiés entrelacées, rappelant par conséquent tout à fait l'aspect des chromosomes de la première cinèse. Comment expliquer cette disposition? D'abord, quelques exemples isolés de formes semblables ne peuvent pas prévaloir contre la généralité des cas, où les chromosomes de la seconde cinèse ne subissent, comme nous l'avons démontré, aucune division longitudinale, et il est certain que ces formes elles-mêmes doivent trouver leur explication ailleurs que dans une semblable division. On pourrait supposer d'abord, pour expliquer cette apparence, qu'elle se produit par le rapprochement et l'entrelacement des deux branches de l'un des V. On voit en effet parfois des V, dont les deux branches sont très rapprochées, FIG. 32, *a*. Mais nous croyons trouver dans ce que nous avons dit plus haut, à propos de la première cinèse, une autre explication, toute naturelle, de ces formes. Nous pensons que ces chromosomes formés de deux moitiés entrelacées représentent des chromosomes-filles de la première cinèse, semblables à ceux de nos FIG. 19, *c* et *d*. Ces derniers auraient conservé accolées leurs deux moitiés longitudinales, seraient entrés, ainsi disposés, dans le noyau reconstitué et réapparaîtraient comme tels au début de la seconde division.

Cette explication, on le voit, relie très naturellement la première et la seconde cinèse.

Quoi qu'il en soit, nous le répétons, ces formes isolées ne peuvent amoindrir la valeur de notre interprétation.

Il nous reste à établir la signification de la seconde cinèse. Nous l'avons déjà fait au cours de notre description. Nous la définissons ici en quelques mots.

Nous avons vu que les branches des V qui constituent les chromosomes de la seconde cinèse, sont précisément les chromosomes-filles de cette division : ce sont elles qui se séparent vers les pôles opposés. Nous avons vu, d'autre part, que les V de la seconde cinèse sont bien les V du retour polaire de la première. Ce sont donc les branches de ces derniers qui constituent les chromosomes-filles de la seconde. Or, ces branches doivent leur origine à la seconde division longitudinale qui s'est produite dans les chromosomes à l'équateur de la première figure. La seconde cinèse n'est donc que l'achèvement de la première; elle ne fait que séparer des chromosomes-filles produits antérieurement.

Cette manière de voir, nous le savons, n'est pas partagée par tous les auteurs qui admettent, ou ont admis, pour les V de la seconde cinèse, une origine identique à celle que nous avons établie.

STRASBURGER la proposa en 1895, et GUIGNARD, dans sa note récente, s'y est rallié.

MOTTIER (1897<sub>1</sub>), STRASBURGER (1897<sub>1</sub>) et BELAJEFF (1898) ont émis l'avis, abandonné, il est vrai, peu de temps après, par les deux premiers, que la rupture des V à leur angle posséderait la valeur d'une division transversale. Mais cette opinion est en rapport avec l'interprétation de ces auteurs touchant la forme et la signification des chromosomes de la première cinèse nous avons déjà discuté longuement cette interprétation; nous n'avons donc plus à y revenir.

M<sup>lle</sup> SARGANT décrit les phénomènes d'une façon toute différente. D'après elle, les V se fixeraient au fuseau, de façon à placer leurs deux branches dans le plan équatorial. Puis ils subiraient, dans toute leur étendue, une division longitudinale, amenant la formation de deux V-filles. Cette division serait, d'après l'auteur, l'achèvement de celle qui s'est ébauchée dans les chromosomes-filles de la première cinèse, avant leur maturité. Nous savons que telle n'est pas la marche des phénomènes. Les deux branches des V sont, au fuseau, *superposées dans le plan axial, et ce sont elles qui se séparent vers les pôles opposés*. Ce stade est très clair dans toutes nos préparations, et d'ailleurs tous les auteurs, à part M<sup>lle</sup> SARGANT, le décrivent de la façon dont nous l'avons fait nous-même. Peut-être MISS SARGANT a-t-elle été induite en erreur par la considération de certains chromosomes-filles qui, durant le retour polaire, possèdent plus ou moins la forme de V, comme, par exemple, ceux qui sont représentés en *a*, FIG. 38. Mais nous avons vu que ce cas est rare, et qu'il faut attribuer une pareille forme au fait de l'insertion de certains chromosomes à quelque distance de la pointe du V, FIG. 37, *a*.

DIXON décrit aussi une division longitudinale lors de la seconde cinèse. Mais elle n'apparaîtrait que lorsque les chromosomes sont déjà rangés au fuseau. Nous ferons simplement remarquer que les phénomènes se passent dans les *L. speciosum* et *candidum* d'une façon toute différente de celle que DIXON décrit dans les *L. chalconicum* et *Martagon*. Dans les deux premières espèces, en effet, les chromosomes-filles sont déjà distincts dans les chromosomes, dès avant la disparition de la membrane nucléaire.

STRASBURGER et MOTTIER (1897<sub>2</sub>) sont les seuls auteurs qui admettent une division longitudinale *au début* de la seconde cinèse. D'après leur description, le peloton se divise d'abord dans le sens de sa longueur, et ne se segmente transversalement pour donner naissance aux chromosomes, que

quand le fuseau est déjà ébauché. C'est dans le *L. Martagon* que STRASBURGER et MOTTIER décrivent ces phénomènes. Nous n'avons pas pu, faute de matériel, contrôler leurs observations sur cette même plante. Mais il est certain que leur description ne peut s'appliquer aux *L. speciosum* et *candidum*, comme nous l'avons montré dans ce qui précède. On ne constate dans ces deux espèces aucune division longitudinale, et de plus, les chromosomes sont déjà nettement isolés et possèdent la forme de V, avant la disparition de la membrane nucléaire. C'est ce dernier caractère qui nous fait douter de la rectitude des observations de ces deux auteurs. En effet, aucun observateur n'a signalé d'exemple, dans les *Liliacées*, d'une segmentation transversale du peloton aussi tardive, c'est-à-dire rejetée jusqu'au stade où le fuseau est déjà presque entièrement formé. Nous ajouterons que dans le petit nombre de nos préparations de *L. Martagon*, nous avons vu des noyaux, encore fermés par leur membrane et contenant cependant des chromosomes isolés. Nous en avons représenté un, FIG. 31; on y distingue clairement plusieurs bouts libres. Nous étudierons d'ailleurs ce stade, dès que nous le pourrons, chez le *Lilium Martagon*. La conformité des phénomènes de la première cinèse dans cette plante et dans les autres espèces de lys nous est un garant que la seconde cinèse doit présenter la même concordance.

## CHAPITRE II.

### Nucléoles et centrosomes.

#### I. Nucléoles.

Notre intention n'est pas de suivre les vicissitudes des nucléoles depuis le début de la première cinèse. Nous n'étudierons donc pas le rôle qu'ils jouent, peut-être, dans le phénomène de la synapsis.

Nous ferons seulement ressortir ici quelques points qui nous semblent de nature à jeter un peu de lumière sur la fonction des nucléoles et leurs rapports avec la figure cinétique. Nos observations sur le *L. speciosum* nous ont révélé certains détails très intéressants, dont les uns viennent à l'appui d'observations antérieures, et dont d'autres nous semblent nouveaux.

Nous avons d'abord pu vérifier les relations qui existent entre les nucléoles et le caryoplasme, ou plutôt le reticulum plastinien du noyau.

Lors de la division longitudinale du peloton, FIG. 4, ce reticulum est généralement assez peu fourni. Il est constitué par des filaments très minces, anastomosés entre eux de façon à former de larges mailles. Pendant que s'élaborent les chromosomes, ce caryoplasme augmente considérablement, FIG. 6 et 9; BELAJEFF, en 1894, notait le premier ce phénomène, et observait en même temps que la membrane du noyau existe encore à ce stade. Ce dernier détail est très clair sur nos FIG. 6 et 9. Ce réseau nouvellement formé présente un aspect tout particulier. Il est très irrégulier, et se montre pour ainsi dire constitué par des granules de diverses formes.

Il est évident que cet accroissement de caryoplasme ne peut pas provenir de l'introduction du cytoplasme, comme corps morphologique, dans la cavité du noyau. Celle-ci, en effet, nous venons de le voir, demeure entièrement close par la membrane nucléaire.

STRASBURGER, en 1895, a émis l'hypothèse que ces nouveaux filaments qui apparaissent dans le noyau sont le produit direct de la transformation nucléolaire. Cette hypothèse semblerait justifiée par l'aspect granuleux du caryoplasme et aussi par le fait qu'on lui trouve toujours mélangés des débris nucléolaires plus volumineux, provenant évidemment de la fragmentation d'un gros nucléole, FIG. 9. Cependant nous pensons que le nucléole joue un autre rôle plus important dans l'accroissement du reticulum. Par les substances nucléo-albumineuses qu'il déverse dans le noyau, il met en jeu l'irritabilité du réseau primitif et provoque dans celui-ci un mouvement de pullulation et de multiplication intense.

C'est surtout par leur manière de se comporter durant les deux cinèses que les nucléoles du *L. speciosum* nous ont paru intéressants.

On sait qu'au moment où la membrane du noyau disparaît, le ou les gros nucléoles disparaissent aussi de la plage nucléaire, et qu'en même temps on découvre dans le cytoplasme un certain nombre de petits corpuscules présentant les réactions colorantes des nucléoles. La plupart des auteurs considèrent ces corpuscules comme des fragments nucléolaires. Cette opinion nous semble certaine. En effet, comme nous venons de le dire, ils se colorent absolument de la même façon que les nucléoles eux-mêmes. D'autre part, *il n'en existait pas trace* dans le cytoplasme, avant la disparition du nucléole. Leur origine nucléolaire nous paraît donc hors de doute.

Ils sont très nombreux dans le *L. speciosum*, FIG. 16 et 20. Pendant tout le temps que dure la première cinèse, ils demeurent ainsi éparpillés dans la cellule.

C'est lorsque les chromosomes-filles se retirent vers les pôles que ces corpuscules présentent, dans cette espèce de lys, des phénomènes intéressants. Ces phénomènes sont identiques dans la première et la seconde cinèse. Nous les décrirons donc en même temps pour les deux cinèses.

Lorsque les chromosomes-filles s'approchent du pôle, ils apparaissent comme hérissés de petits corpuscules, FIG. 25 et 39. Ce sont les nucléoles qui se trouvaient dans la région polaire qui se sont ainsi attachés aux flancs des éléments nucléiniens.

Peu de temps après, lorsque les chromosomes se sont raccourcis et intimement rapprochés les uns des autres, ils portent, pour ainsi parler, de gros corpuscules, plus volumineux que ceux qu'ils portaient auparavant et moins nombreux, FIG. 41. Souvent ces gros nucléoles se trouvent fixés aux extrémités équatoriales des chromosomes; parfois même, deux de ces corpuscules sont ainsi attachés, l'un à la suite de l'autre, FIG. 41. Mais souvent aussi ces gros nucléoles sont attachés aux chromosomes sur leurs parties latérales, FIG. 40, et certains chromosomes en portent un fixé à leur extrémité et un autre accolé à leur flanc. Quelle est l'origine de ces gros nucléoles? D'abord il semble certain que plusieurs d'entre eux proviennent de la fusion des petits corpuscules. En effet : 1° au moment où apparaissent ces gros nucléoles, les chromosomes-filles sont devenus plus lisses, c'est-à-dire qu'ils ne portent plus ce grand nombre de petits corpuscules qu'ils portaient auparavant. 2° Nous avons retrouvé, surtout aux couronnes polaires de la seconde cinèse, des *images indubitables de cette fusion*. La FIG. 40 représente un retour polaire où l'on voit très nettement des corpuscules accolés deux à deux.

Plusieurs de ces nucléoles doivent donc certainement leur origine à la fusion des petits corpuscules. C'est d'ailleurs une propriété et une tendance bien connue chez les nucléoles, et mise récemment encore en lumière par M. CARNOY, que celle de se fusionner entre eux.

Mais cette origine est-elle la seule? Nous ne le pensons pas. Nous croyons que certains nucléoles se forment aux dépens des éléments nucléiniens des couronnes polaires. Considérons les nucléoles qui sont attachés à l'extrémité périphérique des chromosomes-filles, FIG. 41. Cette situation des nucléoles ne prouve pas à elle seule qu'ils proviennent des chromosomes. Nous avons vu, en effet, que les nucléoles formés par la fusion des petits corpuscules demeurent attachés aux flancs des éléments nucléiniens; ils pourraient tout aussi bien rester adhérents à l'extrémité de ces derniers. Peut-

être même, plusieurs de ces nucléoles attachés au bout des chromosomes ont-ils pour origine la fusion de petits corpuscules. Mais certains d'entre eux se détachent certainement des chromosomes par un étranglement terminal, FIG. 41, *a*. Car ces nucléoles ne sont pas simplement accolés au chromosome, ils lui sont reliés par un pédicelle largement développé et en continuité avec le chromosome lui-même. Une telle apparence ne s'explique que par un étranglement des branches à leur extrémité.

Reprenons maintenant l'histoire des nucléoles, à partir de la couronne polaire de la première cinèse. Les gros nucléoles qui adhéraient d'abord aux chromosomes s'en détachent bientôt, et forment comme une couronne autour de la masse chromatique. La membrane du noyau apparaît ensuite, enserrant de très près les éléments nucléiniens. Il en résulte *que les nucléoles demeurent en dehors de cette membrane*. De plus, dans le *L. speciosum*, les noyaux reconstitués ne renferment aucun nucléole, FIG. 28.

Pendant ce temps, le nombre des nucléoles a aussi beaucoup diminué dans la zone équatoriale et le volume de ceux qui restent a augmenté. Il est certain, que ces derniers résultent aussi d'une fusion de petits corpuscules. Mais, étant donné le grand nombre de corpuscules au stade de la couronne équatoriale et le nombre restreint de gros nucléoles qui persistent, nous pensons qu'une partie des premiers a disparu en se dissolvant dans le cytoplasme.

Ces gros nucléoles demeurent dans le cytoplasme sans subir de changements jusqu'au début de la seconde cinèse. Lorsque le fuseau commence à se former et que les chromosomes s'orientent de manière à se disposer en couronne équatoriale, le cytoplasme se charge d'un grand nombre de petits corpuscules. Ils ne peuvent avoir qu'une origine, la fragmentation de ces gros nucléoles extra-nucléaires. En effet, nous avons vu que, dans le *L. speciosum*, le noyau reconstitué ne renferme aucun nucléole qui aurait pu donner naissance à ces corpuscules. Pour le reste, ces derniers se comportent comme ceux de la première cinèse; ils demeurent éparpillés dans le protoplasme durant tout le temps que dure la division.

Voyons maintenant le sort des gros nucléoles qui apparaissent à la couronne polaire de la seconde cinèse. Ils se conduisent de la même façon que ceux des couronnes polaires de la première. Ils s'écartent un peu de la masse des chromosomes, autour desquels ils constituent une espèce de couronne, FIG. 42. Lorsque la membrane du noyau se reforme elle laisse en dehors d'elle ces nucléoles, FIG. 43. Ceux-ci persistent quelque temps dans le cytoplasme, pendant que se forme la membrane des quatre cellules polliniques.

Nous les avons retrouvés dans le grain de pollen, déjà mûr, déjà enveloppé de son exine réticulée, FIG. 44; on en voit un et souvent plusieurs. Ces nucléoles se trouvent en des endroits fort variables. Parfois ils sont situés tout à la périphérie de la cellule pollinique; ailleurs ils sont logés dans le voisinage du noyau. Nous en avons même vu parfois deux presque accolés tout près de la membrane nucléaire. Nous avons représenté dans cette même FIG. 44 un aspect qu'ils offrent souvent à ce stade: ils semblent transformés en un certain nombre de petits granules reliés entre eux en une sorte de réseau.

Il n'est pas douteux que ces nucléoles extra-nucléaires du grain de pollen ne soient les nucléoles des couronnes polaires de la seconde cinèse; seulement leur nombre a sensiblement diminué. Nous pensons donc, qu'ici encore, une partie en a disparu en se dissolvant dans le cytoplasme. Nous nous proposons de suivre le sort de ceux qui restent et de rechercher les rapports qu'ils peuvent avoir avec les blépharoblastes qu'on a décrits dans certains anthérozoïdes.

Telle est la façon de se comporter des nucléoles dans le *Lilium speciosum*. Nous ne pouvons faire valoir dès maintenant les conclusions qui se dégagent de ces observations. Leur signification n'apparaîtra que lorsque nous aurons parlé, au paragraphe suivant, de la question des centrosomes.

Nous ferons seulement remarquer ici que ces observations appuient en partie les vues de ZIMMERMANN, mais qu'elles les contredisent aussi sur un point important. Elles s'en rapprochent en ce qu'elles démontrent clairement la production de nucléoles volumineux par la fusion des petits corpuscules provenant de la fragmentation d'un nucléole précédent. Mais, d'autre part, elles démontrent à toute évidence que les nucléoles ainsi formés *ne rentrent pas dans le noyau*. Après chacune des deux cinèses, ils demeurent en dehors de la membrane nucléaire.

## II. Centrosomes.

Nos observations confirment entièrement celles de la plupart des observateurs qui ont écrit sur ce sujet, durant ces dernières années. Malgré nos recherches attentives, nous ne sommes pas parvenu à découvrir trace de centrosomes (1).

(1) Deux travaux, parus à la fin de l'année dernière, s'ajoutent encore à la liste déjà longue des recherches infructueuses de centrosomes dans les végétaux supérieurs. VERNON H. BLACKMAN (On the cytological features of fertilization and related phenomena in *Pinus sylvestris*; Phil. trans. of the Roy. Soc. of London, 1895) écrit: «No centrospheres or centrosomes were visible at any stage



La méthode de coloration d'HEIDENHAIN, que nous avons surtout employée, donne cependant dans les animaux de magnifiques résultats. GUIGNARD recommandait en 1891, pour la recherche des centrosomes et des sphères directrices, la fixation à l'alcool et la coloration à l'hématoxyline, après mordantage par l'alun ammoniacal. Nous avons employé cette méthode de coloration sur nos matériaux fixés à l'alcool chlorhydrique. Mais elle nous a donné les mêmes résultats que la méthode de HEIDENHAIN.

OSTERHOUT (1897) a déjà fait remarquer que le mode de formation du fuseau s'oppose à la théorie de l'existence d'un véritable centrosome dans les végétaux supérieurs. On sait en effet que lorsque le fuseau se forme, les filaments qui sont destinés à le constituer ne convergent pas dès le début, vers deux pôles opposés. Ils sont dirigés irrégulièrement dans tous les sens. GUIGNARD a répondu (1897 et 1898) que le fuseau finit toujours par devenir bipolaire et que le rôle des centrosomes serait de provoquer cette concentration des filaments fusoriaux.

Il est vrai que le mode de formation du fuseau ne prouve pas, à lui seul, l'absence de centrosomes. Mais il nous semble cependant démontrer clairement une chose; c'est qu'il n'existe pas de centrosomes *tels que* GUIGNARD les *décrivait* en 1891. D'après cet auteur, en effet, chaque cellule aurait reçu en héritage un centrosome; celui-ci, au début de chaque cinèse, se serait divisé en deux centrosomes-filles venant se placer à deux pôles opposés pour former les centres d'irradiation des filaments fusoriaux. Il suivrait de cette description que tout fuseau devrait, dès le début, montrer une orientation bien régulière vers deux pôles opposés.

Quoi qu'il en soit, nous n'avons découvert de centrosomes d'aucune sorte dans les cinèses polliniques.

Faut-il admettre pour cette raison qu'il n'existe pas ici d'organites remplissant, bien que d'une façon apparemment toute différente, le rôle joué ailleurs par les centrosomes? Nous ne le pensons pas; car nous croyons trouver dans nos observations sur les nucléoles du *L. speciosum* une confirmation des vues émises par M. CARNOY dans son mémoire sur la fécondation chez l'*Ascaris* (1897), p. 153 et suivantes. Les nombreux corpuscules provenant de la fragmentation du nucléole exercent une influence sur la

of fertilization.» et ANSTRUTHER A. LAWSON: Some observat. on the Developm. of the karyolan. Spindle in the Pollen-Mother-Cells of *Cobaea scandens*; Proc. of the Californ. Acad. of Sciences, Novembre 1898; écrit aussi: «No bodies that could be identified as centrosomes were found in any stage of the process.»

formation de la figure. Voici sur quoi nous nous appuyons. On l'a déjà fait remarquer plusieurs fois, à la première cinèse le nucléole se fragmente en petits corpuscules au moment précis où s'élabore le fuseau. Mais les faits que nous avons observés au début de la seconde cinèse chez le *L. speciosum* nous semblent encore plus démonstratifs, ils prouvent que cette coïncidence n'est pas fortuite. En effet, nous avons vu que les petits corpuscules de la première cinèse se refusionnent de manière à former quelques gros nucléoles. Or ces nucléoles demeurent dans le cytoplasme jusqu'à la seconde cinèse et, au début de celle-ci, précisément au moment où se construit la figure, ils *se fragmentent de nouveau* en de nombreux corpuscules qui s'éparpillent dans le cytoplasme. Ainsi, au début de chaque cinèse, et au moment précis où s'élabore le fuseau, les nucléoles se dissocient en organites plus petits qui se distribuent dans le cytoplasme. Il semble donc évident qu'il y a des rapports intimes entre cette fragmentation des nucléoles et l'édification de la figure. Le mode de formation du fuseau confirme cette manière de voir. Ce seraient les corpuscules nucléolaires qui, en se répandant dans le protoplasme mettraient en jeu, *sur plusieurs points*, son irritabilité; sous cette excitation, il entrerait en mouvement dans plusieurs régions, à la fois pour s'ordonner en fuseau. Nous devons cependant ajouter que nous n'avons jamais remarqué aucune relation de position entre ces corpuscules et les points où convergent les filaments du fuseau qui s'ébauche.

GUIGNARD, en 1891, décrivait aussi, dans les grains de pollen mûrs, des centrosomes entourés d'une *sphère directrice*. Nous n'avons pas non plus retrouvé de semblables formations. Nos observations sur les nucléoles expliquent peut-être la méprise du savant français. Nous avons vu, en effet, que des nucléoles persistent dans le cytoplasme du grain de pollen, et que deux de ces nucléoles sont parfois accolés dans le voisinage du noyau. Cette dernière apparence a pu faire croire à la présence d'un centrosome récemment divisé. Quant à l'aurole que GUIGNARD dessine autour de ses prétendus centrosomes, elle n'existe certainement pas.

## CHAPITRE III.

## Le fuseau.

La constitution et l'origine du fuseau ont fait l'objet de nombreux travaux. Nous ne nous arrêterons pas ici à reprendre par le menu la description des phénomènes. Nous ferons seulement ressortir quelques points importants qui se dégagent de nos observations.

Avant tout, il importe de définir en quelques mots la structure du cytoplasme et du caryoplasme, dans les cellules-mères polliniques.

Le *cytoplasme* offre un exemple magnifique de reticulum plastinien, FIG. 3, 4, etc. Il est constitué par des trabécules très minces et très délicates, s'anastomosant entre elles dans tous les sens. Parfois, surtout au stade de couronne équatoriale, le cytoplasme présente l'apparence d'une structure alvéolaire, FIG. 20. Mais ce n'est là qu'une apparence. En effet :

1° Les alvéoles supposent la présence de membranules limitantes. Or, on constate facilement, en abaissant lentement la vis micrométrique, qu'il n'y a pas de semblables membranules. S'il en existait, on devrait les suivre sans interruption durant ce mouvement du microscope. Il n'en est pas ainsi : en abaissant la vis, on voit les filaments, qui apparaissaient à un niveau donné, disparaître tout à coup et d'autres filaments leur succéder, croisant dans tous les sens la direction des premiers.

2° L'apparence alvéolaire du protoplasme au stade de couronne équatoriale est due aux nombreuses vacuoles qui se sont produites en ce moment. La preuve en est que ces prétendues alvéoles sont limitées par des *cordons*, c'est-à-dire par un lacs de filaments, FIG. 20, 21, etc. En s'établissant dans le cytoplasme, les vacuoles repoussent les unes contre les autres les trabécules du réseau et amènent la formation de ces *cordons*.

Le *noyau* renferme lui aussi un réseau plastinien, découvert par M. CARNOY en 1884. Lorsque la cellule est entièrement au repos, ce reticulum est voilé sous les nombreux replis du filament nucléinien. Mais lorsque le peloton s'est contracté et épaissi, il apparaît très clairement. Il n'est pas, dès le début, aussi fourni ni aussi dense que le reticulum cytoplasmique, et sa densité varie de noyau à noyau. Dans la cellule représentée FIG. 3, on voit un caryoplasme abondant se détendre dans le noyau, au sortir de la synapsis. Dans la cellule de la FIG. 4, au contraire, où la division longitudinale a déjà eu lieu, le réseau du noyau est très peu fourni. Il est constitué de filaments très minces, anastomosés entre eux en larges mailles.

Il est évident que ce réseau constitue un *élément spécial* du noyau. Les auteurs qui décrivent de semblables filaments les représentent comme des débris du substratum de -linine- qui porte les granulations chromatiques. On constate facilement sur la FIG. 4 que cette interprétation est erronée. Le caryoplasme forme un réseau autonome, bien régulier et indépendant du peloton. Ce reticulum, nous le verrons, joue un rôle important dans l'élaboration du fuseau, stade que nous allons maintenant décrire.

Le *cytoplasme*, comme on l'a plusieurs fois observé et décrit, se comporte de plusieurs façons lorsqu'il se met en mouvement pour édifier le fuseau. Souvent, il s'ordonne radialement autour de la membrane du noyau, FIG. 6; souvent aussi, il forme autour de cette dernière une couche feutrée, FIG. 11; parfois, cette couche se trouve située à une certaine distance du noyau, et disposée concentriquement à celui-ci. En tous cas, ce qu'il importe de noter, c'est que ces diverses apparences sont dues uniquement à *une orientation des filaments eux-mêmes du reticulum plasmatique*. Ces derniers sont en continuité parfaite avec ces diverses formations. Il n'y a donc pas à distinguer entre deux espèces de protoplasme, le trophoplasme et le kinoplasme.

Sous quelle influence le protoplasme s'orienté-t-il de cette façon? Dans les divisions où intervient un centrosome, c'est à celui-ci que revient le rôle de provoquer dans le reticulum les irradiations qui aboutissent à la formation du fuseau et des asters. Dans les cinèses polliniques, il n'existe pas de centrosome. Mais nous avons déjà vu que la manière de se comporter des nucléoles indique qu'ils ont une fonction à remplir dans l'élaboration de la figure; ils sont ici, comme le centrosome l'est ailleurs, le *primum morens* de la division. Seulement, au lieu d'agir, de même que le centrosome, à la façon d'un centre d'irradiation, ils agissent d'une manière diffuse par les substances nucléo-albumineuses qu'ils déversent dans le protoplasme à travers la membrane du noyau. Il en résulte que l'orientation provoquée par ces substances, au lieu d'être régulière dès le début, est elle-même éparse et diffuse.

Pendant que ces phénomènes se déroulent dans le cytoplasme, le noyau lui-même est entré en mouvement.

Comme nous l'avons mentionné plus haut, il subit d'abord, sous l'influence des nucléoles, un accroissement considérable. Cet accroissement est surtout marqué dans le *L. speciosum*, FIG. 9 et 10, et dans la *Fritillaria*, FIG. 12. Le noyau que nous avons représenté dans cette dernière figure montre un caryoplasme très fourni et d'une parfaite régularité.

Jusqu'au stade où nous sommes arrivé, la membrane du noyau est demeurée tout à fait intacte, FIG. 6, 9, 12. Mais bientôt elle disparaît graduellement et le cytoplasme se mélange intimement au caryoplasme. Nous avons observé nettement ce phénomène chez le *L. Martagon*. Dans la cellule représentée FIG. 11, la membrane nucléaire est ouverte sur une étendue restreinte. Par cette brèche, les filaments du reticulum cytoplasmique pénètrent dans le noyau et s'anastomosent avec les trabécules caryoplasmiques. La membrane disparaît ensuite de plus en plus, et, sur tout le pourtour du noyau, s'opère une fusion intime entre les deux réseaux plastiniens. Il en résulte un réseau mixte, dans lequel on ne peut plus faire la part des éléments qui appartiennent au noyau et de ceux qui proviennent du protoplasme.

Mais il entre, croyons-nous, dans ce réseau un troisième composant. Certaines images nous autorisent à penser que la membrane y contribue pour une certaine portion. Nous avons vu plusieurs fois la membrane remplacée par un treillis de filaments; c'est-à-dire que, dans certains cas où l'on croit voir encore une portion de la membrane à un niveau donné, on constate, en baissant la vis, que ce que l'on prend pour la coupe optique de la membrane disparaît tout à coup, et n'est autre par conséquent qu'un filament. Mais en même temps que ce filament devient invisible, un autre apparaît qui lui est à peu près parallèle. Et ainsi de suite, en plongeant davantage dans la profondeur de la coupe.

L'orientation de ces filaments concentriquement au noyau montre bien qu'ils proviennent de la dissociation de la membrane en ses éléments. Or, il est certain que ces filaments entrent, pour leur part, dans la constitution du réseau mixte dont nous avons parlé. La membrane apporte donc aussi sa contribution à l'élaboration de ce réseau et, par conséquent, comme nous allons le voir, à l'édification du fuseau.

En même temps que ce reticulum mixte se forme, les filaments qui le constituent s'orientent dans divers sens. Cette orientation se produit ainsi : certaines trabécules se dégagent de leurs anastomoses, deviennent libres et tendent à se disposer suivant des lignes plus ou moins droites. La FIG. 13 montre ce phénomène. Cette figure possède à nos yeux une grande importance; elle nous semble prouver clairement que le fuseau se forme par l'orientation des filaments d'un réseau.

Bientôt, ces filaments se libèrent entièrement de leurs anastomoses latérales et prennent la forme que nous avons représentée FIG. 14. Puis, ils se groupent entre eux de manière à converger vers deux pôles opposés, et le fuseau est constitué.

Les auteurs ont désigné le stade que nous avons représenté dans notre FIG. 14 sous le nom de *fuseau pluripolaire*. Cette dénomination prête à confusion. En effet, au stade de la FIG. 14, le *fuseau* n'existe pas encore. Il n'est là qu'à l'état d'ébauche. Ce que les auteurs considèrent comme un ensemble de plusieurs fuseaux élémentaires n'est qu'une étape dans l'*orientation* des filaments du futur fuseau. Il n'existe donc pas de fuseau pluripolaire.

Nous avons exposé jusque maintenant la genèse du fuseau. Il nous reste à ajouter quelques mots touchant sa constitution.

Nous avons déjà vu, au chapitre premier, lorsque nous avons décrit la fixation des chromosomes au fuseau, la façon dont prennent naissance les *faisceaux* de filaments que BELAJEFF a signalés le premier. Nous voulons seulement ajouter ici une remarque à leur sujet. Certains auteurs les désignent sous le nom de *Mantelspindel*. La description que nous venons de faire de la formation du fuseau et celle que nous avons donnée de la genèse des faisceaux eux-mêmes proscrivent absolument cette dénomination. Ce nom, en effet, pris surtout dans le sens qui lui a été donné par HERMANN, implique pour cette portion du fuseau une origine différente de celle du *Centralspindel*. Or, nous avons vu que le fuseau se forme d'abord tout d'un bloc, par l'orientation des trabécules d'un reticulum mixte, et que ensuite, dans le fuseau ainsi formé, des groupes de filaments se dessinent, qui vont donner les faisceaux fusoriaux. Il n'y a donc pas deux portions réellement différentes dans le fuseau; à plus forte raison n'existe-t-il pas deux fuseaux d'origine différente, emboîtés l'un dans l'autre.

## CONCLUSIONS.

Il ne peut entrer dans le cadre de ce travail d'aborder une discussion approfondie des nombreuses hypothèses émises dans le but d'expliquer la réduction nucléaire et d'en dévoiler les causes et les fins. Nous ne nous occupons que des cinèses polliniques; c'est pourquoi nous nous bornerons à mettre en lumière quelques conclusions qui se dégagent des faits que nous venons de décrire.

Résumons d'abord en quelques points les phénomènes essentiels des cinèses polliniques, constatés avec certitude au cours de notre description.

1° Le peloton se divise d'abord longitudinalement en deux moitiés entrelacées, et ensuite transversalement en 12 chromosomes isolés. Ceux-ci sont donc constitués de deux moitiés longitudinales.

2° Les chromosomes atteignent leur forme définitive, non pas grâce à un repliement sur eux-mêmes, mais en se raccourcissant et en s'épaississant à mesure.

3° Ils ne se courbent pas non plus en se plaçant au fuseau, mais ils s'attachent en un point quelconque de leur longueur, le plus souvent par un de leurs bouts.

4° Les chromosomes s'insèrent au fuseau de manière à superposer les chromosomes-filles dans le plan axial.

5° Ces derniers subissent, avant la dislocation de la couronne équatoriale une nouvelle division longitudinale, déjà ébauchée à un stade antérieur. C'est ce phénomène qui leur donne la forme de V, sous laquelle ils se retirent vers les pôles.

6° Cette seconde division longitudinale s'achève souvent durant le retour polaire.

7° Les chromosomes-filles de la première cinèse conservent leur individualité dans le noyau reconstitué.

8° Ils reparissent avec leur forme caractéristique de V au début de la seconde cinèse.

9° Ces V, sans subir de nouvelle division longitudinale, fournissent, en se brisant à leur angle, les chromosomes-filles de la seconde cinèse.

Tels sont, en résumé, les points principaux que nous avons démontrés.

Il en résulte d'abord que nos observations contredisent absolument l'hypothèse de WEISMANN; il n'intervient en effet ici aucune division transversale.

Il eût été inutile par conséquent de nous arrêter davantage à la discussion de l'opinion de WEISMANN, si HECKER n'avait tenté, à la fin de l'année dernière, un nouvel effort pour l'appliquer aux végétaux (1). Le savant de Fribourg cite plusieurs observations que nous avons eu l'occasion de discuter au cours de notre travail. Nous montrerons que non seulement la plupart ne peuvent pas servir de base à l'interprétation de WEISMANN, mais que plusieurs même, à les prendre telles que les exposent leurs auteurs, contredisent cette hypothèse.

HECKER cite d'abord, pour prouver l'existence d'une division réductionnelle dans les angiospermes, les observations de ISHIKAWA et de BELAJEFF. Nous avons entrepris des recherches sur diverses espèces d'*Allium*; elles ne sont malheureusement pas assez avancées pour pouvoir contrôler la description d'ISHIKAWA. Mais, quant à celle de BELAJEFF, nous croyons avoir montré que ce dernier n'avait pas assez bien établi la valeur des chromosomes de la première cinèse, ce qui constitue le point fondamental de sa théorie. Nous avons vu en détail que l'histoire du développement du peloton jusqu'à la formation des chromosomes définitifs montre clairement que ceux-ci ne résultent pas, comme l'admet BELAJEFF, de l'accollement de deux chromosomes primitifs.

HECKER décrit ensuite la façon de se comporter des éléments *bivalents* qui remontent aux pôles après la première cinèse. Il cite les observations de ISHIKAWA, BELAJEFF, DIXON et SARGANT comme exemples d'un type spécial, dans lequel les éléments bivalents se divisent déjà en leurs composants, durant le retour polaire de la première cinèse.

Remarquons que le professeur de Fribourg, appelle *ici* bivalents des éléments composés de deux chromosomes placés bout à bout, et qui, en se divisant *transversalement*, vont fournir les chromosomes-filles de la seconde cinèse.

Or, pour DIXON et SARGANT, les V du retour polaire de la première cinèse ne sont pas bivalents, dans ce sens. En effet, d'après ces deux auteurs, ce ne sont pas les deux moitiés qui constituent ces éléments qui vont devenir les chromosomes-filles de la seconde cinèse; car celle-ci, d'après leur description, s'accompagne d'une division longitudinale des chromosomes.

Ensuite, et ceci est plus important, il ne suffit pas d'établir que les chromosomes-filles de la première cinèse sont réellement bivalents, pour

(1) HECKER : *Ueber vorbereitende Theilungsvorgänge bei Thieren und Pflanzen*: Separatabd. a. d. Verhandl. der deutsch. zoologisch. Gesellsch., 1898.



en conclure que l'hypothèse de WEISSMANN s'applique ici. Ce qu'il faut rechercher, c'est l'origine de ces chromosomes-filles, *pour en déduire la valeur des éléments qui les constituent*. Nous avons démontré que ces chromosomes-filles sont bivalents, parce que les deux moitiés dont ils sont composés vont se séparer à la seconde cinèse. Mais nous avons vu que ces deux moitiés sont le résultat d'une division *longitudinale*. Cette bivalence est donc l'opposé de celle que veut établir HECKER.

D'après ces remarques, on voit qu'il ne reste d'observations favorables à la division réductionnelle dans les *phanérogames* que celles de ISHIKAWA.

Les cinèses polliniques ne diffèrent donc pas des cinèses végétatives, en ce qui concerne la division des chromosomes. De part et d'autre, cette division est longitudinale.

Mais ces deux ordres de cinèses diffèrent par un caractère fondamental. Dans toute cinèse végétative, on ne rencontre qu'une *seule* division longitudinale, destinée à produire exclusivement les chromosomes-filles de cette cinèse. Il en est tout autrement dans les cinèses polliniques. De même que dans les cinèses sexuelles, la première figure y est caractérisée par la présence de *groupes quaternes*, dont la production exige l'intervention d'une double division avant la dislocation de la première couronne. Chaque chromosome se divise, en effet, en quartiers égaux. Ces groupes, à la dislocation de la première figure, se partagent en deux éléments binaires qui remontent vers les pôles. Ces dyades entrent comme telles dans la seconde figure, où elles ne subissent d'autre modification que leur clivage définitif en éléments simples. Les deux cinèses polliniques sont donc intimement liées. L'une ne va pas sans l'autre. La répartition des éléments nucléiens entre les quatre cellules polliniques est déterminée dès la première figure, par la formation des groupes quaternes. C'est l'existence de ces groupes qui nécessite l'intervention de deux cinèses *consécutives* pour opérer cette répartition. C'est elle aussi qui rend inutile la production d'une division longitudinale au début de la seconde cinèse.



## LISTE DES OUVRAGES CONSULTÉS.

- Belajeff* : Zur Kenntniss der Karyokinese bei den Pflanzen; Flora, Ergänzungsband, 1894.
- id.* : Einige Streitfragen in den Untersuchungen über die Karyokinese; Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XV, Heft 6, 1897.
- id.* : Ueber die Reductionstheilung des Pflanzenkernes; Ber. d. deutsch. botan. Gesell., Bd. XVI, Heft 2, 1898.
- Blackman* : On the Cytological Features of Fertilization and related Phenomena in *Pinus Silvestris*; Phil. Trans. of the Roy. Soc. of London, 1898.
- Calkins (Gary N.)* : Chromatinreduktion and Tetradformation in Pteridophytes; Bull. Torrey Botanical Club, Vol. 24, 1897.
- Carnoy et Lebrun* : La fécondation chez *Ascaris megalcephala*; La Cellule, t. XIII, fasc. 1, 1897.
- Dixon* : On the Chromosomes of *Lilium longiflorum*; Proc. of the Roy. Irish Ac., Vol. 3, 1895-1896.
- Farmer* : Ueber Kerntheilung in *Lilium-Antheren*, besonders in Bezug auf die Centrosomenfrage; Flora, 1895, Heft 1.
- id.* : On the Division of the Chromosomes in the first Mitosis in the Pollen-Mother-Cell of *Lilium*; Journ. of the Roy. Microscop. Soc., 1895.
- Farmer and Moore* : On the essential Similarities existing between the heterotype nuclear Divisions in Animals and Plants; Anatom. Anzeig., Bd. XI, n° 3, 1895.
- Guignard* : Nouvelles études sur la fécondation; Ann. des Sc. natur., Botanique, 1891.
- id.* : Des centrosomes chez les végétaux; Comptes Rendus de l'Ac. des Sc., décembre 1897.
- id.* : Les centres cinétiques chez les végétaux; Ann. des Sc. nat., Botanique, 1898.
- id.* : Sur la formation du pollen et la réduction chromatique dans le *Naias major*; Comptes Rendus de l'Ac. des Sc., janvier 1899.
- Haecker* : Ueber weitere Uebereinstimmungen zwischen den Fortpflanzungsvorgängen der Tiere und Pflanzen; Biolog. Centralbl., Band XVII, Nr. 19 und 20, 1897.

- Haecker* : Ueber vorbereitende Theilungsvorgänge bei Thieren und Pflanzen; Verhandl. der Deutsch. Zoolog. Gesellsch., 1898.
- Ishikawa* : Die Entwicklung der Pollenkörner von *Allium fistulosum*; ein Beitrag zur Chromosomenreduktion im Pflanzenreiche; Journ. of the College of Science, Imper. Univers., Tokio, 1897.
- Lawson (Anstruther, A.)* : Some observations on the Development of the Karyokinetic Spindle in the Pollen-Mother-Cell of *Cobaea Scandens*; Proc. of the California Acad. of Sc., Series III, Botany, Vol. I, n<sup>o</sup> 5. San Francisco, 1898.
- Mottier* : Beiträge zur Kenntniss der Kerntheilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen und Monokotylen. Cytol. Stud. aus dem Bonner botan. Inst.; Jahrb. f. wissensch. Bot., 1897.
- id.* : Ueber die Chromozomenzahl bei der Entwicklung der Pollenkörner von *Allium*; Ber. d. deutsch. botan. Gesell., Bd. XV, 1897.
- Osterhout* : Ueber Entstehung der karyokinetischen Spindel bei *Equisetum*. Cytol. Stud. aus dem Bonner botan. Inst.; Jahrb. f. wiss. Bot., 1897.
- Sargent E.* : Some details of the First Nuclear Division in the Pollen-Mother-Cell of *Lilium Martagon*; Journ. of Roy. Microsc. Soc., 1895.
- id.* : The formation of the Sexual Nuclei in *Lilium Martagon*. II, Spermatogenesis; Annals of Botany, Vol. XI, n<sup>o</sup> XIII, 1897.
- Strasburger* : Die Centrosomen der indirecten Kerntheilung; Archiv. f. mikrosk. Anat., Bd. 23, 1884.
- id.* : Ueber Kern- und Zelltheilung, 1888.
- id.* : Karyokinetische Probleme; Jahrb. f. wiss. Botanik, 1895.
- id.* : Ueber Cytoplasmastrukturen, Kern- und Zelltheilung; Jahrb. f. wiss. Botanik, 1897.
- Strasburger und Mottier* : Ueber den zweiten Theilungsschritt in Pollenmutterzellen; Ber. der deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XV, Heft 6, 1897.

## EXPLICATION DES PLANCHES

Nous avons employé, pour nos figures, l'objectif apochromatique d'ouverture 1,30 de ZEISS et l'oculaire compensateur 8. Tous les dessins ont été pris à la chambre claire. Notre ami, le Dr VAN DEN DRIES, a bien voulu se charger de dessiner nos figures. Nous l'en remercions vivement.

Dans la liste qui suit, *L. M.* désigne *L. Martagon*; *L. S.*, *L. speciosum*; *L. C.*, *L. candidum*; *L. Cr.*, *L. croceum*; *F. I.*, *Fritillaria imperialis*.

### PLANCHE I.

#### *Première cinèse.*

- FIG. 1. *L. M.* Synapsis.  
FIG. 2. *L. S.* Trois stades de la division du peloton.  
FIG. 3. *L. S.* Fin de la synapsis. En *a*, début de la division longitudinale.  
FIG. 4. *L. S.* La division longitudinale est marquée sur toute la longueur du peloton.  
FIG. 5. *L. S.* Segmentation transversale du peloton.  
FIG. 6. *L. S.* Les chromosomes sont sur le point d'atteindre leur forme définitive. Le caryoplasme s'est accru notablement. Cytoplasme orienté radialement autour du noyau.  
FIG. 7 et 8. *L. S.* Stade intermédiaire entre la fig. 5 et la fig. 6.  
FIG. 9. *L. S.* Formes définitives des chromosomes. Caryoplasme granuleux et grossier.  
FIG. 10. *L. S.* Ébauche de la seconde division longitudinale des chromosomes.  
FIG. 11. *L. M.* Formes définitives des chromosomes et début de la fusion du cytoplasme avec le caryoplasme.  
FIG. 12. *F. I.* Chromosomes presque à maturité. Caryoplasme très fourni.  
FIG. 13. *L. M.* Le réseau cyto-caryoplasmique s'ordonne en fuseau.  
FIG. 14. *L. M.* Les filaments fusoriaux se sont rectifiés. Les chromosomes s'attachent aux faisceaux.  
FIG. 15. *L. M.* Couronne équatoriale.  
FIG. 16. *L. S.* Même stade. Cordons cytoplasmiques. Nombreux nucléoles.  
FIG. 16 BIS. *L. S.* Couronne équatoriale, vue du pôle.  
FIG. 17. *L. S.* Chacun des chromosomes-filles se divise en long, à partir de son extrémité périphérique.  
FIG. 18. *L. M.* Différents modes d'insertion des chromosomes.

FIG. 19. *L. S.* Évolution d'un chromosome inséré près de son milieu; *a*, les chromosomes-filles se retirent vers les pôles; *b* et *c*, chaque chromosome-fille se divise en long; *d*, *L. M.*, les deux moitiés longitudinales produites par cette division demeurent entrelacées.

FIG. 20 et 21. Retour des chromosomes-filles dans *L. S.* et *L. cr.* Nombreux nucléoles dans le protoplasme.

FIG. 22. Même stade dans *L. M.* En *a* et *b*, deux chromosomes-filles avec une queue simple.

FIG. 23. *L. S.* En *a* et *b*, chromosomes-filles en forme de V à trois branches. Plusieurs V sont fendus à leur angle.

FIG. 24. *L. M.* *a* et *b*. Rupture des V à leur angle.

FIG. 25. *L. S.* Les chromosomes sont couverts de nucléoles.

FIG. 26. *L. S.* Couronne polaire dont les chromosomes ont été coupés près de leur angle. Au centre, un groupe de quatre boules reliées entre elles.

FIG. 27. *L. M.* Les V se détendent pour reconstituer les noyaux.

FIG. 28. *L. S.* Noyau reconstitué. On distingue des bouts libres. Pas de nucléoles intranucléaires. Plusieurs nucléoles en dehors du noyau.

## PLANCHE II.

### *Première cinèse.*

FIG. 29. *L. S.* Les chromosomes-filles se massent pour reconstituer le noyau. Un nucléole attaché encore au bout d'une branche.

FIG. 30. *L. S.* La membrane nucléaire se forme, enserrant les extrémités des V.

FIG. 31. *L. M.* Noyau peu de temps avant le début de la seconde cinèse. Plusieurs bouts libres

### *Seconde cinèse.*

FIG. 32. *L. S.* Chromosomes en forme de V, brisés à leur angle. Quelques gros nucléoles dans le cytoplasme.

FIG. 33. *L. C.* Chromosomes semblables aux précédents. Membrane intacte.

FIG. 34. *L. C.* Ébauche du fuseau.

FIG. 35 et 36. *L. C.* Couronne équatoriale, vue du pôle et vue de face.

FIG. 37. *L. C.* Séparation des chromosomes-filles.

FIG. 38. *L. S.* Retour des chromosomes-filles vers les pôles.

FIG. 39. *L. S.* Chromosomes-filles hérissés de nucléoles.

FIG. 40. *L. S.* Fusion des nucléoles.

FIG. 41. *L. S.* Gros nucléoles attachés aux extrémités des chromosomes.

FIG. 42. *L. S.* Couronne de nucléoles autour de la masse chromatique.

FIG. 43. *L. S.* La membrane se forme, laissant en dehors du noyau plusieurs nucléoles.

FIG. 44. *L. S.* Grain de pollen, montrant deux nucléoles extranucléaires.

# TABLE DES MATIÈRES

Aperçu historique . . . . .	235
Observations personnelles . . . . .	248
CHAPITRE I. L'ÉLÉMENT NUCLEINEN . . . . .	248
I. <i>Première cincte</i> . . . . .	248
Division longitudinale et segmentation du peloton . . . . .	249
Élaboration de la forme définitive des chromosomes . . . . .	251
Fixation des chromosomes au fuseau . . . . .	256
Couronne équatoriale et séparation des chromosomes-filles . . . . .	291
Retour des chromosomes-filles vers les pôles et reconstitution des noyaux . . . . .	299
II. <i>Seconde cincte</i> . . . . .	272
CHAPITRE II. NUCLÉOLES ET CENTROSOMES . . . . .	278
I. Nucléoles . . . . .	278
II. Centrosomes . . . . .	282
CHAPITRE III. LE FUSEAU . . . . .	285
Conclusions . . . . .	289
Liste des ouvrages consultés . . . . .	293
Explication des planches . . . . .	295





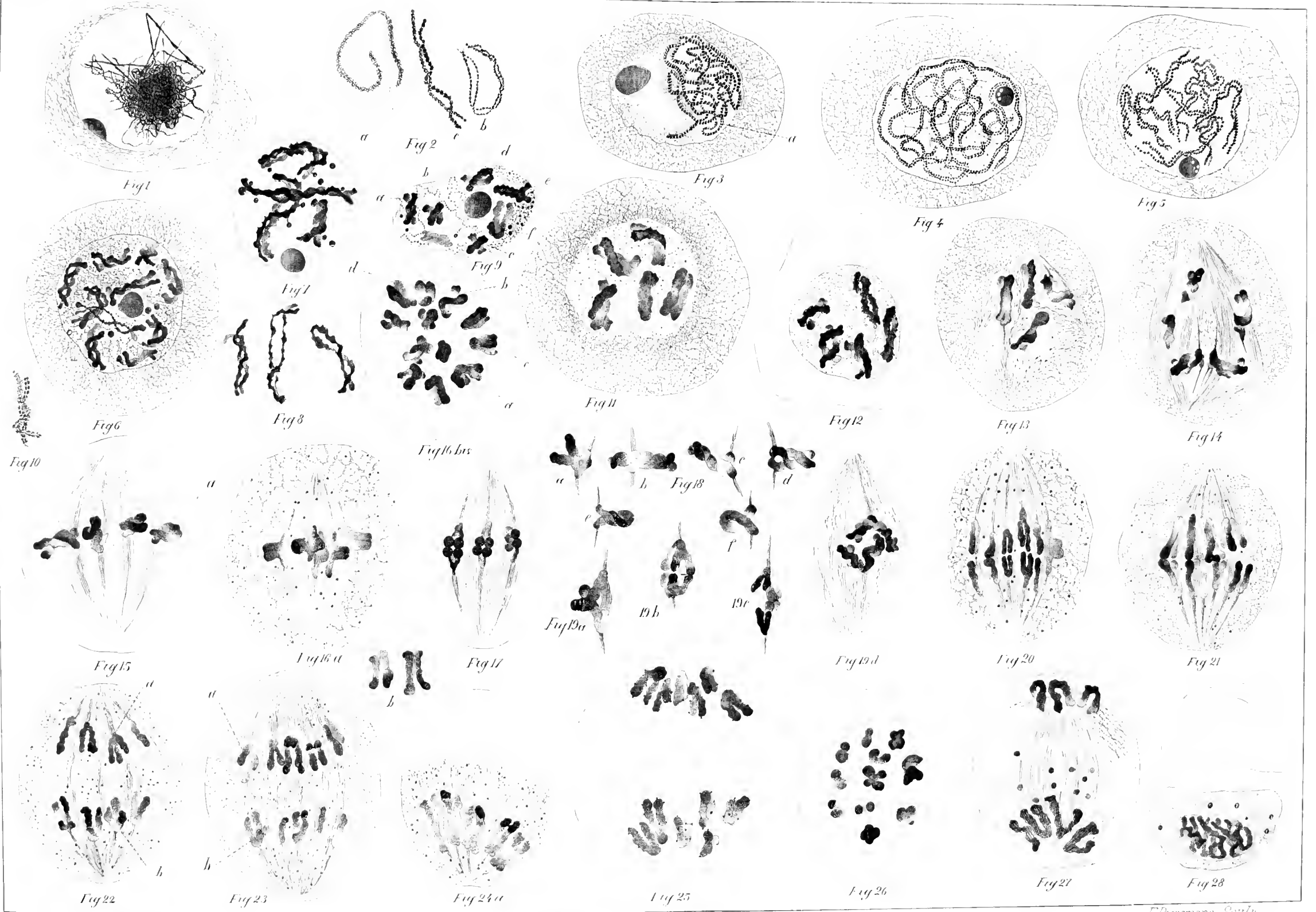


Fig 10

Fig 1

Fig 7

Fig 8

Fig 2

Fig 9

Fig 16 bis

Fig 3

Fig 11

Fig 18

Fig 19a

Fig 25

Fig 4

Fig 12

Fig 19d

Fig 26

Fig 5

Fig 13

Fig 20

Fig 27

Fig 6

Fig 14

Fig 21

Fig 28

F. Bieseemann's Handb. 1908

1908 F. Bieseemann's Handb. 1908

1908 F. Bieseemann's Handb. 1908





Fig 29



Fig 30



Fig 31



Fig 32



Fig 33



Fig 34



Fig 35



Fig 36



Fig 37



Fig 38



Fig 39



Fig 40



Fig 41



Fig 42



Fig 43



Fig 44



LA CYTODIÉRÈSE DE L'ŒUF

La vésicule germinative et les globules polaires

CHEZ LES

**BATRACIENS**

PAR

**J. B. CARNOY et H. LEBRUN**

*(Mémoire déposé le 1<sup>er</sup> mars 1899)*



# LES URODÈLES

TROISIÈME MÉMOIRE

LES GLOBULES POLAIRES DES URODÈLES





# LES GLOBULES POLAIRES DES URODÈLES

---

---

## INTRODUCTION

Dans les deux mémoires précédents<sup>(1)</sup>, nous avons décrit les phénomènes qui se succèdent dans l'ovocyte des Urodèles, depuis sa naissance jusqu'au moment où il entre en cinèse, c'est-à-dire durant tout son développement ; il ne nous reste plus qu'à parler des divisions polaires.

Rappelons d'abord quelques-unes des conclusions auxquelles nous sommes arrivés, celles qui touchent de plus près au sujet que nous allons traiter.

Les jeunes ovocytes renferment un boyau nucléinien typique et apparemment continu ; les bâtonnets de la dernière division des ovogonies ne restent donc pas autonomes et libres durant le développement, ainsi que l'a admis RÜCKERT pour les sélaciens.

Dans aucune espèce, l'élément nucléinien filamenteux originel ne se maintient ; il subit très tôt la résolution granuleuse et disparaît comme tel sans retour. Il ne se dérobe donc pas seulement aux regards pour un temps (RÜCKERT), ni ne se reconstitue à l'aide de ses propres éléments (BORN)<sup>(2)</sup> ou à l'aide de granules nucléolaires, à une certaine époque, pour se maintenir ensuite jusqu'aux cinèses (E. SCHULTZE)<sup>(3)</sup>. Il se continue grâce aux nucléoles primaires et secondaires, auxquels donne naissance une minime portion de sa masse.

Après la disparition du boyau primitif, la vésicule germinative ne renferme donc plus que du caryoplasme et des nucléoles.

---

(1) *La vésicule germinative et les globules polaires chez les batraciens* :  
Premier mémoire, *Salamandre et Pleurodèle* ; La Cellule, t. XII, 2<sup>e</sup> fasc., p. 191.  
Second mémoire, *Axolotti et Tritons* ; La Cellule, t. XIV, 1<sup>er</sup> fasc., p. 113.  
(2) Voir *Second mémoire*, critique des observations de BORN, p. 157 à 163.  
(3) Voir *ibid.*, p. 179.

Arrivés à maturité, ceux-ci émettent des figures filamenteuses variées, qui subissent bientôt à leur tour la résolution granuleuse, et sont remplacées par une nouvelle génération nucléolaire, qui se comporte de même; et ainsi durant tout le développement.

Après la résolution du boyau primitif, la vésicule est donc envahie constamment par de nouvelles formations alternatives de nucléoles et de figures totalement indépendantes les unes des autres, autant que du boyau primitif. En rapportant toutes ces figures au boyau originel et en les considérant comme des formes évolutives de ce dernier, les auteurs, qui ont écrit sur les batraciens, ont versé dans des erreurs d'observation. Aucune de ces figures n'a de connexion morphologique avec les précédentes ni avec les suivantes; toutes se désagrègent et se dissolvent, en ne laissant pour postérité que quelques nucléoles nouveaux.

A aucune époque du développement, on n'observe de division longitudinale (RÜCKERT), ou transversale (BORN) de l'élément nucléinien; les prétendues paires de bâtonnets dont parlent ces auteurs sont des produits nucléolaires voués à la désagrégation, du moins jusqu'au moment précis de la cinèse polaire (1).

La conclusion générale à tirer de ces observations est la suivante : *l'élément nucléinien des figures polaires ne peut provenir que des produits de la résolution nucléolaire qui est en cours au moment où l'œuf se met en mouvement.* L'opinion de RÜCKERT, BORN, JORDAN, ROSSI, etc., d'après laquelle il proviendrait directement du boyau primitif ayant persisté jusque là, est démentie par les faits.

Telle est la thèse que nous allons développer aujourd'hui.

Les faits sur lesquels ces conclusions s'appuient sont certains, et peuvent être contrôlés par tout observateur patient, à la condition de se servir de matériaux irréprochables de conservation et traités avec toute la délicatesse désirable.

R. FICK, dans les *Comptes rendus* qu'il a bien voulu faire de nos deux mémoires pour le *Zoologisches Centralblatt* (2), avait formulé diverses critiques et soulevé de nombreux doutes au sujet de nos méthodes, de nos observations et de la fidélité de nos dessins.

(1) Voir *Second mémoire*, p. 161, stade VI de BORN.

(2) *Zool. Centralblatt*, 1898, 2.5, Nos 3, 12-13.

Il nous eût été facile de montrer que les remarques de notre savant collègue n'étaient pas fondées. Mais l'auteur, après avoir étudié nos préparations, a loyalement retiré ses critiques dans le nouveau *Compte rendu* qu'il a rédigé pour le *Jahresbericht de SCHWALBE* (1) et, avec une franchise qui l'honore, il se fait un devoir de déclarer que nos planches sont absolument conformes à la réalité.

- Die von CARNOY selbst (2), écrit-il, mit bewundernswerter Feinheit gezeichneten, selbst stärkere Lupenvergrößerung vertragenden Figuren, entsprechen durchaus der Natur, wie Referent, dem die Liebenswürdigkeit der Autoren eine ganze Anzahl von Präparaten zur Verfügung stellte, versichern kann (3). -

Ce témoignage désintéressé est la consécration implicite de notre travail, qui est tout entier dans l'explication de nos planches.

En même temps, il est une réponse péremptoire aux critiques de certains auteurs qui trouvent que nous flattons ou schématisons nos dessins. A ce sujet, qu'on nous permette de faire une déclaration, qui sera la dernière. Non, nous ne schématisons pas! Si nos figures ont un défaut, c'est bien plutôt celui de ne pas rendre toute la finesse et la délicatesse de nos préparations.

Telles sont les nombreuses planches des deux mémoires précédents. Telles sont celles de notre récent travail sur la fécondation de l'*Ascaris megalocéphala*; les nombreux collègues à qui nous avons eu l'occasion de montrer ou de communiquer nos préparations : en France, en Allemagne, en Amérique, en Suisse et à Naples pendant le séjour de l'un de nous au laboratoire de M. DOHRN, ne nous démentiront pas. Telles encore les quatre planches du présent mémoire sur la cinèse polaire des tritons. Nous avons cherché d'une manière toute particulière, en y consacrant beaucoup de temps, à copier la réalité jusque dans ses menus détails. Nous croyons l'avoir fait avec un certain succès; nos dessins, cependant, sont loin d'atteindre la réalité.

(1) Jahresb. über die Forts. d. Anat. etc., B. III, p. 283, 1898.

(2) En effet, mon nom se trouve seul au bas des Planches. Cela est dû à une omission du graveur, omission dont nous ne nous sommes aperçus nous-mêmes qu'après le tirage. C'est un devoir pour moi de déclarer que M. LEBRUN s'est donné autant et plus de peine que moi pour la confection des dessins.

J. B. CARNOY.

(3) « Les figures que CARNOY lui-même a dessinées avec une admirable finesse, et qui supportent « même l'examen avec de fortes loupes, reproduisent tout à fait la nature : celui qui écrit ce compte « rendu, et qui doit à l'amabilité des auteurs d'avoir eu à sa disposition un grand nombre de leurs « préparations, est en mesure de le certifier. »

Que répondre à ceux qui parleraient encore de schématisation à propos de planches faites dans ces conditions? Nous ne savons.... Peut-être, vaudrait-il mieux ne pas s'occuper de leurs critiques.

Nous n'avons pas eu l'occasion d'étudier les cinèses polaires du pleurodèle et de l'axolotl sur des individus saisis en liberté. Or, c'est là une condition indispensable pour obtenir des résultats sérieux et utiles à la science. On a suffisamment insisté sur ce point important dans le mémoire sur la salamandre, p. 212. Si le noyau des œufs en développement présente des modifications, parfois très profondes, pendant la captivité, l'expérience nous a appris que les figures polaires en subissent de bien plus profondes encore; nous avons tenu à en donner un exemple. La FIG. 105, PL. XII, provient d'un *T. alpestris* vivant depuis deux mois environ dans un aquarium bien tenu et pourvu de nourriture abondante. Elle représente le stade de la FIG. 106, qui a été prise sur un individu libre de la même espèce. Le lecteur appréciera l'étendue des altérations survenues, pendant la captivité, dans l'élément nucléinien. De pareils matériaux ne méritent donc aucune confiance et ne peuvent donner lieu à des recherches fructueuses.

Quant à la salamandre, nous avons cherché pendant plusieurs années à surprendre la formation de ses globules polaires; mais sans aucun succès, malgré nos séjours répétés dans les Ardennes en juin-juillet. Nous avons figuré dans notre premier mémoire, PL. III<sup>bis</sup>, FIG. 52 à 55, l'état du noyau au 24 juin. A partir de cette date, il nous a été impossible de capturer une seule femelle jusqu'au 4 juillet. Or, à ce moment, tous les œufs se trouvaient en segmentation déjà avancée. Ces animaux resteraient-ils dans leurs retraites pendant la fécondation?...

Nous n'avons pas renoncé au projet d'aller les surprendre, mais nous ne pouvons retarder davantage la publication de nos recherches sur les cinèses des tritons, recherches qui sont achevées depuis très longtemps; les Planches qui accompagnent ce travail sont gravées depuis plus de trois années; nous avons déjà renvoyé le lecteur à la PL. XII, la dernière, dans notre premier mémoire, p. 277, qui a paru le 1 février 1897.

Avec du temps et de la patience, nous sommes parvenus à capturer, au moment propice, un nombre assez grand d'individus soit ici, soit surtout à Bonn, en 1891 et en avril 1892 (1), pour obtenir plus de 500 figures des

(1) Je profite volontiers de l'occasion qui m'est offerte pour adresser mes plus sincères remerciements à Monsieur le professeur NUSSEBAUM; je n'ai pas oublié son accueil bienveillant, ni les conseils éclairés qu'il m'a prodigués pendant les six mois que j'ai passés dans son laboratoire en 1891. H. LEBRUN.

deux globules polaires, à tous les stades et en parfait état de conservation.

Ce nombre, déjà considérable, n'est que suffisant pour pouvoir se rendre compte des phénomènes si nombreux et si compliqués, que nous allons exposer.

Quant aux *méthodes* à suivre dans le traitement des objets : fixation, enrobage, coloration, elles sont les mêmes pour les œufs en cinèse que pour les œufs en développement. Elles ont été exposées longuement dans l'introduction générale à notre étude sur les batraciens (1); il serait superflu d'y revenir. Ajoutons seulement quelques mots concernant la récolte des œufs.

Les tritons pondent à des époques variables d'après la température ambiante. Nous en avons vu pondre dès la fin de mars et en avril, aux environs de Louvain, les années où le printemps était précocé. D'autres années, après un hiver prolongé, la ponte commençait seulement à la fin d'avril. Dans les Ardennes belges, elle est plus tardive encore. Les tritons pondent plusieurs fois, trois certainement à notre connaissance, à des intervalles de trois semaines à un mois. Chaque ponte se compose de trente à quarante œufs, qui tombent successivement de l'ovaire dans le péritoine, traversent celui-ci et l'oviducte à la file et viennent s'accumuler dans la portion inférieure de ce dernier. Ces phénomènes durent deux ou trois jours, et ils se passent en même temps chez tous les individus d'un même habitat. Si l'on se bornait à sacrifier quelques animaux, un ou deux par heure pendant ce court laps de temps, on parviendrait peut-être à obtenir une cinquantaine d'œufs se trouvant aux stades de la maturation. C'est bien insuffisant; il est nécessaire de se procurer un matériel de travail beaucoup plus abondant. En sacrifiant chaque jour quelques femelles dans une mare très riche en tritons, on guette le moment où les premiers œufs arrivent dans le péritoine ou au sommet de l'oviducte. C'est alors qu'il faut faire la pêche générale de cette mare, car les œufs y sont à peu près au même stade de développement, pendant deux jours consécutifs. Il nous est arrivé de tuer ainsi plus de cinq cents sujets en 48 heures. Les femelles sacrifiées le premier jour présentent deux ou trois œufs libres dans le péritoine, jamais plus, et quelques autres engagés plus ou moins loin dans l'oviducte. Pendant la seconde journée, celui-ci contient jusqu'à 10 ou 12 œufs, espacés les uns des autres, et un nombre variable d'œufs arrivés déjà à sa partie inférieure.

(1) *Premier mémoire*, p. 212 et suivantes.

Nous n'avons jamais observé la ponte avant que tous les œufs se soient accumulés en chapelets, pour être émis, au moment de la fécondation, soit en chaînettes de 5 ou 6 chez le *taniatus*, soit isolément chez *Palpestris* et le *cristatus*.

Le matériel ainsi obtenu est d'abord traité de la manière suivante. L'ovaire est fixé in globo; ensuite l'oviducte entier, que l'on plonge dans la liqueur fixatrice, en ayant soin de faire dans le voisinage des œufs des entailles aux parois, pour faciliter la pénétration. Les deux objets sont conservés dans un flacon muni d'une étiquette mentionnant le nombre d'œufs détachés de l'ovaire. On a donc au début autant de flacons que d'individus sacrifiés. Après la récolte, ce matériel fut divisé en 5 parts : les œufs ovariens, les œufs arrivés dans le péritoine, dans la partie supérieure, moyenne et inférieure de l'oviducte. C'est grâce à ces points de repère, que nous avons pu déterminer avec certitude la chronologie des phénomènes qui accompagnent les cinèses polaires.

Il importe, pour économiser beaucoup de temps, de pouvoir distinguer parmi les œufs ovariens arrivés à leur volume définitif, ceux qui sont destinés à la ponte actuelle. Or, avec un peu d'habitude, on reconnaît facilement les œufs qui sont en mouvement, surtout chez les espèces pigmentées, comme le *taniatus* et *Palpestris* : les deux hémisphères y sont séparés par une ligne très nette. L'hémisphère supérieur est fortement pigmenté jusqu'à l'équateur, l'hémisphère inférieur est jaune blanchâtre. Au contraire, sur les œufs qui seront pondus plus tard, la pigmentation est diffuse et va en diminuant insensiblement vers le pôle inférieur.

Les œufs libres dans le péritoine sont particulièrement délicats à manier et difficiles à obtenir sans déformations : ils sont très mous et engagés parmi les viscères. Il est impossible de les faire glisser sur une palette sans les blesser ou les crever. Nous avons toujours réussi à les obtenir dans un état parfait en plongeant l'animal ouvert, les lèvres de la plaie largement écartées, et le dos en haut, dans la solution fixatrice. On agite légèrement les viscères, et aussitôt l'œuf est entraîné par la pesanteur sur le fond du récipient, où il reprend immédiatement sa forme ronde et se durcit.

Les œufs qui se trouvent dans la portion supérieure de l'oviducte, et qui ne sont recouverts que d'une très faible couche de mucine, sont laissés dans l'oviducte et fixés avec lui; ceux des portions moyenne et inférieure, recouverts d'une couche de mucine d'autant plus épaisse qu'ils sont plus

rapprochés de l'orifice de sortie, sont beaucoup plus faciles à manier : on les fait sortir du canal par une pression légère et on laisse la fixation s'achever à travers les enveloppes.

Il serait inutile d'essayer de faire des coupes en série à travers des œufs entourés de leur coque muqueuse. L'un de nous a donné, en 1891, une méthode suffisante pour nous renseigner sur la structure et la disposition des couches d'enveloppe, mais trop imparfaite encore pour obtenir des séries irréprochables. Il est nécessaire de les débarrasser des enveloppes muqueuses et cela le plus tôt possible après la fixation.

Après un séjour de 15 à 20 minutes dans la solution de GILSON, la fixation et le durcissement sont suffisants. On lave à l'eau pendant une demi-heure; les coques gonflent de telle sorte qu'elles atteignent au moins le double de leur volume primitif. Les couches externes sont beaucoup plus résistantes et plus coriaces que les plus proches de l'œuf, qui sont molles, quasi liquides. C'est à ce moment qu'il est le plus facile d'extraire les œufs des enveloppes. On pique ces dernières avec une aiguille, et on les maintient au fond du récipient; puis au moyen d'un scalpel à lame convexe, on fend, en se guidant sur l'aiguille, la calotte de mucine en deux moitiés. Il suffit alors d'une légère pression pour faire sortir l'œuf de la moitié dans laquelle il est resté. Il est très imprudent de durcir les œufs avec leur coque dans l'alcool, et de les extraire dans la suite après ramollissement dans l'eau. Car la mucine se coagulant alors fortement adhère à la membrane de l'œuf, et quand elle se gonfle, elle entraîne souvent avec elle cette membrane, ainsi que la mince couche de plasma, dans laquelle la figure polaire se trouve précisément.

Nous diviserons notre travail en plusieurs chapitres.

- 1° *Phénomènes préparatoires aux cinèses.*
- 2° *Élaboration des éléments de la première figure.*
- 3° *Premier globule.*
- 4° *Second globule.*
- 5° *Critique des observations et des figures de nos devanciers.*
- 6° *Considérations générales et conclusions.*

## CHAPITRE I.

## Phénomènes préparatoires aux cinèses.

Nous avons décrit dans nos mémoires précédents le mouvement ascensionnel du noyau vers le pôle pigmenté. Ce pôle est souvent muni d'une fossette en entonnoir qui, en s'enfonçant dans l'œuf, écarte le protoplasme interposé avec ses enclaves, et rencontre bientôt le noyau. Celui-ci touche donc, ou peu s'en faut, à la membrane de l'œuf, contre laquelle il s'aplatit et s'étend latéralement (1). La fossette disparaissant peu à peu, le noyau devient périphérique. Ces phénomènes sont peu importants.

Tournons plutôt nos regards vers les nombreux mouvements qui se manifestent dans l'intimité du noyau avant l'apparition du fuseau ou de la figure proprement dite. Ces mouvements ont trait à la *membrane*, au *caryoplasme* et à l'*élément nucléolaire* ou *nucléinien*.

1° *Membrane.*

Un mot seulement. La membrane nucléaire disparaît; mais, à en juger par l'état du noyau, elle s'efface à des moments différents. Ce serait, en tout cas, une erreur que de considérer sa disparition comme le phénomène initial de la cinèse. Ainsi, on ne la voit plus dans la FIG. 60, tandis qu'elle est encore parfaitement conservée dans les FIG. 61, 63 et 65, sur lesquelles, cependant, le caryoplasme est en mouvement marqué dans certaines plages; sur la FIG. 65, le fuseau est déjà même ébauché.

Généralement, la membrane ne disparaît pas tout d'un coup, sa résorption commence en un ou plusieurs points et s'achève ensuite graduellement. C'est ainsi que dans la FIG. 69 la membrane a disparu à divers endroits au sommet de la figure, tandis qu'elle est encore tout à fait intacte à la partie inférieure.

Il nous a paru que le plus souvent la résorption commence à la partie interne du noyau, c'est-à-dire à la partie tournée vers le centre de l'œuf, comme on le voit dans la même figure.

Aussitôt la membrane résolue, les corps du cytoplasme font irruption à l'intérieur du noyau; la preuve en est fournie par la marche envahissante des enclaves et des granules enchylémateux et pigmentaires, FIG. 69 en haut,

(1) Voir à la page 245 du *Premier mémoire*.



**71, 74, 75**, etc. Mais on ne pourrait conclure de cet envahissement à la résorption du caryoplasme. Certes, on voit souvent des signes de dégénérescence, par exemple de grandes lacunes à la partie périphérique du noyau, **FIG. 69**, et nous croyons que cette partie se résorbe fréquemment. Il n'est pas moins vrai, cependant, qu'une portion très importante du caryoplasme se maintient dans toute son intégrité pour servir à l'élaboration de la figure (1). Nous devons, du reste, revenir sur ce sujet en parlant de la seconde figure.

## 2° *Caryoplasme.*

Beaucoup plus importants sont les changements qui se manifestent dans le caryoplasme.

1° Le premier en date est la vacuolisation. A un moment donné, il se fait un apport d'eau qui s'accumule à certains endroits en petites gouttelettes; celles-ci repoussent les mailles du réseau sous la forme de cordons qui leur restent interposés. Le noyau se trouve ainsi creusé d'un grand nombre de larges vacuoles, représentées dans nos **FIG. 60, 61, 63, 65, 67** et **69**.

Ces vacuoles sont souvent assez uniformes de grandeur et d'aspect dans tout le noyau; **FIG. 67**, par exemple. Souvent aussi, elles diffèrent d'un point à l'autre et forment des zones d'aspect différent, comme dans la **FIG. 60**: la zone périphérique, située en dessous des enclaves, tranche nettement sur la partie centrale, dont les vacuoles sont plus volumineuses et les cordons chargés de granules plus nombreux et plus grossiers. Parfois, enfin, les vacuoles se marquent à la périphérie seulement, le centre du noyau conservant son réticulum typique. Ce phénomène est sujet à beaucoup de variations, mais son existence, sans être constante — la **FIG. 70** est dépourvue de vacuoles — est assez générale; on peut le considérer comme normal.

La vacuolisation se marque assez tôt sur les œufs ovariens, parfois déjà assez longtemps avant l'apparition de la figure. Elle est le premier indice des mouvements cinétiques qui approchent.

2° Un autre phénomène assez curieux peut se manifester vers la même époque, ou un peu plus tard. Il se produit dans la masse caryoplasmique un étranglement assez large, qui donne naissance à un bourgeon ou une boursofflure épaisse et très marquée, **FIG. 65, 67, 69** et **70**. Dans la **FIG. 70**,

(1) Voir plus loin : Chapitre II.

l'étranglement est à son début; il est achevé dans les FIG. 65, 67 et 69. La traction qu'exerce le sillon, en se rétrécissant de plus en plus, détermine dans le caryoplasme extérieur des plis rayonnants, comme ceux de la FIG. 65, *a*. On trouve aussi, çà et là, des paquets de trabécules et de cordons caryoplasmiques plus serrés qu'ailleurs et qui débordent le bourgeon, FIG. 65, *a* et *b*, à gauche de la figure. Le bord noir de la protubérance avec l'aile qui la surmonte dans la FIG. 67, ainsi que le liséré foncé de la FIG. 69 avaient la même structure. Notons encore une particularité. L'étranglement se fait presque toujours à la base du noyau, c'est-à-dire du côté interne; témoins les figures précitées, dont le côté externe est indiqué par la membrane ou couche folliculaire.

Chose remarquable! c'est toujours au sein de ce bourgeon que s'accroissent les éléments nucléiniens, ainsi que l'attestent nos figures.

3° L'étranglement dont nous venons de parler n'existe pas dans tous les cas; mais on constate d'autres particularités qui ne sont pas moins dignes d'intérêt.

Tantôt une membrane véritable se forme, qui sépare nettement un territoire privilégié du restant du noyau, FIG. 68. Celui-ci paraît alors renfermer dans son sein un second noyau, formé par voie endogène.

Dans la FIG. 69, on voit un noyau semblable, seulement il est associé à une boursoufflure. La membrane de la plage se continue à l'entour de cette dernière, de telle façon qu'elle l'inclut entièrement. Les images de cette sorte sont rares; lorsqu'une plage se découpe, il n'y a presque jamais d'étranglement.

C'est toujours la plage isolée qui contient les éléments de la figure future, fuseau et bâtonnets.

4° Tantôt, au lieu de bourgeon ou de plage isolée, on voit apparaître simplement dans le caryoplasme, habituellement vers le milieu du noyau, une grande vacuole qui repousse au loin les trabécules du reticulum ordinaire en les serrant sur ses bords, FIG. 62 et 63, FIG. 75 à 78.

Or, c'est également à l'intérieur ou sur les bords de cette vacuole que se rassemblent les produits nucléolaires qui formeront les bâtonnets de la figure, ainsi que l'indiquent les figures susmentionnées.

La présence de ces vacuoles spéciales est assez fréquente; mais elle n'est pas constante, il s'en faut de beaucoup. Ainsi, on ne les trouve pas lorsque l'étranglement et le petit noyau se forment dans le caryoplasme, on ne la trouve pas non plus dans d'autres noyaux où ces productions font défaut: notre FIG. 61, par exemple, témoigne de cette absence.

5° Il nous reste à décrire une dernière modification du caryoplasme, qui peut se marquer aussi très tôt, alors que la membrane est encore intacte. Nous en donnons quelques exemples dans les FIG. 61, 63, 64 et 71. Nous voulons parler de massifs irradiés, intérieurs, qui parcourent tout le noyau dans le sens de son grand diamètre et qui tranchent par la délicatesse et l'orientation de leur structure sur le restant du caryoplasme vacuoleux et grossier. Ils sont formés de filaments longitudinaux raides, FIG. 64, ou ondulés, FIG. 61 et 71, souvent d'une minceur excessive, FIG. 64, reliés par des trabécules transversales ou obliques plus ou moins marquées et abondantes, FIG. 64. Parfois, ces dernières disparaissent en grande partie et les filaments s'isolent l'un de l'autre, FIG. 61. Le plus souvent, ces massifs sont cylindriques et parfaitement limités à leur périphérie, FIG. 63, 71 et surtout 64. Ailleurs, les filaments rayonnent à partir du milieu vers la partie basilaire du noyau, comme cela se voit si bien sur la FIG. 61.

Le centre de figure de ces massifs est toujours occupé par les éléments nucléiniens.

Les filaments qui les composent tirent leur origine du réseau caryoplasmique et n'en sont que des modifications, produites sous l'influence des éléments nucléiniens. C'est en effet contre ces éléments que les massifs débutent : le réseau caryoplasmique entre en mouvement, ses trabécules s'ordonnent dans la même direction. Les cordons, lorsqu'ils existent, se débandent et s'élargissent d'abord en réseau, qui subit alors les mêmes modifications. On peut suivre toutes les étapes du phénomène. Il est à son début dans la FIG. 63, plus avancé dans la FIG. 71, complet dans les FIG. 61 et 64. Nous verrons sans tarder que le même phénomène se répète lors de la formation du fuseau et des asters dans le caryoplasme.

Toutes ces modifications ont pour effet de *rendre facile le transport de tous les éléments nucléiniens réservés à la figure vers une plage privilégiée*, que nous désignerons bientôt sous le nom de *plage fusoriale*. Pour s'en convaincre, il suffit de jeter un regard sur quelques-unes de nos figures.

Lorsqu'un étranglement se produit, les trabécules convergent vers le sommet de la protubérance, FIG. 70; en suivant cette voie, les éléments s'accablent nécessairement dans le bourgeon. Arrivés là, c'est encore grâce aux cordons et aux trabécules qu'ils peuvent atteindre leur place définitive : c'est ainsi que les granules et sphérules tapissant les cordons de la protubérance *b*, FIG. 65, arrivent à se mêler aux filaments de la plage réticulée.

Dans les massifs irradiés, FIG. 61, 63, 64, 71, les filaments nucléolaires

cheminent sur les rayons longitudinaux, en s'orientant dans leur sens, pour venir se grouper au centre de figure; les granules et sphérules suivent le même chemin.

Enfin, lorsque la grande vacuole centrale existe, elle devient le centre vers lequel convergent toutes les trabécules réticulaires; on voit alors les produits de résolution se diriger de tous les points du noyau vers ce centre. Ce phénomène est assez bien marqué sur les FIG. 62 et 75. les nombreuses sphérules ou anneaux que renferment ces noyaux sont en voie de migration vers la vacuole centrale; plusieurs même sont déjà arrivés à destination

La même structure et les mêmes phénomènes se remarquent lorsque la plage se dessine directement dans le caryoplasme ordinaire: témoin la FIG. 73.

C'est donc grâce à la direction imprimée aux trabécules du réseau par les mouvements si remarquables signalés dans ce chapitre que les produits nucléolaires peuvent arriver sûrement à l'endroit précis où doit naître la figure.

### 3° *Élément nucléinien.*

Nous savons que cet élément est représenté uniquement par les nucléoles et leurs produits de résolution et de désagrégation, qui se trouvent exister dans le noyau au moment où celui-ci entre en mouvement. On conçoit dès lors que l'état et l'aspect de cet élément soient extrêmement variables, différents d'un œuf à l'autre; car ils dépendent du degré d'avancement de la résolution elle-même. Si celle-ci est à ses débuts, on trouvera encore, au milieu du caryoplasme vacuolisé, à côté des filaments déjà émis, un nombre plus ou moins considérable de gros nucléoles intacts. Au contraire, lorsqu'elle touche à sa fin, les nucléoles auront disparu en totalité ou en majeure partie, et l'on ne trouvera plus que les produits de résolution, etc. Remarquons aussi que les filaments uniformes et réguliers qui s'échappent des nucléoles à la maturité ne tardent pas à se désagréger et tomber en sphérules et granules minuscules, qui sont alors les seuls éléments visibles dans le caryoplasme, le plus souvent, il est vrai, entremêlés encore de tronçons irréguliers de filaments. Ces phénomènes ont été représentés sur les FIG. 56 et 59, PL. VIII, et expliqués avec détails dans le mémoire précédent sur les tritons. Nous ne faisons que les rappeler ici. Or, toutes ces particularités se rencontrent dans les œufs ovariens des divers tritons aux initiales de la cinèse. Cependant, après avoir examiné un très grand nombre d'œufs, on arrive à

cette conclusion que rarement l'œuf entre en mouvement au commencement d'une résolution nucléolaire; le nombre restreint de gros nucléoles qu'on y trouve le prouve suffisamment. C'est plutôt vers la fin d'une résolution que ce phénomène se manifeste; c'est pourquoi on ne rencontre généralement que 1 à 20 ou 30 nucléoles encore intègres. Parfois même, il n'y en a plus de trace; la plage de résolution ne renferme plus que leurs produits: des filaments, des granules ou des nucléoles minuscules de récente formation.

Donnons quelques exemples à l'appui de ces assertions:

a) Dans les FIG. 66 et 73, on a marqué ce qui se passe dans le noyau qui entre en activité lorsque la résolution nucléaire est à son début, ou du moins peu avancée. Les nombreux nucléoles volumineux qui se trouvent en dehors de la plage de résolution se gonflent, se vacuolisent outre mesure, pâlisent plus ou moins et se dirigent vers la périphérie en se fusionnant et donnant finalement naissance à des masses énormes et comme écumeuses, qui sont rejetées dans le cytoplasme. Tous ces phénomènes sont indiqués sur la FIG. 66, dans laquelle le noyau est à peine entré en mouvement et a conservé son aspect ordinaire et sa membrane. On y voit les nucléoles en mouvement centrifuge et leurs masses de fusion pousser devant elles la membrane nucléaire, qui fait fortement hernie dans le cytoplasme et finira bientôt par céder sous leur pression. On trouve parfois dans le cytoplasme, à côté du noyau, cinq ou six corps semblables; leur volume et leur nombre dépendent naturellement du nombre de nucléoles superflus. Dans la FIG. 73, on voit les dernières masses de fusion se diriger vers l'extérieur du caryoplasme, dont la membrane a disparu, pour se perdre entre les enclaves. Lorsque ce phénomène de dissolution a pris fin, il ne reste dans le noyau que la plage privilégiée renfermant les filaments nucléolaires, parfois encore deux ou trois nucléoles et un petit nombre de ceux-ci éparpillés dans le caryoplasme extérieur; la FIG. 73 indique clairement tous ces faits.

Nous avons dit que ces sortes de noyaux se rencontrent assez rarement chez les tritons; ils existent cependant chez tous. Nous verrons plus tard que les phénomènes que nous venons de décrire sont très fréquents chez d'autres batraciens: chez la grenouille, par exemple, où ils constituent la règle; tandis que chez d'autres, en particulier chez le crapaud, les masses de fusion n'existent jamais. Sous ce rapport, les tritons occupent donc une place intermédiaire dans le groupe des batraciens.

b) Dans le plus grand nombre de cas, le noyau ne renferme plus qu'un nombre restreint de nucléoles. Il présente alors des images analogues à

celles de la FIG. 60. Cette figure rappelle les dernières figures du noyau au repos, PL. VIII, FIG. 56 à 59 du mémoire précédent. On y voit des filaments nucléolaires entremêlés de quelques nucléoles anciens et de sphérules-nucléoles issues de la résolution qui s'effectue. Dans les FIG. 72 et 80 qui sont plus avancées, on voit encore un certain nombre de nucléoles persistants. Le nombre des filaments que l'on rencontre dans les figures analogues à la FIG. 60 et du même âge est extrêmement variable; parfois on en compte de 30 à 50, parfois une dizaine seulement.

Les filaments sont rarement droits; ils sont coudés ou courbés, à branches parallèles ou croisées; parfois ils sont associés deux à deux. Souvent aussi, ils se fusionnent bout à bout ou suivant leur longueur ou en travers, en se contractant et donnant naissance à des corps irréguliers et volumineux: on aperçoit déjà plusieurs de ces masses sur les FIG. 60 et 65, *b*.

c) Ailleurs, il n'y a plus de nucléoles intègres. Nous avons figuré plusieurs types différents de noyaux dépourvus de ces corps, FIG. 61, 64, 65, 67 à 70. Dans le premier, s'il n'existe plus de nucléoles, on trouve encore un nombre plus ou moins considérable de leurs figures filamenteuses. La FIG. 65 est remarquable par le grand nombre de ces filaments, la plupart recourbés en V. Sur la coupe suivante, qui n'est pas figurée, il s'en trouvait encore une dizaine. Comme dans la FIG. 60, plusieurs de ces éléments entrent en coalescence. Pour le reste, les cordons du bouton étranglé et ceux du caryoplasme extérieur sont chargés de corpuscules de résolution.

Les FIG. 61 et 64 présentent encore les mêmes caractères, seulement le nombre des filaments est de beaucoup moindre et les sphérules sont plus rares, mais plus grosses.

Il en est de même sur les FIG. 68 et 70. On y voit encore des filaments, mais ils sont rares et en voie de désagrégation granuleuse. Les petits nucléoles, issus de cette désagrégation, sont éparpillés de tous côtés.

Ce qui distingue toutes ces figures, c'est l'immense quantité de granules infinitésimaux, produits ultimes de la désagrégation, qui remplissent tout le noyau. Nous avons montré dans nos mémoires antérieurs qu'il en est ainsi à la fin de toutes les résolutions nucléolaires.

Dans le second type, il n'y a plus ni nucléoles, ni filaments. A ce titre, la FIG. 67 est des plus intéressantes: on n'y trouve rien que des granules et sphérules accumulés au centre de la protubérance. La résolution nucléolaire y est donc plus avancée encore que dans les figures précédentes; les figures filamenteuses ont subi la désagrégation totale et définitive. Sans être com-

munes, ces images se rencontrent çà et là dans toutes les espèces examinées; ce fait est important à noter.

Ces exemples suffisent pour prouver l'étonnante variabilité de l'élément nucléinien aux premiers débuts de la cinèse, suivant le degré d'avancement de la résolution nucléolaire qui est en cours. Telle est, en effet, la raison d'être de cette variabilité, si étrange de prime abord, et qui reste tout à fait inexplicable si l'on admet, avec les auteurs qui nous ont précédés, la permanence du boyau primitif ou des chromosomes jusque dans les cinèses polaires.

## CHAPITRE II.

### Elaboration des éléments de la première figure.

Comme dans toute figure cinétique, ces éléments sont représentés par le *fuseau*, les *asters* et les *bâtonnets* ou chromosomes. Parlons d'abord des origines du fuseau.

#### 1° *Formation du fuseau.*

Le fuseau naît toujours dans une plage privilégiée, celle-là même où s'accumulent les produits de la résolution nucléolaire et que nous appellerons désormais : *Plage fusoriale*.

Il s'élabore, nous n'avons pas besoin de le répéter, aux dépens du réticulum caryoplasmique de la plage. Ce fait est général, mais il présente des modalités que nous devons passer brièvement en revue.

a) Parlons d'abord du *moment* où apparaissent les premiers vestiges de la plage ou du fuseau; ce moment est très variable.

Tantôt ils se montrent très tôt, lorsque le noyau entre en mouvement et conserve encore sa membrane intacte. La FIG. 65, PL. X, en donne un exemple très caractéristique. Les filaments en V sont plongés dans une masse très finement et richement réticulée, dont les trabécules s'orientent déjà dans le sens longitudinal, c'est-à-dire dans le sens du futur fuseau. Ici, non seulement la plage est marquée, mais le fuseau lui-même est ébauché. Dans la plupart des autres figures de la PL. IX, dans les FIG. 61 et 67 à 70, qui sont à peu près au même stade que la FIG. 65, la plage n'existe pas encore. Il y a plus. On peut voir sur la FIG. 76 de la PL. X, qui représente un noyau beaucoup plus âgé, dans lequel les enclaves ont déjà pénétré profon-

dément, que la plage n'est pas encore nettement marquée; les éléments nucléiniens y sont plongés dans la vacuole centrale et le caryoplasme périphérique n'est pas encore sensiblement modifié. Tandis que dans les FIG. 72, 73, 74, 78, 81 de la même planche, représentant des noyaux qui sont plus intègres, la plage est nettement dessinée et le fuseau lui-même clairement indiqué à son début.

b) Quant à l'endroit où elle apparaît, nous avons dit qu'il était fixé par celui où se fait l'accumulation des éléments nucléiniens.

Or, nous avons vu précédemment que les produits nucléolaires se portaient de préférence à certaines places, déterminées par des modifications de structure du noyau : protubérance due à un étranglement, massifs rayonnants traversant tout le noyau, plage découpée à l'aide d'une membrane dans le caryoplasme, grande vacuole centrale. Les figures de notre PL. IX indiquent suffisamment ces diverses particularités que nous connaissons déjà.

c) La manière dont la plage se forme est au fond la même partout, et d'une grande simplicité.

Dans les trois premiers cas que nous venons de citer : protubérance, massif, plage découpée, les éléments nucléiniens sont plongés dans le caryoplasme ordinaire. Or, au moment voulu, celui-ci entre en mouvement, multiplie beaucoup ses trabécules et se transforme en une masse dense, réticulée, à mailles extraordinairement nombreuses et d'une très grande délicatesse. Dans le massif de la FIG. 61, la plage n'a pas encore débuté, mais dans celui de la FIG. 64, elle s'indique sur tout le pourtour des éléments nucléolaires, surtout à la partie supérieure qui est plus foncée; à un grossissement plus fort :  $1,30 \times 4$ , elle apparaît très nettement.

Dans le dernier cas, c'est-à-dire lorsque la grande vacuole existe, celle-ci ne contribue en rien à la formation de la plage fusoriale; elle n'en est que le centre. La plage se dessine dans le caryoplasme sous la forme d'un liséré qui borde la vacuole. Dans la FIG. 63, PL. IX, elle n'existe pas encore, le corps volumineux qui se trouve dans la vacuole a seulement déterminé une légère irradiation dans le caryoplasme périphérique, à la façon des nucléoles de la vésicule au repos. La FIG. 75, PL. X, montre l'étape subséquente. La zone périphérique commence à multiplier ses trabécules et donne naissance à un réseau plus fin; en même temps les granules de l'enichylème s'y portent en abondance. Dans la FIG. 62, PL. IX, les mailles du réseau sont tellement nombreuses et petites qu'il a été quasi impossible de les dessiner. En même temps, la zone nouvelle se limite davantage à l'extérieur. Cette limitation est achevée sur la FIG. 82, PL. XI; la plage, ici très large, est nettement



distincte du caryoplasme voisin. Les trabécules y sont tellement nombreuses et délicates, les mailles tellement ténues qu'il faut recourir aux meilleurs objectifs et aux très forts grossissements pour les résoudre. Enfin, dans la FIG. 78, PL. X, les trabécules s'orientent dans le même sens; la formation du fuseau va commencer.

La plage fusoriale se forme donc toujours dans la région qui contient les éléments nucléiniens et, sans aucun doute, sous l'influence de ces corps. Nous avons montré dans nos deux mémoires antérieurs que les nucléoles des œufs au repos et leurs figures actionnaient le réticulum caryoplasmique et y déterminaient des irradiations puissantes. On doit admettre que c'est grâce à leurs substances nucléo-albumineuses qu'ils répandent, ne fût-ce qu'en minime quantité, que ces corps agissent sur le réseau. Les centrosomes se comportent de même. Ils déterminent ainsi que nous l'avons montré récemment (1) la formation du fuseau et des asters en cédant par dissolution les substances nucléo-albuminifères qu'ils renferment. Tous ces phénomènes sont identiques quant à leur cause efficiente.

c) Il y a peu de chose à dire sur la *formation* proprement dite du fuseau. Celui-ci s'élabore dans la plage fusoriale — ainsi que l'indique le nom que nous avons donné à cette plage — et à l'aide de ses éléments. La transformation du réseau en filaments parallèles, orientés dans le même sens, se fait comme dans les cinèses ordinaires. Les trabécules s'orientent et se rectifient dans le sens de l'axe du fuseau futur en formant des filaments continus; en même temps les trabécules transversales sont résorbées.

Nous n'avons rien à ajouter à la description que nous avons faite de ce procédé, en 1884, dans la *Biologie* et la *Cytodiérèse des arthropodes*, après la découverte du réticulum caryoplasmique.

Nous avons déjà dit que l'orientation des trabécules et l'ébauche des filaments sont indiquées dans les FIG. 65, *b*, PL. IX, et dans la FIG. 78, PL. X. Il en est de même dans la FIG. 80, ainsi que dans la FIG. 83, PL. XI. Dans les FIG. 72, 73 et 74, PL. X, les filaments, déjà nettement marqués et plus ou moins libres, constituent un fuseau rudimentaire. De ces trois figures aux images des FIG. 85, 86, 90, PL. XI, où le fuseau est déjà bien formé, quoique encore incomplet, il n'y a qu'un pas.

Habituellement, le fuseau se forme tout d'un coup, c'est-à-dire que la plage se transforme en même temps dans toute son épaisseur. Nous avons

(1) *La fécondation chez Ascaris megalocephala*, La Cellule, t. XIII, p. 152 et suivantes.

cependant trouvé plusieurs exceptions à cette règle. Nous en avons indiqué une dans la FIG. 62. On y a représenté en *b*, *c*, *d*, les trois coupes comprenant la plage. En *b*, qui est une coupe latérale : celle de gauche, par exemple, on voit que les filaments du fuseau sont déjà ébauchés; dans les deux coupes suivantes : *c* et *d*, — qui doivent être mises dans la même position que *b* — la plage est encore intacte; la formation du fuseau s'y fait donc progressivement sur le pourtour de la vacuole, à partir d'un côté.

Au début, les filaments du fuseau ne convergent pas toujours vers les pôles; ils sont parfois plus ou moins droits et leurs extrémités sont libres et parallèles; témoin la FIG. 73, *a* et *b*, PL. X. Le plus souvent, cependant, ils sont réunis aux pôles dès le début : FIG. 72, 74, PL. X, FIG. 87 et 90, PL. XI, dans lesquelles le fuseau n'est pas encore tout à fait achevé.

Un dernier détail à noter. Il concerne les figures qui s'élaborent dans la plage entourant les grandes vacuoles. Tantôt la plage envahit la vacuole avant de se transformer en filaments fusoriaux : ainsi, par exemple, dans les FIG. 82 et 83, PL. XI. Ailleurs, le fuseau se forme entièrement à l'entour de la vacuole, à laquelle il sert pour ainsi dire de manchon; dans ce cas, les filaments ou les groupes rubanés de filaments ne tardent pas à envahir insensiblement la vacuole et, de creux qu'il était, le fuseau devient plein comme celui qui se forme dans une plage massive. La FIG. 87 fournit un bel exemple de cet envahissement fusorial.

Dans le chapitre suivant, à propos de la première figure polaire, nous donnerons la description du fuseau parachevé.

## 2° *Asters et radiations caryoplasmiques.*

Les détails intimes que nous venons de décrire concernant l'élaboration de la plage fusoriale et du fuseau ne peuvent être aperçus dans leur intégrité que sur des préparations parfaites; ils peuvent servir de pierre de touche pour apprécier l'état de conservation des objets. Ainsi, nous n'hésitons pas à considérer les préparations de BORN comme laissant beaucoup à désirer, par cela seul qu'il affirme que son *Binnenkörper*, qui correspond grosso modo à notre *plage fusoriale*, est absolument homogène et sans structure.

Il en est de même, à plus forte raison, pourrait-on dire, de la transformation du réseau qui accompagne la formation des asters. Il est impossible de la saisir sur des préparations tant soit peu défectueuses, tant est grande la délicatesse du réseau et des rayons; c'est tout au plus si l'on peut y découvrir quelques vestiges de radiations, tels que BORN en

représente dans ses fig. 60 à 63, et seulement lorsque l'aster est complètement formé.

Nous avons déjà insisté sur ce point à propos des asters des *figures polaires* des nématodes, qui ne sont non plus visibles que sur de bonnes préparations(1).

a) Commençons par constater un fait qui, à notre connaissance, n'a été observé nulle part jusqu'à présent : *toutes les radiations qui accompagnent la première figure, celles des asters en particulier, se forment aux dépens du réseau caryoplasmique*; elles sont donc une production du noyau et non du cytoplasme. Celui-ci n'y prend aucune part, tandis que dans tous les autres cas connus de division, il est le foyer exclusif des asters.

L'origine nucléaire des asters des tritons est un fait évident, indiscutable; toutes nos figures en témoignent. Citons principalement les FIG. 62, 72, 85, 86, 87, 90, etc., dans lesquelles les asters se sont intégralement développés au milieu du noyau resté intact ou conservé sous la forme d'une plage très étendue, généralement encore vierge de toute invasion d'enclaves, reconnaissable d'ailleurs, à première vue, par tous ses caractères : granules, sphérules ou nucléoles récents, vacuoles et cordons, etc. Bref, aucun doute ne peut exister sur la nature de l'aster dans ces figures; il est en entier caryoplasmique; en dehors de lui, il reste encore une très large zone nucléaire qui n'a pas subi de transformation, et qui le sépare nettement du cytoplasme.

b) Les *asters* apparaissent après la formation de la plage fusoriale et, le plus souvent, lorsque les premières indications du fuseau existent. Ainsi, on ne les aperçoit pas encore sur les FIG. 75 et 76; ni sur la FIG. 65, où le fuseau est indiqué; ni même sur les FIG. 73 et 74, dans lesquelles le fuseau est déjà bien reconnaissable; dans toutes ces figures, le caryoplasme extérieur est encore au repos. Notons cependant que sur la FIG. 62 les deux foyers extérieurs sont visibles, bien que le fuseau ne soit marqué que d'un côté et par quelques rares filaments. Ils débent également dans la FIG. 72, dont le fuseau est en tout semblable à celui de la FIG. 74, dans laquelle le caryoplasme vacuoleux ne donne encore aucun signe de mouvement.

c) A la suite de l'examen d'un très grand nombre de préparations, on est amené à distinguer deux modalités dans la formation des asters : ici les rayons sont plus ou moins centrés dès l'origine; là ils sont diffus, et ce n'est que plus tard qu'ils convergent vers un point commun.

(1) *La fécondation chez l'Ascaris megalocéphala*: La Cellule, t. XIII, p. 97.

Comme représentants du premier mode, nous indiquons les FIG. 62, *b*, et 72. Les asters y sont à leur premier début; leurs filaments, à peine ébauchés, sont encore ondulés et incertains. Les deux centres de formation, quoique irréguliers, sont nettement dessinés aux deux pôles de la première de ces figures; sur la seconde, les filaments convergent tous vers un point central virtuel. Lorsque les asters sont plus avancés, la convergence des rayons est beaucoup plus nette. Dans les asters de cette sorte, le rayonnement n'intéresse tout d'abord que la portion restreinte du caryoplasme située aux sommets du fuseau; les parties latérales restent intactes, jusqu'à ce que les rayons primitifs y pénètrent dans leur marche descendante. Ces détails sont visibles sur plusieurs de nos figures, sur les FIG. 88, 91 et 93 en particulier. C'est ainsi, du reste, que les choses se passent dans toutes les cinèses ordinaires; inutile d'insister davantage sur un point aussi banal.

Le second mode est beaucoup plus intéressant. Il est caractérisé par ce fait que les centres d'irradiation font défaut; les rayons n'en existent pas moins, ils sont même beaucoup plus nombreux. Ils apparaissent de tous les côtés à la fois, non seulement aux pôles, mais latéralement sur toute la longueur du fuseau, comme si celui-ci jouait le rôle d'un centrosome ordinaire. Ces radiations diffuses sont déjà nettement indiquées sur les FIG. 77, 78, 81, PL. X, et FIG. 83 et 84, dans lesquelles la plage n'a pas encore donné naissance à un fuseau reconnaissable. Ce phénomène ne se voit pas seulement sur les noyaux dont le caryoplasme n'a pas subi de modifications dans sa structure en dehors de la plage, il se marque également sur ceux qui sont traversés par les massifs irradiés dont nous avons parlé plus haut, p. 313. La FIG. 64 en donne un exemple. Dans cette figure, les radiations diffuses sont à leur début. On y voit les trabécules transversales reliant les filaments longitudinaux s'accroître sensiblement en divergeant à partir de la plage et des rudiments du fuseau, et bientôt la partie centrale du massif sera transformée en rayons puissants, à mesure de la disparition des trabécules longitudinales, jusque là prédominantes au point d'être seules visibles. Cette transformation est des plus saisissantes.

Or, toutes ces radiations diffuses sont prédestinées à la formation de l'aster typique; nous avons pu suivre cette transformation sur un grand nombre de préparations. Nous devons nous contenter d'en reproduire les traits essentiels dans la FIG. 87 et 90. Sur la première de ces figures, plusieurs des rayons latéraux jusque là perpendiculaires au fuseau, tels qu'il en existe encore dans le dessin, se relèvent vers l'un ou l'autre des pôles,

comme si leur base était attirée par ces derniers. A la fin, les flancs se dégagent complètement et tous les rayons partent du sommet de la figure, comme l'indique si bien la FIG. 90. Cependant, l'aster n'est pas encore achevé, car les filaments ne sont pas centrés en un point, pas plus que dans la FIG. 87. Ce dernier travail s'exécutera sans tarder et la FIG. 90 sera remplacée par une image semblable à celles des FIG. 95 ou 93, dans lesquelles l'aster ne laisse plus rien à désirer.

Le mécanisme intime de ces mouvements n'est pas facile à saisir. Nos observations nous permettent de penser que pendant la formation des radiations diffuses, il reste contre la figure un mince liséré de réseau ordinaire auquel se rattachent les rayons. Ceux-ci peuvent se continuer vers les pôles, grâce aux trabécules du liséré, lorsque le réseau de ce dernier entre en mouvement à son tour.

Au contraire, le mécanisme de la formation des rayons à l'aide du réseau caryoplasmique est des plus faciles à découvrir, sur de bonnes coupes, dans les cinèses polaires des tritons.

Ce mode est d'ailleurs connu depuis 1884. Il a été figuré et décrit minutieusement pour la première fois dans la - *Biologie cellulaire* -, p. 192, et surtout dans la - *Cytodiérèse chez les Arthropodes* -, p. 347. Il est identique à celui qui préside à l'élaboration des filaments du fuseau et des massifs rayonnants, identique aussi à celui qui produit les auréoles radiées autour des nucléoles dans l'œuf au repos et, en général, toutes les irradiations qui se font jour dans le protoplasme ou dans le noyau. Il consiste dans une modification transitoire du réseau plastinien.

Pour ce qui concerne les asters, - on voit, au premier moment de leur formation, certaines trabécules de ce dernier (du réseau) s'accroître à partir des deux points opposés, situés sur la ligne des pôles du fuseau et se transformer en rayons qui se marquent progressivement en s'avancant vers l'équateur. Les trabécules transversales qui relient au début les filaments principaux s'effacent à mesure que ceux-ci descendent et sont incorporés par eux. Cette disposition existe à tous les degrés; elle est plus ou moins accentuée suivant la puissance des asters (1) -.

Tous ces phénomènes se voient clairement sur un grand nombre de nos figures; toutes les étapes de la transformation du réseau y sont indiquées sur les FIG. 62, b, 72, 77, 81, 84, 87, 88, 91, 93. A la périphérie des asters en

(1) *La Cytodiérèse, etc.*, p. 347.

formation, tous les rayons sont en continuité directe avec le réseau, et l'on y voit avec une évidence particulière comment ils progressent, grâce à l'ordination des cordons ou des trabécules (1). Si nous insistons de nouveau sur ce point, c'est surtout dans le but de prouver que les asters, qui sont ici *caryoplasmiques*, sont identiques non seulement dans leur structure, mais jusque dans les moindres détails de leur formation aux asters ordinaires ou cytoplasmiques.

#### *Centrosomes. — Sphères.*

Jusqu'ici nous n'avons pas parlé de centrosome. En effet, tous nos efforts faits pour en déceler la présence, à n'importe quel stade de la figure, ont été vains; nous pouvons donc conclure qu'ils font défaut.

Néanmoins, les fuseaux et les asters se forment, et quels fuseaux et quels asters! Ils sont aussi puissants, aussi réguliers, ils finissent par être aussi bien centrés que s'ils s'étaient formés sous l'influence d'un corpuscule central. Sans doute, une portion des substances des éléments nucléiniens se dissout, qui agit sur le réseau et y produit les mêmes irradiations que si ces substances provenaient d'un centrosome véritable. Nous renvoyons le lecteur à ce qui a été dit plus haut, p. 319, à ce sujet.

Quant aux *sphères attractives*, pas n'est besoin de rappeler qu'elles n'existent pas plus ici qu'ailleurs.

Nous avons déjà, dans deux mémoires précédents (2), longuement exposé notre manière de voir au sujet de l'existence des soi-disant sphères attractives, archoplasme, kinoplasme, etc.... et de ce que l'on voudrait appeler aujourd'hui protoplasme supérieur (3)!....

#### 3° *Élaboration des chromosomes.*

Nous avons signalé plus haut à l'attention du lecteur les trois points suivants :

(1) Voir : *La fécondation chez l'Ascaris megalocephala*, p. 112.

(2) *Introduction générale* de notre *Premier mémoire*, p. 207, et *La Fécondation chez l'Ascaris megalocephala*, p. 97 et suivantes.

R. HERTWIG confirme ce que nous avons écrit à ce sujet. Pour lui non plus, les sphères n'existent : le fuseau et les asters, rien de plus. Or, le fuseau et les asters ne sont que des modifications transitoires des réseaux caryoplasmique et cytoplasmique. (R. HERTWIG : *Ueber Kernteilung, etc. von Actinosphaerium Eichhorni*, p. 60, 1898.

(3) Voir FRENANT : *Sur le protoplasme supérieur (archoplasme, kinoplasme, ergastoplasme). Étude critique*. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, Nov., 1898, etc.

Le nombre et l'aspect des éléments nucléiniens dérivés des nucléoles sont extrêmement variables au début de la cinèse.

Ces éléments s'accumulent peu à peu dans un endroit prédestiné qui devient la plage fusoriale.

En parlant des FIG. 60 et 65, nous avons ajouté qu'ils entraînent de bonne heure en coalescence.

C'est en effet à l'aide des produits nucléolaires : filaments, sphérules, granules et par leur coalescence graduelle, que les chromosomes de division s'élaborent, en même temps que se forment le fuseau et les asters.

Les processus de cette élaboration sont variés, mais ils ont ceci de commun qu'ils aboutissent, quel que soit leur point de départ, à *la formation de 12 blocs volumineux et grossiers qui représentent les chromosomes définitifs de la figure.*

Avant d'aborder l'exposition des faits, nous croyons utile de faire une remarque concernant les FIG. 60 à 92 des PL. IX, X et XI qui y sont consacrées. Sauf avis contraire, nous avons porté dans ces figures *tous* les éléments nucléiniens de l'œuf en cinèse, éléments qui se trouvent assez souvent sur deux ou trois coupes. A moins de multiplier les planches outre mesure, c'était le seul moyen de renseigner le lecteur et de lui permettre de saisir d'un seul coup d'œil l'état du noyau. Nous disons, sauf avis contraire. En effet, dans la FIG. 62, nous avons dessiné les trois coupes de la plage en *b, c, d*; de même, les 2 coupes dans la FIG. 73, *a* et *b*. Ailleurs, lorsque les éléments étaient trop nombreux, nous n'avons figuré qu'une coupe, en négligeant les autres. Il est important de noter ces figures; ce sont, outre la FIG. 65, que nous connaissons déjà, les FIG. 71, 72 et 80. Dans la seconde coupe correspondant à chacune de ces figures, principalement des deux dernières, il y avait encore presque autant de corps colorables que dans la première, aussi bien sur le fuseau, que dans le caryoplasme extérieur.

Nous avons signalé plus haut les divers éléments nucléiniens qui se rencontrent dans le noyau, au premier début du mouvement cinétique. Ce sont des nucléoles encore intacts et des produits de résolution variés : filaments, sphérules ou nucléoles récents, parfois transformés en anneaux, FIG. 62 et 73, et granules minuscules. La quantité absolue de ces corps, ainsi que leur quantité relative est extraordinairement changeante; sous ce rapport, il n'y a certes pas deux noyaux qui se ressemblent.

Ces détails nous sont connus.

Or, tous ces éléments peuvent servir éventuellement à la formation des bâtonnets; c'est un premier point à noter.

Il suffit qu'ils soient véhiculés dans la plage de la figure. Ainsi, dans les FIG. 72, 73, 74, 79 et, en général, dans un assez grand nombre de noyaux, on remarque au sein de la plage, voire même sur le fuseau, des corps nucléolaires qui ont persisté jusque là. Il est cependant difficile de se prononcer dans tous les cas sur la nature de ces corps, car dans les noyaux où les petites sphérules existent, celles-ci, en se fusionnant, pourraient donner des corps semblables. Quoi qu'il en soit de ces cas particuliers, les nucléoles des plages ne portent aucun signe de dégénérescence, et rien n'indique qu'ils ne participeront pas à la figure. Pourquoi, d'ailleurs, ne seraient-ils pas utilisés aussi bien que leurs produits? Nous pourrions ajouter que chez d'autres batraciens ce sont surtout les nucléoles qui fournissent les chromosomes.

Quant à ceux-ci, il est bien évident que les éléments filamenteux des FIG. 61, 64, 65, par exemple, seront incorporés dans la figure. Mais ce qui ne l'est pas moins, et ce qui est beaucoup plus intéressant, c'est que les sphérules-nucléoles et les derniers granules de résolution le sont également. Comment les quelques bouts de filaments des FIG. 68 et 70 pourraient-ils suffire à l'élaboration des 12 chromosomes géants de la figure? D'ailleurs, dans des cas nombreux, sur nos FIG. 61, 62, 64, 65, par exemple, on voit les sphérules s'accumuler dans la plage et s'y fusionner, FIG. 62. Mais il y a plus. Il est des noyaux, et cela dans les diverses espèces, qui ne renferment que des granules et de petites sphérules à l'exclusion de tout filament. Ici, cela ne peut être douteux, *les chromosomes doivent uniquement leur origine à ces éléments minuscules*. Ce fait est d'une haute importance, car il suffirait à lui seul s'il en était encore besoin, pour condamner la théorie de la permanence des chromosomes primitifs de l'ovocyte.

b) Comment les bâtonnets de la figure dérivent-ils de ces éléments si divers? Telle est la seconde question qui s'offre naturellement à l'esprit.

La réponse est facile. Ces éléments se fusionnent à diverses reprises en formant des masses de plus en plus volumineuses, dont le nombre se réduit à mesure jusqu'à ce qu'il soit représenté par le chiffre 12. Telle est l'allure générale du phénomène; quelques détails sont cependant nécessaires pour fixer les idées.

Nous croyons inutile d'insister sur le fait de la coalescence en lui-même; son existence est évidente sur presque tous les noyaux; de nombreux exem-



ples à tous les degrés en sont reproduits dans nos PL. IX et X. BORN lui-même est obligé d'admettre une fusion entre les filaments de la dernière heure.

On peut distinguer deux modalités dans ce phénomène.

Dans certains cas, qui se présentent surtout lorsque la plage fusoriale se forme dans le caryoplasme ordinaire ou dans les massifs irradiés, les éléments primitifs se fusionnent deux à deux, parfois par trois, un certain nombre de fois suivant le nombre primitif d'éléments : filaments ou sphérules ; puis la fusion cesse, et les masses ainsi formées restent indépendantes ; elles ne font plus que se façonner et se régulariser jusqu'à la couronne équatoriale. Nous croyons que tel est le sort des images qui se présentent comme celles de nos FIG. 61, 64 et surtout 65. En effet, aux stades plus avancés, on trouve encore dans les noyaux dépourvus de vacuole des figures semblables, identiques à celle de la FIG. 65, en particulier, mais avec un nombre moindre, quoique très variable, d'éléments. Les FIG. 72, 73 et 79 nous paraissent appartenir à ce groupe ; on ne trouve jamais dans les cas semblables ces masses énormes produites par une coalescence complète. Celle-ci s'arrête lorsque le nombre normal des chromosomes est atteint, ce qui arrive, du reste, assez tard, alors que le fuseau et les asters sont déjà bien formés. Ce procédé donne alors naissance à des images semblables à la FIG. 90, PL. X. Ou bien, si elle va un peu plus loin, les chromosomes ne tardent pas à se former par la bipartition de l'un ou l'autre élément plus volumineux.

A ce moment où le chiffre douze est réalisé, les futurs chromosomes ont les formes les plus bizarres et les plus variées. La cause en est évidente : la fusion des différents filaments ou tronçons qui doivent constituer une unité n'est pas complète ; on y voit encore des bouts libres ou des filaments simplement croisés, etc. La FIG. 90 est typique à cet égard ; les chromosomes n'y sont vraiment qu'ébauchés. Bientôt la fusion s'achève, les formes se régularisent et l'on passe insensiblement à la FIG. 91, dans laquelle cependant la coalescence n'est pas encore complète sur tous les blocs. En même temps que ceux-ci se façonnerent, ils se mettent en mouvement sur le fuseau en se dirigeant vers l'équateur, FIG. 91, pour entrer sans tarder au stade équatorial représenté dans la FIG. 92.

Le second mode se distingue en ce que la coalescence va beaucoup plus loin ; elle donne naissance à une masse unique — à deux ou trois parfois — qui siège dans la vacuole centrale, FIG. 75, 77 et 78, ou au milieu des protubérances, FIG. 69. Ce mode se rencontre surtout lorsque la vacuole

existe; il est alors, peut-on dire, normal. Nous avons dit plus haut que, grâce à l'orientation du caryoplasme, les produits nucléolaires étaient dirigés vers ce point où ils s'accumulaient peu à peu pour se fusionner ensuite.

Le lecteur se rappelle les FIG. 62 et 63. Dans la première, ce sont surtout les sphérules en anneau; dans la seconde, les filaments qui se réunissent et s'agglomèrent; la coalescence est en voie de s'y effectuer. Elle est beaucoup plus avancée dans les FIG. 75, 76 et 78; elle est complète dans la FIG. 77, où l'on ne voit plus d'éléments nucléiniens dans le caryoplasme.

De pareilles masses se voient également dans les protubérances, comme celles de la FIG. 69. Dans la FIG. 67, les sphérules réunies en amas commencent à s'agglomérer au centre, la fusion gagnera de proche en proche jusqu'à la périphérie. A la base de la protubérance ébauchée de la FIG. 71, *b*, les granules et les tronçons qui s'y accumulent ont déjà formé deux masses considérables aux formes les plus bizarres. Cette figure est à rapprocher de la FIG. 76.

Or, ces masses homogènes, qu'elles soient uniques, doubles ou triples, ne représentent qu'une étape transitoire; c'est d'elles que doivent sortir les chromosomes définitifs. Bientôt en effet, elles se fragmentent en deux ou trois portions volumineuses et très irrégulières de forme, qui se fragmentent à leur tour jusqu'à ce que le nombre normal soit atteint. Ces phénomènes sont indiqués dans les FIG. 80 à 87, sur plusieurs desquelles la vacuole est encore bien reconnaissable. Dans la première on aperçoit quatre morceaux — qui peut-être n'en formaient que deux — en forme de boyaux irréguliers et contournés. On en trouve cinq dans la FIG. 82; trois d'entre eux sont en voie de se scinder à nouveau (1). Sur la FIG. 85, on en aperçoit sept, dont cinq se scinderont encore en deux pour former le nombre douze. La fragmentation est beaucoup plus avancée dans les autres figures. Il y a dix fragments sur la FIG. 81; les deux gros munis d'un appendice se diviseront sans doute encore une fois. On peut en compter onze sur les FIG. 84 et 87, tandis que le nombre douze était réalisé dans les FIG. 83 et 86.

Il est aisé de voir sur ces dernières figures, où le nombre normal des chromosomes est atteint, ou à peu près, combien ces derniers, à leur naissance, sont informes et quasi monstrueux; ils sont encore bien mal léchés. Peu à peu ils se façonnent et, sans devenir des chefs-d'œuvre d'élégance, ils finissent par être présentables. A preuve les deux FIG. 88 et 89, qui sont du reste parmi les plus régulières que nous ayons rencontrées.

(1) Le sixième bloc, en haut, à gauche, n'a probablement pas fait partie de la masse centrale, c'est un élément aberrant, resté isolé, comme il s'en trouve un à gauche de la masse vacuolaire dans la FIG. 78.

Dans la FIG. 88, les chromosomes se mettent en marche vers l'équateur; ils sont au nombre de douze — dont un au bas du fuseau. — Sur l'autre figure qui est une vue polaire, les bâtonnets, dont dix seulement ont été reproduits, sont massés dans le plan équatorial.

On remarquera que, même à ce dernier stade, les bâtonnets issus des deux modes que nous venons de décrire, varient beaucoup de forme; il n'y en a souvent pas deux d'identiques, FIG. 89, 91. En outre, leur volume peut être très différent, bien plus différent encore que sur les figures précitées. Cela se conçoit, étant donnée leur origine : la coalescence et la fragmentation sont par leur nature même soumises à toutes sortes d'irrégularités.

Un dernier détail. Les mêmes figures indiquent que les bâtonnets sont, le plus souvent, un peu allongés et plus épais à l'un des bouts qui porte une sorte de tête simple ou bilobée; nous reviendrons sur cette particularité

On pourrait nous faire ici une question : les nucléoles restants et tous les produits de résolution nucléolaire finissent-ils par entrer dans la constitution des bâtonnets définitifs?

S'il est vrai que certains nucléoles restants pénètrent dans la plage fusoriale et peuvent être utilisés, il n'est pas moins vrai que la plupart restent dans le caryoplasme extérieur, FIG. 80, et finissent par s'y dissoudre. Ici, ils se creusent d'une vacuole; le liséré périphérique se colore de moins en moins et disparaît. Le nucléole de la FIG. 67 est à ce stade. Ailleurs, le nucléole, resté massif, pâlit insensiblement en perdant sa nucléine; puis son stroma incolore se désagrège. Enfin, çà et là, on rencontre leurs coques vides.

Quant aux produits nucléolaires, tous ne sont pas non plus utilisés. On peut admettre d'une manière générale, que ceux qui ne sont pas parvenus dans la plage, lorsque les filaments du fuseau sont bien visibles, se dissolvent dans le caryoplasme extérieur. Tel sera, croyons-nous, le sort de la plus grande partie des anneaux et des sphérules massives de la FIG. 73, a; il en sera de même des innombrables granules et des petits nucléoles de la FIG. 72. Notre interprétation s'appuie d'abord sur ce fait que nous avons trouvé plus d'une fois, sur des noyaux à ce stade, un grand nombre de petites coques vides et granuleuses, en tout identiques aux coques de résolution qui ont été figurées dans nos *mémoires* sur la salamandre, FIG. 44, PL. III, et sur les tritons, FIG. 43. 46. 52 et 53, PL. VIII.

Ensuite, lorsque le territoire de la plage prédestinée se découpe à l'aide d'une membrane continue et épaisse, phénomène qui n'est pas très rare, FIG. 68 et 69, PL. IX, tous les produits extérieurs sont évidemment exclus de la figure. Pareillement, lorsqu'un étranglement surgit qui sépare un bourgeon plus ou moins complètement du restant du noyau, FIG. 65, 67.

Il est un dernier ordre de faits qui prouve notre thèse. On rencontre çà et là, soit au voisinage, soit à l'intérieur même de la plage fusoriale, des éléments et des masses de coalescence, parfois considérables, qui donnent des signes évidents de régression et de désagrégation; elles pâlisent, finissent par ne plus se colorer et tombent en granules. Telle était la masse volumineuse, plus pâle, située au milieu de la vacuole dans la FIG. 62, *a* et *c*. Nous avons constaté le même phénomène sur des sphérules, ou des blocs épais gisant au voisinage de la plage ou du fuseau, tels qu'on en voit à la base de la FIG. 72. Cette désagrégation nous a paru se marquer surtout dans les noyaux très riches en éléments nucléiniens, comme celui de la figure précitée. Enfin, on rencontre parfois des masses aberrantes occupant le sommet du fuseau; telles que celles de la FIG. 86, que les colorants ne teignent plus.

En résumé, *la plage fusoriale prend ce dont elle a besoin pour élaborer les chromosomes de la figure future; tout le reste est sacrifié et disparaît.*

Avant de terminer ce chapitre, il n'est pas inutile de dire un mot sur la nature ou les caractères de la coalescence.

Cette coalescence est une fusion.

D'abord, il est bien clair que les 20, 40 ou 50 filaments primitifs en s'unissant pour former les douze chromosomes se fusionnent sans retour, au sens rigoureux du mot, puisqu'ils constituent des unités nouvelles qui fonctionneront désormais comme telles.

Cette fusion est plus manifeste encore lorsqu'elle porte exclusivement sur un nombre très considérable de granules et de sphérules de très petit volume; ces corps perdent toute individualité dans les chromosomes. Cela est tout aussi vrai lorsque ces éléments, au lieu de donner directement naissance aux bâtonnets, se réunissent d'abord en une masse unique qui devra se scinder en douze morceaux.

A propos de ces masses, BORN se demande si elles sont réellement homogènes, ou bien si leurs éléments sont simplement accolés. Il croit pouvoir se rallier à cette dernière hypothèse parce que, à la périphérie de ces masses, on voit souvent des bouts libres. La question de la coalescence appliquée à ces masses n'a pas grande importance. Car, quelque soit l'état de

leurs constituants, ceux-ci finiront toujours par donner douze blocs qui ne peuvent provenir que de la fusion réelle de plusieurs éléments préexistants; tôt ou tard, la fusion doit donc toujours se faire. D'ailleurs, s'il est vrai que l'on y voit parfois des bouts libres, il est vrai aussi que très souvent ils sont d'une homogénéité parfaite aux meilleurs objectifs.

Pour écarter la fusion durant l'élaboration des chromosomes, il faut supposer qu'il ne se trouve jamais que douze filaments nucléaires au début et, en outre, que les sphérules et granules de résolution n'y prennent aucune part dans aucun cas. Or, nous savons que cette double supposition est erronée. D'abord, le nombre des filaments, lorsqu'ils existent, varie d'un noyau à l'autre, de quelques-uns à 40 et plus; il faudrait chercher longtemps pour en trouver un avec douze filaments bien évidents, plus longtemps encore pour trouver les douze paires de BORN et les filaments plus fins qui en résulteraient par division longitudinale (1). D'un autre côté, nous savons aussi que les autres produits de résolution sont utilisés; ils le sont même nécessairement, lorsque les filaments font défaut ou sont peu nombreux; ils peuvent l'être également, lorsque le nombre des filaments est élevé.

Or, s'il en est ainsi, on doit nécessairement admettre les conclusions suivantes :

- a) *Les chromosomes sont des êtres complexes, formés qu'ils sont d'un nombre souvent considérable d'éléments fusionnés ensemble.*
- b) *Ils constituent des entités morphologiques nouvelles, élaborées de toutes pièces, au moment même de la cinèse, à l'aide des produits nucléolaires.*
- c) *Ils ne peuvent donc être identifiés avec les chromosomes primitifs de l'ovocyte.*

Cette genèse est assurément merveilleuse; on n'en connaissait pas d'exemple jusqu'à présent.

### CHAPITRE III.

#### Premier globule polaire.

Nous connaissons l'origine et la constitution des divers éléments de la première figure : fuseau, asters, chromosomes; il ne nous reste plus qu'à faire connaître les phénomènes qui s'y passent jusqu'à la formation du premier globule polaire.

(1) Voir *Second mémoire*, p. 161, la critique du stade VI de BORN.

Ces phénomènes sont assez compliqués. Ils le sont d'autant plus, que la préparation de la seconde figure se fait à l'équateur de la première, ainsi que nous le montrerons bientôt. Les images qui se succèdent dans la couronne équatoriale à partir des FIG. 83, 89, 91 et 92, auxquelles nous sommes arrivés, sont nombreuses et bien faites pour intriguer l'observateur; leur sériation chronologique n'est pas facile. Pour l'établir, il est d'abord nécessaire de posséder un très grand nombre de préparations à tous les stades. Cela n'aurait pas suffi. Il nous a fallu noter soigneusement l'endroit précis où se trouvaient les œufs que nous récoltions. Nous avons ainsi établi les points de repère suivants : ovaire, péritoine, partie supérieure, partie moyenne, partie inférieure de l'oviducte (1). C'est dans la partie moyenne que le premier globule est expulsé. En comparant les quelques centaines de figures que nous possédons, prises à ces différents niveaux, nous croyons être parvenus à établir sûrement l'ordre dans lequel elles se suivent et, par conséquent, la marche naturelle des phénomènes que nous allons décrire.

Au stade des FIG. 89 et 92, avons-nous dit, les bâtonnets ou plutôt les blocs viennent se placer dans le plan équatorial. Là, ils se mettent en cercle à la périphérie du fuseau et s'orientent de façon à toucher les filaments par leur bout le plus épais, le plus large, et à diriger leur autre extrémité en dehors du fuseau. Ils sont donc comme plantés perpendiculairement à la périphérie de celui-ci, leur corps, que nous appellerons désormais *tige*, pour faciliter notre récit, restant libre et faisant saillie extérieurement, FIG. 92, FIG. 95 à droite. Cette position est générale et typique, et elle se conservera, malgré les nombreux changements qui surviendront dans les chromosomes, jusqu'aux derniers stades de la couronne.

### I. *Formation des groupes quaternes. — Multiplicité des couronnes équatoriales.*

Une fois installés dans leur position définitive, les chromosomes exécutent des mouvements variés, pendant lesquels ils subissent une double division longitudinale croisée. L'une se fait dans le plan équatorial : nous l'appellerons *division équatoriale*; l'autre, perpendiculaire à la première, se fait suivant l'axe du fuseau : nous l'appellerons *division axiale*.

La division équatoriale s'indique la première; elle débute dans la partie large, collée au fuseau, et monte insensiblement dans la tige. La seconde est

(1) Voir plus haut : *Méthodes*, p. 307.

plus tardive; elle se marque d'abord au sommet de la tige et descend peu à peu; c'est celle-ci qui devient efficace avant le premier retour polaire.

Tels sont, en résumé, les phénomènes que nous devons d'abord décrire et expliquer.

Il est sans doute inutile d'avertir le lecteur que nous n'avons reproduit dans la plupart de nos figures qu'un certain nombre de chromosomes; nous savons qu'il y en a toujours douze; ils sont tous dessinés dans la couronne de la FIG. 96.

La division équatoriale débute très tôt, sur certains bâtonnets du moins, parfois même avant leur évolution vers l'équateur. Nous avons déjà parlé de bâtonnets à base bilobée; on en voit plusieurs sur la FIG. 91, qui est antérieure à la couronne. S'agit-il dans ces cas d'un commencement de division, ou bien d'une fusion incomplète, qui s'achèvera avant l'implantation sur le fuseau? L'observation est impuissante à résoudre cette question; l'une et l'autre hypothèse est également acceptable. Mais nous pouvons affirmer qu'il existe à ce stade nombre de couronnes dans lesquelles aucun bâtonnet n'est bilobé, qu'il en existe un plus grand nombre encore où il n'y en a qu'un ou deux qui ont cette forme. Ce détail est donc très peu important, puisque son existence est accidentelle. Mais, à côté de ces figures, on en trouve d'autres dans lesquelles il faut admettre que certains chromosomes sont en voie de division, parfois déjà avancée, quelle qu'ait été leur forme primitive; tels sont les deux chromosomes extrêmes, surtout celui de droite, dans la FIG. 88; les autres bâtonnets ne montrent encore aucun signe de dédoublement. On rencontre çà et là de pareilles images. Elles prouvent que tous les bâtonnets n'entrent pas toujours simultanément en mouvement. Il en est ainsi, d'ailleurs, aux stades subséquents, après que les chromosomes ont pris position définitive à l'équateur. Ainsi, dans la FIG. 92, à côté de blocs encore intègres, il y en a qui s'ouvrent; les deux moitiés de celui du milieu, qui est vu en projection, sont déjà étendues sur le fuseau.

La FIG. 95 est aussi digne d'attention. Le bâtonnet de droite n'a pas encore subi de division, tandis que sur tous les autres la seconde division est déjà très visible, ainsi que nous le dirons plus loin.

Bref, tôt ou tard, la division équatoriale se manifeste; la partie basilaire du chromosome se divise en deux lobes. Ceux-ci sont toujours superposés dans le sens axial; cela se comprend, le plan équatorial passant par le milieu du bâtonnet.

Aussitôt les deux lobes s'étendent sur les filaments du fuseau, l'un vers le haut, l'autre vers le bas. Ce mouvement continue à mesure que la fente

progressive dans la tige, dont la hauteur diminue ainsi progressivement, FIG. 93. On voit que les chromosomes sont maintenant d'une grande régularité.

Sur cette figure la seconde division, la division axiale, ne s'indique pas encore, les tiges sont restées simples et massives; mais son moment est arrivé. Témoin la FIG. 94, qui est un peu plus avancée. Sur les chromosomes vus de face — les plus pâles, — on voit que la tige s'est ouverte en formant deux larges lobes latéraux; sur les bâtonnets vus de profil, ces lobes ne sont pas visibles, ils se projettent l'un sur l'autre. Arrivée à la base de la tige, la fente se continue aussitôt dans les deux portions couchées sur le fuseau; le chromosome tout entier est alors traversé par une ligne blanche qui le divise en deux moitiés latérales, dont chacune porte un lobe saillant de la tige en son milieu. Cependant, pour le moment, la fente axiale ne coupe pas les extrémités  $x$  du corps. Ces phénomènes sont clairement indiqués dans les FIG. 95 et 96, provenant de deux espèces différentes, l'*alpestris* et le *taniatus*.

A partir de ce moment, les chromosomes ont une forme particulière et tout à fait caractéristique, qui s'accroîtra de plus en plus aux stades suivants. Ils ressemblent à de petits oiseaux, dont le corps serait formé par la partie étendue sur le fuseau, et les ailes par les lobes de la tige. C'est pourquoi, pour abrégé, nous les appellerons désormais des *oiselets*.

Telle est la première série de mouvements exécutés pendant la division axiale. Il en est une seconde qui, à notre connaissance, n'a été signalée chez aucun animal. Elle est inverse de la première; on pourrait l'appeler *série de rétrogradation*. Voici en quoi elle consiste. Une fois que les ailes sont formées, FIG. 94, 95, le mouvement d'expansion sur le fuseau cesse. En outre, les deux ailes se soulèvent en entraînant vers l'équateur la partie du corps qui leur est attachée et, par conséquent, le corps tout entier, et en faisant de plus en plus saillie vers l'extérieur.

Ces mouvements d'ascension sont clairement indiqués sur les FIG. 97 à 100. On y voit les ailes grandir de plus en plus et le corps diminuer à mesure; sur la FIG. 100, celui-ci est presque entièrement rétracté et les ailes sont largement déployées. Ces figures sont d'une ravissante beauté; on ne se lasse pas de contempler ces admirables oiselets qui semblent prendre leur essor pour se dérober aux regards de l'observateur indiscret.

Leur vie, hélas! n'est pas de longue durée. Les ailes finissent bientôt par absorber les derniers restes du corps; celui-ci ne sert plus désormais qu'à les relier ensemble à l'aide de ses extrémités  $x$ , FIG. 95, qui finissent



évidemment par se toucher, lorsque le retrait est complet. Dès lors, changement total dans la couronne, qui perd tous ses charmes : les oiselets font place à des U vulgaires, dont les branches représentent les deux ailes. Comme celles-ci, ces branches sont situées latéralement, c'est-à-dire dans le plan équatorial. Ce détail se voit particulièrement bien sur des figures vues d'en haut, c'est-à-dire du pôle, FIG. 103, 104, PL. XII.

Avant d'aller plus loin, revenons pour un instant à la division *équatoriale*.

La division *axiale* se marque sur les tiges à des moments différents. Tantôt la division équatoriale a tellement progressé avant que l'autre ne se manifeste, que les chromosomes sont presque entièrement étendus sur les filaments; il ne reste plus en leur milieu qu'un léger renflement. D'autres fois, la tige est encore très longue, lorsque survient la fente axiale. On trouve, en effet, souvent des indices manifestes de cette fente sur des images identiques à celle de la FIG. 93. Il n'est pas rare d'ailleurs de rencontrer ces particularités à tous les degrés sur la même couronne. Témoin la FIG. 95 : à côté de tiges rudimentaires, il y en a de moyennes, *x*, et de très longues encore, chromosome de gauche. Dans tous les cas, la division équatoriale s'achève, si elle ne l'était déjà, en continuant sa marche ascensionnelle dans les deux lobes ou ailes, pendant le soulèvement de celles-ci. Les FIG. 98 et 99 indiquent clairement ce fait. On y voit plusieurs ailes nettement bipartites dans toute leur longueur, et même formées de deux moitiés libres à leurs extrémités, FIG. 98, à droite, et FIG. 99, à gauche, en bas.

Ainsi, lorsque les ailes arrivent à former des V, elles sont constituées chacune de deux filaments accolés, reliés dans la courbure par les extrémités *x*, FIG. 95, du corps de l'oiselet, extrémités qui n'ont pas été coupées par la fente axiale. Nous disons que ces filaments sont accolés; en effet, le mouvement ascensionnel des ailes a pour effet de les tendre et de les rapprocher. Aussi, à partir du stade de la FIG. 100, ne sont-ils plus visibles; les ailes et les branches des V paraissent simples, homogènes. On trouve cependant çà et là, durant ces étapes, des images qui indiquent clairement qu'ils se maintiennent, quoique dérobés aux regards. La FIG. 104 reproduit une de ces images. On voit à la base de cette figure deux V, dont les branches sont représentées par deux pelotons d'anses enchevêtrées, reliés ensemble par un ou deux ponts, *x* de la figure. Ces ponts ne sont autres que les extrémités du corps primitif, que nous avons désignées par *x* également et qui finissent par se toucher lorsque les ailes arrivent à former des V, comme

nous l'avons indiqué plus haut. Dans le chromosome inférieur de la FIG. 104, ces deux ponts sont restés très distincts et l'on voit très bien qu'ils se continuent de chaque côté avec une moitié du peloton, c'est-à-dire avec un des deux filaments des branches. Sur l'autre chromosome, les ponts sont réunis et n'en forment apparemment qu'un seul. En outre, sur les deux chromosomes de gauche, en bas, une de leurs branches est bilobée, grâce à la séparation fortuite des deux filaments accolés. Enfin, plus haut, sur les deux chromosomes latéraux, on voit des espaces clairs séparant les deux éléments constituants des branches. Les ailes continuent donc à former des paires de filaments jumeaux.

En résumé, dès que les deux divisions, équatoriale et axiale, sont achevées, les *groupes quaternes* ou *tétrades* sont constitués. Lorsque, ensuite, les deux ailes se sont entièrement relevées, ces groupes sont nettement partagés en deux *dyades-sœurs*, représentées par ces ailes elles-mêmes, FIG. 100 et 104.

Venons maintenant aux phénomènes subséquents, qui sont remarquables. La couronne de la FIG. 104 n'est pas encore la couronne équatoriale définitive. Les chromosomes de cette figure représentent en réalité deux V superposés et accolés, puisque les ailes sont formées de deux moitiés réunies par les deux ponts  $x$ . On croirait volontiers qu'ils vont se séparer en se soulevant par la courbure et se retirer chacun vers un pôle, ainsi que cela se fait dans les cas ordinaires (1). Il n'en est rien; le retrait vers les pôles n'a lieu qu'après les étapes représentées dans les FIG. 106, 107 et 108; cela est certain.

Voici comment les choses se passent.

D'abord les deux ailes se séparent au point de courbure, c'est-à-dire que la division longitudinale axiale, incomplète jusqu'ici, s'achève en coupant les deux ponts  $x$ , extrémités du corps de l'oiselet, FIG. 104. Ainsi, les deux ailes sont séparées sur le chromosome inférieur de la FIG. 103; elles le sont sur tous ceux de la FIG. 101, à l'exception d'un seul qui est encore simple.

Les groupes quaternes sont alors formés de deux *dyades distinctes*: les deux ailes séparées.

Au moment où cette séparation s'opère, les deux ailes devenues libres sont encore situées latéralement, c'est-à-dire dans le plan équatorial. Elles doivent maintenant se superposer dans le sens axial, afin de pouvoir faire plus facilement retour vers les pôles.

(1) Voir plus loin, Chap. VI : *Groupes quaternes*.

A en juger par la plupart des figures que nous possédons, ce changement de front est laborieux. Les ailes en chevauchant l'une sur l'autre se contournent, s'embrassent, s'enlacent et semblent se fusionner, se courbent en V, en un mot, prennent les formes les plus bizarres et souvent indistinctes. La FIG. 106 reproduit une de ces images singulières; ce n'est que par l'étude attentive et la comparaison de nombreuses figures à ce stade que l'on peut arriver à découvrir sûrement les groupes binaires, tels que nous les figurons.

Cependant, il est d'autres images qui sont beaucoup plus claires. Examinons, par exemple, les FIG. 101 et 102. A peine la scission des ailes est-elle opérée, que les extrémités qui touchent au fuseau se croisent en se recourbant vers l'extérieur; il en résulte bientôt deux V très ouverts qui se tiennent collés par leur milieu en forme de X ou de croix. Telles sont les deux paires du centre de la FIG. 101. Dans la FIG. 102, le croisement est complet sur toutes les paires. Celles-ci se présentent comme des étoiles à quatre bras divergents, dont les extrémités font saillie hors du fuseau.

Le mouvement des ailes l'une sur l'autre ne s'arrête pas là. Dans les deux cas que nous venons de considérer, FIG. 106 et 102, leur chevauchement continue jusqu'à ce qu'elles arrivent l'une au-dessus de l'autre, c'est-à-dire qu'elles soient superposées dans le sens axial. En même temps, elles se régularisent et se rectifient. On se trouve ainsi en présence d'une nouvelle couronne, tout autre que les précédentes; c'est celle de la FIG. 107. On a dessiné cette couronne obliquement pour pouvoir y inscrire les douze paires de bâtonnets jumeaux ou d'ailes. Celles-ci ne touchent au fuseau que par une de leurs extrémités, leur corps fait entièrement saillie en dehors de la figure. Lorsqu'on les examine tout à fait de face en relevant la vis du microscope, on ne voit que des groupes de deux points superposés, représentant la section optique des paires de bâtonnets : au milieu de la figure. Ces couronnes sont aussi remarquables par leur élégance que par leur régularité.

Encore un pas, et nous arrivons à la couronne équatoriale définitive, FIG. 108. Les bâtonnets droits de la FIG. 107 se transforment en V; voici comment. Les extrémités qui touchent au fuseau se courbent et se relèvent peu à peu en dehors, en entraînant le corps de l'aile qui semble glisser sur les filaments jusqu'à ce que les deux bouts soient au même niveau. Il en résulte deux V superposés, comme le marque la figure. En coupe optique, ils se présentent sous la forme de quatre points, dont les deux supérieurs appartiennent à l'un des V, les deux inférieurs à l'autre. Sur la FIG. 108, les deux paires latérales ont été dessinées obliquement pour mieux montrer les quatre

branches des deux V. Vues de face, ces couronnes, lorsqu'elles sont achevées, sont identiques à celle de la FIG. 122 du second globule, à laquelle nous renvoyons le lecteur pour ne pas multiplier inutilement les dessins.

Mais pendant que les V se forment, leurs branches sont assez souvent ondulées et divergentes, comme dans les deux groupes médians de la FIG. 108. Ces groupes ressemblent beaucoup à ceux de la FIG. 102, à part que les V y sont *superposés* et non croisés. Et l'on pourrait se demander si la FIG. 102 doit passer par la FIG. 107, pour arriver à la FIG. 108; en effet, les V croisés de la FIG. 102, en continuant à glisser l'un sur l'autre, arriveraient facilement à se superposer comme dans la FIG. 108.

Il est très possible qu'il en soit ainsi dans les cas particuliers où la FIG. 102 remplace la FIG. 106; mais on ne peut le savoir, parce qu'on ne peut voir ce qui se passera ultérieurement dans cette figure. Ce qui est certain, c'est que les FIG. 106 et 107 sont très communes et que les figures à bâtonnets droits superposés, FIG. 107, précèdent la couronne de la FIG. 108. Au reste, c'est là un détail assez peu important; car, dans tous les cas, les ailes se superposent, se courbent et arrivent à former les deux V superposés de la couronne définitive, FIG. 108.

## II. *Retour polaire.*

A partir de la couronne équatoriale, tous les phénomènes se passent comme dans les divisions ordinaires, il n'y a donc pas lieu de les décrire longuement.

Les V superposés se soulèvent par leur courbure, l'un d'un côté, l'autre de l'autre, en entraînant les branches qui finissent par être couchées sur les filaments du fuseau et à se toucher, apparemment du moins, par leurs bouts, de façon à former une figure losangique, FIG. 109, à droite. Puis, ils se séparent en marchant vers les pôles, sous la forme de V bien caractérisés, même figure, à gauche. Parfois, pendant la séparation, l'une ou l'autre branche se colle avec celle d'un V opposé, et alors les branches libres en descendant vers le pôle étirent les V et les transforment en bâtonnets droits réunis par une protubérance médiane, qui représente les têtes accolées de deux bâtonnets. Telle est l'origine des corps allongés et irréguliers qui sont encore à l'équateur de la FIG. 110, tandis que les V restés libres sont déjà près des pôles. Ce phénomène est connu, et nous en avons donné récemment d'autres exemples pendant la segmentation de *P. Ascaris* (1).

(1) *La fécondation chez l'Ascaris megaloccephala*; Pl. II, fig. 28 et 29.

Arrivés aux pôles, les V d'abord éparpillés un peu partout, FIG. 111, s'ordonnent bientôt en couronne polaire, FIG. 112. Cette couronne est généralement d'une grande régularité. Vue d'un pôle, elle se présente comme dans la FIG. 118, à part l'espace central vide de bâtonnets, qui est ici beaucoup plus restreint.

### III. *Expulsion du premier globule.*

Les phénomènes qui accompagnent la formation du premier globule ne sont pas dénués d'intérêt. Ils sont calqués sur ceux qui ont été décrits par l'un de nous dans divers nématodes. On a montré que, chez ces animaux, en règle générale, le fuseau de la figure polaire, ou les filaments connectifs des auteurs, s'effaçait complètement et était remplacé plus tard par un *fuseau nouveau* : - ce second fuseau, avons-nous dit, est une production étrangère à la cinèse proprement dite (1) -. Nous l'avons appelé *fuseau de séparation*, parce que c'est dans ce fuseau qu'apparaît la plaque cellulaire séparatrice du globule.

Il en est de même chez les tritons. Nous en sommes d'autant plus heureux que le récit qu'on vient de lire a trouvé plus d'un incrédule, à la suite de BOVERI. A partir du stade de la FIG. 111, dans laquelle les bâtonnets arrivent aux pôles, le fuseau, généralement très long, se raccourcit en prenant la forme d'un tonnelet; par le fait même, les deux couronnes se rapprochent, FIG. 112 et 113, parfois jusqu'à venir en contact. Aussitôt, les filaments du tonnelet s'effacent et disparaissent en totalité. Leur dissolution débute souvent dans la partie médiane, FIG. 113, assez souvent aux deux extrémités, près des couronnes. Celles-ci sont finalement plongées dans un caryoplasme ordinaire, finement granuleux et entièrement dépourvu de filaments. Mais bientôt les deux couronnes commencent à s'éloigner l'une de l'autre, et l'on voit apparaître dans le plasma interposé des radiations nombreuses, qui non seulement relient les couronnes, mais s'étendent latéralement parfois à une assez grande distance. La FIG. 114 est typique pour ce stade. A part l'ampleur qui peut varier, toutes les images sont semblables. Il est impossible de les confondre avec le fuseau des figures précédentes. Sur aucune de nos nombreuses préparations, nous n'avons pu constater la permanence du fuseau originel; sa disparition est pour nous certaine.

(1) *La vésicule germinative et les globules polaires chez l'Ascaris megalocephala*, La Cellule, t. II, p. 58, 1886. — *La vésicule, etc. chez quelques nématodes*; ibidem, t. III, p. 56. — *Les globules polaires de l'Ascaris clavata*; ibidem, t. III, p. 208 et suiv.

Or, c'est dans ce nouveau fuseau, ou plutôt ces nouvelles irradiations puissantes, que la plaque s'élabore. Celle-ci est à son début dans la FIG. 114; chaque filament possède son point d'épaississement. On remarquera que la plaque s'étend bien loin en dehors des couronnes et vient aboutir des deux côtés de la membrane ovulaire. Lorsqu'elle est complète, les granules enchylémateux s'y accumulent et sont sans doute utilisés pour l'achèvement de la membrane, qui devient en apparence homogène et présente un double contour très net, FIG. 115. Cette membrane se dédouble et le globule est mis en liberté. Le clivage commence toujours au point où la plaque vient se joindre à la membrane de l'œuf et progresse insensiblement jusqu'au centre de la plage à découper. Il a déjà commencé sur la FIG. 115 (1); à mesure qu'il se fait, la partie libérée du globule s'arrondit et fait saillie au dehors. La séparation est complète sur la FIG. 119.

Tous ces phénomènes sont connus depuis la découverte faite en 1886 (2) de l'intervention d'une plaque cellulaire véritable dans la séparation des globules polaires, comme dans celle des cellules ordinaires après la cinèse (3).

Il résulte de cet exposé, il est à peine besoin de le faire remarquer, que des vingt-quatre ailes ou dyades de la couronne équatoriale, il y en a douze qui sont emportées avec le premier globule. Ce qui revient à dire que chacun des douze groupes quaternes perd un groupe binaire.

#### *Constitution du globule polaire.*

Un mot sur la constitution des volumineux globules polaires. La manière dont se forme la plaque indique nettement que ce sont des cellules, seulement la couronne qu'ils contiennent ne se reconstitue pas en noyau fermé. On voit dans leur protoplasme abondant ce qui se trouvait dans le territoire de l'œuf où ils sont découpés : toujours de nombreux grains de pigment, FIG. 119 et 120, parfois quelques enclaves vitellines sporadiques. Quant aux éléments nucléiniens de la couronne, ils y prennent toutes les formes. Souvent, ils se fusionnent très tôt en plusieurs masses irrégulières, FIG. 120, le plus souvent au nombre de six, FIG. 114, 119, 122, parfois, en

(1) Cette figure représentant une coupe optique, c'est par mégarde que le globule a été ombré et qu'il paraît par là logé dans une cavité.

(2) *La vésicule chez Ascaris megalocephala*, La Cellule, t. 11.

(3) *La Cytodiérèse, etc.*, Ch. II : *La Plasmodiérèse*; La Cellule, t. 1, p. 372, 1885. — Les nouvelles recherches d'HOFFMANN (*Ueber Zellplatten und Zellplattenrudimente*) ne font que confirmer celles qui sont consignées dans ce travail, déjà ancien, sur la présence et le rôle de la plaque cellulaire dans la division chez les animaux.

une masse unique, FIG. 116. Il n'est cependant pas très rare de rencontrer des globules dans lesquels, au moment de leur séparation du moins, les bâtonnets de la couronne conservent leur individualité : ainsi dans la FIG. 115, où l'on peut en compter douze.

Cette figure demande un mot d'explication. A première vue, on croirait y voir les V de la couronne polaire. Il n'en est rien. Une étude attentive des couronnes destinées au globule, nous a appris que les V ne se maintiennent pas dans leur forme; de bonne heure, ils se redressent en bâtonnets, tandis que dans la couronne réservée à l'œuf les branches se rapprochent de plus en plus. On peut constater ce double fait sur les couronnes de la FIG. 113; les V destinés au globule sont déjà très ouverts et presque droits. Or ce sont ces dyades redressées, c'est-à-dire les ailes, qui se dédoublent dans le globule en produisant les diverses formes de V de la FIG. 115. Ce dédoublement est le premier phénomène de la seconde cinèse, ainsi que nous allons le voir; la FIG. 115 correspond exactement à l'étape de la seconde figure représentée dans la FIG. 117.

#### IV. *Fuseau et asters.*

##### 1° *Le fuseau.*

Le fuseau dont nous connaissons l'origine et le développement est vraiment typique; on peut dire qu'il résume en lui tous les genres de perfection : ampleur, puissance, centrage parfait, nombre incalculable de filaments d'une délicatesse extrême, rubans nombreux des plus réguliers et des mieux accentués. On pourrait ajouter qu'il renferme dans son sein un nombre immense de granules infinitésimaux, qui s'accumulent surtout aux deux pôles en y formant une sorte de plaque polaire. Tous ces détails sont faciles à saisir sur des matériaux de choix et se voient très clairement sur toutes nos figures: FIG. 88, 90 et suivantes.

a) Nous avons décrit plus haut, p. 314, la formation des filaments fusoriaux à l'aide du réseau caryoplasmique de la *plage fusoriale*. A ce début, et encore lorsque le fuseau est déjà bien dessiné et couronné par les asters, FIG. 85, 88, les filaments sont lâches et ondulés, croisés même en sens divers. Cet état peut durer très longtemps, jusques après les deux divisions équatoriales. Les FIG. 93, 97 et 98 sont tout à fait démonstratives à cet égard. Ces figures, très originales, ne sont pas rares à ce stade. Aussi longtemps que le fuseau est ainsi constitué, on peut constater sur des vues polaires que l'aspect réticulé, présenté par les figures précitées, n'est pas dû seulement au croise-

ment des filaments. Ceux-ci restent réunis latéralement par un grand nombre de trabécules formant un véritable réseau, comme si la plage fusoriale n'était pas encore entièrement transformée.

On observe encore des images semblables, quoique souvent moins régulières et moins fournies, lorsque les oiselets existent, comme dans les FIG. 97 et 98. Il va sans dire que le nombre et l'ordonnance des trabécules est extrêmement variable, mais très souvent celles-ci sont nombreuses. L'existence de ces liaisons transversales a été observée jadis sur les couronnes équatoriales des cellules testiculaires de la forficule et de l'écrevisse (1), où elle est beaucoup moins marquée, d'ailleurs, que chez les tritons.

Plus tard les trabécules unissantes deviennent plus rares, peut-être disparaissent-elles entièrement, absorbées qu'elles seraient par les filaments longitudinaux. Il est certain du moins que, à partir de la FIG. 102, la plupart des filaments sont indépendants.

b) Nous savons que les filaments fusoriaux ont parfois leurs extrémités libres, au moment de leur naissance; mais qu'ils finissent toujours par converger vers un point commun. On peut admettre dans ce cas qu'ils se terminent tous aux deux pôles; à moins que, peut-être, ils ne se soudent avec les filaments qui viennent de l'autre côté du fuseau.

Cette dernière hypothèse pourrait venir à l'esprit de celui qui examine attentivement la manière d'être des filaments aux deux pôles naissants, dans la grande majorité des cas. Jetons les yeux sur quelques figures de la PL. X, principalement sur les FIG. 72, 74, 77, 78, 80. Sur toutes ces figures, le fuseau est représenté suivant sa longueur. Or, on y voit très clairement que tous les filaments, au lieu de se terminer aux deux pôles, contournent celui-ci et se continuent à n'en pouvoir douter de l'autre côté; on dirait que le fuseau est formé d'un fil ininterrompu tournant d'un pôle à l'autre, formant écheveau, en un mot. Ces images sont de loin les plus communes lorsque le fuseau s'élabore dans une plage vacuolaire.

Or, cette disposition se maintient dans les FIG. 85, 87 et 90, PL. XI, qui sont plus âgées; les filaments polaires ne font que se condenser de plus en plus à mesure que le fuseau se développe et s'allonge. Cette disposition rend compte de la forme qu'affecte généralement ce dernier. Elle est celle d'un cylindre un peu renflé à l'équateur et tronqué aux extrémités. Celles-ci s'arrondissent, il est vrai, mais le sommet conserve toujours une certaine largeur; en d'autres termes, le fuseau n'est jamais pointu. Il faut évidemment

(1) *La Cytodièrese, etc.*; pl. VII, fig. 246, p. 321.



de l'espace pour permettre à un nombre si considérable de filaments de traverser les pôles, alors même qu'ils y formeraient plusieurs étages. On peut voir sur toutes les figures suivantes que cette forme tronquée se maintient jusqu'au stade des couronnes polaires. Certes, on trouve çà et là des fuseaux plus aigus, comme ceux des FIG. 99 et 102, par exemple, mais ils sont néanmoins toujours émoussés.

En résumé, les filaments traversent les pôles sans discontinuité. Forment-ils des anneaux ou des spirales isolées ou un fil continu? Qui pourrait le dire? Quoi qu'il en soit, le fait que nous venons de signaler pourra peut-être trouver son application dans l'explication mécanique des phénomènes cinétiques. Plus tard, lorsque la science sera assez avancée!

c) Nous avons déjà signalé l'existence de *rubans* dans le fuseau. Ils sont organisés comme ceux qui ont été mentionnés déjà chez d'autres animaux et chez les végétaux.

Ils sont formés de filaments agglomérés suivant leur longueur, c'est-à-dire dans le sens axial; ils se présentent comme de petits fuseaux détachés dans le grand, FIG. 94, 96, 102, etc. Leur puissance varie beaucoup; ils sont très larges dans les figures précitées; ailleurs, ils sont très étroits et formés seulement de deux ou trois filaments accolés, FIG. 108, 110, 111 et 112. La FIG. 109 présente des rubans de moyenne épaisseur.

Leur existence n'est pas générale. On rencontre souvent des fuseaux achevés qui ne présentent que des filaments isolés, FIG. 95, 100, 101, 108. Néanmoins, on constate sur la plupart de ces figures que l'épaisseur des filaments est variable. Il y en a presque toujours de plus puissants, de plus brillants qui pourraient provenir de la fusion de filaments primitifs, bien qu'ils paraissent tout à fait simples aux meilleurs objectifs. L'observation est impuissante à nous éclairer sur ce détail intime.

Le mode de formation des rubans nous paraît double. Dans le cas où le fuseau s'organise à l'entour de la vacuole centrale, on voit fréquemment des faisceaux compacts de filaments envahir cette dernière, ainsi qu'il a été dit à propos de la FIG. 87. Or, ces faisceaux persistent pendant l'achèvement du fuseau et forment les rubans. Ailleurs, ceux-ci apparaissent plus tardivement et, pour autant qu'on puisse en juger par la comparaison des stades qui se suivent, leur élaboration est lente et progressive. Ainsi sur les FIG. 88, 91 et 92, on ne voit guère encore de traces de rubans: mais ceux-ci commencent à s'accuser nettement sur la FIG. 93 qui est plus avancée et dont le fuseau présente la même facture que ceux des trois figures précédentes, ce qui les rend comparables.

Les rubans sont le lieu d'insertion favori des chromosomes, FIG. 94 et 102. Mais, puisqu'ils n'existent pas toujours, on ne peut les considérer comme des instruments indispensables au retour polaire, comme semblent l'insinuer certains auteurs.

En outre, on nous permettra de faire remarquer que ces bandes persistent dans le fuseau conjonctif après la dislocation de la couronne, ainsi qu'en témoignent les FIG. 109 à 111. La première de ces figures est surtout démonstrative; entre les branches des V qui se regardent à l'équateur, on voit nettement que les rubans persistent. Nous avons constaté plusieurs fois ce fait, qui est certain. Ces rubans sont donc continus et persistants. Ce serait une double erreur de soutenir avec les botanistes modernes (1) qu'ils sont formés de deux moitiés distinctes, attachées l'une au chromosome supérieur, l'autre au chromosome inférieur de la couronne, et qu'après avoir remorqué les bâtonnets vers les pôles, ils ne laissent de vestige entre les deux couronnes. S'il y a des filaments remorqueurs dans les rubans, chose que nous ne voulons ni affirmer ni nier, ils ne sont qu'en nombre restreint; les autres restent en place après la dislocation de la couronne.

d) Il nous reste à dire un mot des granules minuscules qui envahissent le fuseau, FIG. 88. Sur la plupart des figures de la même PL. XI, ces granules sont répandus dans toute l'épaisseur du fuseau, tout en étant cependant toujours plus nombreux et plus tassés vers les pôles, FIG. 88, 91, 92.

Ces granules ne sont pas visibles durant la première période d'élaboration du fuseau; on n'en aperçoit pas encore dans les FIG. 87 et 90. Mais dès que le fuseau est achevé, ou à peu près, et dès, surtout, que les asters ont atteint leur forme définitive, leur existence est facile à constater; car leur nombre est légion, FIG. 88 et 91. Le fait le plus frappant au début est l'accumulation des granules aux deux pôles; c'est de là qu'ils se répandent insensiblement dans tout le fuseau en suivant les filaments. Ainsi, dans les figures précitées, il n'y a encore qu'un nombre restreint de granules qui ont émigré vers l'intérieur. Sur la FIG. 97 et surtout sur les FIG. 92 et 101, on aperçoit comme de larges courants allant d'un pôle à l'autre; ici la diffusion des granules bat son plein.

Mais l'existence de ces granules est éphémère; ils ne tardent pas à s'effacer, d'abord sur la partie centrale du fuseau, qui finit par devenir hyaline: il ne reste alors que les deux plaques polaires, déjà bien appauvries, FIG. 99 et 100; ensuite, celles-ci disparaissent à leur tour, FIG. 102 et suivantes.

(1) Voir le travail de GREGOIRE, l. c.

D'où viennent ces granules ? A quoi servent-ils ?

Ils proviennent du caryoplasme extérieur au fuseau, et ils pénètrent dans celui-ci, surtout à l'aide des filaments astériens. Nos figures prouvent ce double fait. On peut voir sur les **FIG. 82, 85, 87, 90**, combien le caryoplasme est chargé dans toute son étendue de granules presque imperceptibles. Ce sont des granules enchylémateux, blottis contre les trabécules ou les cordons ; ils sont probablement de nature albuminoïde ou plastinienne, car ils ne prennent pas les colorants des nucléo-albumines.

Lorsque les rayons astériens et les irradiations, en général, apparaissent dans le caryoplasme ainsi constitué, ils sont lisses et dépourvus de granules : soit que ceux-ci se dissolvent, soit qu'ils se retirent vers l'extérieur, à mesure que les trabécules se transforment en filaments, **FIG. 81**. Mais à un moment donné, ici plus tôt, là plus tard, les granules périphériques font irruption dans l'aster et se mettent en marche sur ses rayons. Parfois, ceux-ci en sont tout couverts, **FIG. 87** ; ailleurs, certains filaments seulement en sont garnis. Lorsque l'aster est en voie de formation, comme dans la **FIG. 90**, on les trouve surtout sur les rayons qui de part et d'autre prolongent l'axe du fuseau. Tout d'abord, ils s'arrêtent à la périphérie du noyau sans y pénétrer, **FIG. 87**. C'est seulement lorsque l'aster est centré qu'on en trouve dans le fuseau sous la forme d'amas polaire, comme au pôle inférieur de la **FIG. 88**. Après cette première irruption, leur migration continue pendant quelque temps ; on en voit encore, en effet, sur des filaments astériens qui se pressent près du centre de l'aster : **FIG. 88**, surtout en bas, à droite, et **FIG. 91**. Le caryoplasme extérieur s'appauvrit ainsi de plus en plus, l'aster se dégarnit et redevient complètement hyalin.

Le transport des granules enchylémateux vers le fuseau est donc un phénomène temporaire. On remarquera d'abord qu'il coïncide avec la seconde période de l'élaboration du fuseau. Nous avons vu, en effet, que le fuseau est loin d'être achevé dans les **FIG. 87, 88, 90 à 93**. S'il en est ainsi, on peut croire que les granules albumineux ou plastiniens qu'il reçoit, en si grande abondance, sont employés par lui comme nourriture ou comme matériaux d'assimilation, c'est-à-dire propres à être incorporés comme tels, pour l'achèvement des filaments et des rubans. Il coïncide également avec la période la plus laborieuse de la figure. A ce stade, il se fait dans celle-ci un travail intense : installation des chromosomes énormes sur le fuseau et leur transport à l'équateur, leur double division, les nombreux déplacements des chromosomes-filles amenant la production des oiselets et des diverses

couronnes équatoriales. Tous ces mouvements nécessitent une dépense d'énergie très considérable, plus considérable peut-être que celle d'un muscle en plein travail, et dont la production et l'entretien ne peuvent provenir que des matériaux de réserve du fuseau, ou de ceux qui lui sont amenés du dehors. Telle serait surtout la raison d'être du transport de l'enchylème extérieur dans le fuseau à cette période.

## 2° *Les asters.*

Nous avons peu de chose à ajouter à ce qui a été dit sur leur formation et leur développement.

Nous venons de voir qu'à une certaine époque ils présentent un aspect granuleux, pour redevenir bientôt hyalins comme ils l'étaient au début.

L'existence des asters est assez générale, nous avons cependant remarqué des figures qui en étaient dépourvues, par exemple les FIG. 92 et 96(1).

Ils sont souvent très puissants et très étendus. Leurs filaments sont extrêmement nombreux, FIG. 95, 100, etc., et ils s'étendent parfois très loin dans la région chargée d'enclaves.

Ils s'appliquent presque toujours contre le sommet du fuseau et semblent faire corps avec lui. Mais ce n'est là qu'une apparence, car on constate aisément qu'ils conservent toujours leur autonomie. Il est très rare de rencontrer les FIG. 99 et 102, dans lesquelles le sommet de l'aster est à une certaine distance du fuseau. Dans tous les cas, les rayons convergent toujours vers un point unique; ils sont donc parfaitement centrés; ce détail se constate aussi aisément sur les asters vus à plat des FIG. 105 et 119, que sur les FIG. 99 et 102.

L'opinion des auteurs qui, comme SOBOTTA, nient l'existence des asters véritables dans les globules polaires, surtout chez les vertébrés, pour cette raison que leurs rayons partiraient latéralement d'un fuseau tronqué, et ne se réuniraient pas en un centre commun, est donc doublement erronée. Cette opinion ayant été réfutée ex professo dans un de nos mémoires récents (2), nous ne nous y arrêterons plus. Qu'il nous suffise de constater ici que l'on trouverait difficilement de plus beaux asters que ceux des cinèses polaires des tritons. Ce n'est donc pas dans l'absence ou la constitution de l'aster qu'il faut chercher la différence entre les divisions sexuelles et les divisions ordinaires.

(1) Il n'est pas inutile de faire remarquer en passant qu'on n'a pas représenté les asters sur les figures de la première cinèse, qui sont insérées sur la planche suivante (Pl. XII).

(2) *La fécondation etc., chez l'Ascaris megalocéphala*, pp. 74 à 80. La Cellule, t. XIII.

Mentionnons encore un détail qui se remarque particulièrement bien sur notre objet. Les rayons astériens qui descendent sur les flanes du fuseau s'en éloignent bientôt et prennent une direction très oblique, tellement qu'en se rencontrant à l'équateur ils forment un angle très ouvert. Il en résulte qu'ils restent en dehors des chromosomes, même lorsque ceux-ci sont très saillants, FIG. 91, 95, 100, 101. Nous pouvons affirmer, à la suite de très nombreuses observations, que nous n'avons jamais vu un filament astérien se terminer à un chromosome; il est même assez rare d'en rencontrer qui leur paraissent accolés latéralement, tout en continuant leur chemin et se perdant dans le réseau. Il est impossible d'admettre qu'il y ait dans l'aster des tritons une couche palléale (*Mantelschicht*), ou des cônes destinés à remorquer les bâtonnets vers les pôles; on dirait plutôt que les rayons fuient les chromosomes ou sont repoussés par eux. Ce fait n'est pas particulier aux tritons, il se constate chez les autres animaux, lorsque les asters y sont conservés dans leur état naturel, que leurs rayons ne sont pas brouillés, déchirés par les réactifs ou les manipulations. Jamais, sur des matériaux non compromis, on n'observe de *Mantelschicht* descendant des pôles et venant s'attacher aux bâtonnets (1). Toute théorie mécanique de la division basée sur de pareils accroche-cœur doit être rejetée sans hésitation.

#### CHAPITRE IV.

##### Second globule polaire.

Les secondes figures se forment chez les tritons dans la moitié inférieure de l'oviducte. Lorsque l'œuf est pondu, la figure est habituellement au stade des couronnes polaires; l'expulsion du second globule se fait donc après la ponte.

Les phénomènes qui accompagnent la formation de la seconde figure sont beaucoup plus simples, moins complexes. On pourrait les résumer en disant qu'ils comprennent seulement ceux de la seconde période de la première cinèse, c'est-à-dire ceux qui se présentent après la formation des groupes quaternes, mais qu'ils en sont la copie fidèle. Nous allons retrouver en effet toutes les figures du premier globule, à partir des V formés par les ailes de la couronne équatoriale de la FIG. 104.

(1) Ce sujet a été traité récemment encore dans notre mémoire sur l'*Ascaris* p. 124.

Rien n'est particulier à la seconde figure des tritons que la préparation de la première couronne équatoriale formée de V, et qui est représentée dans la FIG. 118 en vue polaire. Le fuseau et les asters sont d'ailleurs identiques à ceux que nous venons d'étudier. Ces quelques mots suffisent pour nous orienter dans la description succincte qui va suivre.

### 1. *Élément nucléinien.*

Les éléments qui arrivent aux pôles de la première figure, nous l'avons dit, sont des ailes recourbées en V. Or ces ailes ne sont pas simples; ce sont des dyades issues de la division longitudinale équatoriale. Les bâtonnets recourbés de la couronne qui reste dans l'œuf après l'expulsion du premier globule, quoique homogènes, en apparence, sont donc en réalité divisés suivant leur longueur. Cette division va maintenant se manifester.

Pendant le retour polaire précédent, les bâtonnets se contractent, comme c'est le cas habituel. Ils continuent à se contracter dans la couronne polaire. En outre, cette couronne perd de sa régularité : les V, devenus très courts, y sont comme jetés pêle-mêle; cela se remarque très bien sur nos FIG. 114 et 115. Sur la première de ces figures, les bâtonnets semblent même plus ou moins fusionnés par leurs extrémités. Mais ces attaches ne sont qu'apparentes, car sur des couronnes au même stade elles n'existent certainement pas; il n'y a jamais reconstitution du peloton.

Aussitôt les bâtonnets entrent en mouvement. D'abord les V s'ouvrent et se rectifient peu à peu. Ce phénomène est visible sur la FIG. 115, bien que le tirage lithographique de cette figure ait laissé beaucoup à désirer. Il a déjà été décrit plus haut, à propos de la FIG. 113, sur la couronne destinée au globule polaire. Ensuite les V à branches étalées, mais dont la courbure médiane est encore visible, se séparent et se répandent dans le caryoplasme. C'est à ce moment que la fente longitudinale redevient visible et que les premiers linéaments du fuseau se manifestent. Ces deux phénomènes sont presque toujours concomitants, néanmoins parfois la fente apparaît avant le fuseau. Tous ces détails sont indiqués sur la FIG. 116, qui est une des plus belles images que nous ayons rencontrées à ce stade, assez difficile à étudier. La courbure des V de retour y est encore très nette, et la fente longitudinale ne l'est pas moins. L'étape suivante est représentée sur la FIG. 117. Les branches jumelles se sont rectifiées, c'est-à-dire que la courbure des V de la couronne polaire a disparu; en même temps, elles se sont écartées à une extrémité, tandis qu'elles restent unies par l'autre; il en résulte des V

*nouveaux* dont les branches sont simples. Nous disons que celles-ci sont soudées ou plutôt collées à un bout qui constitue la courbure du V. Rappelons-nous ce qui a été décrit à propos de la séparation des ailes des FIG. 103 et 104. Les deux extrémités  $x$  du corps se rapprochent et se collent intimement, et l'étranglement qui les coupe n'est que de nature à augmenter leur adhérence. Les deux filaments géminés sont donc fortement unis à leur base dès la séparation des dyades dans la première figure. On peut admettre sans témérité que cette union persiste pendant les étapes suivantes jusqu'au moment où nous sommes arrivés.

Or, ces nouveaux V se portent vers l'équateur et s'y ordonnent en couronne, de façon à placer leurs branches dans le *plan équatorial* et dirigées en dehors du fuseau. La FIG. 118 montre une de ces couronnes vue d'en haut ; elle est admirable de régularité. Nous savons déjà qu'elle correspond à la couronne semblable du premier globule, FIG. 104.

Nous connaissons aussi les stades subséquents. Les V de la couronne, FIG. 118, se coupent dans la courbure. C'est à-dire que la division longitudinale équatoriale de la première figure s'achève par la séparation définitive des bâtonnets jumeaux, jusque là accolés par leur base. Les FIG. 119 et 120 montrent cette scission. La seconde de ces figures représente en vue de face une couronne équatoriale, dont les V, que nous avons représentés un peu obliquement ou en projection, se coupent au coude. Au milieu de la figure, les bâtonnets libérés commencent à chevaucher l'un sur l'autre, comme dans la FIG. 101 de la première cinèse. Ce mouvement est plus accentué sur la FIG. 119 qui n'est, pour ainsi dire, que la copie de la FIG. 106. C'est de cette manière que les bâtonnets arrivent à se superposer dans le sens axial, en formant la nouvelle couronne à bâtonnets droits et saillants de la FIG. 121, image fidèle de la FIG. 107. Enfin, ces bâtonnets se courbent et l'on a bientôt sous les yeux une couronne à double rangée de V superposés deux à deux, FIG. 122, absolument identique, quoique plus régulière, à la couronne définitive du premier globule, FIG. 108.

Quant aux stades subséquents : retour polaire, formation des couronnes, élimination du second globule, ils sont tellement identiques aux stades correspondants de la précédente figure que nous avons jugé tout à fait inutile de les reproduire par la gravure, comme nous jugeons superflu de les décrire à nouveau. Nous renvoyons le lecteur aux FIG. 109 à 115 et à l'explication qui en a été donnée plus haut.

La description qui précède n'est que la reproduction, pour ainsi dire textuelle, de celle qui a été faite, en mars 1887, des phénomènes qui accompagnent la seconde cinèse des *Ascaris clavata* et *lombricoïdes*, et qui étaient nouveaux pour la science (1). Après avoir dit, p. 268, que la seconde division qui se fait dans la première figure est longitudinale et qu'elle reste incomplète, on ajoute dans les pp. 271 à 273 :

- Après l'expulsion du globule, il reste dans l'œuf 24 moitiés des 24 bâtonnets de la première figure, ouvertes en forme de bâtonnets allongés et généralement bilobés -, p. 271.

Ces 24 groupes binaires - demeurent tout à fait indépendants „ dans la couronne polaire; - nous avons constaté plusieurs fois ce détail avec certitude -, fig. 36 et 37, p. 272.

- Les moitiés des 24 bâtonnets ouverts des fig. 36 et 37 ne se séparent pas...; elles restent unies jusqu'à la phase équatoriale. -

“ Et c'est alors seulement que leur scission transversale se produit.

“ On peut donc considérer la segmentation transversale comme le complément d'une division longitudinale antérieure -, p. 273.

Il serait difficile d'exprimer plus clairement et plus brièvement les phénomènes essentiels que nous venons d'analyser chez les tritons.

L'identité que nous venons de reconnaître entre les figures des deux globules, à partir des couronnes équatoriales en V des fig. 104 et 118, est des plus remarquables; aucun caractère extérieur ne permettrait de les distinguer. Elles présentent, cependant, une différence profonde, mais elle est intime et cachée. Il faut la chercher dans la constitution de leurs éléments. Les V de la fig. 104 sont formés par les ailes des oiselets, c'est-à-dire qu'ils représentent les deux dyades du groupe quaterne. Chaque branche du V, ou de chaque dyade, est elle-même formée de deux bâtonnets jumeaux qui resteront unis durant toutes les étapes suivantes et jusqu'au début de la seconde cinèse. Les chromosomes de toutes les figures de la première cinèse, à partir de la fig. 104, sont donc binaires et représentent *une moitié* des groupes quaternes.

Dans la fig. 118, au contraire, les branches des V représentent des unités, puisqu'elles résultent du clivage des dyades. Après la rupture des V, tous les chromosomes sont donc simples et resteront tels jusqu'après l'expulsion du second globule; chacun d'eux représente *un quart* isolé du groupe quaterne.

(1) La Cellule, t. III, p. 271-273.



En outre, si l'on considère l'ensemble des phénomènes qui se déroulent dans chacune des deux figures, on y trouve une différence fondamentale et des plus saisissantes. Dans la première, il se fait à l'équateur une double division longitudinale croisée, dont l'une achevée, l'autre incomplète ou redevenant telle par l'union basilaire de ses chromosomes-filles. Tandis que dans la seconde il n'y a plus aucune division nouvelle qui entre en jeu, la division restée ou redevenue incomplète dans la première figure s'achève simplement dans la seconde par la rupture des V de la FIG. 118. La scission transversale des V dans la couronne de la FIG. 118 n'est donc pas plus réelle que celle qui se fait dans la FIG. 104 de la première cinèse; ces divisions transversales ne sont qu'apparentes.

Nous reparlerons des phénomènes de la seconde cinèse au chapitre VI.

## II. *Asters et fuseau.*

Leur mode de formation, ainsi que leurs caractères essentiels sont ceux de la première figure.

Arrivés à leur plein épanouissement, les fuseaux de la seconde figure sont presque aussi puissants que ceux de la première, et l'on y trouve aussi un nombre incalculable de filaments, FIG. 121 et 122. Les rubans ne font pas non plus défaut. Enfin, ils se remplissent également de granules imperceptibles, apparaissant sous la forme de plaques polaires et se répandant ensuite dans le fuseau tout entier, FIG. 122. Lorsque ces figures sont vues d'en haut, comme dans la FIG. 118, on aperçoit au centre une plage granuleuse plus ou moins étendue, plus ou moins bien limitée et munie d'un petit nodule central. A son aspect, d'aucuns songeraient peut-être à une sphère attractive munie d'un centrosome. Cette plage n'est autre que la plaque polaire vue d'en haut, et le granule médian le point de jonction ou de soudure, peut-être, des rayons astériens, peu visibles sur cette figure à cause des granules sous-jacents. Sur la FIG. 119, les rayons et leur centre d'union se voient beaucoup plus nettement.

Le fuseau se forme dans le réseau plastinien, lentement et progressivement. On n'aperçoit d'abord que quelques filaments discontinus, qui bientôt s'affermissent et convergent vers deux pôles encore diffus, FIG. 116. Le nombre de filaments a augmenté notablement au stade suivant, marqué par la FIG. 117; il est loin, cependant, d'égaliser celui des fuseaux parfaits des FIG. 121 et 122; il doit donc encore s'achever.

Les FIG. 117 et 122 indiquent suffisamment le développement que prennent les asters; ils ont cependant, en général, moins d'ampleur que ceux de la première figure. Pour le reste, ils leur sont identiques. Leurs rayons se forment de la même manière dans le réseau plastinien et restent également rattachés à ce dernier par leurs extrémités; on peut s'en convaincre en jetant un regard sur la FIG. 122.

En parlant de la première cinèse, nous avons montré que fuseaux et asters sont d'origine caryoplasmique. On pourrait se demander s'il en est de même à la seconde cinèse?

Nous croyons pouvoir répondre affirmativement à cette question.

Lorsque la première figure se forme, la plage nucléaire qui s'est maintenue intacte est encore très grande, FIG. 72 à 90. Mais à mesure que le fuseau et les asters s'y développent, les enclaves l'envahissent de plus en plus et arrivent finalement au voisinage de la figure. Les dessins de la PL. XI montrent toutes les étapes de ce phénomène. Il en résulte que, lors de la séparation du premier globule, la plage hyaline est très réduite, FIG. 111 à 114; néanmoins elle existe toujours.

On nous objectera peut-être que le caryoplasme, après la résolution de la membrane nucléaire, est résorbé peu à peu par le cytoplasme lui-même. Certes, et nous l'avons admis nous-mêmes, p. 311, la partie périphérique du noyau est assez souvent en état de désagrégation évidente. Peut-on conclure de là que la plage réservée, souvent très large, subit le même sort? Assurément non. Car, lorsque les enclaves s'y répandent, ce n'est pas le *protoplasme* qui l'envahit et prend sa place. Il est, en effet, des plus aisés à constater que les plaques vitellines seules, avec les grains de pigment, s'insinuent dans les mailles de son réseau; celui-ci reste nettement visible et inaltéré au milieu d'elles. Et les asters dont les rayons courent entre les enclaves et vont se perdre au loin, n'indiquent-ils pas suffisamment la persistance de la plage où ils sont nés jusqu'à la fin de la première cinèse?

Et, comme la seconde figure apparaît aussitôt après la première et à la même place qu'elle, il est tout naturel d'admettre qu'elle est aussi d'origine caryoplasmique.

De même que la formation des groupes quaternes est une préparation aux deux cinèses, de même les changements particuliers qui amènent la pullulation du réseau caryoplasmique et sa transformation en radiations puissantes concourent à la fois à l'élaboration des autres éléments des deux figures : fuseau et asters.

## CHAPITRE V.

## Critique des observations et des figures des auteurs (1).

Rossi n'a rien vu de ce qui se passe dans l'œuf depuis son stade peloton (gomitolo) de la troisième période jusqu'au moment où les globules polaires sont déjà formés. Il y a là une grave lacune dans ses observations.

Il se contente d'ailleurs de décrire trois préparations portant une figure des globules, malheureusement sans en fournir de dessin. D'après la description tout insuffisante qu'il en donne, il nous est impossible de deviner la constitution réelle de ces figures et de les rapporter à un stade précis de la cinèse. Nous croyons que l'auteur les a mal comprises: en tout cas, des recherches aussi fragmentaires ne peuvent être d'aucune utilité.

On trouve une lacune semblable dans les observations de O. SCHULTZE et de FICK sur les globules de l'axolotl. Ces auteurs n'ont pu saisir non plus les phénomènes qui se succèdent depuis le moment où la vésicule est encore entière au pôle de l'œuf jusqu'à celui de l'apparition de la figure, c'est-à-dire depuis la fig. 3 jusqu'à la fig. 4 de FICK. Ils ne sont donc pas autorisés à affirmer que ce sont les filaments qu'ils ont vus à la fin de la troisième période qui entrent dans la constitution des figures; car bien des choses ont pu se passer durant l'étape intermédiaire qui est précisément celle où les globules sont en préparation.

Quant à leurs figures, elles sont très imparfaites, et c'est à peine si on peut les rapporter aux images réelles. Les fig. 30 à 33, Pl. XIII, de SCHULTZE marquent vraisemblablement le stade qui précède immédiatement la dernière couronne, et correspondraient à notre FIG. 107. Il en est de même de la fig. 5 de FICK, que ce dernier dit du reste être identique à la fig. 30 de SCHULTZE. On peut penser que la fig. 4 de FICK est au même stade à peu près; nous ne pouvons la classer ailleurs. Les fig. 6 et 7 du même auteur indiquent certainement des stades antérieurs à sa fig. 5; FICK intervertit donc les étapes de la cinèse. La fig. 6 est au début de la division; elle se rapporte à nos FIG. 90 ou 91. La fig. 7 est plus avancée; les bâtonnets commencent à s'étendre sur les filaments; elle précède notre FIG. 94.

Pour ce qui regarde les figures du second globule, la fig. 34 de SCHULTZE est au même stade que ses figures 30 à 33. La fig. 12 de FICK indique pro-

(1) Dans notre *Second mémoire*, p. 155, nous avons fait la critique des observations des auteurs qui ont écrit sur les tritons, en nous arrêtant aux cinèses polaires.

bablement le début de la cinèse. Les autres figures de ces auteurs sont des couronnes polaires bien reconnaissables.

Les deux figures données par SCHULTZE de la cinèse des tritons sont encore moins bonnes que les précédentes. La fig. 27, Pl. XII, est tout à fait hiéroglyphique, c'est à peine si l'auteur est parvenu à y mettre quelque chose. La fig. 28 ne peut être rapportée qu'au stade antérieur à la couronne.

Quant au nombre de bâtonnets, SCHULTZE n'en parle pas; FICK avoue qu'il est impossible de le supputer avec exactitude chez l'axolotl : il y en aurait plus de 4 et moins de 10.

Comme on le voit, ces auteurs ne nous disent rien ni de l'origine, ni du mode de formation, ni de la constitution, ni de la succession des figures polaires; ils se contentent de mentionner dans le texte et de reproduire tellement quellement des stades épars qu'ils ont aperçus.

JORDAN est dans le même cas. Il produit quelques figures tirées du *Diemyctylus viridescens*, qui sont absolument insuffisantes pour nous éclairer sur la marche de la cinèse. Vraisemblablement la fig. 18, t. XV, a été prise au moment où les bâtonnets s'étendent sur le fuseau; elle correspondrait à notre FIG. 94, mais elle est indistincte. Dans sa fig. 19, on aperçoit à l'équateur des groupes de deux bâtonnets plus ou moins libres et superposés; l'auteur a sans doute eu sous les yeux le stade de notre FIG. 107. La fig. 20 indique clairement les couronnes polaires. Sur la fig. 21 on ne voit rien qu'une sorte de fuseau. Enfin, la fig. 22 peut être interprétée dans le sens d'un retour vers les pôles se faisant irrégulièrement.

L'auteur, du reste, n'a pas donné pour but à son travail l'étude des cinèses polaires, mais plutôt la fécondation et le développement.

BORN a étudié ces cinèses avec plus de soin.

1<sup>o</sup> Voyons d'abord comment il décrit les phénomènes préparatoires à la première figure (pp. 41 à 44).

Au moment de la formation des globules, dit-il, les paires de chromosomes enchevêtrés forment couronne autour du *Centralkörper* (1) déjà fort réduit, fig. 42-44. La couronne se rétrécit et devient fusiforme. On voit alors que les chromosomes sont situés à l'entour d'un *Binneukörper*, dans lequel on ne reconnaît aucune structure (2) et qui donnera naissance au fuseau; ils sont tellement serrés qu'il est difficile d'y voir : - *äusserst schwierig ist etwas sicheres zu erkennen* -, fig. 49-55.

(1) Voir *Second mémoire*, p. 177. — Nous supposons connue la critique que nous avons faite des observations de BORN dans ce second mémoire p. 157 à 163.

(2) Voir plus haut, p. 320.

Cependant en examinant de plus près les chromosomes pendant cette période, on reconnaît qu'ils forment des cordons serrés et enroulés, gisant dans des vacuoles. Aussi longtemps qu'ils sont appliqués contre le *Binnenkörper*, il est difficile de voir qu'il en est ainsi. Mais bientôt ils s'écartent de ce dernier et se présentent isolément, chacun dans sa vacuole. Les filaments de ces vacuoles sont beaucoup plus fins que ceux des paires primitives.

D'où viennent ces formations? L'auteur ne sait. - *Es ist, dit-il, für mich recht schwierig die genaue Entstehung dieser Bildungen festzustellen* -. Ce qui est certain, d'après lui, c'est qu'elles proviennent des paires de chromosomes primitives. Comme elles sont très déliées, elles ne peuvent en provenir directement; probablement, dit-il, que les chromosomes ont subi une division longitudinale.

Ces fins filaments se collent et se fusionnent ensuite de manière à former un certain nombre de - *Strangstücke* - dont le nombre est certainement moindre que celui des paires de chromosomes. Ces - *Strangstücke* - sont grossiers, irréguliers, entassés les uns sur les autres autour du - *Binnenkörper* -, et constituent les chromosomes définitifs, fig. 53-56.

Entretemps, le - *Binnenkörper* - se transforme en fuseau portant les chromosomes; ceux-ci sont alors plus déliés, mais c'est peut-être un effet des réactifs.

L'auteur ne connaît pas la provenance exacte du - *Binnenkörper* -, il vient probablement du noyau et non de l'extérieur, p. 70.

Quant à son mode de formation, il ne peut en parler; de nouvelles recherches sont nécessaires à ce sujet.

Au début, il forme toujours une masse granuleuse, ce n'est que dans les toutes dernières phases de la vie ovarienne que la structure filamenteuse s'y dessine lors de la formation du fuseau.

Le lecteur sait comment il doit apprécier cette description laborieuse et toute d'incertitude. Engagé dans une mauvaise voie, BORN finit par se perdre de plus en plus.

Nous avons dit ce qu'il faut penser des paires de chromosomes; leur présence est fortuite et sans aucune signification. C'est donc bien à tort et inutilement que l'auteur s'évertue pour en faire dériver les bâtonnets définitifs; aussi, est-il obligé d'avouer son impuissance en déclarant qu'il ignore les secrets de cette prétendue transformation. Et, pour aller jusqu'au bout, il est obligé encore de recourir à une nouvelle hypothèse d'une rare invraisemblance : la division longitudinale des chromosomes des paires. A quoi

servirait cette division puisque, séance tenante, les nouveaux filaments se fusionnent pour donner un nombre de bâtonnets beaucoup plus restreint? Aussi n'a-t-elle pas lieu; l'auteur, d'ailleurs, n'en a jamais vu le moindre indice; il la suppose.

La formation des bâtonnets ne se fait pas, nous l'avons répété, à l'aide de filaments particuliers, prédestinés et en nombre déterminé, qui subiraient seulement certaines modifications avant d'entrer en cinèse. Les bâtonnets s'élaborent à l'aide des produits, ou des débris de résolution nucléolaire: filamenteux, sphéruleux, granuleux, suivant l'état où se trouve la résolution lorsque le noyau entre en mouvement cinétique. Les paires primitives et les filaments beaucoup plus déliés des vacuoles, dont parle BORN, sont simplement des filaments nucléolaires, dont le nombre et les dimensions varient d'une résolution à l'autre et d'un œuf à l'autre. L'auteur lui-même doit avouer que des images identiques se rencontrent déjà longtemps avant l'apparition du - *Binnenkörper* -. En effet, il y a vers la fin de la troisième période des résolutions nucléolaires filamenteuses semblables. Les fins filaments de BORN ne résultent donc pas d'une division longitudinale des paires primitives et ne constituent pas une étape régulière, précédant immédiatement l'élaboration des chromosomes. On nous permettra de ne plus produire ici les explications détaillées que nous avons données des figures de nos PL. IX et X, dont plusieurs correspondent aux fig. 48 à 50 de BORN.

Nous avons montré également que le - *Binnenkörper* -, notre *plage fusoriale*, dérive indubitablement du noyau, et qu'il possède dès l'origine une structure véritable, réticulée ou filamenteuse, de telle sorte que le fuseau lui-même n'est qu'une modification de cette structure.

Enfin, si les chromosomes qui sont attachés au fuseau ont une forme plus déliée et souvent tout autre qu'auparavant, c'est que la fusion des éléments s'y complète pour amener leur forme définitive: phénomène tout naturel et nullement occasionné par les réactifs.

2° BORN passe ensuite à l'explication des figures qu'il a remarquées.

Il en reproduit six, qui toutes ont trait au premier globule; il n'en donne aucune du second.

Elles sont mieux dessinées et plus fidèles que celles de ses devanciers, bien qu'un peu vacuolisées et à contours indécis; elles sont faciles à reconnaître. Les deux premières, fig. 58 et 59, sont deux de ces nombreuses figures si différentes, qu'on rencontre au début de la cinèse; elles correspondent à nos FIG. 83 à 90. Nous ferons remarquer que les bâtonnets n'ont pas encore pris leur forme définitive.

Les quatre suivantes représentent des figures correspondant à nos FIG. 95 à 98.

L'auteur ne va pas plus loin. Ses observations s'arrêtent donc aux premiers stades de la couronne. De cette première période, une étape lui a échappé; il n'a pas remarqué les figures intermédiaires entre ses deux premiers dessins et ses quatre derniers, reproduites par notre FIG. 93, dans laquelle les ailes n'existent pas, la tige étant encore intacte.

D'après BORN, les FIG. 58 et 59 marqueraient le stade le plus avancé de la figure dans l'œuf ovarien; les quatre autres ne se rencontreraient que dans le péritoine. Il n'en est pas ainsi. Ces figures se rencontrent assez communément dans l'ovaire chez les tritons; à preuve nos FIG. 94 à 96.

La manière dont BORN envisage la constitution des figures n'est pas correcte. Les chromosomes, dit-il, sont doubles (*getheilt*), c'est-à-dire forment paire, et chaque élément de la paire est courbé à angle droit. Deux des branches de ces couples sont placées côte à côte et sont situées dans le plan équatorial (nos deux ailes); les deux autres divergent et se dirigent vers les pôles, l'une vers le pôle supérieur, l'autre vers l'inférieur (le corps de nos oiselets). D'après cela, une des ailes se continuerait avec la partie supérieure du corps et constituerait un bâtonnet, l'autre avec la partie inférieure et formerait le second bâtonnet de la paire.

La réalité est tout autre. Le corps est partagé dans toute sa longueur en deux moitiés latérales, et chaque aile est en rapport avec une de ces moitiés tout entière, comprenant par conséquent une partie antérieure et une partie postérieure du corps. C'est tout différent de ce qu'admet BORN.

Ensuite, ces figures ne sont pas des couronnes équatoriales définitives : *Doppelsternform*, comme le pense l'auteur; car les prétendus bâtonnets à angle droit de ses paires ne vont pas se rendre aux pôles. Avant la dernière couronne équatoriale et le retour polaire, il y aura encore toute une série de figures, nos FIG. 98 à 108, que BORN n'a pas vues.

C'est assez dire que l'auteur n'a pas observé la division longitudinale des ailes, ni la rétrogradation des ailes et du corps qui transforme les oiselets en V de la couronne, FIG. 104, ni rien des étapes suivantes. BORN n'admet qu'une division; encore, se contente-t-il de dire, sans plus, que les chromosomes sont - *getheilt* -, en deux bâtonnets courbés à angle droit. L'auteur n'a donc pas soupçonné l'existence de deux divisions ni, par conséquent, celle des groupes quaternes. En résumé, non seulement BORN n'a pas saisi la constitution de ses figures, mais il n'a observé aucun des nombreux phénomènes qui se passent dans les chromosomes à l'équateur.

Nous avons pu fixer mieux que ne l'avait fait BORN, le nombre des bâtonnets de la figure; il est exactement de douze, et non de douze à quatorze.

## CHAPITRE VI.

### Considérations générales. — Conclusions.

#### § I. Groupes quaternes ou Tétrades.

Les auteurs s'habituent à attribuer la découverte des groupes quaternes à BOVERI, qui en a parlé en effet en 1887. C'est là une erreur qu'il convient de rectifier dans l'intérêt de la vérité. D'autant qu'elle s'est glissée déjà dans des *Traité*s généraux de cytologie, tels que ceux de DELAGE, 1895, p. 131, et WILSON, 1896, p. 179 : le lecteur croit volontiers que les auteurs de pareils ouvrages ont eu recours aux sources, sans se contenter de renseignements puisés en seconde main.

Or, en 1887, ces groupes étaient connus depuis une année. Ils ont été décrits et figurés avec prodigalité dans un premier travail sur l'*Ascaris*, paru en mars 1886 (1). Leur existence a été mentionnée ensuite chez un autre nématode, la *Spiroptera strumosa*, en novembre de la même année (2). Dans ce dernier travail, on a, en outre, fait connaître des groupes semblables, mais ayant une autre origine, — sur laquelle nous allons revenir à l'instant, — chez l'*Ophiostomum mucronatum* et, bientôt après, en mars 1887 (3), chez les *Ascaris clavata* et *lombricoïdes*.

D'ailleurs, en 1887, BOVERI lui-même connaissait nos groupes quaternes; car, dans son travail, p. 16, il soulève des doutes au sujet de l'origine et de la constitution attribuées par CARNOY à ses *groupements de quatre bâtonnets* chez l'*Ascaris*.

#### I. Origine de ces groupes.

Dans les mémoires sur les nématodes de 1886, l'auteur a admis chez l'*Ascaris megalcephala* et la *Spiroptera strumosa* la scission du boyau en huit tronçons, qui se réunissent ensuite en deux groupes quaternes (4), mais il a décrit un mode de formation tout autre chez l'*Ophiostomum*.

(1) *La vésicule, etc. chez l'Ascaris megalcephala*; La Cellule, t. II.

(2) *La vésicule germinative, etc. chez divers nématodes*; La Cellule, t. III.

(3) *Les globules polaires de l'Ascaris clavata*; La Cellule, t. III p. 247.

(4) Voir plus loin la note de la p. 363.



Il y a, en effet, découvert un phénomène nouveau, et qui a conquis depuis une importance qu'on ne pouvait prévoir en 1886 : nous voulons parler de l'existence d'une *double division simultanée des chromosomes dans la première figure polaire*. Ce fait, déjà soupçonné chez les arthropodes en 1885(1), constaté avec certitude chez l'*Ophiostomum*, fut retrouvé aussitôt chez deux autres nématodes, les *Ascaris clavata* et *lombricoïdes*.

Cette double division partage chaque chromosome en quatre parties égales réunies en deux groupes binaires ou dyades, dont l'une est éliminée avec le premier globule et l'autre réservée pour la cinèse suivante. Or, de ces deux divisions, la seconde est certainement longitudinale; c'est celle qui s'achèvera à la seconde figure. Quant à la première, elle est restée douteuse pour l'auteur. De la discussion des faits, il a conclu qu'ils pouvaient s'expliquer à l'aide d'une division longitudinale, mais que leur interprétation était plus facile, et peut-être plus conforme à la réalité, en recourant à une division transversale. Quoi qu'il en soit, l'existence d'une double division simultanée amenant la quadripartition des chromosomes a été nettement affirmée. - La division longitudinale se marque déjà à l'équateur, avant que la séparation transversale ne soit achevée. *Deux divisions peuvent donc être en voie de s'effectuer en même temps*. Ce fait est nouveau, croyons-nous, dans l'histoire des globules polaires (2). -

Depuis que ces lignes ont été écrites, des faits semblables, plus ou moins pertinents, ont été signalés par un grand nombre d'observateurs chez les animaux et chez les végétaux. Mais on discute toujours sur la nature précise de ces deux divisions : sont-elles toutes deux longitudinales? ou bien l'une d'elles est-elle transversale? Sont-elles longitudinales dans certains objets, longitudinale et transversale dans d'autres? Les auteurs ont émis sur ces questions les opinions les plus divergentes : ce que l'un affirme, l'autre le nie; ce que l'un regarde comme une division transversale, l'autre en fait une division longitudinale et cela sur le même objet. Il y a plus; il n'est pas rare de voir un même auteur changer d'avis à chaque nouvelle publication.

Les discussions sont devenues plus vives et le sujet s'est embrouillé de plus en plus depuis que WEISMANN a émis sa *théorie* de l'hérédité, basée sur la division *réductionnelle*. D'après les idées de WEISMANN, la réduction est *qualitative* et ne peut exister qu'à la condition que survienne

(1) *La Cytodièrese, etc.*, p. 335.

(2) *La vésicule germinative, etc., chez divers nématodes*, p. 54.

une division transversale, la seule qui puisse, d'après lui, déterminer une différence sensible dans les propriétés des chromosomes (1). L'école de Fribourg s'est donc efforcée de découvrir, ou plutôt de trouver cette division dans les animaux qu'elle étudiait, tandis que ses contradicteurs ou les observateurs indépendants n'apportaient pas moins de zèle à fouiller les objets et à nier son existence. Aussi, la plus grande incertitude règne-t-elle non seulement dans l'interprétation, mais dans la constatation même des faits. On pourrait appliquer à cette accumulation chaotique de matériaux ce que MOMMSEN disait de certains travaux philologiques : - *On ne sait pas „ assez combien de gens se démènent pour remuer et entasser poutres et - briques, sans cependant augmenter le matériel utile et sans édifier* (2). - Cela est tellement vrai, que l'on ne pourrait actuellement se faire une conviction que par des recherches personnelles. Pour sortir de ce tohu-bohu, un travail de révision s'impose, éclairé et minutieux. Il serait oiseux, impossible même, de soumettre à une discussion sérieuse les observations et les opinions des auteurs, sans avoir refait leurs travaux.

1° C'est un travail semblable que s'est imposé GRÉGOIRE (3) dans sa thèse doctorale sur les cinèses polliniques des liliacées, qui ont donné lieu à tant de travaux et à tant de divergences d'opinions entre les observateurs les plus distingués et les plus habiles. De ses recherches minutieuses et approfondies, autant que de la critique détaillée des observations de ses devanciers, il résulte clairement qu'il existe une *double division longitudinale* dans ces cinèses et que, par conséquent, la division transversale y fait totalement défaut. Pour nous, qui avons pu examiner ses préparations, le moindre doute n'est plus possible à cet égard; nous sommes fixés.

D'un autre côté, nous avons démontré dans ce mémoire que, chez les tritons, les groupes quaternes se forment à l'aide du même procédé.

Certes! la marche des divisions est différente dans ces deux sortes d'objets, que l'on peut prendre comme types extrêmes. Dans les liliacées, la division équatoriale est déjà réalisée au stade peloton, et la division axiale s'y indique également; chez les tritons, elles se font seulement toutes deux

(1) D'après l'école de Fribourg, la division transversale *réductionnelle* se produirait à la seconde cinèse. Elle ne serait que l'achèvement de la segmentation du peloton primitif, demeurée incomplète au début de la première cinèse. Dans cette hypothèse, les chromosomes de la première division doivent être considérés comme *bivalents*; ils seraient en effet constitués de deux chromosomes réunis bout à bout. Au cours de la seconde cinèse, ces deux chromosomes élémentaires se sépareraient par scission transversale pour se répartir entre les noyaux sexuels.

(2) Cité par S. REINACH, *Manuel de philologie*, 1883, p. 29.

(3) V. GRÉGOIRE : *Les cinèses polliniques chez les liliacées*. La Cellule, ce fascicule même.

à l'équateur de la figure. En outre, chez ces animaux, à l'inverse de ce qui a lieu chez les liliacées, c'est la division axiale qui s'achève la première. Or, cette inversion introduit dans les figures une différence énorme. Dans les liliacées, les dyades sont déjà, au moment où elles se forment, étendues sur le fuseau et n'ont plus qu'à continuer leur marche vers les pôles. Chez les tritons au contraire, les ailes ou dyades se relèvent d'abord et se placent dans le plan équatorial. Ensuite elles doivent chevaucher l'une sur l'autre pour se superposer dans le plan axial, avant le retour polaire. En résumé, si les choses se passaient dans les tritons comme dans les liliacées, toutes nos figures, à partir de la FIG. 97 jusqu'à 103 seraient supprimées : les oiselets, les couronnes à bâtonnets croisés, celles en V, à bâtonnets droits, en V superposés. Nous n'aurions plus que la FIG. 95 à laquelle ferait suite directement la FIG. 109. On peut s'en assurer en comparant ces figures avec celles de GRÉGOIRE. Malgré ces différences profondes dans les processus, le résultat final est le même : la transformation des chromosomes en groupes quaternes à l'aide d'une double division longitudinale.

Au sujet de l'intervention de la double division longitudinale dans la formation des tétrades, notre conviction *personnelle* est acquise quant aux batraciens et aux liliacées, deux groupes importants, d'ailleurs, et appartenant aux deux règnes, animal et végétal.

Aussi, nous n'hésitons pas à rejeter, parce que erronée, la théorie weismannienne de la réduction et de l'hérédité, telle qu'elle a été formulée par son auteur. Du reste, quand WEISMANN a livré sa théorie à la publicité (1885-1887), il n'aurait pu l'appuyer sur un seul fait certain, rigoureusement démontré. C'était donc une théorie purement spéculative, un jeu d'esprit, et l'auteur lui-même semble en convenir aujourd'hui (1896), puisqu'il nous déclare qu'il n'a jamais considéré ses *biophores*, ses *déterminants* et ses *ides* comme des êtres réels, mais bien comme des symboles, des êtres de raison. Et alors?... Ceux-là ont été bien avisés, qui ne s'en sont pas occupés (1).

Loin de nous, d'ailleurs, la pensée de soutenir que partout et toujours interviennent deux divisions longitudinales dans la formation des groupes

(1) Les procédés de WEISMANN et de beaucoup de théoriciens modernes en cytologie sont appréciés comme ils le méritent par SULLY-PRUDHOMME dans un article récent : *Méthode expérimentale et causes finales*; Revue scientifique, 1899, n° 20. « Cette règle fondamentale des sciences positives, écrit-il, « consiste à inventorier les données empiriques avant de spéculer. C'est toujours faute d'avoir suffisamment observé et expérimenté que l'esprit manque de garde-fou, de barrière aux explications « anthropomorphiques abusives, et aux conclusions précipitées. »

quaternes. A côté de ce premier type, on peut très bien en admettre un second : celui d'une double division mixte, à la fois longitudinale et transversale.

Toutefois, cela n'infirme en rien notre jugement sur la théorie weismannienne, car une théorie générale doit s'appliquer à tous les cas, sinon elle devient caduque. Et, lorsque, au lieu de cela, elle est en contradiction avec les faits dans *des groupes importants*, sa condamnation est définitive.

2° Les auteurs ont déjà signalé, dans plusieurs objets, une division transversale à l'équateur de la première figure, c'est-à-dire dans la formation des tétrades. Sans avoir repris l'étude de ces objets, on peut admettre, provisoirement du moins, que plusieurs de ces cas de division transversale sont réels. Nous croyons nous-mêmes en connaître plusieurs exemples.

Toutefois, on touche ici à une des questions les plus délicates de l'observation cytologique. Il est très difficile de se prononcer avec assurance sur la *nature* des divisions transversales de la première figure. Cette question a été longuement discutée en 1886 et en 1887, et elle n'a rien perdu de son opportunité. Aujourd'hui, comme alors, l'observateur se demande si le chromosome qui subit une division transversale apparente est bien *simple*, s'il n'est pas plutôt double par le fait d'une division longitudinale antérieure. Prenons un exemple. Voici *un* chromosome bien régulier, étalé longitudinalement sur le fuseau. Il subit une division longitudinale axiale qui le transforme en anneau. Celui-ci se coupe transversalement en son milieu dans le plan équatorial et les deux moitiés retournent vers les pôles sous la forme de V. Mais ce chromosome régulier et apparemment simple peut très bien être formé en réalité de deux bâtonnets jumeaux placés bout à bout, et alors la division transversale change de nature : elle n'est plus que la séparation définitive de deux chromosomes-filles. Or, on observe assez fréquemment que des V, issus d'une division longitudinale incomplète, ouvrent leurs branches de plus en plus et finissent par devenir linéaires ; ils prennent alors l'aspect d'un bâtonnet simple, quoique formé en réalité de deux moitiés jumelles ajustées. Ce fait a été mis en évidence dans les secondes cinèses des *Ascaris clavata* et *lombricoïdes*, et l'on s'est déjà demandé alors, si les chromosomes qui interviennent dans la première figure ne seraient peut être pas aussi binaires, comme ceux de la seconde. C'est pourquoi on n'a pu exclure *la possibilité* d'une double division longitudinale, malgré les apparences qui plaident en faveur d'une division transversale. Pour conclure avec certitude à l'existence de cette dernière, il est indispen-

sable, dans tous les cas, de suivre pas à pas les phénomènes qui se passent dans l'élément nucléinien dès les premiers débuts de la cinèse, afin de constater avec certitude l'absence de toute division longitudinale.

Or, ces sortes de recherches sont accompagnées de difficultés très grandes, souvent insurmontables.

Cette question n'est cependant pas sans intérêt. Car, si ces deux types étaient réalisés, suivant les objets, il faudrait en conclure que ni l'un ni l'autre n'ont l'importance qu'on voudrait, sans trop de réflexion ni de fondement leur attribuer.

3° Une dernière question se présente : les groupes quaternes ne pourraient-ils aussi bien se former par une double division transversale (1), à l'exclusion de toute division longitudinale?

L'idée de la possibilité de ce nouveau processus a été confirmée dans notre esprit par certaines images que l'on rencontre assez fréquemment chez tous les batraciens, urodèles ou anoures, à divers stades du développement de l'œuf (2). Une vacuole naît qui, en grandissant, repousse l'élément nucléinien vers la zone équatoriale et transforme le nucléole en un anneau des mieux caractérisé, identique aux anneaux des cinèses sexuelles. Qui sait

(1) On pourrait rapprocher de cette double division transversale la segmentation du peloton en 8 bâtonnets, au lieu de 4, s'ordonnant en deux groupes quaternes, comme nous l'avons admis pour *Ascaris megaloccephala* et pour la *Spiroptera strumosa*. Notre manière de voir n'a pas été reçue par les auteurs. Mais ceux-ci sont, d'ailleurs, en parfait désaccord. BOYER, 1887, admet que le peloton se scinde d'abord en quatre segments, dont deux se résorbent et deux autres forment les groupes quaternes par deux divisions longitudinales. D'abord, il est faux que deux segments se résorbent; ensuite les deux autres segments dont parle BOYER sont déjà des groupes quaternes, brouillés par les réactifs; la double division dont il parle n'a donc plus d'application. O. HERTWIG, 1890, admettrait volontiers une double division longitudinale, mais il avoue que les images manquent de clarté, (« die Bilder sind nicht sehr klar... Darüber bin ich mir unklar » p. 65), et qu'il n'a pas vu nettement la division. HERTWIG avoue donc qu'il ne sait pas. A voir ses figures, on croirait facilement à une segmentation du peloton en 8 tronçons. BRÄUER, 1893, est le seul qui se prononce catégoriquement pour une double division longitudinale du peloton. On nous permettra de faire toutes nos réserves au sujet des figures de cet auteur; nous pourrions ajouter plusieurs observations aux critiques très sérieuses déjà formulées par VOM KATH, 1895, p. 222. Le même objet a été étudié encore récemment par SABASCHNIKOFF, 1897, qui arrive, lui aussi, à des conclusions toutes différentes de celles de BRÄUER, car, il admet une double division transversale, réductionnelle dans le sens de WEISMANN.

En résumé, nous ne savons pas; le sujet, ingrat entre tous, est à reprendre. C'est pourquoi nous ne nous arrêtons pas davantage aux groupes quaternes de *Ascaris* dans cet aperçu général. Il est à regretter que tant d'auteurs et de publicistes aient fait des observations sur cet objet le point de départ assuré de leurs discussions et conclusions sur l'origine des groupes quaternes et sur la réduction nucléaire. Cela s'appelle bâtir sur le sable.

(2) *Second mémoire* (tritons Pl. VIII, fig. 44. — *Ce troisième mémoire*, fig. 62 et 73.

si ceux-ci ne prennent pas parfois naissance à l'aide du même procédé? Dans ces conditions, la formation du groupe quaternaire serait due à la simple scission transversale de l'anneau dans deux directions croisées, sans l'intervention d'aucune division longitudinale proprement dite, à moins de faire de la chose une question de mots. Une étude plus approfondie de la formation des anneaux au début de la première cinèse nous éclairera sur ce point, peut-être sans tarder.

Le lecteur conviendra, sans doute, que le nombre de faits certains connus jusqu'à présent est trop restreint pour qu'on puisse en tirer une conclusion générale concernant la genèse des groupes quaternaires.

## II. *Moment de leur apparition.*

Ils se forment toujours dans la cellule-mère, avant ou pendant l'élaboration de la première figure, au plus tard au stade de la couronne équatoriale.

On a montré en 1886 que, chez *Ascaris megalocephala*, les groupes quaternaires apparaissent longtemps avant que le noyau se mette en mouvement cinétique apparent. Ils restent alors stationnaires jusqu'au moment où ils viennent se placer à l'équateur de la figure. Ce cas est peut-être exceptionnel; néanmoins leur formation est généralement précoce. Assez souvent ils débutent au stade du peloton ou de sa scission en chromosomes. De nombreux exemples en ont été fournis par les auteurs, principalement en ce qui concerne la présence précoce des anneaux. Les liliacées se comportent de même. Chez ces plantes, les deux divisions longitudinales qui doivent amener leur formation se marquent déjà au stade précité; l'une d'elle s'y achève, l'autre s'y indique seulement. Ailleurs, leur production est reculée jusqu'au stade équatorial; c'est ainsi qu'on a interprété les images de la couronne chez *Ophiostomum* et les *Ascaris clavata et lombricoïdes*.

Nous venons de voir dans ce mémoire que, chez les tritons, les groupes quaternaires naissent également à l'équateur de la première figure, bien que la division équatoriale commence à se dessiner sur certains chromosomes avant leur arrivée dans la couronne. Il en est de même lorsque les anneaux se forment tardivement, alors que les chromosomes sont déjà orientés sur le fuseau; nous connaissons des cas de ce genre.

Quoi qu'il en soit, ils sont toujours achevés à la fin du stade équatorial, bien que leurs éléments n'y soient pas toujours libérés, ainsi que nous allons le voir.

### III. *Leur constitution. — Leur partage.*

Ils sont formés tantôt de quatre bâtonnets indépendants, tantôt de deux paires libres dont les éléments géminés sont accolés, ou bien se tiennent par une extrémité en formant des V ou des sphérules binaires, suivant la longueur des chromosomes.

On connaît des exemples de ces divers modes. On a montré en 1886 que les bâtonnets de chaque tétrade sont libres et indépendants chez l'*Ascaris*. BOVERI, il est vrai, a contesté ce fait (1887). Pour lui, les quatre bâtonnets ne sont qu'indiqués, ils sont reliés les uns aux autres sur toute leur longueur par de nombreuses attaches, la première division ne se réalisant qu'à l'équateur de la première figure, la seconde à la cinèse suivante. Aussi, pour lui, les cinèses sexuelles sont-elles des cinèses ordinaires typiques. Mais les attaches dont parle BOVERI appartiennent au caryoplasme, et nullement à l'élément nucléinien. BRAUER, dans son travail sur la spermatogénèse du même animal (1893), croit aussi que les bâtonnets se tiennent; mais son affirmation est contredite par la plupart de ses figures. D'un autre côté, HERTWIG et VOM RATH se déclarent nettement partisans de notre opinion. Le fait de l'indépendance permanente des bâtonnets des groupes quaternes de l'*Ascaris* durant les deux cinèses n'est pas douteuse; il n'y a donc jamais de division qui s'effectue ou qui s'achève dans les figures polaires de cet animal, comme le prétend BOVERI; il y a simplement distribution des bâtonnets aux quatre cellules-filles.

Nous avons décrit dans ce mémoire la genèse des groupes quaternes chez les tritons. Chez ces animaux, les deux divisions longitudinales croisées qui les produisent s'achèvent d'abord. En effet, lorsque les V de la couronne, FIG. 104, se coupent, la seconde division est complète comme la première. Les deux filaments de chaque dyade restent, il est vrai, fortement accolés, tellement qu'ils paraissent n'en former qu'un seul; mais leur autonomie n'en est pas moins certaine.

Il n'en est pas ainsi partout. Chez les liliacées, les deux groupes binaires forment, à l'équateur de la première figure, des V dont les branches n'ont jamais été séparées, la seconde division s'étant arrêtée au sommet du chromosome qui forme le coude du V, sans le traverser. Il en est de même chez les *Ascaris clavata* et *lombricoïdes* et chez d'autres animaux. A ce stade, les deux paires ou dyades conquièrent seules leur indépendance.

Quant à la séparation des bâtonnets de ces dernières, elle se fait à des moments différents. Parfois, elle a lieu déjà durant le retour polaire de la

première figure; on en trouve des exemples assez fréquents chez les liliacées. Ailleurs, elle s'exécute au début de la seconde cinèse; ce cas est réalisé chez plusieurs animaux, en particulier chez l'ophiostome et chez une planaire que nous avons étudiée récemment, ainsi que chez les liliacées, lorsque la division ne s'y est pas marquée plus tôt. Mais, souvent aussi, elle est retardée jusqu'au stade équatorial de la dernière figure. C'est ainsi que les choses se passent chez les *Ascaris clavata* et *lombricoïdes*.

Lorsque le clivage des dyades est précoce, les bâtonnets jumeaux, dans beaucoup de cas, restent unis ou accolés par deux extrémités jusqu'au stade équatorial; alors seulement leur séparation devient définitive. Cette séparation elle-même présente deux modalités, réalisées chez les liliacées et les tritons. Chez les premières, les V viennent se placer à l'équateur dans le plan axial; les branches sont donc dans la position naturelle pour faire retour aux pôles. Chez les tritons, les V se placent dans le plan équatorial; il en résulte que les bâtonnets, après s'être libérés, doivent se mouvoir l'un sur l'autre en donnant les figures intermédiaires que nous connaissons, FIG. 119 à 122; c'est seulement lorsqu'ils ont pris la forme de V superposés que le retour polaire s'effectue.

Dans d'autres cas de clivage précoce les bâtonnets restent libres, et alors on peut rencontrer également les figures intermédiaires. Nous les avons observées chez la planaire dont il a été question plus haut; les bâtonnets, nettement séparés déjà au début de la seconde cinèse, glissent l'un sur l'autre en formant des X et finalement se superposent dans la couronne. Les choses se passent donc ici à peu près comme chez les tritons; seulement la rupture précoce des V entraîne la suppression de la couronne équatoriale de la FIG. 118.

La manière d'être des éléments simples dans les tétrades, ainsi que le moment de leur séparation sont donc variables.

Quoi qu'il en soit, les faits suivants nous paraissent bien établis.

a) Le chromosome primitif est quadripartite, et l'endroit précis de la double séparation y est irrévocablement déterminé.

b) Dans la première figure, les tétrades se séparent toujours en dyades qui représentent *deux chromosomes-sœurs* bipartites. Exemples. Tritons : les deux chromosomes-sœurs de la division axiale; liliacées : les deux chromosomes-sœurs de la division équatoriale; etc. Il en est ainsi dans tous les cas que nous avons pu vérifier. Cette règle peut être utile pour l'interprétation de la dislocation de la couronne. Ainsi, on ne pourrait admettre la



manière dont BORN explique la séparation équatoriale chez les tritons, parce que, d'après sa description, les deux éléments qui se sépareraient ne sont pas des chromosomes-sœurs (1).

De même, lorsque les deux dyades sont bien reconnaissables — ce qui malheureusement n'arrive pas toujours — on peut être certain que la dislocation de la couronne se fera par leur séparation pure et simple, jamais par leur clivage; car ce clivage est toujours réservé à la seconde cinèse. Ainsi les ailes des tritons, réunies en V, FIG. 104, doivent se séparer au coude des V, et non se cliver en donnant deux V superposés, comme dans la FIG. 108; ces ailes se dédoubleront seulement plus tard en donnant les V de la seconde figure.

c) Les groupes binaires ou dyades se séparent dans la seconde cinèse en leurs deux éléments, qui sont également *deux chromosomes-sœurs*. On ne pourrait donc rencontrer une nouvelle division longitudinale dans la seconde cinèse, car elle irait à l'encontre de l'économie des groupes quaternes, qui exige que chacun des éléments des dyades soit porté tout entier et tel quel dans une des quatre cellules sexuelles; nous allons revenir à l'instant sur ce point. Or, il n'en serait pas ainsi, si une division longitudinale intervenait. Prenons comme exemple la couronne de la FIG. 118, PL. XII. Si une pareille division venait couper les V en deux V superposés, chacune des cellules-filles recevrait non plus un des quatre bâtonnets, mais deux moitiés de deux. Aussi, de fait, cette division n'existe-t-elle pas. Les observations d'où les auteurs avaient cru pouvoir conclure à son existence, ont été controuvées (2), et les efforts récents de STRASBURGER et MOTTIER pour la remettre en honneur ont été vains; GRÉGOIRE et GUIGNARD viennent de le démontrer d'une façon péremptoire.

Quant à la division transversale que certains observateurs, particulièrement ceux de l'école de Fribourg, ont signalée dans la seconde cinèse, on ne pourrait l'admettre sans preuves suffisantes. Car dans tous les cas que nous connaissons, la division transversale qu'on y remarque n'est pas réelle: elle n'est que l'achèvement d'une division longitudinale de la première figure, le plus souvent de la division axiale: il en est ainsi dans les *Ascaris clavata*

(1) Voir plus haut, chapitre V, p. 357.

(2) On a admis l'existence de cette nouvelle division chez l'*Ophiostomum* 1886; nous croyons aujourd'hui que les choses s'y passent plutôt comme chez l'*Ascaris clavata*. L'*Ophiostomum* n'est pas un objet favorable à l'étude de la seconde cinèse, parce que ses dyades se dissocient très tôt et leurs éléments éparpillés s'enchevêtrent et semblent reformer un peloton.

et *lombricoïdes*, dans plusieurs planaires, dans les liliacées, etc.; parfois de la division équatoriale : jusqu'à présent, les batraciens sont, à notre connaissance, le seul exemple certain de ce mode; peut-être pourrait-on y joindre le *Bacillus* dont il sera question plus loin, p. 371.

On ne pourrait admettre une division transversale *réelle* que dans l'hypothèse que nous avons discutée plus haut, p. 362, c'est-à-dire dans le cas où un chromosome *simple* subirait à l'équateur de la première figure une division axiale comme chez le *Bacillus*. Les deux chromosomes-filles ainsi produits se retireraient vers les pôles et devraient se couper transversalement à la seconde cinèse.

#### IV. Leur rôle. — La réduction.

1° Les groupes quaternes sont l'apanage des divisions sexuelles, qu'il s'agisse d'ovocytes ou de spermatocytes chez les animaux, de cellules-mères des oosphères, des grains de pollen et des spores(1) chez les végétaux. Leur formation est un phénomène préparatoire à deux cinèses qui se succèdent rapidement, et qui n'en font pour ainsi dire qu'une seule, tant elles dépendent l'une de l'autre. Aussi apparaissent-ils toujours dans la cellule-mère avant ou pendant l'élaboration de la première figure.

Leur présence a pour effet de partager chaque chromosome qui doit intervenir dans les divisions sexuelles en quartiers égaux, dont la répartition définitive exige deux cinèses consécutives. Durant la première, ils se scindent en deux groupes binaires ou dyades, qui entrent dans la constitution de la seconde figure et s'y dédoublent à leur tour en deux bâtonnets simples.

Chacune des quatre cellules définitives, issues de cette double division, reçoit donc *un* élément de chacun des groupes quaternes, c'est-à-dire qu'elle possède seulement *un quart, en quantité ou en poids*, de chaque chromosome et, par conséquent, de l'élément nucléinien primitif tout entier.

Telle est la marche générale des phénomènes des divisions sexuelles, dans les cas nombreux déjà, où ils ont été bien étudiés.

2° Les seules conclusions qu'on puisse en tirer au point de vue de la *réduction*, à moins d'avoir recours à d'autres considérations ou à de pures hypothèses, sont les suivantes :

- a) La réduction est *quantitative*.
- b) Chacune des quatre cellules sexuelles reçoit la *même quantité en poids* de l'élément nucléinien.

(1) A partir des *muscinées*.

c) Cette quantité est représentée par *un quart* de l'élément primitif total de la cellule-mère.

Ces conclusions ne sont que la traduction des faits observés. Elles se vérifient pour tous les cas connus jusqu'à présent, quels que soient le *nombre* de chromosomes et le *genre* de division qui entrent en jeu.

Et d'abord, quant au nombre de chromosomes.

Qu'il soit réduit de moitié, comme dans les tritons, les lis, etc., etc., ou qu'il reste normal, comme chez les *Ascaris clarata* et *lombricoïdes*, les *Helix* (BOLLES-LEE), certains annélides (GATHY), l'*Actinosphaerium* (HERTWIG), les *Chlorogonium* (DANGEARD) et d'autres encore, sans doute, *chaque* chromosome donne toujours naissance à un groupe quaterne, dont un quart est dévolu à une cellule. Il en résulte que la quantité répartie dans les quatre cellules sexuelles est la même. Car, lorsqu'il y a réduction de moitié, les chromosomes sont doubles en volume et en poids; en effet, *tout* l'élément nucléinien de la cellule-mère y est engagé; il ne s'en perd pas la moitié comme l'avait pensé BOVERI (1). Ainsi, le quart des douze chromosomes du lis, par exemple, vaut le double du quart des vingt-quatre chromosomes qu'on y rencontrerait s'il n'y avait pas de réduction numérique. La seule différence qui existerait entre ces deux cas réside dans le nombre des chromosomes distribués aux quatre cellules-filles; il y en a douze dans le premier cas, il y en aurait vingt-quatre dans le second; mais la quantité en poids est la même.

Quant à la *nature* de la division, elle est aussi sans influence sur le résultat final, au point de vue que nous traitons. Que chaque chromosome soit divisé en quartiers longitudinalement ou transversalement, ces quartiers seront toujours sensiblement égaux, quant au poids.

Ainsi, en résumé, les groupes quaternes amènent toujours dans chacune des quatre cellules-filles, un quart de l'élément nucléinien total de la cellule-mère. Tel est le rôle important qui leur est dévolu (2). Ils sont les agents de la réduction.

(1) BOVERI (1887) avait admis, comme nous l'avons rappelé plus haut, p. 363, note, que deux des quatre segments du peloton se résorbaient. HERTWIG (1890, p. 67) n'a pas eu de peine à démontrer que les deux soi-disant segments en résorption ne sont que « die nucleoles plasmatischen von CARNOY ! »

(2) On voit par ce qui précède, que nous ne tenons aucun compte de la réduction numérique ni de la réduction weismannienne. L'un de nous a déjà fait remarquer en 1886 et 1887, que la réduction consiste uniquement en ce que chaque cellule sexuelle ne reçoit qu'un quart de la quantité totale de nucléine renfermée dans la cellule-mère.

Pour ce qui est de la réduction numérique, les travaux les plus récents, que nous venons de mentionner, ont confirmé notre manière de voir : cette réduction se fait ou ne se fait pas, suivant

V. *Groupes quaternes et hétérotypie.*1° *Homœotypie et hétérotypie.*

FLEMMING (1887) a désigné sous les noms de homœotypie et hétérotypie deux variantes de son schéma général de la cinèse.

Ces deux sortes de cinèses ont un caractère commun : la division longitudinale y est précoce; elle a lieu dans le stade peloton ou sur les bâtonnets qui en résultent. Ce phénomène se retrouve, d'ailleurs dans certaines divisions somatiques; c'est même là qu'il a été signalé tout d'abord (1). Il ne peut donc servir de caractère distinctif entre les deux cinèses précitées, ni entre celles-ci et les cinèses ordinaires.

a) Dans l'*homœotypie*, les anses jumelles se séparent aussitôt; elles sont donc libres dans la couronne. A la dislocation de celle-ci, elles se dirigent moitié par moitié vers les pôles; les couronnes polaires ont donc la moitié moins de bâtonnets que la couronne équatoriale. L'unique caractère distinctif de l'*homœotypie* réside dans l'absence de division soit longitudinale, soit transversale à l'équateur.

---

les cas. *au cours des cinèses sexuelles.* Quant à celle qui se produirait parfois après l'achèvement de ces dernières, lors de la segmentation, elle ne peut entrer en ligne de compte dans l'explication du mécanisme par lequel la nucléine de la cellule-mère se partage entre les quatre cellules sexuelles ni, par conséquent, dans l'économie des groupes quaternes.

La réduction weismannienne, de son côté, suppose une division transversale. Or, nous avons vu que cette hypothèse est insoutenable. Ajoutons d'ailleurs que l'étude des tritons condamne absolument la théorie de l'école de Fribourg touchant la *bivalence* des chromosomes de la première cinèse. Ici, en effet, ils se forment de toutes pièces et d'une façon autonome au début même de la première figure; ils sont tout à fait indépendants du peloton primitif qui a disparu depuis longtemps; ils ne peuvent donc représenter deux tronçons de ce dernier, réunis encore bout à bout.

Nous croyons donc pouvoir nous en tenir à la thèse qui a été défendue antérieurement, surtout dans la *Conférence* à la Société belge de microscopie (1887).

Nous jugeons de même inutile de nous arrêter à la discussion des diverses opinions touchant le moment où se produit la réduction. Certains auteurs la placent dès avant les cinèses polaires (BOVERI, 1892), d'autres au cours de la première figure (HENKING, 1890), d'autres à la seconde cinèse (ISHIKAWA, 1893, NÔGAKUSHI, 1894, RUCKERT, 1894), d'autres au cours des deux cinèses (WEISMANN, 1891, VOM RATH, 1893), d'autres enfin durant le passage de la première à la seconde cinèse (MOORE, 1894). Nous venons de voir que la réduction s'opère par les groupes quaternes. Or, le partage de ces derniers se fait au cours des deux cinèses. Celles-ci sont donc *toutes deux* essentielles au phénomène. L'une ne peut rien sans l'autre. Quant aux auteurs qui, comme BOVERI, parlent de réduction avant la quadripartition des chromosomes, ils placent la réduction à un stade où elle ne peut pas être. Aussi BOVERI méconnaît-il la *véritable nature des groupes quaternes* et des cinèses sexuelles en assimilant ces dernières aux cinèses ordinaires (BOVERI, 1892, p. 464).

(1) *La segmentation de l'œuf chez les nématodes*, p. 77, PL. VIII, fig. 271 et 272. — Publié en 1886, quatre mois avant le travail de FLEMMING.

Ce mode, à part le nom, était connu avant FLEMMING. La - *Cytodièrese* - en renferme de nombreux exemples, fournis par les spermatocytes des arthropodes. A maint endroit, on y a décrit la dislocation de la couronne sans l'intervention d'aucune division, et l'on a insisté sur ce fait, alors nouveau, que, dans ce mode, les couronnes polaires renfermaient la moitié seulement des bâtonnets de la couronne.

Quant à la division longitudinale au stade peloton, si elle n'a pas été remarquée chez les arthropodes, son existence a été constatée l'année suivante, ainsi que nous venons de le dire, durant la segmentation de l'*Ophiostomum*. Cette division y existe sporadiquement et est suivie de figures homœotypiques. Cette constatation évoquait tout naturellement la réflexion suivante. - Ne trouverait-on dans ce fait l'explication de ces cas de dislocation - des couronnes équatoriales sans division préalable, que nous avons signalés - à plusieurs reprises chez les arthropodes, et dont la réalité pour nous n'est - pas douteuse? (1) -

b) Dans l'*hétérotypie*, les anses jumelles se resoudent par leurs bouts en formant un anneau qui vient se placer à l'équateur de la figure. En se soulevant vers les pôles, les anses forment une ellipse allongée, couchée longitudinalement sur le fuseau. Elles se séparent à l'équateur, et aussitôt elles subissent une nouvelle division longitudinale, dès avant leur arrivée aux pôles. Cette division *nouvelle* a été regardée plus tard par MEVES (1897) comme étant la division ordinaire qui devait intervenir à la cinèse suivante; seulement elle est plus précoce encore que la première.

Ainsi, en réalité, un seul caractère distingue l'hétérotypie : c'est sa couronne formée d'anneaux disposés suivant l'axe de la figure.

Or, ces anneaux avait été décrits et figurés en 1885 chez divers arthropodes : coléoptères, orthoptères, crustacés, etc., et le mécanisme de leur formation exposé en détail chez le *Bacillus linearis*. - La nucléine forme - alors, au lieu d'un manteau, un anneau situé dans le plan tangentiel du - fuseau et circonscrivant un espace hyalin. A ce moment, l'étranglement - longitudinal se marque sur le bâtonnet. Les deux moitiés se séparent et - s'éloignent sans tarder, dans deux directions opposées, comme l'indiquent - les flèches des FIG. 293 et 294, tout en restant unies par leurs extrémités. - C'est cette union qui détermine leur courbure vers le haut et vers le bas. - La traction continuant, les deux moitiés se séparent (2) . - Ainsi, chez cet

(1) Ibidem, p. 78.

(2) *La Cytodièrese, etc* — *Bacillus linearis*, p. 265. Pl. VIII, fig. 291-296. — Coléoptères, p. 273, Pl. IV, fig. 132, 159, 160 et 162. — Crustacés, Pl. VI, fig. 228 et 229.

orthoptère, les anneaux se couperaient dans le sens axial, comme cela se fait chez les tritons, tandis qu'ils se scinderaient dans le plan équatorial chez la salamandre. Il n'y a d'autre différence, et, dans les deux cas, il y a hétérotypie bien caractérisée dans le sens de FLEMMING, puisque les anses-sœurs se tiennent et forment des anneaux qui persistent longtemps.

Quant à la division longitudinale qui survient pendant le retour polaire, elle avait été indiquée également chez un arachnide : la *Clubiona* (1), chez les sauterelles (2), chez la *Calopteryx virgo* (3). Seulement, au lieu de la considérer comme une division anticipée, nous y avons vu une division retardée. Nous allons montrer que ces interprétations sont toutes deux incorrectes.

On a déjà appelé ailleurs (4) la concordance frappante entre nos observations sur les arthropodes et celles de FLEMMING sur la salamandre. Le savant de Kiel a donné les noms de homœo- et hétérotypie à des variations cinétiques déjà décrites; mais il a le mérite d'avoir montré la succession des faits sur un même objet.

### 2° Signification de l'hétérotypie.

FLEMMING, en cherchant à réfuter le chapitre de la *Cytodiérèse* consacré aux *variations cinétiques*, fait tous ses efforts pour ramener les divisions homœo- et hétérotypiques à son schéma général; elles n'en sont que de légères modifications. Il va jusqu'à identifier son hétérotypie avec les figures en tonnelet qu'on rencontre çà et là dans les divisions ordinaires, et qui est due également à ce que les anses jumelles se soulèvent vers les pôles en restant unies par leurs extrémités. Il n'y trouve donc aucun caractère distinctif important, à part la longue durée de la métacinèse.

Beaucoup d'auteurs ont accepté la manière de voir de FLEMMING; ils parlent de l'hétérotypie comme d'une division ordinaire, avec des anneaux à la couronne pour note caractéristique. Ainsi vom RATH (1894, p. 106), HECKER (1892, p. 192), FARMER et MOORE (1895), WILSON (1896, p. 197), etc., etc. MEVES, élève de FLEMMING, dans son travail tout récent sur la spermatogénèse de la salamandre, accepte les idées de son maître sur ce

(1) Ibidem, p. 293, Pl. V, fig. 191. — Quant à la signification de cette figure, voir : *Réponse à Flemming*, La Cellule, t. III, p. 304.

(2) Ibidem, p. 261, Pl. III, fig. 48, b.

(3) Ibidem, p. 281, Pl. III, fig. 73, a et b.

(4) Voir : La Cellule, t. III, p. 286 et suivantes.

point. Il admet cependant que la figure hétérotypique appartient toujours à la première des deux cinèses sexuelles, ce que n'avait pas fait FLEMMING. La seconde division, celle du retour polaire, il la considère comme étant la division longitudinale ordinaire de la seconde cinèse, laquelle serait, d'après lui, homœotypique. Les vingt-quatre bâtonnets jumeaux issus de cette division se libèrent et apparaissent comme tels à l'équateur ; là ils se rendent douze par douze vers les pôles. En résumé, rien dans la description que FLEMMING, MEVES et la plupart des auteurs donnent de l'hétérotypie ne rappelle la formation des groupes quaternes ; aussi n'en font-ils nulle mention. Il y a plus, VOM RATH (1894, p. 123) va jusqu'à exclure de l'hétérotypie les figures quaternes.

Cependant l'hétérotypie n'est rien, si elle ne se confond pas avec l'élaboration des tétrades ; elle ne pourrait avoir que la signification d'une cinèse de multiplication. C'est pourquoi nous avons toujours conservé des doutes sur l'interprétation de FLEMMING, depuis que nous nous occupons des groupes quaternes et de la double division simultanée qui leur donne naissance. S'il est vrai, comme l'affirme MEVES, que les formes hétérotypiques de la salamandre se présentent seulement dans la première cinèse sexuelle, il faut nécessairement avoir recours à une autre interprétation. Ne pourrait-on pas tenter la suivante, déjà insinuée par O. HERTWIG (1890, p. 71) ?

GRÉGOIRE a montré que les filaments jumeaux issus d'une première division longitudinale du peloton subissent à leur tour immédiatement une division semblable : chaque moitié jumelle devient donc binaire. S'il en était ainsi chez la salamandre, les anses jumelles qui forment les anneaux de la couronne seraient aussi binaires, bien que les éléments y soient accolés et indistincts. Au début du retour polaire, ces derniers se sépareraient et deviendraient apparents. On pourrait supposer encore que la seconde division se fait seulement plus tard dans les anses des anneaux ; le résultat serait le même. En tout cas, la division qui se voit pendant le retour polaire ne serait pas une division *nouvelle* : elle serait en réalité la manifestation d'une division antérieure. Ainsi, chez la salamandre, il y aurait aussi des groupes quaternes ; les chromosomes-sœurs formant anneaux en seraient les dyades comme le sont les ailes chez le triton, et ici, comme partout ailleurs, ces groupes se retireraient intacts vers les pôles de la première figure.

Dans cette hypothèse, la seconde figure ne serait nullement homœotypique, comme l'affirme MEVES, puisque la division du retour polaire ne pourrait plus être considérée comme la division ordinaire de la cinèse sui-

vante. Elle serait caractérisée, comme toutes les secondes cinèses sexuelles, par la séparation pure et simple des éléments des dyades, ainsi que l'indiquent d'ailleurs les figures de MEVES.

Si cette interprétation n'était pas vérifiée, il faudrait, à notre avis, chercher les divisions sexuelles dans les figures à groupes quaternes de vom RATH, malgré que FLEMMING et MEVES les considèrent comme anormales ou pathologiques.

Comme on le voit, la question des cinèses sexuelles de la salamandre est loin d'être vidée.

Ainsi, à notre sens, l'hétérotypie serait caractérisée par l'existence simultanée de deux divisions se faisant avant la dislocation de la couronne équatoriale. Elle est donc l'apanage de la première cinèse sexuelle(1). Celle-ci se distingue nettement des cinèses ordinaires par un caractère qu'elle est seule à posséder : la quadripartition des chromosomes avant le retour polaire.

Cette note est d'autant plus essentielle que la répartition des groupes quaternes, pour être complète, exige deux cinèses consécutives ; c'est pourquoi les cinèses sexuelles sont toujours telles. La répartition elle-même se fait partout de la même manière ; à la première cinèse les groupes quaternes sont partagés en deux dyades. Celles-ci entrent ensuite dans la constitution d'une nouvelle figure, et c'est là seulement qu'elles se dédoublent en éléments simples par l'achèvement de la seconde division de la première figure.

Les conséquences de l'intervention nécessaire d'une double cinèse dans le partage des tétrades ne sont pas moins caractéristiques de l'hétérotypie. C'est, d'abord, la dépendance intime qui existe entre les deux divisions sexuelles : l'une ne se conçoit pas sans l'autre. Cette dépendance réciproque

(1) Nous faisons nos réserves touchant les phénomènes qui se passent dans le sac embryonnaire des angiospermes. Dans ce sac, en effet, le noyau primitif se partage non pas en 4, mais en 8 noyaux-filles, par trois cinèses successives. Ces cinèses ont déjà été étudiées (GUGNARD, SARGANT, MOTTIER), mais d'une manière tellement insuffisante qu'elles nous sont encore inconnues. Peut-être intervient-il ici deux cinèses quaternes successives. Les dyades qui se séparent à la première pourraient subir au début de la seconde cinèse une nouvelle division longitudinale qui les transformerait elles-mêmes en groupes quaternes. Les deux dyades de ces derniers se cliveraient ensuite en leurs éléments au cours de la troisième et dernière cinèse.

Il y a là une étude aussi neuve qu'intéressante à faire.

Quant aux divisions hétérotypiques que certains auteurs, par exemple HAUCKER (1892, p. 188) et vom RATH ont signalées en dehors des deux cinèses sexuelles dans tout le cycle génératif, elles sont peut-être hétérotypiques, en ce sens que les bâtonnets y sont en nombre de moitié moindre que le nombre normal et qu'ils affectent la forme d'anneau. Mais nous sommes convaincus que ce ne sont que des cinèses ordinaires, hétérotypiques par conséquent dans le sens de FLEMMING et de MEVES. Ce ne sont donc que des cinèses de multiplication *dépourvues de groupes quaternes*.



des deux cinèses est telle que leur préparation est commune. Cette préparation intéresse non seulement l'élément nucléinien, mais aussi, comme nous l'avons dit p. 352, la partie plastinienne de la figure, fuseau et asters. Nous avons aussi des raisons de croire que le centrosome est lui-même, dès avant sa sortie du noyau au début de la première figure, préparé pour les deux cinèses. GRÉGOIRE (1899) vient de montrer que le nucléole de la cellule-mère pollinique sert aux deux divisions.

Il est une seconde conséquence, non moins importante à signaler que la première, c'est ce fait fondamental que chacune des cellules définitives reçoit un quart seulement de l'élément nucléinien de la cellule-mère primitive; tandis que dans les divisions ordinaires les cellules-filles en reçoivent la moitié.

Ainsi, là où FLEMMING, MEVES et la plupart des auteurs n'ont vu qu'une simple variante de la cinèse ordinaire, il y a un abîme profond. Les divisions sexuelles sont tout à fait caractéristiques et occupent une place à part à côté des cinèses somatiques ou de multiplication. A ce titre, elles ont droit à une dénomination spéciale. Le mot « hétérotypie », pris dans le sens que FLEMMING et tant d'autres lui ont donné, n'a plus de signification aujourd'hui; il faudrait en changer complètement le sens, comme nous venons de le faire dans les lignes qui précèdent. L'emploi d'un mot technique ne nous paraît pas être dans les vœux de la science; le langage ordinaire suffit. On dirait aussi bien et mieux « *cinèses sexuelles* ». Car le mot « hétérotypie » a besoin d'une définition pour être compris et n'indique par lui-même aucun des caractères de l'objet auquel on l'applique. Pour ces raisons, et pour écarter définitivement la confusion que son emploi a introduite dans la science, nous proposons de le remplacer par les expressions suivantes : *cinèses sexuelles* ou *cinèses quaternes*; elles sont topiques et n'ont pas besoin de commentaires.

## § II. L'élément nucléinien. — L'hérédité.

Nous avons assez insisté dans nos deux mémoires précédents sur la disparition précoce du boyau primitif de l'ovocyte, et sa résolution en un nombre immense de granules minuscules. Ceux-ci se dissolvent, à part un certain nombre de privilégiés qui sont réservés pour la formation des nucléoles avec le concours du réseau plastinien. C'est grâce à ces derniers que l'élément nucléinien primitif se maintient et se continue à travers tous les stades du développement de l'œuf, qui dure plusieurs années.

Le même phénomène de dissolution et de reconstitution se reproduit

à chaque génération nucléolaire durant la première période(1). Aux deux périodes suivantes, ce sont des portions nucléiniennes plus notables, quoique minimales, qui se détachent des figures nucléolaires et qui continuent à représenter, toujours sous la forme de nucléoles, l'élément originel.

A toutes les étapes, l'élément nucléinien : soit boyau primitif, soit filaments ou figures nucléolaires, perd donc la majeure partie de sa substance, ou, si l'on veut, de ses granules élémentaires. Il en est ainsi encore au moment de la formation des chromosomes de la première figure polaire, ainsi que nous l'avons démontré dans ce mémoire, p. 329.

Pénétrons un peu plus avant dans l'intimité de ces phénomènes curieux.

1° La première chose qui frappe l'observateur -- et c'est peut-être celle qui le frappe le plus -- est celle-ci : la disparition du boyau et des figures nucléolaires n'a jamais lieu d'abord par dissolution totale ou partielle, mais par *résolution ou désagrégation granuleuse*. Chaque fois que l'un de ces éléments disparaît de la scène, le noyau est bondé d'innombrables granules colorables. Et, au surplus, ces granules sont tous semblables, de forme sphérique et, apparemment, de même volume. Tous ces détails ont été reproduits sur toutes les Planches de nos deux mémoires antérieurs. En outre, ces granules semblent formés de deux substances chimiques différentes.

La fig. *T, A*, pl. XII, représente un noyau à résolution irradiante, qui a été traité pendant plusieurs heures par la potasse diluée, afin d'enlever toute la nucléine. On y voit parfaitement que ce réactif n'a pas fait disparaître les granules en totalité, chacun d'eux est encore représenté par un substratum qui a résisté et qu'on peut croire être de nature plastinienne. Ce reste est à peine discernable lorsque les granules nucléiniens sont isolés, mais lorsqu'ils sont nombreux et entassés les uns sur les autres, comme au centre des cordons, son existence ne peut être mise en doute. Chaque granule est donc formé de deux éléments : la nucléine et la plastine, comme le boyau lui-même.

En présence de ces faits, l'observateur songe naturellement à la théorie granuleuse d'ALTMANN : le boyau nucléinien renfermerait dans son étui un nombre immense de granules élémentaires, derniers facteurs irréductibles de l'organisation. Cette théorie, modifiée dans le sens que nous avons précisé dans notre Introduction générale (2), pourrait certainement s'appliquer

(1) *Premier mémoire*, p. 265. — Le lecteur, désireux de connaître toute notre pensée à ce sujet, voudra bien recourir à cette page.

(2) *Premier mémoire*, Introduction, p. 265.

à l'élément nucléinien, non pas seulement à celui des ovocytes des batraciens, mais à l'élément nucléinien en général. En effet, quand on examine attentivement et avec les meilleurs objectifs un boyau assez épais au moment de sa division longitudinale, on constate, comme MOTTIER (1897) et GRÉGOIRE (1), que les prétendus granules de PFITZNER ou disques ne sont rien moins qu'élémentaires, ce sont plutôt des amas d'innombrables granules, identiques pour l'aspect à ceux des batraciens. Sans doute, on ne peut voir ces granules immédiatement dans les noyaux au repos, parce qu'ils y sont serrés et comme fusionnés. Mais leur existence devient évidente lorsque le boyau se gonfle et entre en mouvement soit pour la division, soit pour la désagrégation; ils sont alors mieux séparés, plus distancés et en même temps plus accessibles aux colorants.

Durant le développement qui suit la division ou, pour rester dans notre sujet, durant le développement des jeunes ovocytes, à mesure que le boyau grandit et s'épaissit, les granules élémentaires se multiplieraient avec activité, par étranglement, sans doute, comme le font les corps organisés de la cellule : grains de chlorophylle, etc., de façon à amener la production de cette quantité incalculable de sphérules qui s'échappent du boyau au moment où il entre en résolution. Le même phénomène de multiplication se répéterait à chaque nouvelle génération nucléolaire, grâce auquel un nucléole issu de quelques granules devient capable de produire à sa maturité ces immenses figures qui remplissent tout le noyau de leurs produits.

Cette manière d'envisager la constitution de l'élément nucléinien et sa multiplication n'est pas purement théorique. Comme nous l'avons dit, elle repose sur deux ordres de faits : les phénomènes de résolution dans les ovocytes des batraciens et ceux de la division longitudinale au début de la cinèse.

2° Si ces vues sont justes, il y aurait lieu de modifier l'idée qu'on s'est faite jusqu'à présent de la division longitudinale et de ses rapports avec la division transversale. On semble accepter comme démontré que le boyau est formé d'une seule série longitudinale de granules simples : on les appelle granules, disques ou articles, peu importe. Il en résulte que la division longitudinale partageant ces granules simples en deux moitiés égales donne naissance à deux filaments absolument identiques. Tandis que, lors de la scission transversale, les deux tronçons conservent leurs granules tels quels avec leurs propriétés particulières et sont, par conséquent, de nature diffé-

(1) GRÉGOIRE, I. C.

rente. C'est ainsi du moins que raisonnent les auteurs, particulièrement ceux de l'école de Fribourg, car ils acceptent comme un postulat que les granules élémentaires ont des propriétés différentes.

Eh bien! supposons pour un instant qu'il en soit ainsi, c'est-à-dire que les granules élémentaires diffèrent les uns des autres. Qui ne voit que la division longitudinale aussi bien que la transversale ne doit donner naissance à deux bâtonnets jumeaux totalement différents? En effet, cette division n'a pas pour effet de partager une série de granules simples en deux séries de granules-filles, mais bien de séparer en deux lots très complexes les amas de granules élémentaires que renferme le boyau! Ces deux lots seront nécessairement différents puisqu'ils sont formés d'un très grand nombre de granules ayant des propriétés particulières, d'après la théorie. Ainsi, dans l'hypothèse où nous nous sommes placés, la division longitudinale ne peut être *équationnelle*; elle est *réductionnelle* comme la division transversale elle-même.

Ainsi, pas n'est besoin de recourir à une division transversale pour obtenir une *réduction qualitative* dans le sens de WEISMANN.

Ces déductions sont certaines, du moment qu'on admet une différence de propriétés dans les granules élémentaires. Mais c'est là, ainsi que nous allons le voir à l'instant, une hypothèse qui, jusqu'ici, n'est pas démontrée.

3<sup>o</sup> Lors de sa désagrégation au début du développement, le boyau non seulement disparaît morphologiquement, mais il perd, avons-nous dit, la majeure partie de sa substance; l'autre partie est réservée pour la formation des nucléoles. Nous avons décrit par le menu la genèse de ces derniers à l'aide des granules privilégiés (1); nous renvoyons le lecteur à cette description. Il y verra comment à l'aide de ces parties élémentaires, le noyau parvient à élaborer de toutes pièces un appareil nucléinien nouveau et très compliqué, présentant finalement la même structure et le même aspect que l'élément nucléinien ordinaire.

Ce mode de genèse fournit un troisième ordre de faits très favorables à la théorie granulaire exposée plus haut.

4<sup>o</sup> En outre, il nous montre clairement que *l'élément nucléinien primitif de l'orocyte ne peut se continuer jusqu'aux cinèses que par le moyen de ses parties élémentaires*. Celles-ci doivent donc avoir une importance considérable, si l'on admet que l'élément nucléinien est le substratum des propriétés héréditaires, en tout ou en partie. Dans le cas des batraciens, les

(1) Second mémoire, p. 167.

caractères maternels ne peuvent être transmis aux rejetons que par leur intermédiaire, puisque ce sont les seuls éléments qui persistent, les seuls qui puissent entrer dans la constitution des bâtonnets des figures polaires et, par conséquent, du pronucléus femelle. Or, nous avons vu qu'un très grand nombre de granules élémentaires du boyau originel sont éliminés. Comment, dans ces conditions, pourrait-on accepter la transmission intégrale des propriétés maternelles à l'aide des granules restants? Il semble que cela soit impossible.

Et, en effet, il y a là un grand problème à résoudre pour les partisans de la théorie qui considère l'élément nucléinien comme le porteur exclusif des propriétés héréditaires. Ils pourraient peut-être tenter de résoudre cette difficulté de la manière suivante. On n'est pas forcé d'admettre que chaque partie élémentaire jouit de propriétés différentes, il suffit d'admettre des catégories ou des groupes distincts. Vous avez admis vous-mêmes que les granules primitifs se multiplient par étranglement; chacun d'eux est donc représenté par un grand nombre d'individus lorsque survient la résolution du boyau. Or, il suffit que des représentants de chaque catégorie se maintiennent dans leurs descendants à travers tous les stades de l'œuf jusque dans les bâtonnets de la figure pour que notre théorie soit sauvegardée.

Sans doute. Mais, pour qu'il en soit ainsi, il faut admettre d'abord qu'aucun groupe n'a été dissous entièrement durant la désagrégation et, en outre, que chaque groupe est représenté dans les granules qui se dirigent comme au hasard vers la périphérie pour entrer dans la constitution des nucléoles nouveaux, qu'aucun d'eux ne reste en chemin. Ce double phénomène de sélection serait à coup sûr merveilleux. Ce n'est point tout. Ce double phénomène devrait se répéter à chaque résolution nucléolaire suivante et cela pendant plusieurs années. La raison se refuse à admettre une pareille hypothèse; si elle est métaphysiquement possible, sa réalisation est souverainement improbable. On peut penser sans témérité que diverses espèces de granules du boyau originel ne se retrouvent plus dans les figures polaires. Cela importe peu si l'on admet que ces granules sont de même nature, mais du moment qu'on leur attribue des propriétés héréditaires particulières, il faudrait reconnaître que les bâtonnets de la figure, et par suite ceux du noyau de conjugaison, diffèrent notablement de ceux de l'ovocyte au moment de sa naissance. Rigoureusement parlant, ils seraient incapables de transmettre intégralement les propriétés maternelles aux rejetons.

5° Nous venons de voir que la division longitudinale, aussi bien que la division transversale, introduit des différences plus ou moins considérables dans les chromosomes-filles; on peut affirmer que pas deux ne se ressemblent. Les divisions des groupes quaternes produiront cet effet. En outre, les chromosomes de la figure, avant leur partition, diffèrent les uns des autres, étant donné leur mode de formation. Ils diffèrent aussi, nous venons de l'expliquer, des chromosomes primitifs de l'ovocyte, c'est-à-dire des chromosomes maternels. Pour toutes ces raisons, le pronucléus femelle doit varier d'œuf à œuf et d'individu à individu. Il y a donc là une *source permanente de variations* pour la descendance.

D'un autre côté, le brassage continu que subissent les granules pendant deux ou trois ans, durant les désagréments et reconstitutions nucléaires si nombreuses, tend au contraire à niveler toutes les différences entre les diverses portions de l'élément nucléinien. De telle sorte que les chromosomes de la figure polaire ne peuvent présenter de *très grandes* différences entre eux. Ici nous nous trouvons en présence d'une cause puissante de *fixité*, qui agira sur les rejetons pour contrebalancer les effets de la variation.

Ces deux causes sont variables, variables aussi à l'infini les combinaisons de leurs effets. Il en résulte que tous les descendants auront des caractères particuliers ou distinctifs, plus ou moins accentués, parfois frappants, au milieu desquels, cependant, il sera toujours aisé de reconnaître un ensemble de caractères communs.

Ces réflexions sont suggérées à l'esprit par les faits qui ont été exposés en détail dans nos mémoires. Nous n'y attachons pas une importance exagérée, autre que celle que comportent les faits eux-mêmes. Les trois ordres de faits rappelés tout à l'heure sont un appui solide à la théorie de la *constitution granulaire* de l'élément nucléinien. Mais, autre est la constitution d'une partie organisée, autre est sa fonction ou son rôle dans l'économie de l'être vivant. Et puis, que de questions ne pourrait-on soulever au sujet des granules élémentaires. Sont-ils tous égaux dans leurs propriétés, c'est-à-dire de même nature, ou bien sont-ils de nature différente? Se multiplient-ils par division: ce qui est nécessaire pour qu'ils aient des descendants identiques à eux-mêmes; ou bien naissent-ils de toutes pièces dans le boyau, à mesure de l'élaboration de leurs matériaux: ce qui les priverait au contraire de descendance? Avant de parler à leur sujet de transmission de caractères, il est nécessaire de donner une réponse à cette double question.

Il est une troisième question qu'il faudrait aussi trancher au préalable. Les granules de résolution, lorsqu'ils viennent se placer en petits groupes aux points nodaux des trabécules caryoplasmiques pour reconstituer l'élément nucléinien, persistent-ils comme tels, ou bien se dissolvent-ils dans les nœuds en perdant leur individualité? Cette question est très importante au point de vue de la permanence du boyau primitif, comme élément figuré dans ses granules élémentaires.

Il semblerait tout naturel d'admettre que les granules primitifs, arrivés en position périphérique, se nourrissent *eux-mêmes* en augmentant de volume et de substance et en maintenant leur autonomie. Mais, d'un autre côté, on pourrait penser aussi que le point nodal du réticulum caryoplasmique, après s'être imbibé des produits de dissolution du granule qui s'y porte, se met à croître et à se développer. Dès lors, on aurait affaire à un nouvel élément ne renfermant plus que les principes chimiques de l'ancien; celui-ci aurait perdu son autonomie comme corps organisé. Cette dernière hypothèse nous paraît moins probable. Jusqu'à preuve du contraire, on peut admettre que l'élément nucléinien, comme l'élément cytoplasmique, se maintient et se propage en conservant son organisation fondamentale. Mais la preuve matérielle fait défaut. D'autant plus qu'elle ne peut être fournie par l'emploi des réactifs; car dans l'une comme dans l'autre hypothèse, la constitution des granules serait la même. Ainsi, sur la FIG. 7 A, PL. XII, les jeunes groupes nucléolaires périphériques qui persistent, après l'action de la potasse, grâce à leur substratum plastinien, comportent cette double interprétation. Cette troisième question ne peut donc non plus recevoir de solution définitive.

En résumé, nous ne savons pas d'une façon certaine si les parties élémentaires de l'élément nucléinien, soit isolément, soit par groupes, jouissent de propriétés spéciales les unes vis-à-vis des autres; nous ignorons si ces propriétés sont transmissibles, nous ignorons même si ces parties sont capables de se maintenir et de produire une descendance. Et d'aucuns voudraient nous faire accepter comme fondée, voire même démontrée, une théorie qui en fait les porteurs exclusifs des caractères paternels et maternels!

Les incertitudes que nous venons de signaler viennent corroborer les faits que nous avons fait valoir contre cette théorie insoutenable, dans un travail récent où elle est discutée en détail (1).

(1) *La fécondation chez l'Ascaris megalocéphala*, p. 103, § 2. *Heredité*.

## CONCLUSIONS.

1° Comme conclusion générale des deux mémoires antérieurs, nous avons dit que l'élément nucléinien des figures polaires ne peut provenir que des produits de la résolution des nucléoles.

Les phénomènes préparatoires aux cinèses sont les suivants :

2° La membrane nucléaire disparaît toujours, mais à des moments différents et graduellement.

3° Le caryoplasme subit des changements importants : vacuolisation; production soit d'une protubérance, soit d'une grande vacuole centrale, soit de massifs irradiés. Ce sont ces formations qui déterminent la plage où vont se grouper les éléments nucléiniens.

4° Le nombre de nucléoles qui existent dans le noyau au moment de la cinèse est fort variable. Parfois il n'en reste plus; ils ne sont plus représentés que par leurs produits de résolution, filaments, sphérules et granules. Le nombre des filaments est aussi fort variable; il arrive même qu'on ne trouve plus dans le noyau que des sphérules et des granules.

5° Le fuseau naît toujours dans une plage privilégiée que nous avons appelée *plage fusoriale*, et qui renferme les éléments nucléiniens (plus haut, 3°). Il s'élabore, ici plus tôt, là plus tard, aux dépens du réseau caryoplasmique de cette plage.

6° Les asters et toutes les radiations qui accompagnent la première figure se produisent également aux dépens du réseau caryoplasmique. Ils sont donc une production du noyau. Tantôt ils sont centrés dès l'origine, tantôt ils sont diffus au début et ne convergent que plus tard vers un centre commun.

7° Il n'existe ni centrosomes ni sphères attractives.

8° Pendant l'élaboration du fuseau et des asters, les produits nucléolaires : filaments, sphérules et granules, se concentrent et se fusionnent de manière à amener la formation des douze chromosomes définitifs.

9° Ce phénomène présente deux modalités différentes. Parfois les produits nucléolaires en se fusionnant graduellement forment directement les chromosomes; parfois ils se fusionnent d'abord en une masse unique, qui se scinde à diverses reprises pour amener la formation des douze blocs définitifs.

Il en résulte que :



a) Les chromosomes sont des êtres complexes, formés qu'ils sont d'un nombre souvent considérable d'éléments fusionnés ensemble.

b) Ils constituent des entités morphologiques nouvelles, élaborées de toutes pièces, au moment même de la cinèse, à l'aide des produits nucléolaires.

c) Ils ne peuvent donc être identifiés avec les chromosomes primitifs de l'ovocyte.

10° Après s'être façonnés et régularisés, les chromosomes viennent s'implanter par une de leurs extrémités à l'équateur du fuseau.

11° Là, ils subissent deux divisions longitudinales, l'une *équatoriale*, l'autre *axiale*, ayant pour effet d'amener la production des *groupes quaternes*.

12° La division équatoriale s'indique la première; elle débute dans la partie large collée au fuseau et monte insensiblement dans la tige, en même temps que les deux moitiés s'étendent à plat sur les filaments du fuseau. La seconde division est plus tardive, elle se marque d'abord au sommet de la tige et se poursuit peu à peu dans les parties étendues sur le fuseau, sans cependant entamer leurs extrémités. Ainsi naissent les *oiselets*.

13° Les ailes se soulèvent en ramenant à l'équateur les corps couchés sur le fuseau. Il se forme ainsi des V, situés, comme les ailes elles-mêmes, dans le plan équatorial.

14° Ces branches sont les dyades du groupe quaterne. Les dyades sont donc, chez les tritons, le résultat de la division axiale et non de la division équatoriale, comme cela a lieu dans d'autres groupes et chez les lis.

15° Les ailes se coupent à la courbure des V. Les dyades ainsi séparées chevauchent l'une sur l'autre pour se superposer dans le sens axial, d'abord sous la forme de bâtonnets droits, et ensuite, grâce à une courbure, sous la forme de V. La couronne équatoriale définitive est alors constituée.

16° Les V superposés se séparent vers les deux pôles opposés, où ils constituent les couronnes polaires.

17° Le fuseau disparaît totalement et est remplacé par de nouvelles irradiations puissantes, notre *fuseau de séparation*, dans lequel se forme la plaque cellulaire séparatrice du premier globule.

18° Le fuseau, dont nous connaissons l'origine, prend un développement considérable. Il renferme un nombre incalculable de filaments d'une délicatesse extrême, parfaitement centrés et dont plusieurs se groupent en *rubans* des mieux accentués.

16° Dès que le fuseau est achevé, il est envahi par une légion de granules enchlémateux qui suivent les filaments astériens. Ces granules se groupent d'abord sous la forme de plaques polaires, et se répandent ensuite dans tout le fuseau, pour lequel ils servent de matériaux de nutrition.

20° Les asters sont aussi très puissants et très étendus. Ils finissent toujours par être parfaitement centrés et appliqués contre l'extrémité assez large du fuseau.

21° Les rayons astériens ne s'attachent jamais aux chromosomes. Ils ne jouent donc aucun rôle dans le retrait de ceux-ci vers les pôles.

22° Les dyades demeurent indépendantes dans les couronnes polaires; celles-ci entrent aussitôt en mouvement pour donner la seconde figure.

23° Les dyades en forme de V se rectifient de plus en plus jusqu'à prendre la forme d'un bâtonnet droit. Les deux éléments simples qui les constituent s'écartent l'un de l'autre à une extrémité et donnent ainsi naissance à de *nouveaux* V. Ceux-ci se placent à l'équateur du fuseau; il en résulte une couronne de V, semblable à celle de la première figure.

24° Ces V se coupent à leur angle. Les deux branches isolées se meuvent l'une sur l'autre, se superposent dans le plan axial, et constituent finalement une couronne formée de deux rangées de V superposés. Toutes les images sont identiques aux images correspondantes du premier globule.

25° Les stades subséquents : retour polaire, couronnes polaires, formation du globule sont, eux aussi, identiques aux stades correspondants de la précédente cinèse.

26° Quant au fuseau et aux asters, ils reproduisent, dans leur mode de formation et tous leurs caractères, ceux de la première figure. Ils sont comme ceux-ci d'origine caryoplasmique.

27° Pour ce qui concerne les travaux de nos devanciers :

A) Leurs observations et leurs figures sont fragmentaires.

B) La vraie constitution des figures aussi bien que leur sériation leur ont échappé.

C) Leurs interprétations sont d'ailleurs entachées d'un vice originel : l'hypothèse de la persistance du peloton primitif. (Voir chap. V.)

Nos observations sur les batraciens jettent un jour nouveau sur les cinèses sexuelles et sur la constitution de l'élément nucléinien.

A. *Cinèses sexuelles.*

28° Ces cinèses sont caractérisées par la présence de *groupes quaternes* ou *tétrades*, se formant dans la première figure, avant la fin du stade équatorial.

29° L'origine de ces groupes est encore entourée d'obscurité. On doit admettre qu'ils sont produits par une double division simultanée des chromosomes à la première figure. Mais on discute à perte de vue sur la nature de ces deux divisions.

30° Il est certain que chez les tritons les choses se passent comme dans les liliacées. Les groupes quaternes y prennent naissance par une double *division longitudinale*. La division transversale, qui est à la base de la théorie weismannienne de la réduction, y fait totalement défaut. Cette théorie doit donc être rejetée.

31° Il existe cependant entre les figures des tritons et celles des liliacées des divergences assez marquées pour en faire deux types différents. Dans les liliacées, les deux dyades sont les deux chromosomes-sœurs de la division *équatoriale*. Chez les tritons au contraire, les dyades sont les deux chromosomes-sœurs de la division *axiale*. Cette différence entraîne de grandes diversités dans les figures. Dans les liliacées et dans certains cas signalés déjà chez les animaux, les dyades déjà étendues sur le fuseau n'ont qu'à continuer leur marche vers les pôles. Dans les tritons, les quartiers, d'abord étendus sur le fuseau, se groupent ensuite autrement; ils se relèvent deux par deux, de façon à constituer deux dyades situées dans le plan équatorial. Cette disposition nécessite la production de nouvelles figures, inconnues dans le premier type, pour amener les dyades en position axiale, en se superposant l'une à l'autre avant de se retirer vers les pôles.

32° Les tétrades, chez les animaux comme chez les végétaux, apparaissent généralement très tôt. Cependant leur formation peut être retardée jusqu'au stade équatorial; nous savons que c'est ainsi que les choses se passent chez les tritons. Dans tous les cas, elles sont achevées avant le retour polaire de la première figure.

33° Elles sont constituées de quatre bâtonnets ou sphérules suivant la longueur des chromosomes. Ces éléments peuvent être tout à fait indépendants l'un de l'autre (*Ascaris megalcephala*), ou demeurer accolés deux à deux (*tritons*). Ailleurs, comme dans les liliacées, la division axiale ne traversant pas le chromosome d'outre en outre, les deux éléments constitutifs

de chaque dyade ne sont pas entièrement séparés à l'équateur; ils ne se libèrent que plus tard.

34° Dans tous les cas bien étudiés, les tétrades se séparent toujours, au cours de la première cinèse, en dyades qui représentent deux chromosomes-sœurs bipartites. Ces dyades se clivent à la seconde figure, en leurs éléments simples, qui sont aussi des chromosomes-sœurs. Il en résulte qu'une nouvelle division longitudinale ne peut pas intervenir à la seconde cinèse.

35° Le rôle des tétrades est de partager chacun des chromosomes de la cellule-mère, que leur nombre soit réduit ou qu'il reste normal, en quatre parts égales destinées aux cellules définitives. Ainsi, chacune de celles-ci reçoit un quart de la nucléine totale.

36° Ce rôle des tétrades est d'une importance exceptionnelle, puisqu'elles sont destinées à opérer la réduction.

37° Celle-ci est donc purement *quantitative*. Tandis que dans les divisions ordinaires, chaque cellule-fille reçoit la moitié de l'élément nucléinien, dans les cinèses sexuelles elle n'en reçoit que le quart.

38° A ne considérer que les faits, on ne doit tenir aucun compte de la réduction numérique ni de la réduction qualitative, au sens de WEISMANN.

39° *L'hétérotypie*, telle qu'elle a été définie par FLEMMING, MEVES et maints auteurs, ne représente qu'une légère variante des cinèses de multiplication. Elle *ne peut donc s'appliquer* aux cinèses sexuelles. Celles-ci sont caractérisées par la présence de groupes quaternes. Pour éviter toute confusion, il faut abandonner ce mot et se servir de l'expression très simple : *cinèses sexuelles* ou *cinèses quaternes*.

#### B. *Élément nucléinien.*

40° Pendant la résolution du boyau primitif et les nombreuses résolutions nucléolaires qui suivent, l'élément nucléinien perd la majeure partie de sa substance, par une série de désagréments granuleux. Les granules sont tous semblables et formés de deux éléments, nucléine et plastine.

41° Si l'on rapproche de ce fait la constatation que les granules de PFITZNER, loin d'être élémentaires, sont formés d'un très grand nombre de granules, on est porté à appliquer à l'élément nucléinien la théorie granulaire d'ALTMANN, modifiée dans le sens que nous avons précisé dans notre premier mémoire.

42° Il en résulte de plus que la différence fondamentale que l'on admet entre la division longitudinale et la division transversale n'existe pas; la première serait réductionnelle aussi bien que la seconde.

43° L'élément nucléinien primitif de l'ovocyte ne peut se continuer jusqu'aux cinèses sexuelles que par un certain nombre de granules privilégiés qui servent à reformer les nucléoles, et qui plus tard entrent dans la constitution des chromosomes. S'il en est ainsi, l'élément nucléinien ne peut pas transmettre intégralement les propriétés maternelles au rejeton.

44° Il résulte de tout ce que nous venons de dire, que les chromosomes-filles diffèrent entre eux, et diffèrent aussi des chromosomes maternels. C'est la une source permanente de variations.

45° La fonction des granules élémentaires est entourée d'une foule d'obscurités. On ne sait pas s'ils jouissent de propriétés spéciales les uns vis-à-vis des autres, ni si ces propriétés sont transmissibles, ni même si ces granules sont capables de se maintenir et de produire une descendance.

46° On ne peut plus admettre aujourd'hui la théorie qui regarde l'élément nucléinien comme le substratum exclusif des propriétés héréditaires.

47° Le lecteur se rappellera aussi que nos observations sur les batraciens contredisent plusieurs théories ayant des rapports avec la question de l'hérédité : la permanence et l'individualité des chromosomes (BOVERI, WILSON, etc.), la bivalence des chromosomes et la *Scheinreduktion* (HECKER, VOM RATH, RÜCKERT), la production de la réduction avant la figure quaterne, au moment de la diminution de moitié dans le nombre des chromosomes (BOVERI), la différence fondamentale entre la division longitudinale et la division transversale (WEISMANN), enfin, la nécessité de l'intervention d'une division transversale pour opérer la réduction qualitative (WEISMANN).

Les flots d'encre que ces théories superficielles ont fait répandre depuis quelque dix ans vont se perdre dans la mer de l'oubli !...



## BIBLIOGRAPHIE

- Altmann* (1890) : Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. Leipzig.
- Bolles Lee* (1897) : Les cinèses spermatogénétiques chez l'*Helix pomatia*; La Cellule, t. XIII, 1.
- Born* (1894) : Die Structur des Keimbläschens im Ovarialei von *Triton teniatus*; Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIII.
- Boveri* (1887) : Zellenstudien, Heft I; Jenaische Zeitschr.
- Id.* (1892) : Befruchtung; Ergebn. der Anat. und Entwickl.
- Brauer* (1893) : Zur Kenntniss der Spermatogenese von *Ascaris megalcephala*; Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLII.
- J. B. Carnoy* (1884) : La Biologie cellulaire. Liège-Louvain.
- Id.* (1885) : La cytodierèse chez les arthropodes; La Cellule, t. I, 2.
- Id.* (1886) : La vésicule germinative de l'*Ascaris megalcephala*; La Cellule, t. II, 1.
- Id.* (1886) : La cytodierèse de l'œuf chez quelques nématodes; La Cellule, t. III, 1.
- Id.* (1887) : Conférence donnée à la Société belge de microscopie; La Cellule, t. III, 2.
- Id.* (1887) : Les globules polaires de l'*Ascaris clavata*; ibid.
- Id.* (1887) : Normalité des figures cinétiques; ibid.
- Id.* (1887) : Variations des cinèses. — Terminologie concernant la division. — Réponse à FLEMMING; ibid.
- J. B. Carnoy et Lebrun* (1897) : La vésicule germinative et les globules polaires chez les batraciens (I<sup>er</sup> mémoire : *Salamandre et Pleurodèle*); La Cellule, t. XII, 2.
- Id.* (1897) : La fécondation chez l'*Ascaris megalcephala*; La Cellule, t. XIII, 2.
- Id.* (1898) : La vésicule germinative et les globules polaires chez les batraciens (II<sup>d</sup> mémoire : *Axolottl et Tritons*); La Cellule, t. XIV, 1.
- Dangeard* (1899) : Mémoire sur les chlamydomonadinées; Le Botaniste.
- Delage* (1895) : Structure du protoplasme. Hérité, Biologie générale. Paris.
- Farmer et Moore* (1895) : On the essential similarities existing between the heterotype nuclear divisions in animals and plants; Anat. Anz., Bd. XI, n<sup>o</sup> 3.

- Fick* (1893) : Ueber die Reif. und Befrucht. d. Axolotlleies. Leipzig.
- Id.* (1898) : Compte rendu dans Zool. Centralbl., n° 3, 12-13.
- Id.* (1898) : Compte rendu dans Jahresb. über Fortschr. d. Anat. und der Phys., Bd. III.
- Flemming* (1887) : Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle; Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIX.
- Gathy* (1899) : Contribution à l'étude du développement de l'œuf et de la fécondation chez les annélides; La Cellule, t. XVII, 1<sup>r</sup> fasc.
- Guignard* (1891) : Nouvelles études sur la fécondation; Ann. des Sc. natur., Botanique
- Id.* (1899) : La formation du pollen et la réduction chromatique dans le *Najas major*; Comptes rendus de l'Ac. des Sc., Paris.
- Grégoire* (1899) : Les cinèses polliniques chez les liliacées; La Cellule, t. XVI, 2.
- Henking* (1890) : Ueber Reduktionstheilung der Chromosomen in den Samenzellen von Insekten; Internat. Monatschrift f. Anat. und Physiol., VII.
- Hertwig, O.* (1890) : Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für celluläre Streitfragen; Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXVI.
- Hertwig, R.* (1898) : Ueber Kerntheilung, etc., von Actinosphaerium Eichhorni.
- Haecker* (1897) : Ueber weitere Uebereinstimmungen zwischen den Fortpflanzungsvorgängen der Thiere und Pflanzen. Die Keim-Mutterzellen; Biol. Centralbl., Bd. XVII, n° 19 et 20.
- Id.* (1898) : Ueber vorbereitende Theilungsvorgänge bei Thieren und Pflanzen; Separatabd. a. d. Verhandl. der deutschen zoologisch. Gesellsch.
- Hoffmann* (1898) : Ueber Zellplatten und Zellplattenrudimente; Zeits. f. wiss. Zoologie, LXIII.
- Ishikawa* (1892) : Studies on reproductive elements I. Spermatogenesis, oogenesis and fertilization in *Diaptomus*; Journ. Coll. Sc. Japan, V.
- Jordan* (1893) : The development of the newt; Journal of morphology, vol. VIII, n° 2.
- Meres* (1897) : Ueber Structur und Histogenese der Samenfäden von *Salamandra maculosa*; Arch. f. mikr. Anat., Bd. L.
- Moore* (1894) : On the germinal Blastema and the nature of so-called reductiondivision in the cartilaginous fishes; Anat. Anz., IX.



- Mottier* (1897) : Beiträge zur Kenntniss der Kerntheilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen und Monokotylen; Jahrb. f. wiss. Botanik, XXX.
- Id.* (1897) : Ueber das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosacks und die Vorgänge bei der Befruchtung; Jahrb. f. wissensch. Botan., XXXI.
- Toyama Nogakushi* (1894) : Preliminary note on the spermatogenesis of *Bombix mori*; Zool. Anz., XVII.
- Prenant* (1898) : Le protoplasme supérieur, etc.; Journal de l'Anatomie et de la Physiologie.
- vom Rath* (1894) : Beiträge zur Spermatogenese von Salamandra; Zeits. f. wissensch. Zoologie, Bd. LVII.
- Id.* (1895) : Neue Beiträge zur Frage der Chromatinreduktion in der Samen- und Eireife; Arch. f. mik. Anat., Bd. XLVI.
- Rossi* (1895) : Contributo allo studio, etc., delle uova degli anfi; Publicaz. del. r. istit. di studi super. pratici in Firenze.
- Id.* (1897) : Contributo allo studio della maturazione et fecondazione degli anfi urodeli; Atti, etc., della Acad. medico-chirurg di Perugia, vol. IX, fasc. 2.
- Rückert* (1892) : Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern; Anat. Anz., VII.
- Id.* (1894) : Die Chromatinreduktion bei der Reifung der Sexualzellen; Erg. f. Anat. und Entwickl.
- Sabaschnikoff* (1897) : Beiträge zur Kenntniss der Chromatinreduktion in Ovogenese von *Ascaris megalocephala bival.*; Bull. de la Soc. impér. des natur. de Moscou.
- Sargant* (1896) : The formation of the sexual nuclei in *Lilium martagon*. I. Ovogenesis; Ann. of Botany, vol. X, n° XXXIX.
- Schultze, O.* (1887) : Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies; Zeitschr. f. wiss. Zool., XLV.
- Strasburger et Mottier* (1897) : Ueber den zweiten Theilungsschritt in Pollenmutterzellen; Ber. d. deutsch. botan. Gesells., Bd. XV.
- Weismann* (1887) : Die Kontinuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung Jena.
- Id.* (1887) : Ueber die Zahl der Richtungskörper und ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena
- Id.* (1891) : Amphimixis oder die Vermischung der Individuen. Jena.
- Id.* (1896) : Ueber germinal Selektion. Eine Quelle bestimmt gerichteter Variationen. Jena.
- Wilson* (1896) : The cell in development and inheritance. New-York.



## EXPLICATION DES PLANCHES

Tous les dessins ont été exécutés autant que possible à la chambre claire avec les objectifs apochromatiques 1,30 et 1,40 et les oculaires compensateurs de ZEISS.

REMARQUES. Sauf indication contraire, on a porté sur les dessins des Planches IX et X et les FIG. 82 à 91 de la PL. XI tous les éléments nucléiniens qui se trouvaient dans le noyau

L'espèce dont la figure a été tirée est indiquée par l'initiale de son nom spécifique : *A* = *alpestris*; *T* = *tarniatus*; *C* = *cristatus*. On s'est attaché surtout à reproduire la figure du *tarniatus*, pour qu'on puisse comparer nos dessins avec ceux de BORN.

### PLANCHE IX.

FIG. 60, *T*. Noyau au début de la cinèse. Deux zones de caryoplasme vacuoleux. Quelques nucléoles encore; filaments de résolution nucléolaire. La membrane a disparu. — Grossiss. : 1,30 × 4.

FIG. 61, *T*. Massif irradié puissant dans le caryoplasme vacuoleux, portant les filaments de résolution. Jeunes nucléoles répandus dans tout le noyau. Membrane encore intacte. — Grossiss. : 1,30 × 2.

FIG. 62. *A*. *a*. Vue d'ensemble du noyau. La membrane a disparu. Grande vacuole centrale. Jeunes nucléoles en anneau. — Grossiss. : 1,30 × 2.

*b*, *c*, *d*. Les trois coupes du noyau renfermant les éléments nucléiniens. En *c* et *d*, plage fusoriale entourant la vacuole; en *b*, les asters et le fuseau se dessinent. La grosse masse pâle au centre de la vacuole de *c* est en désagrégation. — Grossiss. : 1,30 × 4.

FIG. 63, *T*. La membrane nucléaire existe encore. Massif irradié en formation, muni d'une vacuole vers laquelle se dirigent les éléments nucléiniens. — Gross. : 1,30 × 4.

FIG. 64, *T*. La membrane a disparu. Massif irradié traversant tout le noyau et portant les filaments nucléiniens, autour desquels se dessinent la plage fusoriale et les radiations astériennes. — Grossiss. : 1,30 × 2.

FIG. 65, *T*. *a*. Vue d'ensemble du noyau : la membrane, la boursoffilure renfermant les éléments de la figure, restant du caryoplasme vacuoleux et plissé. — Grossiss. : 1,30 × 1.

*b*. Boursoffilure plus grossie : 1,40 × 4. Plage fusoriale avec les nombreux éléments nucléiniens, dont plusieurs entrent en coalescence. Caryoplasme avec ses

cordons, sur lesquels cheminent les granules de résolution qui se dirigent vers la plage.

N. B. Cette figure ne représente qu'une des deux coupes de la plage; sur la seconde, il y avait encore au moins une dizaine d'éléments nucléiniens.

FIG. 66, *T*. Portion d'un noyau montrant les nucléoles se dirigeant vers la périphérie pour s'y fusionner en masses écumeuses, qui font hernie dans le protoplasme où elles vont se dissoudre. — Grossiss. :  $1,30 \times 4$ .

FIG. 67, *A*. Noyau encore intègre avec sa membrane. Dans la boursofflure rien que des sphérules de résolution, sans filaments. Caryoplasme vacuoleux rempli de granules minuscules de résolution. — Grossiss. :  $DD \times 2$ .

FIG. 68, *A*. Noyau ayant conservé sa membrane, dans lequel s'est formé un second noyau muni de sa membranule. Celui-ci renferme quelques minces filaments et des sphérules de résolution. — Grossiss. :  $1,30 \times 1$ .

FIG. 69, *A*. La membrane nucléaire n'existe plus que d'un côté. Second noyau comme dans la figure précédente, mais muni d'une protubérance renfermant les éléments nucléiniens fusionnés en une seule masse. Caryoplasme extérieur lacuneux et en voie de désagrégation. — Grossiss. :  $1,30 \times 1$ .

FIG. 70, *A*. Noyau encore pourvu de sa membrane. Naissance de la protubérance dans laquelle vont se rendre tous les éléments de résolution, formés surtout de granules et sphérules. — Grossiss. :  $1,30 \times 2$ .

## PLANCHE X.

FIG. 71, *A*. *a*. Vue d'ensemble. Membrane nucléaire disparue; massif irradié portant au centre les produits de résolution. Noyau diminué de volume. — Gross. :  $1,30 \times 1$ .

*b*. Massif central plus grossi :  $1,30 \times 4$ . Les éléments nucléiniens se fusionnent en corps irréguliers de plus en plus volumineux.

N. B. Sur la seconde coupe, qui n'est pas reproduite, il y avait au moins autant d'éléments nucléiniens que sur celle-ci.

FIG. 72, *T*. Portion du caryoplasme dans laquelle la plage fusoriale se transforme en fuseau. Aster assez bien centré déjà au pôle supérieur. Nombreux et volumineux éléments nucléiniens fusionnés. Encore des nucléoles moyens et petits très nombreux dans le caryoplasme. — Grossiss. :  $1,30 \times 4$ .

N. B. Sur la seconde coupe, non dessinée, on voyait encore trois ou quatre blocs sur le fuseau et, en dehors, un massif aussi fourni que celui qui est représenté dans la figure.

FIG. 73, *T*. Les deux coupes *a* et *b* renfermant les éléments de la figure. — Grossiss. :  $1,30 \times 4$ .

*a*. Fuseau ébauché, à filaments libres aux extrémités, portant de nombreux éléments nucléiniens et deux nucléoles. A gauche, 4 masses de fusion nucléolaire, comme celles de la FIG. 66. Dans le caryoplasme, nucléoles moyens et nucléoles récents en anneau.

*b.* Seconde coupe du fuseau avec le restant des éléments nucléiniens.

FIG. 74, *T.* Noyau encore volumineux, dans lequel pénètrent les enclaves. Fuseau à filaments continus aux pôles. On a reproduit exactement tous les éléments nucléiniens du noyau. — Grossiss. : 1,30 X 4.

FIG. 75, *T.* Noyau diminué; les enclaves s'avancent. Vacuole centrale avec massif nucléinien unique, vers lequel se dirigent les petits nucléoles extérieurs. Commencement de la plage fusoriale. — Grossiss. : 1,40 X 4.

FIG. 76, *A.* Tous les produits de résolution sont venus se fusionner en masses irrégulières dans la vacuole. La plage fusoriale ne s'indique pas encore. — Gross. : 1,30 X 4.

FIG. 77, *T.* La plage fusoriale entoure la vacuole; le restant du caryoplasme s'irradie fortement à l'entour de la figure. — Grossiss. : 1,40 X 4.

FIG. 78, *T.* La plage fusoriale, ici très large, se transforme en filaments fusoriaux. — Grossiss. : 1,40 X 4.

FIG. 79, *A.* La plage fusoriale, dans laquelle se trouvent les éléments nucléiniens filamenteux et un nucléole, n'est pas nettement limitée à l'extérieur; le fuseau n'est pas encore indiqué. — Grossiss. : 1,30 X 4.

FIG. 80, *T.* La plage fusoriale entourant la vacuole se transforme en filaments continus. Gros boyaux nucléiniens provenant de la fragmentation des masses uniques des fig. 77 et 78. Encore de gros nucléoles dans le caryoplasme. — Grossiss. : 1,30 X 4.

N. B. Sur une seconde coupe, il y avait encore 7 ou 8 nucléoles.

FIG. 81, *T.* La fragmentation de la masse nucléinienne est presque achevée. Les filaments fusoriaux sont marqués dans la plage. Le caryoplasme extérieur, encore très volumineux, s'irradie de toutes parts à l'entour de la figure. — Grossiss. : 1,40 X 4.

## PLANCHE XI.

FIG. 82, *T.* Noyau encore volumineux. La plage fusoriale à réticulum très fin envahit la vacuole. Six blocs de segmentation. — Grossiss. : 1,30 X 4.

FIG. 83, *T.* La plage a presque complètement envahi la vacuole et se transforme en fuseau. Blocs de fragmentation au nombre de 12. Le caryoplasme commence à s'irradier. — Grossiss. : 1,30 X 4.

FIG. 84, *T.* Même état, sauf que le fuseau n'est pas encore indiqué; en revanche, les radiations caryoplasmiques sont plus avancées. — Grossiss. : 1,30 X 4.

FIG. 85, *T.* Le fuseau est nettement dessiné; les asters débutent. Il n'y a encore que 7 blocs nucléiniens. — Grossiss. : 1,30 X 4.

FIG. 86, *T.* Le fuseau est beaucoup plus développé. Les asters déjà avancés sont centrés. Les blocs nucléiniens sont encore informes. Nucléole(?) au centre de l'aster supérieur. — Grossiss. : 1,30 X 4.

FIG. 87, *T.* Les filaments de la plage font irruption dans la vacuole sous la forme de rubans. Rayons extérieurs nombreux et diffus sur tout le pourtour de la figure. Les blocs ne sont pas encore façonnés. — Grossiss. : 1,40 X 4.

FIG. 88, *T.* Le fuseau se complète. Les granules enchylémateux s'y introduisent en formant les plaques polaires. On voit que les asters s'élaborent aux dépens du réseau caryoplasmique. Les 12 blocs ont acquis leur forme définitive. — Grossiss. :  $1,40 \times 4$ .

FIG. 89, *T.* Figure semblable, vue du pôle, mais dans laquelle le fuseau n'est pas encore visible dans la plage. — Grossiss. :  $1,40 \times 4$ .

FIG. 90, *T.* Le fuseau n'est pas encore parachévé. Les filaments astériens formés dans le caryoplasme abondant sont en voie de se centrer. Les blocs sont encore très irréguliers. — Grossiss. :  $1,40 \times 4$ .

FIG. 91, *T.* Le fuseau est plus complet; plaques polaires de granules. Les asters se forment dans le caryoplasme. — Grossiss. :  $1,30 \times 4$ .

FIG. 92, *A.* Le fuseau est achevé; les granules polaires s'y répandent. Les blocs définitifs se placent perpendiculairement au fuseau par leur large extrémité. Premier début de la division longitudinale équatoriale. Pas d'asters. — Grossiss. :  $1,30 \times 4$ .

FIG. 93, *T.* La division longitudinale équatoriale se fait; les chromosomes-sœurs s'étendent à mesure sur le fuseau. Celui-ci est formé de filaments ondulés, reliés par des trabécules latérales. La division axiale ne se fait pas encore sur les tiges. Asters reliés au réseau caryoplasmique. — Grossiss. :  $1,40 \times 4$ .

FIG. 94, *T.* La division équatoriale est beaucoup plus avancée. La division axiale commence à couper les tiges en deux lobes latéraux. Rubans dans le fuseau. Les granules enchylémateux ont presque entièrement disparu. — Grossiss. :  $1,30 \times 4$ .

FIG. 95, *A.* La division axiale gagne les portions étendues sur le fuseau, mais ne traverse pas les extrémités *x*. Fuseau sans rubans. — Grossiss. :  $1,40 \times 4$ .

FIG. 96, *T.* Même étape chez le *tanitatus*. Les blocs ou chromosomes sont transformés en oiselets avec un corps et deux ailes. Rubans très développés. Pas d'asters. — Grossiss. :  $1,30 \times 4$ .

N. B. Toutes les figures précédentes peuvent se rencontrer dans l'*ovaire*. Dans le *péritoine* on trouve souvent aussi les FIG. 93—96.

FIG. 97, *T.* Les ailes remontent en rétractant le corps. Fuseau dans le même état que celui de la FIG. 93. — Grossiss. :  $1,40 \times 4$ . — Péritoine.

FIG. 98, *A.* Même étape chez l'*alpestris*. Même fuseau. La division équatoriale s'achève dans les ailes qui deviennent binaires. Les groupes quaternes ou tétrades sont alors formés de deux dyades. — Grossiss. :  $1,30 \times 4$ . — Péritoine.

FIG. 99, *A.* Étape un peu plus avancée. Les ailes, dont plusieurs sont doublées, s'allongent et le corps se rétracte de plus en plus (à gauche). Le fuseau renferme encore deux plaques polaires. — Grossiss. :  $1,30 \times 4$ . — Péritoine.

N. B. Les figures suivantes sont tirées de l'*oviducte*.

FIG. 100, *A.* Les ailes dans leur mouvement ascensionnel ont absorbé presque tout le corps. Encore des vestiges des plaques polaires. — Grossiss. :  $1,40 \times 4$ . — Partie supérieure de l'*oviducte*.

FIG. 101, *A.* Le corps a disparu et les ailes, ou dyades, sauf sur un chromosome, se sont séparées et commencent à chevaucher l'une sur l'autre en se croi-

sant Les plaques polaires existent encore. — Grossiss. :  $1,30 \times 4$ . — Partie supérieure de l'oviducte.

FIG. 102. Le croisement des ailes est complet. Fuseau dépourvu de granules, avec rubans — Grossiss. :  $1,30 \times 4$

N. B. Cette figure et les suivantes, jusqu'à fig. 115, se rencontrent depuis la dernière portion de la partie supérieure jusqu'au milieu de la région moyenne.

## PLANCHE XII.

REMARQUE Les asters n'ont plus été reproduits dans les figures du premier globule.

FIG. 103, T. Couronne équatoriale vue du pôle au moment où le corps est totalement rétracté; les ailes forment alors des V. A la partie inférieure, l'un de ces V est coupé. — Grossiss. :  $1,30 \times 4$ .

FIG. 104. Même couronne chez *alpestris*. Au bas de la figure, sur un chromosome dont les ailes forment peloton, les deux extrémités du corps,  $\alpha$ , sont encore visibles; c'est là que les V se coupent. — Grossiss. :  $1,40 \times 4$ .

FIG. 105, A. Même stade que la fig. 106, pris sur un individu tenu en captivité. — Grossiss. :  $1,30 \times 4$ .

FIG. 106, A. Mouvements des ailes séparées pour se superposer dans le sens axial. — Grossiss. :  $1,30 \times 4$ .

FIG. 107, A. Couronne équatoriale à ailes droites et superposées par paires. Larges rubans dans le fuseau — Grossiss. :  $1,40 \times 4$ .

FIG. 108, A. Couronne équatoriale définitive; les V superposés sont le résultat de la courbure des bâtonnets droits de la figure précédente. — Grossiss. :  $1,40 \times 4$ .

FIG. 109, A. Dislocation de la couronne précédente; les ailes en V se retirent vers leur pôle respectif, la courbure en avant. On remarquera que les rubans persistent à l'équateur après le départ des V. — Grossiss. :  $1,30 \times 4$ .

FIG. 110, T. Stade un peu plus avancé; les V arrivent aux pôles. A l'équateur plusieurs V superposés sont restés accolés par une de leurs branches — Gross. :  $1,30 \times 4$ .

FIG. 111, A. Les V arrivant aux pôles. Fuseau connectif puissant avec rubans, — Grossiss. :  $1,30 \times 4$ .

FIG. 112, T. Couronnes polaires. Le fuseau s'est contracté fortement en prenant la forme de tonnelet. — Grossiss. :  $1,30 \times 4$ .

FIG. 113, T. Le fuseau en tonnelet s'efface totalement à l'équateur; les V destinés au globule polaire se rectifient.

FIG. 114, T. Large fuseau de séparation, né après la disparition du tonnelet et dans lequel s'est formée la plaque cellulaire. La couronne polaire, réservée à l'œuf, montre ses V enchevêtrés et formant un pseudo-peloton. — Grossiss. :  $1,40 \times 4$ .

FIG. 115, T. Séparation du globule polaire par le clivage de la plaque. Après s'être rectifiées, les dyades se dédoublent dans le globule polaire; sur la couronne interne, elles ont conservé leur courbure. — Grossiss. :  $1,30 \times 4$ .

N. B. Les figures du second globule se montrent depuis le milieu de l'oviducte jusqu'à l'orifice de sortie.

FIG. 116, *T.* Début de la seconde cinèse. Le fuseau s'ébauche, les dyades se rectifient et se dédoublent à une extrémité — Grossiss. : 1,30 X 4.

FIG. 117, *C.* Ce dédoublement a produit de nouveaux V dont les branches représentent les éléments simples des dyades. Le fuseau s'achève et les asters se forment. — Grossiss. : 1,30 X 4.

FIG. 118, *A.* Les nouveaux V en couronne équatoriale, vue d'en haut. Au centre les granules polaires — Grossiss. : 1,30 X 4.

FIG. 119, *A.* Les éléments simples, séparés à la courbure des V de la figure précédente, se mettent en position axiale. Vue polaire. Aster dont les rayons sont centrés sur un point commun. — Grossiss. : 1,40 X 4.

FIG. 120, *A.* Les éléments simples en position axiale, superposés et droits. — Grossiss. : 1,30 X 4.

FIG. 121, *T.* Même figure chez le *twiatus*; les éléments ne sont pas tous ordonnés en bâtonnets superposés. Fuseau achevé et très développé; quelques rayons astériens. — Grossiss. : 1,30 X 4.

FIG. 122, *T.* Couronne équatoriale définitive, à deux rangées de V. Fuseau et asters à leur apogée. Plaques polaires et granules dans le fuseau. — Grossiss. : 1,40 X 4.

FIG. *T. A.* Jeune noyau d'*alpestris*, en résolution irradiante, maintenu pendant plusieurs heures dans la potasse diluée; les granules de résolution, ainsi que les nucléoles périphériques en voie d'élaboration, ont laissé un résidu plastinien.

FIG. *T.* Élaboration des premiers nucléoles secondaires à l'aide des granules de résolution chez les tritons.

FIG. *S. a, b, c, d.* Mêmes phénomènes chez la salamandre.

FIG. *P. a, b, c, d, e.* Mêmes séries de figures chez le pleurodèle.

N. B. Ces trois séries de figures ont été expliquées longuement dans nos deux mémoires antérieurs. Voir : *Premier mémoire*, p. 277; *Second mémoire*, p. 167 et suivantes.



# TABLE DES MATIÈRES.

## INTRODUCTION.

	PAGES
Conclusions des deux memoires precedents . . . . .	303
Nos figures. . . . .	305
Nos méthodes. Récolte des œufs et leur classement . . . . .	307
Division de ce travail en six chapitres . . . . .	309

## CHAPITRE I.

### Phénomènes préparatoires aux cinèses.

19) <i>Membrane.</i>	
La membrane disparaît graduellement et a des moments différents. . . . .	310
20) <i>Caryoplasme.</i>	
Il se vacuolise . . . . .	311
Il s'y forme un étranglement . . . . .	311
Ou un noyau interne . . . . .	312
Ou une grande vacuole centrale. . . . .	312
Ou des massifs irradiés. . . . .	313
But de ces modifications . . . . .	313
30) <i>Élément nucléinien.</i>	
État variable de cet élément au début de la cinèse . . . . .	314
Masses de fusion résultant des nucleoles superflus. . . . .	315
Noyaux avec filaments de résolution . . . . .	316
Noyaux avec granules et spherules seulement . . . . .	316

## CHAPITRE II.

### Élaboration des éléments de la figure.

19) <i>Formation du fuseau.</i>	
La plage fusoriale : moment et endroit où elle apparaît; son mode de formation . . . . .	317
Élaboration du fuseau . . . . .	319
20) <i>Asters et irradiations caryoplasmiques.</i>	
Les asters et les irradiations se forment exclusivement dans le caryoplasme. . . . .	321
Asters centrés dès l'origine . . . . .	321
Asters diffus . . . . .	322
Mécanisme de la formation des rayons asteriens . . . . .	323
Les centrosomes et les spherules n'existent pas . . . . .	324

	PAGES
30) <i>Élaboration des chromosomes.</i>	
Ils se forment par la coalescence et la fusion des divers produits de résolution des nucléoles . . . . .	325
Deux modalités dans ce phénomène . . . . .	327
Tous les produits de résolution ne sont pas utilisés . . . . .	329
La coalescence et la fusion . . . . .	330
Les chromosomes sont des entités nouvelles et très complexes . . . . .	331

## CHAPITRE III.

## Premier globule polaire

Les chromosomes viennent se placer perpendiculairement à l'équateur du fuseau . . . . .	332
I. <i>Formation des groupes quaternes. — Multiplicité des couronnes.</i>	
La division équatoriale se manifeste à la base du bâtonnet; les lobes s'étendent sur le fuseau . . . . .	333
La division axiale: formation des oiselets et des tétrades . . . . .	333
Mouvement ascensionnel des ailes; couronne en V . . . . .	334
Les ailes ou branches des V sont des dyades . . . . .	335
Les V se coupent et se mettent en position axiale; couronnes à bâtonnets droits et à bâtonnets recourbes superposés . . . . .	336
II. <i>Retour polaire.</i>	
Les V superposés se retirent vers les pôles; couronnes polaires . . . . .	338
III. <i>Expulsion du premier globule.</i>	
Le fuseau disparaît. Nouveau fuseau de séparation; formation de la plaque cellulaire . . . . .	339
Constitution du globule polaire . . . . .	340
IV. <i>Fuseau et asters.</i>	
19) <i>Fuseau.</i>	
Son achèvement . . . . .	341
Les filaments contourment les pôles . . . . .	342
Les rubans . . . . .	343
Plaques polaires et granules fusoriaux . . . . .	344
Rôle de ces granules . . . . .	345
20) <i>Les asters.</i>	
Ce sont des asters véritables. Leur description . . . . .	346
Les filaments astériens ne remorquent pas les bâtonnets . . . . .	346

## CHAPITRE IV.

## Second globule polaire.

I. <i>Élément nucléémen.</i>	
Les dyades des couronnes polaires se dédoublent en V . . . . .	348
Ceux-ci s'ordonnent en couronne dans le plan équatorial . . . . .	349
Ils se coupent; couronnes à bâtonnets droits et recourbés, comme dans la première figure . . . . .	349
Retour polaire et élimination du second globule, comme ci-dessus . . . . .	349
Comparaison entre la constitution des éléments des deux figures . . . . .	350
II. <i>Asters et fuseau.</i>	
Identiques à ceux de la mitose précédente. Ils sont également d'origine caryoplasmique . . . . .	351

CHAPITRE V.

Critique des observations et des figures des auteurs

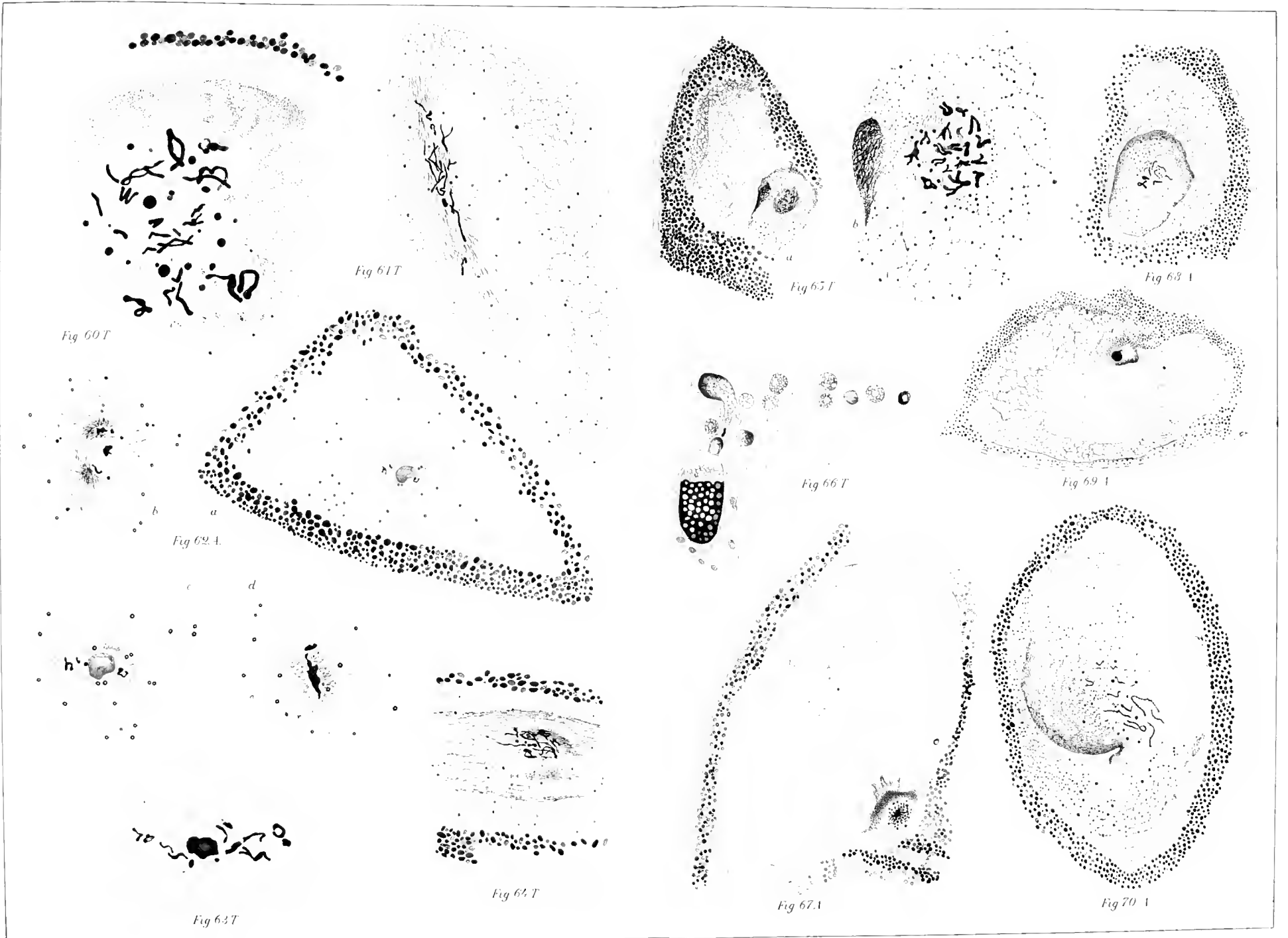
	PAGES
ROSSI . . . . .	352
FICK et O. SCHULTZE . . . . .	353
JORDAN . . . . .	354
BORN . . . . .	354

CHAPITRE VI.

Considérations générales — Conclusions.

§ I. <i>Groupes quaternes ou tétrades.</i>	
Leur découverte . . . . .	358
I. <i>Origine de ces groupes.</i>	
Coexistence de deux divisions dans la première figure . . . . .	359
On discute toujours sur la nature de ces deux divisions; nécessite d'un travail de revision . . . . .	359
1 <sup>o</sup> ) Double division longitudinale chez les bilacées et chez les tritons. Différences entre ces deux types . . . . .	360
La théorie weismannienne de la réduction et de l'hérédité ne peut plus se soutenir . . . . .	361
2 <sup>o</sup> ) Division longitudinale et transversale. — Difficulté de se prononcer sur l'existence de ce mode . . . . .	362
3 <sup>o</sup> ) Double division transversale; encore douteuse . . . . .	363
II. <i>Moment de leur apparition.</i>	
Les tétrades apparaissent très tôt, parfois seulement au stade équatorial . . . . .	364
III. <i>Leur constitution. — Leur partage.</i>	
Elles sont formées de 4 éléments indépendants, ou réunis en dyades . . . . .	365
Faits acquis concernant le partage de leurs éléments à la première et à la seconde cinèse . . . . .	366
IV. <i>Leur rôle — La réduction.</i>	
Ils servent à la préparation de deux cinèses consécutives. . . . .	368
La réduction est purement quantitative . . . . .	368
Les réductions numérique et qualitative des auteurs ne doivent pas être prises en considération dans ce phénomène . . . . .	369
La réduction s'opère seulement au cours des cinèses sexuelles; celles-ci concourent toutes deux à cet effet . . . . .	369
V. <i>Groupes quaternes et hétérotypie.</i>	
Homéotypie et hétérotypie; leurs caractères . . . . .	370
L'hétérotypie de FLEMING et de MEVES est une division de multiplication, et non une cinèse sexuelle . . . . .	372
Caractères des cinèses sexuelles . . . . .	373
§ II. <i>L'élément nucléinien. — L'hérédité.</i>	
Constitution granulaire de l'élément nucléinien . . . . .	375
La différence que WEISMANN a voulu établir entre les divisions <i>équationnelle</i> et <i>réductionnelle</i> est inadmissible . . . . .	377
Le mode de formation des nucléoles est favorable à la théorie granulaire. . . . .	377
Les granules sont les seuls éléments qui persistent jusqu'aux cinèses et peuvent intervenir dans l'hérédité . . . . .	378
Variabilité dans la constitution des chromosomes, à côté de leur fixité . . . . .	379
Les granules élémentaires sont-ils porteurs des propriétés héréditaires? . . . . .	380
Conclusions . . . . .	382







b

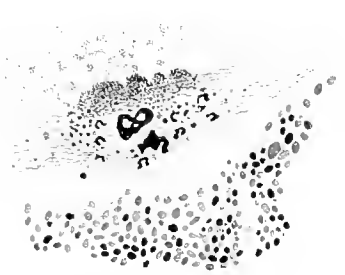


Fig 71 A



Fig 72 T

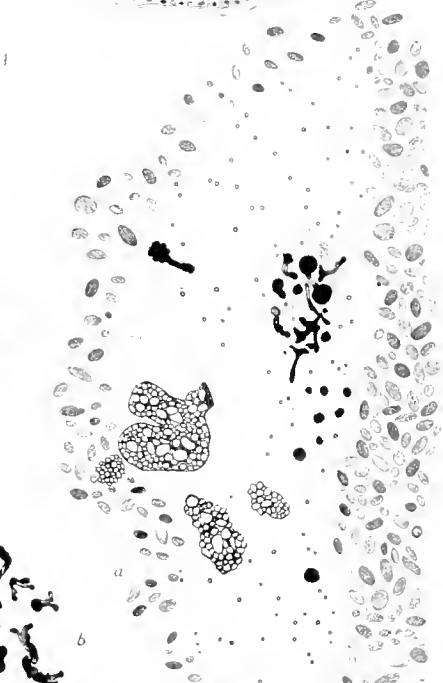


Fig 73 T

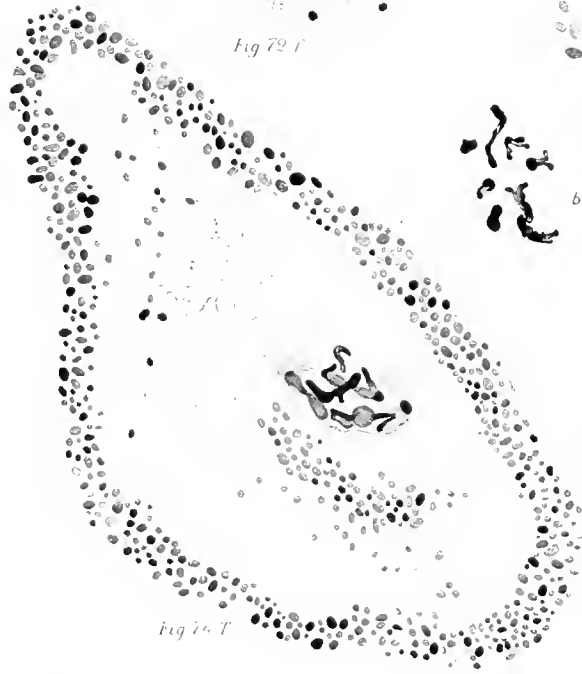


Fig 74 T



Fig 76 A

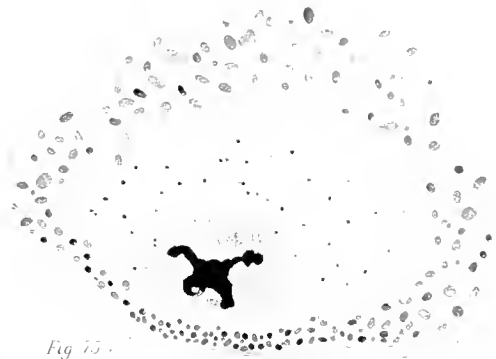


Fig 75 T



Fig 79 A



Fig 77 T

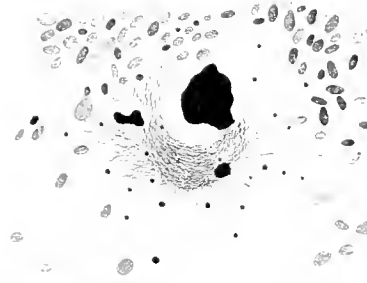


Fig 78 T



Fig 80 T



Fig 81 T





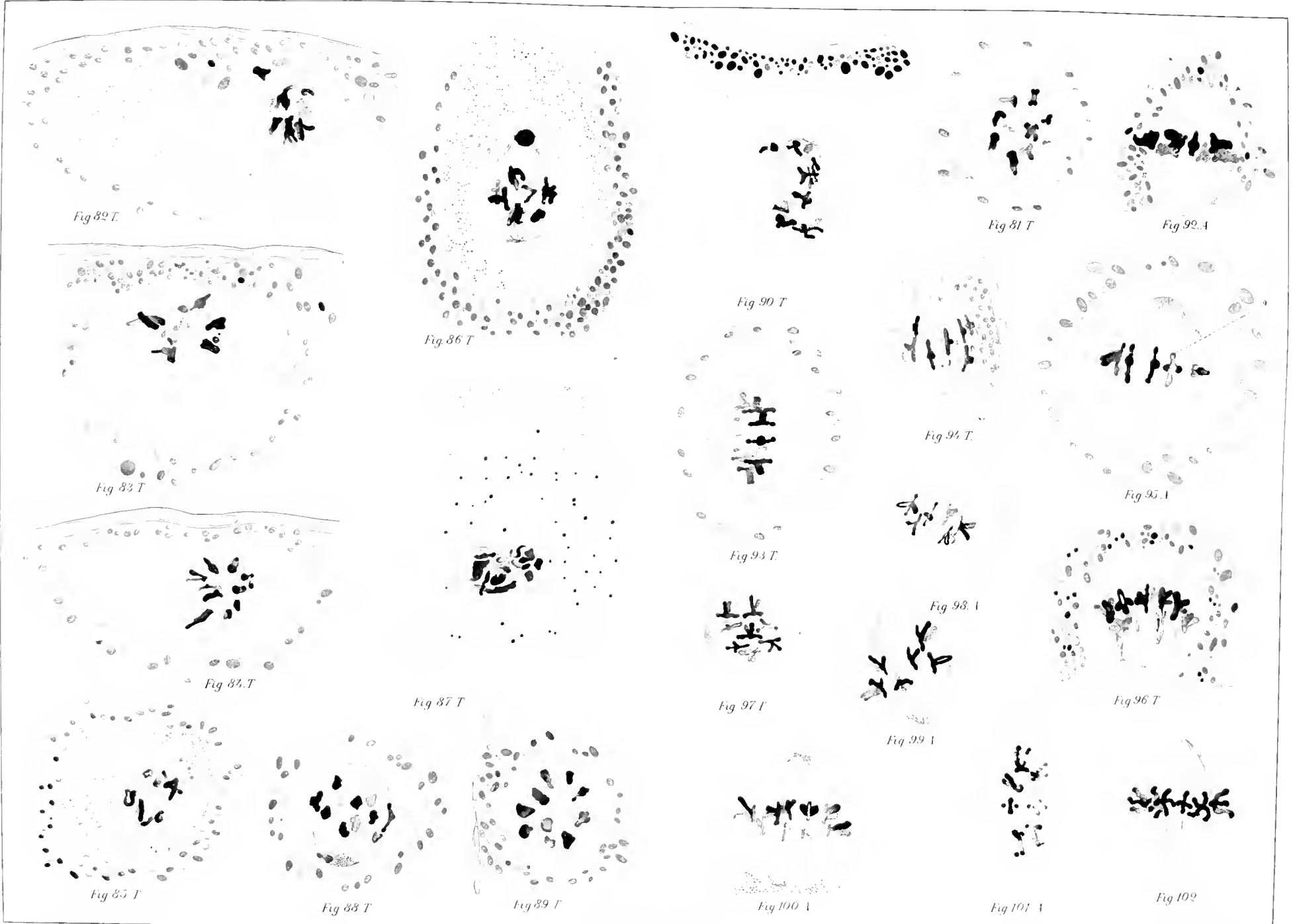






Fig 103 T

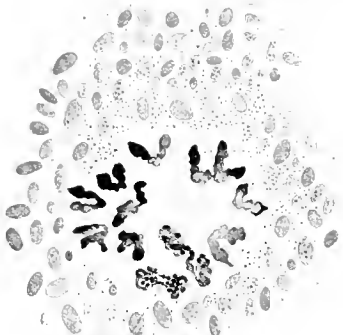


Fig 104 A



Fig 105 A

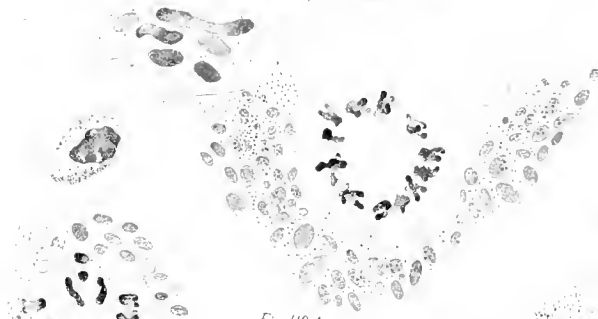


Fig 109 A

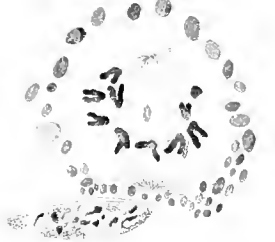


Fig 117 C

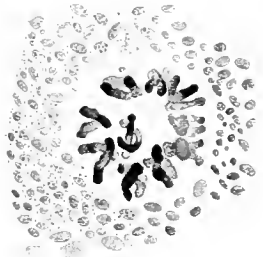


Fig 106 A



Fig 107 A



Fig 108 A



Fig 116 T



Fig 120 A

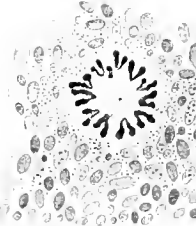


Fig 122 T



Fig 109 A

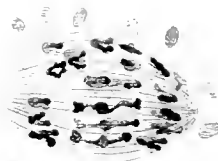


Fig 110 T

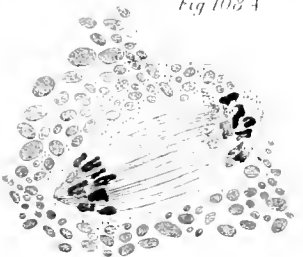


Fig 111 A



Fig 118 A



Fig 119 A



Fig 121 T



Fig 112 T

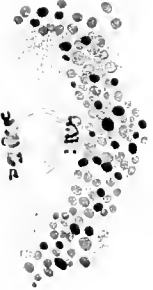


Fig 113 T

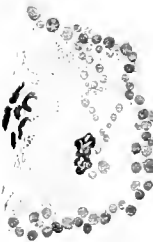


Fig 114 T



Fig 115 T



Fig 118 A

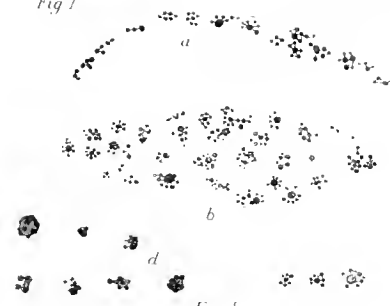


Fig 5

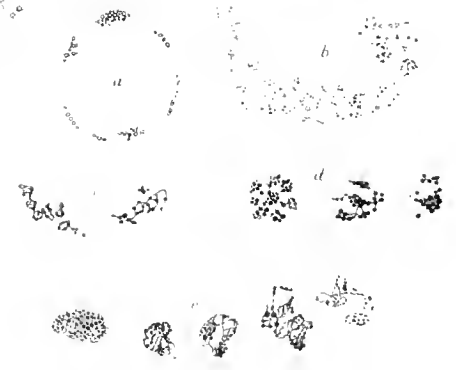


Fig 119 A



Changes that occur in some Cells  
of the Newts stomach during digestion

A CELL STUDY

BY

**E. WACE CARLIER,**

M. D., B. Sc., F. R. S. E., ETC.,

LECTURER ON EXPERIMENTAL PHYSIOLOGY AND HISTOLOGY  
IN THE UNIVERSITY OF EDINBURGH.



CHANGES THAT OCCUR IN SOME CELLS  
OF THE  
NEWTS STOMACH DURING DIGESTION

---

With a view to ascertain as far as possible the minute changes that occur in the cells of the mucous membrane of the stomach during and after activity, I procured towards the end of winter a number of newts (*Triton cristatus*) from England.

When they arrived they were very emaciated and indeed in a starved condition, having no doubt but recently awakened from their winter sleep; they appeared however quite healthy and swam well when placed in water; took and retained food when given to them in the form of lively worms.

These English newts were fed at the same time with the same weight of worm and killed at intervals after the meal; one being sacrificed every twenty-four hours, to the end of the tenth day. Such long intervals were allowed to elapse between each sample taken, because LANGLEY<sup>16</sup> states that during winter in thin and emaciated animals that have been fasting for a considerable time, changes in the gastric cells take place very slowly.

These constituted the first set of experiments.

In June of the same year I procured a large number of fine *Triton cristatus* from the - Eft Pond - in the Braid Hills near Edinburgh. They were in good condition and very lively. When worms were given them, they ate them readily and were hungry again in less than twenty hours. However to make sure that the stomach was quite empty and in a resting condition I allowed an interval of a hundred and fourteen hours to elapse after the first feeding and then selecting newts of about the same size and weight, fed them a second time, each receiving the same amount of healthy worm.

From the first snap to the disappearance of the worm finally within the mouth a period varying from five to ten minutes elapsed and was carefully noted in each case. Time being counted subsequently from the moment of disappearance of the worm.

Of these newts one was killed every half hour for the first few hours, and subsequently at intervals of an hour. In this way as far as was possible every variant except time was eliminated, though not with complete success, for in a few cases it was afterwards found that some parasitic disease of the mucous membrane of the stomach was present and those so affected were removed from the series.

These constituted the second set of experiments.

### METHOD OF PREPARATION.

At the prescribed time each newt was pithed, opened, its stomach, duodenum and gullet removed without injury and placed upon a piece of thin paper. These viscera were then opened by a longitudinal incision through their entire length; their contents, if any, removed and the organs spread out flat upon the paper without stretching, their mucous surface uppermost. They were then immersed, paper and all in MANN'S<sup>19</sup> micro-corrosive fixing solution (modified formula, sp. gr. 1.020), in which they remained till next day, when saturated corrosive sublimate (M. HEIDENHAIN'S<sup>20</sup> formula) was substituted for it. At the end of another twenty four hours this was removed and the tissues taken up the alcohol series into chloroform and finally embedded in paraffin (58° C.) (1). Longitudinal sections were then cut in series with the Cambridge rocking microtome set to four teeth and fixed upon albumin coated slides after spreading on warm water.

To insure equality in staining and therefore comparability sections from one newt were used as a test objects and all the slides stained up to them. The most efficient way of doing this is to place one section of the test newt upon each slide and to see that in all cases that particular section is stained to exactly the same tint. This test section may be placed at one end of the slide and subsequently wiped off if desired before the other sections are finally covered.

(1) I am in the habit of using this hard paraffin or even a 60° paraffin as I find I can cut the finest possible sections with it (one tooth of the rocker).



The sections were stained by immersion in various dyes, preference being given to MAXN's<sup>19</sup> *Methyl-blue-Eosine* long method and to M. HEIDENHAIN'S<sup>110</sup> *Iron Alum Haematoxylin*, both long and subtractive methods. Other methods used were *Toluidin-blue and Eosine* which gives good but fugitive results; it is indeed an excellent method for cytological study where the work can be done rapidly, but becomes useless where long intervals of time must elapse before the work can be completed. For the study of mucigen in the surface cells I devised the following method. After dissolving out the corrosive with a solution of iodine in iodide of potassium and washing this out with alcohol and water the sections were treated for ten minutes with a 1/2 o/o watery solution of methylene blue, patent B. Then washed in running water after which a 0.6 o/o solution of potassium bichromate in water was poured over the slide and allowed to remain till the sections assumed a violet colour, about half a minute; then washed in water, dehydrated in absolute alcohol (some blue comes out) and cleared in xylol or inspissated turpentine and finally mounted in balsam.

By this method the zymogen granules in the surface cell and in these of the pyloric glands stain violet and can be readily studied, whilst the large mucous cells of the necks of the fundus glands remain colourless. Chromatin in nuclei of all cells stains bright blue and the nucleoli remain unstained whilst the zymogen granules of the fundus gland cells stain green or greenish blue. These appearances are however very fugitive lasting only a week or so. Triacid, methyl violet 5 B and methyl violet 6 B, were also used.

The preparations were studied with the aid of a 1/12 oil immersion lens of LEITZ and No 3 eyepiece. The illuminant was in all cases a paraffin lamp which gave a somewhat yellow light. The drawings were made with a NACHET camera lucida and all measurements with a ZEISS eyepiece micrometer. The photomicrographs were taken with a magnification of 600 linear.

The cells in three regions of the stomach were examined; namely:

1. The glands of the œsophageal end.
2. The glands of the pyloric end.
3. The glands of the narrow zone between 1 and 2.

The shape and arrangement of the cells in these different glands have been sufficiently described by LANGLEY and others and require no repetition here.

In the present communication I shall confine my remarks chiefly to the cells of the oxyntic glands and when colour is mentioned it refers to specimens stained with methyl-blue-eosine.

## EXPERIMENTS OF SERIES I.

## Fasting newt ten days after food.

## PLATE I, FIG. 1.

The oxyntic cells are large, and do not occlude the lumen which varies considerably in size, but is for the most part narrow. The cells which are pyramidal in shape with broad bases and rounded apices are enclosed in a thin cell wall that stains of a pale blue colour with methyl blue; they are connected together laterally for about a third of their length. The spongioplasm is somewhat scanty and wide meshed; it stains of a pale sky blue colour. The cells contain numerous zymogen granules that stain of a vivid red colour and vary in size from  $2,8 \mu$  to  $1 \mu$  or less in diameter, the majority measure from  $1,5 \mu$  to  $2 \mu$ . Their great affinity for cosine points to their albuminous nature. The granules are not crowded together. Each granule is lodged in a tiny compartment of the spongioplasm apparently containing fluid as maintained for those of the lachrymal and other glands by A. NICOLAS<sup>25</sup>. The granules do not touch the spongioplasm being separated every where from it by an unstained space. It is quite impossible to distinguish any arrangement of the cells into zones as is the case with many gland cells, but the smaller granules appear to be rather more numerous towards the base.

The nuclei are large  $10,6 \mu \times 12,8 \mu$  on the average and present an irregular and even angular outline, i. e. have a somewhat shriveled appearance as described by LANGLEY<sup>16</sup> in fasting newts. The chromatin is somewhat small in amount and split up into irregular masses, rounded or irregularly oval in shape. They vary from quite minute dots to masses measuring  $2,5 \times 1,6 \mu$ . They are widely separated from one another, and are scattered through the nucleus, many adhering to the nuclear membrane, thereby producing a thin irregular layer of chromatin within it. The chromatin stains of an ultramarine tint, and the linin network is scarcely visible owing to its being almost unstained, PLATE III, FIG. 1.

The nuclear juice is coagulated by the action of the corrosive sublimate and precipitated in the form of small granules of equal size named *Edématique* by F. REINKE<sup>26</sup> and *Lanthanin* by M. HEIDENHAIN<sup>10</sup>; these granules are not crowded together, they stain of a very pale sky blue colour i. e. they are cyanophile (KRASSER<sup>11</sup>).

The nucleoli are multiple and not surrounded by a ring of chromatin, they vary in size from minute dots not larger than lanthanin granules to bodies measuring  $2.7 \times 1.8 \mu$ .

In shape some are rounded, others irregularly oval, they acquire a venous red tint with eosine and are therefore probably alkaline in nature, but not so strongly so as the zymogen granules. The larger ones often present a central pale area or vacuole, this however is by no means constant. In number the nucleoli vary considerably, there may be a few tiny ones or 2 or 3 very large ones and some small ones in the same nucleus. Whether the tiny particles of matter which stain like nucleoli are really to be regarded as true nucleoli is difficult to decide, though I believe that they really are nucleoli in process of formation. Unfortunately in this animal the absence of a chromatin ring round even the largest nucleoli prevents one from distinguishing absolutely between true nucleoli and other bodies having a similar reaction to dyes. Nevertheless I have very little doubt as to their nucleolar nature.

Here and there it is possible to see one of the larger nucleoli in process of passing through the nuclear wall into the protoplasm, where it may remain for a time, but eventually breaks down and disappears. There is no evidence that such extruded nucleoli become converted directly into zymogen granules as maintained by OGATA<sup>4</sup> and later by VER EECKE<sup>7</sup> in the case of the pancreas, etc.

*20 Hours after food.* — PLATE I, FIG. 2, and PLATE III, FIG. 2.

In this animal, when the stomach was opened, the worm was found partly digested and surrounded by a quantity of mucous like material.

The oxyntic cells are small, in some cases almost flattened and the gland lumen is correspondingly large and stellate. The zymogen granules have nearly disappeared from the protoplasm, those remaining being of large size frequently measuring  $2.16 \mu$  in diameter, with an average of  $1.6 \mu$ . They are situated mostly near the free ends of the cells, leaving the base and sides clear. This gives rise to an appearance of two ill defined zones in the cells; the one basal containing the nucleus, and other apical containing the granules. Only a few cells however show this division into zones, by far the greater number present a few granules scattered throughout the protoplasm. No zymogen granules are present in the lumen, from which it may be concluded that the granules dissolve in the protoplasm before the

secretion leaves the cell, which it does in a liquid and unstainable form. I have not however been able to distinguish any vacuoles in the protoplasm for the storage of the secretion, nor any intracellular canals or ducts for its escape, though such canals undoubtedly exist in the case of the oxyntic cells of mammals.

The protoplasm of the cells appears condensed and stains pale blue, this condensation would seem to be due rather to the disappearance of the granules and discharge of the fluid in the vacuoles than to a reconstruction of the protoplasm. I agree in this rather with NICOLAS<sup>25</sup> than with LANGLEY<sup>16</sup>. Where granules are still present, they lie in vacuoles in the protoplasm.

The nuclei are larger at this time than in the preceding case, the average of a number of measurements being  $11,85 \mu \times 13,36 \mu$ , they also appear somewhat less angular. The nuclear membrane appears thickened owing probably to the chromatin spreading itself out upon its inner surface. There is usually a great dearth of chromatin deeper in; what little there is is pale and has a washed out appearance.

The lanthanin granules have in the majority of cases undergone no change, but in a few nuclei they stain of a deeper tint and are not crowded together.

The nucleoli vary a good deal in size but are not numerous, they stain of the same venous tint; the larger ones may often be seen lying quite close to the nuclear membrane and some of them may even be seen in the act of passing through the nuclear wall into the protoplasm.

44 *Hours after food.* — PLATE I, FIG. 3 and 4.

When opened remains of the worm were found in the stomach.

At this stage the cells are much larger and the gland lumen correspondingly reduced in size. The zymogen granules are numerous though not crowded together, they are usually of medium or small size, the larger ones being most numerous near the apices of the cells, still in very many cells, it is impossible to locate granules of any particular size in any definite part. The granules average  $1-2 \mu$  in diameter.

The cell protoplasm hardly stains at all, or exhibits a pale reddish grey tint showing that it has taken up alkaline material from the blood. The cell envelope stains pale blue.

The nuclei appear extremely wrinkled and contain very little chromatin, that present has a washed out appearance and stains feebly blue. Average

size of nuclei  $8,87 \times 11,88 \mu$  i. e. they are considerably smaller than in the preceding specimens.

The lanthanin granules are very numerous, of small size and densely crowded together, to such an extent that it is difficult to distinguish other nuclear structures. They stain deep dull grey-blue and impart by their number and deep coloration a misty appearance to the nuclei, PLATE III, FIG. 3.

The nucleoli are often of immense size, and may be seen passing through the nuclear wall which closes behind them, when in the nucleus they lie in a tiny vacuole free from lanthanin granules. They may measure as much as  $3,93 \times 3,9 \mu$  or  $2,2 \times 4,1$ , or  $1,6 \times 4,83$  showing that they vary in shape from nearly rounded to elongated rod like bodies. Occasionally two of these big nucleoli may be seen in the same nucleus, but as a rule there is only one of such size the others being very much smaller.

At this stage therefore the cells have already recovered considerably from their previous exhausted condition and have manufactured many new zymogen granules, but the nuclei exhibit every sign of great exhaustion. Nevertheless mitotic figures may be seen in a few of them.

A few acini exhibit a more advanced stage being intermediate between these just described and these of the 68 hours newt, the nuclei are less cloudy and wrinkled and the lanthanin tends to stain of a violet hue in a few cases.

*68 Hours after food.* -- PLATE I, FIG 5.

On opening the stomach of this animal the worm was found to have been dissolved but the organ still contained a quantity of debris and mucus.

The gland lumen is now small, the cells large and crowded with big zymogen granules, nearly all of one size, averaging  $1,5 \mu$  —  $1,7 \mu$  in diameter. The protoplasm has recovered its pale blue tint, but does not stain so vividly as in the fasting animal.

The nuclei are very conspicuous owing to their deep blue colour, due not to chromatin, which is practically invisible but to the multitude of fine deeply stained lanthanin granules, that completely fill them. When a view of the chromatin is obtainable, it is seen to be scanty, but of a deeper blue colour than in the previous section.

The average size of the nucleus is  $10,57 \times 12,54 \mu$ , it is therefore becoming larger, probably swelling up by absorption of material from the protoplasm and this agrees well with the disappearance of the wrinkles from its surface, so obvious in the foregoing preparation.

The nucleoli are sometimes large and often situated near the margin of the nucleus, a few may still be seen in process of ejection.

Near the pyloric end the nuclei are rather lilac coloured than blue, owing to the lanthanin granules exhibiting an affinity for the acid as well as for the basic dye, which indicates that their nature is becoming modified. Nucleolar extrusion is going on apace. We have here probably a further stage of nuclear repair, PLATE III, FIG. 4.

114 *Hours after food.* — PLATE I, FIG. 6.

The stomachs of these animals were quite empty when opened, but the intestines were filled with digested worm.

The gland lumen is small, the cells lining it are large and filled with brightly stained zymogen granules that vary considerably in size; the larger ones being usually situated in the neighbourhood of the nuclei. The granules average 1,4—1,6  $\mu$  in diameter. The protoplasm which is hardly visible owing to the multitude of granules it contains, stains of a pale blue colour, of the same tint as in the fasting animal.

The nuclei are plump-looking and measure on an average  $12,57 \times 13,18 \mu$ , they are therefore bigger than these of the previous section. They also exceed in size these of the newt that had long fasted and are less angular. Many of these nuclei contain great numbers of tiny lanthanin granules that stain of a beautiful lilac tint, but though very numerous they no longer obscure the other elements. They are in a similar, but more advanced condition than these of the pyloric end in the last preparation.

The chromatin is not very abundant, though more so than in the preceding case, it is arranged in elongated masses and streaks, that are more or less united together by fine threads of chromatin, i. e. the karyosomes have no longer that isolated appearance so conspicuous in previous cases.

In other cases and this applies to almost every nucleus near the pyloric end, the lanthanin granules are less numerous, larger, and stain of the same sky-blue tint as described in the case of the fasting animal. The chromatin is still more abundant in these nuclei and stains deep blue, PLATE III, FIG. 5.

The nucleoli are large and often numerous, but their extrusion appears to have ceased.

The cells seem now to have entirely recovered from their exertions and are again ready as soon as called upon to recommence secreting. The newts themselves exhibited every sign of hunger, hunting about the vessels

in which they were kept for food, which they seized and devoured the moment it was presented to them.

A further proof, that the cells are now resting is that mitosis begins to appear frequently in them. Many beautiful mitotic figures in all stages are present in the oxyntic cells of preparations at this stage, showing that STINTZING<sup>29</sup> was in error when he asserted that oxyntic cells never divide by mitosis.

Cell division goes on somewhat slowly in these animals and continues to manifest itself even though no food be given even to the tenth day, but with less and less energy.

## SECOND SET OF EXPERIMENTS.

**Newts fed a second time 114 hours after the first meal.**

*1/2 Hour after food.* — PLATE I, FIG. 7.

Different acini vary considerably in appearance, some exhibit scarcely any change, others again are considerably altered and present a wide gland lumen surrounded by cells diminished in size and containing fewer granules than in the resting condition. These granules are mostly of large size averaging  $1.5 \mu$  in diameter, near the apices of the cells smaller ones are present that do not stain so intensely as the others. The protoplasm stains pale blue as does also the cell wall.

The nuclei are irregular in shape and often dimpled, they measure on an average  $10.66 \mu \times 14.03 \mu$  which is about the same size as during rest. The nuclear wall stains deeply blue owing to the chromatin adhering to it; the remainder of the chromatin being gathered in large karyosomes of spinous appearance and deep blue coloration, a few smaller karyosomes are also present. The chromatin is usually present in fair amount.

The lanthanin granules are not abundant and present a blue grey coloration, PLATE III, FIG. 6.

The nucleoli vary greatly in size, and stain of a deep venous red colour. There is at least one large one in each nucleus averaging  $2.3 \mu \times 2.7 \mu$ , they are oblong in shape and surrounded by a clear space, many lie close to the nuclear envelope and some may be seen escaping into the protoplasm. One of these measured  $5.50 \mu \times 1.0 \mu$ .

Many nuclei exhibit mitotic figures some probably surprised in the act

of dividing by the call for secretion, other have only just begun to divide and are still in the wreath stage.

Near the pyloric end the cells contain much smaller granules than at the cardiac end and few gland acini show any signs of secretory activity. Here also some cells may be seen in all stages of mitosis.

1 *Hour after food.* -- PLATE I, FIG. 8.

The gland acini again vary considerably in appearance all not being in the same stage of secretion. In most of them the lumen has now become of considerable size, owing to further diminution in the size of the cells, they also contain fewer zymogen granules which vary in size from 1,56 to 0,5  $\mu$  in diameter, the smaller ones not staining at all deeply.

The protoplasm is somewhat ragged looking owing to vacuoles present in it and blue grey in colour, the cell envelopes are pale blue. Instead of each zymogen granule lying in a separate space in the protoplasm as during rest, several granules may be seen lying in the same space, which is much larger than before.

The nuclei appear somewhat wrinkled and measure 10,19  $\times$  12,44  $\mu$  on the average. They do not contain very much chromatin, but that present is arranged in somewhat large karyosomes which have a washed out or water logged appearance and stain of a watery blue. They are not so stellate as in the previous specimen and measure on the average some 2,16  $\mu$  in diameter. The remainder of the chromatin is arranged against the nuclear wall and gives it a thickened appearance. The lanthanin granules are not numerous, being often greatly reduced in number and stain of a slaty violet colour.

A few nuclei exhibit somewhat unusual shapes some being triangular, others presenting lateral projections in one or other direction, PLATE III, FIG. 7.

The nucleoli are usually of moderate size and deep venous red in colour, some are passing through the nuclear wall into the protoplasm.

Some cells in these preparations are just beginning to secrete and their nuclei when measured were found to be of considerable size, namely 11,29  $\mu$   $\times$  15,83  $\mu$  showing that at a very early stage, the nuclei increase somewhat in size.

In this case no mitosis was observed in the oxyntic cells.

Near the pyloric end the oxyntic cells contain numerous zymogen granules that are very small, almost like dust in some cases. Few cells show active secretory changes and no mitosis was observed.



*1 1/2 Hours after food.* — PLATE I, FIG. 9.

The gland lumen is still larger and the cells further reduced in size. In some cells the zymogen granules are absent from the neighbourhood of the nuclei and in a few from the basal half, giving a two zoned appearance. The granules are mostly of medium size, though some large ones are present, measuring on an average  $2 \mu$  across, but by far the most numerous do not exceed  $7 \mu$  in diameter. The protoplasm is in small amount vacuolated and of a pale grey colour, the cell envelopes are well seen and pale blue. In some cases the gaps between the cells extend to within  $4 \mu$  of their attached ends. The gaps are wide and cuneiform on section with somewhat blunted apices, which point towards the connective tissue outside the glands.

The nuclei are very irregular in shape with wrinkled envelopes and present at times projections suggestive of amoeboid movements. The nuclear envelopes are thickened by small masses of chromatin applied at intervals against their inner surfaces.

The remainder of the chromatin is arranged in isolated rounded karyosomes, which are not abundant and stain of a blue colour of moderate intensity. The lanthanin granules are further diminished in number and of a pale blue grey colour. The nuclei measure on the average  $10,75 \mu \times 10,09 \mu$ .

The nucleoli are irregular in shape, often of large size and stain deep venous red. They may be seen in the process of extrusion in some cells. Mitotic figures are visible here and there.

Near the pyloric end the process of excretion is not so far advanced, but the zymogen granules are larger than in the preceding preparation. Nucleoli are present in process of extrusion and some mitosis is occurring.

*2 1/2 Hours after food.* — PLATE I, FIG. 10.

The gland lumen is of about the same size as in the last specimen and the cells are shrunken and contain fewer zymogen granules which are of medium size; averaging  $1,3 \mu$  in diameter. Owing to their diminution in number and to the decrease in size of the cells the protoplasm is somewhat more visible and stains of a pale grey colour; the cell envelopes show no change.

The nuclei are smaller, very irregular in outline and average  $9,75 \mu \times 10,95 \mu$  in size. The chromatin is not abundant, the small rounded karyosomes of which some are adherent to the inner surface of the nuclear membrane, stain blue and are often very scanty. The lanthanin granules are scanty and of a pale grey colour.

The nucleoli are still of large size, oval in shape and stain venous red. They are rendered more conspicuous by the comparative absence of chromatin, indeed some nuclei appear almost devoid of that material except round the nuclear envelope. Extrusion of nucleoli is progressing and many cells exhibit mitotic figures.

Near the pyloric end where the stage appears less advanced the lanthanin granules are more numerous as are also the karyosomes.

3 *Hours after food.* — PLATE I, FIG. 11.

The lumen is very wide, the cells being often reduced to narrow strips containing a few zymogen granules, that are mostly confined to their free extremities. The granules measure about  $1,1 \mu$  in diameter. The protoplasm is very pale grey or even colourless, perhaps tinted with pink. The cell envelope remains unchanged.

The nuclei are much wrinkled measuring  $9,2 \mu \times 10,82 \mu$  and contain very little chromatin which is stained of a decided red tint; rendering it difficult to distinguish from the nucleoli, PLATE III, FIG. 8.

This change of reaction of the nuclear chromatin was foreshadowed in a few cells of the preceding specimen and is remarkable as it must indicate a change in the chemical character of the chromatin. This affinity for acid dyes is also present in the chromatin of the head of the spermatozoon and was looked upon by GEDDES and THOMPSON as katabolic in character. In this case also it will be remarked that the change of reaction of the chromatin takes place at about the time of cell exhaustion or a little before that time. The lanthanin granules are very pale and almost invisible. Extrusion of nucleoli is still going on but mitosis seems arrested.

4 *Hours after food.* — PLATE I, FIG. 12. — PLATE II, FIG. 13.

The lumen is large and the cells very small with only a few granules of zymogen in them, the granules vary in size some cells containing only medium sized granules, other exhibiting some smaller ones and some have only one or two granules at most. Most of the cells however contain a group of granules of medium size  $1,3 \mu$  to  $1,8 \mu$  in diameter in the neighbourhood of the nucleus, and between it and the free extremity of the cell, the tip and sides containing only tiny granules which stain with difficulty.

The protoplasm has often a condensed appearance but hardly stains at all. The vacuoles in which the zymogen granules lie appear collapsed in many cases. The cell wall is unchanged in colour.

The nuclei which are very irregular measure  $8,8 \mu \times 11,8 \mu$  and contain but little chromatin. The karyosomes are usually small and shrunken, they however stain of a blue colour and may be seen adhering to the inner surface of the nuclear membrane giving it an irregular appearance. The lanthanin granules are few in number and stain pale blue so that the nuclei appear very colourless. At this stage the nuclear juice contains very little coagulable material, PLATE III, FIG. 9.

The nucleoli are as a rule not numerous and for the most part of medium or small size, a few large ones may be seen which appear to stain less intensely than the smaller ones and a few of these are being extruded. No cells in process of division were observed.

Near the oesophageal opening the cells are much less shrunken and the gland lumina smaller. There are plenty of zymogen granules in these cells which are of somewhat large size measuring some  $2,0 \mu$  in diameter a good many smaller ones  $1,7 \mu$  are present as are a few below  $1 \mu$  in diameter. The protoplasm stains pale blue; it is not abundant except here and there near the base of some cells where it appears condensed somewhat. The cell envelopes are difficult to distinguish owing to the zymogen granules coming close up to them. The nuclei are plump looking and of a somewhat dark blue colour owing to the presence of numerous lanthanin granules. The nuclei measure  $12,55 \times 15,83 \mu$  but contain no great abundance of chromatin of which little is spread out under the nuclear envelope. It is gathered into small karyosomes that stain deep blue or reddish blue. In some the chromatin is more abundant than in others, but in all cases there is always a reddish tint underlying the deep blue. The cells no doubt have already begun to repair their used up substances.

It would seem from this that at the fourth hour the activity of the cells in the middle part of the stomach is at its height, whilst near the œsophagus, where the changes are first observable after ingestion of food, that the maximum is reached correspondingly earlier than elsewhere in the stomach and that repair sets in here also somewhat sooner than elsewhere.

Near the pyloric end on the other hand, the cells are shrunken and the lumina wide, few zymogen granules being present. The nuclei are shriveled and contain a red staining almost diffluent looking chromatin. The lanthanin granules are pale grey. This corresponds with the condition described in the middle of the stomach in the previous specimens and marks a less

advanced stage in these cells, showing that the changes induced by the presence of food in the stomach are manifested at the pyloric end nearly an hour later than in the middle of the organ and about two hours later than in the glands near the œsophageal junction.

5 *Hours after food.* — PLATE II, FIG. 14 and 15.

The lumen is now somewhat smaller owing to a slight increase in the size of the cells which contain more zymogen granules of medium or small size that do not stain readily. The protoplasm is pale blue and easily seen.

The nuclei are less wrinkled  $11,22 \mu \times 14,25 \mu$  and somewhat dusky in appearance owing to increase in the number of lanthanin granules. These are of small size and stain deeply blue. The chromatin that stains blue does not appear increased in quantity though small karyosomes somewhat larger in size than lanthanin granules are visible in fair number and can be recognised by their deeper blue colour. Extrusion of nucleoli appears to have now ceased as has also cell division, PLATE III, FIG. 10.

At the pyloric end the cells are still very much reduced in size and the granules still fewer in number. But the karyosomes are no longer stained of a distinct red, being more of a purple colour than in the last specimen, though still spread out.

(There is a remarkable number of eosinophilous cells in this preparation in the connective tissue and lymph spaces).

6 *Hours after food.* — PLATE II, FIG. 16.

The lumen is still narrower and the cells more protruding. They contain numerous zymogen granules of large size, very few small ones being present. The protoplasm stains pale blue and is difficult to see owing to the number of granules it contains, the cell wall is also pale blue.

The nuclei are less angular than previously and stain deeply owing to the large number of lanthanin granules which fill them. There is however no crowding of the lanthanin granules and therefore no cloudy appearance. In colour they are deep slaty blue with a decided tendency to lilac. The chromatin is more abundant than in the previous specimens and the karyosomes tend to become united into stars and figures of irregular shape (boyau). They stain deep blue. The nuclear envelope is also blue but has only a few small masses of chromatin adherent to it. The nuclei measure on an average  $11,44 \times 14,55 \mu$ . That is to say they have increased in size.

The nucleoli are not numerous, are usually of small size and surrounded by a clear space free from lanthanin granules. No cells exhibit mitotic figures.

Near the pyloric end, the cells are still small and the lumen wide, they are not crowded with zymogen granules but many of those present are large  $1.9 \mu$  in diameter. The nuclei are angular and contain few lanthanin granules of a fairly deep blue colour, PLATE III, FIG. 11.

The chromatin which is not abundant still exhibits a reddish tinge and the nucleoli vary considerably in size, many are being extruded. The cells are not dividing.

*7 Hours after food.*

Not examined owing to disease.

*8 Hours after food.* — PLATE II, FIG. 17 and 18.

Near the pyloric end the lumen is small and the cells larger but not crowded with zymogen granules. These are of large size averaging  $1.3 \mu$  in diameter, some small ones are also present. The protoplasm stains pale blue and the cell outlines are difficult to trace, but where visible the cell walls stain as usual pale blue.

The nuclei are somewhat plump measuring some  $11.21 \mu \times 13.97 \mu$  and have dark blue walls, to which however very little chromatin is adherent. The chromatin, which is fairly abundant, has still a very slight red tinge and appears somewhat spread out, in shape the karyosomes are elongated and intercommunicate by fine threads, some however remain discrete. The lanthanin granules are fairly numerous, but still not enough so to produce undue clouding of the nucleus. They have a decided lilac tint tempered with grey, PLATE III, FIG. 12.

The nucleoli are mostly small but a few large ones are still seen in process of extrusion and mitosis has again made its appearance.

*9 Hours after food.* — PLATE II, FIG. 19.

The lumen is now very small owing to the cells almost occluding it, they are crowded with medium sized zymogen granules, a few being larger; the protoplasm stains pale blue and appears only as a fine network between the granules with which the cells are literally packed. The cell envelopes are pale blue as before, though very thin and difficult to see.

The nuclei have however again diminished somewhat in size to  $10 \times 12,57 \mu$  and are more or less angular as in the resting condition. The lanthanin granules are also less numerous, though larger in size, they stain of a pale blue colour and produce no clouding. The chromatin is often in considerable amount and blue in colour, PLATE III, FIG. 13.

The nuclear membrane stains very pale blue and has little or no chromatin adherent to it. The karyosomes average  $1,73 \mu$  in length.

The nucleoli are mostly rounded and large ones measure some  $2,2 \mu$  in diameter. Usually there is now only one nucleolus in each nucleus, but tiny nucleolar particles are present in addition in some cases. They are not much bigger than the lanthanin granules, but are easily recognised by their venous red colour.

We may now say that the cells have completed the cycle of their changes due to secretion. They appear to secrete for about 3 to 4 hours and then to require about the same time to recuperate. However the worm is still in the stomach not completely digested. Many cells are in active mitosis.

Near the pyloric end the cells have not yet quite assumed a resting appearance, some nuclei being still cloudy to a slight extent and the cells not quite crowded with zymogen granules, which are still somewhat large for this region. Many cells are in process of nuclear division.

*10, 11 and 12 hours after food.*

These specimens contain many parasites in the mucous membrane and have therefore been cut out of the series as untrustworthy. On the whole however they indicate that the process of secretion has commenced anew, beginning about the tenth hour and steadily increasing in intensity.

*13 Hours after food.* — PLATE II, FIG. 20.

Lumen very wide and cells much shrunken being almost reduced to the condition of thin strips lining the gland walls, they contain only a few scattered zymogen granules situated near the free ends; the granules vary considerably in size, the medium and small sized ones predominating. The protoplasm is pale blue grey, easily seen and in small amount.

The nuclei are shrivelled, measure  $8,1 \mu \times 10,2 \mu$  and have a pale appearance. The chromatin which is not abundant, is spread out and waterlogged in appearance staining of a watery blue colour. It is again situated just under the nuclear membrane to which it imparts a thickened appearance.

The lanthanin granules are very scanty, scattered through the nucleus and pale blue in colour.

The nucleoli are as a rule small and venous red in colour. A few may be seen in process of extrusion. Cell division appears to have entirely ceased.

The cells after recovery from their first exhaustion have again reached at the end of the thirteenth hour a state bordering on complete exhaustion. Near the pyloric end the cells are not so diminished in size and contain more zymogen granules. The nuclei are less shrivelled and contain more lanthanin granules which stain of a purplish grey colour.

14 *Hours after food.* — PLATE II, FIG. 21.

The lumen is still wide but the cells are bigger than in the last specimen and contain more zymogen granules of medium and small size, they stain somewhat feebly. The protoplasm is almost uncoloured.

The nuclei are wrinkled. The chromatin is not abundant and the karyosomes are of small size, many being adherent to the nuclear wall, causing it to appear thickened. The lanthanin granules are fairly abundant but do not produce clouding of the nuclei. The nucleoli are also more numerous and on the whole of larger size, some are being extruded. No cells observed in process of division.

Near the pyloric end the cells are small with fewer granules and the lumen wide. The nuclei appear shrivelled, poor in chromatin and some nucleoli are in process of extrusion. There is no mitosis visible.

15 *Hours after food.* — PLATE II, FIG. 22.

Lumen again smaller owing to increase in size of the cells which contain without crowding numbers of zymogen granules of large size amongst which those of medium and small size may also be seen. The protoplasm stains of a very pale tint.

The nuclei are still small and wrinkled measuring in an average  $8,2 \times 12,55 \mu$ , they contain a moderate amount of chromatin which has a spread out watery look. The nuclear wall still appears thickened owing to some chromatin being still spread out over its inner surface. The lanthanin granules are numerous of a dark slate grey colour, PLATE III, FIG. 14.

The nucleoli are often large and fairly abundant, they stain of the usual venous red tint and some are being expelled from the nuclei. There appears to be no mitosis in progress in the cells.

Near the pyloric end the repair is less advanced though setting in.

*16 Hours after food.*

Lumen again smaller, the cells having become of fairly large size and full of small zymogen granules that do not appear to stain very deeply. The cell protoplasm is pale blue in colour and fairly abundant.

The nuclei are still wrinkled, though larger than in the previous case, measuring on an average  $11,10 \times 13,46 \mu$ . The chromatin is fairly abundant and no longer appears spread out or water logged, the karyosomes are small and stain deep blue, some still remain adherent to the inner surface of the nuclear membrane. The lanthanin granules are abundant, deep blue grey in colour, and tend to produce clouding of the nuclei.

The nucleoli on the whole are rather small and as usual multiple, a fair number of large ones are present also and are nearing or passing through the nuclear envelope into the protoplasm where they may be still recognised for a short time by their more venous tint, and larger size than the zymogen granules.

There appears to be no mitosis present as yet in the glands.

Near the pyloric end as usual the process of repair is less advanced; only some of the nuclei appear clouded, but many nucleoli are in process of extrusion.

*17 Hours after food. — PLATE II, FIG. 23.*

The lumen is now small and the cells are filled with zymogen granules, those near the free extremities of the cells being somewhat smaller than the others. The cell outlines and the protoplasm are difficult to see owing to the number of granules in the cells.

The nuclei are larger and deeply stained measuring  $11,82 \times 14,88 \mu$  and contain many karyosomes of a deep blue colour which may be small but are frequently of considerable size. The nuclear envelope appears thin very little chromatin being now adherent to it. The lanthanin granules are very crowded and stain deep blue with a decided lilac tinge, they produce clouding of the nuclei, PLATE III, FIG. 15.

The nucleoli are often large and are surrounded by narrow zones free from lanthanin, some are being expelled. Mitosis has again begun to make its appearance in the oxyntic cells.

Near the pyloric end the cells are somewhat less advanced, fewer nuclei exhibiting a cloudy appearance and no mitosis present. Many nucleoli are in process of extrusion.



*18 Hours after food.*

The stomach is now empty.

The lumen and cells have returned to their resting condition, being full of zymogen granules situated in the meshes of a pale blue spongio-plasm.

The nuclei are somewhat angular and smaller than in the preceding specimens. They have returned to their normal resting condition with the exception of a few that are still somewhat cloudy. The lanthanin granules are of a pale slate blue colour and the chromatin deep blue. The nucleoli are small and of the usual venous red colour and their extrusion appears to have almost ceased. Near the pyloric end the cells have also almost come to rest.

*19 Hours and 20 hours after food.*

Cell still resting and all nuclei clear showing that they also have become fully recuperated after secretion and are at rest. Mitotic figures are frequent.

From these experiments it is evident that the gland cells of the stomach are not capable of continued secretion for a prolonged period without rest; and that they exhibit marked periodicity. It would appear that they do secrete actively for about  $4\frac{1}{2}$  hours after which they require to rest for a like period and that should there be still undigested matter in the organ they may again enter into another period of active secretion lasting some  $4\frac{1}{2}$  hours followed by another recuperative stage which takes a like interval of time for its completion.

This phenomenon of periodicity in the gastric gland cells has already been ascertained by IDE and his pupils in the case of man in a series of very interesting experiments, the results of which have been published in *La Cellule*.

Another point worth notice is the rapidity with which new zymogen granules reappear in the cells after those previously stored up have been exhausted followed by the slow recuperation of the exhausted nucleus. This point I think is well explained by the work of MACALLUM<sup>17</sup> and his pupils on the existence of a prezymogen in gland cells, which is quickly transformed into zymogen granules at the required time. It is the production of this an-

tecedent substance to zymogen, I believe, which causes such exhaustion of the nuclei and which must necessarily cease to be produced the moment the nuclei have reached a certain stage of exhaustion. The conversion into zymogen appears to be much less exhaustive, but until the nucleus has completely recovered from its efforts no more prezymogen can be produced and further the cell does not part with its store of zymogen until the nucleus is in a fit state to undertake the production of a new supply of prezymogen, the manufacture of which is begun as soon as secretion commences to be poured out by the cell.

With regard to the nature of nucleoli I have become convinced by my work on these and other cells that in the main they consist of effete material produced by the vital activity of the cell, and that it is retained for a time within the nucleus until its further accumulation there would prove detrimental to the work and well-being of the nucleus; it is then removed in the most rapid manner possible by the simple process of extrusion into the protoplasm, where it breaks down and disappears.

Its passage through the nuclear wall leaves no wound, the nuclear wall closing behind it without showing any visible trace of its passage.

Further the greater the activity of the cell the greater is the rate of formation of this effete material and the more frequently is the voiding process gone through.

The precipitation of lanthanin in the form of colourable granules is also of use, though artificial, as it gives an indication of the changes going in the nuclear juice during activity and by its change in reaction marks a change in the nature of that juice especially manifested during the early stages of repair of the nucleus increasing in quantity and staining as it does first dark blue, before finally becoming almost neutral as in the resting condition.

The frequent mitosis exhibited by these cells is also an interesting fact. The chromosomes number 24.

## Cells lining the surface of the stomach.

In studying the changes that occur during and after secretion in the cells lining the surface of the stomach great difficulties are encountered, because these cells exhibit in any one specimen so many different phases, that it becomes almost impossible in some cases to say exactly the condition which corresponds to a given hour; it has therefore been found necessary to describe as the typical condition at each hour the appearances presented by the greatest number of cells.

I propose first to describe briefly the appearances of such a cell in the resting condition and then to point out the changes as they occur hour by hour as in the case of the oxyntic cells.

### *Resting cells.*

The cells are long and narrow somewhat pyramidal or conical in shape with rounded free extremities. They average 40 — 50  $\mu$  in length and are arranged side by side in a single row. The free end of the cell is occupied by a clear, elongated, mucigen-holding cup with rounded extremities and straight sides. This cup measures some 12  $\mu$  in length and 9  $\mu$  in breadth. In specimens stained with methyl blue eosine it appears of a pale sky blue colour owing to the presence in it of very many rounded granules of mucigen that exhibit a feeble affinity for the methyl blue. When stained by my method already detailed, the granules become bright reddish violet and are then readily seen lying in the meshes of a wide meshed spongioplasm, which is most apparent around the margins and lowest part of the cup. The free surface of the cup is covered by a perforated cell wall, the minute pores in which are well spaced and can be readily seen in many cells.

Immediately beneath the cup, between it and the nucleus and stretching outwards to the junction of the cup with the cell wall, there is a zone of protoplasm in which minute knotted thread-like structures running vertically can be distinguished. These cords extend inwards to the level of the middle of the nucleus, where they appear to terminate in the netlike spongioplasm. The hyaloplasm between there is filled with very minute granules that stain vividly with eosine as described by LANGLEY<sup>16</sup>. This zone varies somewhat in thickness; when measured from the upper extremity of the nucleus to the most inward extending part of the cup averages 3,5 —

4  $\mu$ . Beyond the nucleus the protoplasm exhibits an indistinct longitudinal striation, stains greyish, and is vacuolated to some extent. It measures about 12.5  $\mu$  in length.

The nucleus is large and situated very nearly in the middle of the cell, reaching rather nearer to the attached than to the free end of the cell; laterally it almost touches the cell wall. It is an oblong structure with rounded extremities and nearly straight sides. On an average it measures 17  $\mu$  in length and 14  $\mu$  in breadth. It is surrounded by a thin nuclear membrane that stains of a pale blue colour, and to the inner surface of which small karyosomes often adhere. The chromatin is fairly abundant and stains of a deep blue tint; it is arranged in the form of elongated, streak-like and irregularly rounded karyosomes usually united together by minute threads of the same material. The nucleoplasm when precipitated in the form of lanthanin granules is abundant and stains pale sky-blue.

The nucleoli which stain of a venous red colour are usually of small size and arranged near the poles of the nucleus and in their immediate neighbourhood no lanthanin is formed so that they appear to lie in little colourless vacuoles. They are never surrounded by an envelope of chromatin. Some minute particles of a similar staining material are usually present in the nucleus, but are scattered indiscriminately through it.

The cells are arranged side by side in a single row and touch one another only by the straight sides of their mucigen cups; here they are united together by a little cement substance, that sometimes extends in the form of streaks upwards upon the convex lids for a short distance. This cement when viewed from above forms a net like arrangement described by M. HEIDENHAIN<sup>10</sup> and his pupil TH. COHN<sup>6</sup>. Below the level of this cement the cells are separated by lymph spaces that are traversed below the level of the nucleus by cell bridges. The lymph spaces communicate with those of the connective tissue of the mucous membrane, upon which the epithelial cells are directly planted.

In all the hundreds of preparations examined not one single cell of this description exhibited any signs of karyokinetic division, though cells in process of dissolution are by no means rare.

Further the surface cells vary somewhat in size and shape in different parts of the stomach, but all present the general appearance described above.

## EXPERIMENTS OF SERIES I.

## Fasting newt ten days after food.

At the cardiac end the mucigen cups of the surface cells measure on an average  $14 \mu$  in breadth and  $20 \mu$  in length, they stain of a pale blue colour and are filled with granules of mucigen that are readily seen and not crowded together. The outer end of the cup is convex and projects beyond the cement ring, the inner end of the cup is also convex. The protoplasm beneath the cup is in small amount and pale blue in colour without red granules. The nucleus which nearly reaches the mucigen cup is large and measures on an average  $31,33 \times 8,48 \mu$ . The nuclear membrane is thin and pale blue. The chromatin is arranged in streaks and dashes and fairly abundant, it stains of a somewhat pale blue colour. The lanthanin granules are abundant, and blue grey in colour. The nucleoli are for the most part small and venous red in colour, they are placed near the extremities of the nuclei and in a few cases may be seen in process of extrusion. Internal to the nucleus the protoplasm exhibits some vacuolation and stains pale blue.

The cells measure in total length  $56,0 \mu$ .

As the mucous membrane is followed towards the pyloric end of the stomach, the appearances presented by the surface cells are seen to change somewhat.

The mucigen cups are flatter and less convex inwards, and their granules smaller in size and less distinct. Towards the middle of the organ the cups measure  $10,3 \times 13,0 \mu$ , that is to say they are broader than long.

The distance between the inner end of the cup and the nucleus is  $2,66 \mu$  and the protoplasm has a finely vacuolated appearance without granules. The nuclei also vary in appearance some being cloudy with numerous violet coloured lanthanin granules and others clearer containing far fewer lanthanin granules of a slate blue colour.

The chromatin is in no case very abundant, the karyosomes being mostly small and rounded with a pale blue coloration. The cloudy ones measure  $16,1 \times 8,91 \mu$  being considerably smaller than the clearer nuclei which measure  $20,0 \times 10,34 \mu$ .

The nucleoli are small and not at all numerous, some may be noticed in process of extrusion.

The inner ends of the cells are grey blue or pale blue in colour and are almost devoid of vacuolation.

Beyond the last oxyntic gland the surface cells change rapidly in appearance and over the pyloric glands they are conspicuous because the protoplasm between the cups and the nuclei is filled with red staining granules.

The mucigen cup is broader than it is long measuring  $10.9 \times 16.5 \mu$ . within the cup the blue stained mucigen granules are very visible and abundant. The distance between the cup and the nucleus is  $1.26 \mu$  and the protoplasm is so filled with minute red staining granules that its structure is practically hid from view. The nucleus is conspicuous owing to its large size  $20.5 \times 15.0 \mu$  and vivid staining of a rich violet colour, due to the great number of lanthanin granules crowded within it, nevertheless no cloudiness of the nucleus is produced by them, its abundant chromatin arranged in knobs, streaks and dashes of a medium blue colour being plainly visible, as are also the small venous red coloured nucleoli.

The inner ends of the cells have a clouded appearance, are devoid of vacuoles and stained of reddish pink colour. The cells appear closely applied to one another laterally, the lymph spaces between them being almost obliterated.

*20 Hours after food.*

Over the oxyntic glands at some distance from the pyloric glands, the surface cells present a somewhat small cup in which the granules of mucigen are only just discernable and stain pale blue. The outer surface of the cup is convex but the inner extremity is often almost flat or even slightly concave; it measures  $9.12 \times 7.53 \mu$ . Between the inner end of the cup and the nucleus the protoplasm measures  $1.8 \mu$  in height, stains of a bluish grey colour and often contains minute vacuoles. No red stained granules are present in it in the majority of cases, but here and there a cell with a few scattered red granules is visible.

The nuclei are of considerable size measuring on the average  $19.5 \times 6.84 \mu$ , are very cloudy owing to the presence of innumerable small bluish violet stained lanthanin granules. The nuclear membrane is blue and some chromatin adheres to its inner surface.

The chromatin is on the whole scanty and arranged in small pale blue karyosomes. The nucleoli vary in size, none being very large, but they may frequently be seen lying just under the nuclear envelope and even causing it to bulge outwards. Below the level of the nucleus the cell stains of a pale blue colour, exhibits faint vertical striations and is often vacuolated espe-

cially in the neighbourhood of the nucleus. The cells measure in total length about 40  $\mu$ .

Over the pyloric glands the mucigen cups are very small, otherwise they resemble those over the oxyntic glands, the chromatin is perhaps somewhat more abundant and a few red granules may be seen in the protoplasm between the cup and the nucleus. Below the nucleus the protoplasm often contains many vacuoles of considerable size and may stain of a pinkish blue.

#### 44 Hours after food.

At the cardiac end the surface cells present long mucigen cups, convex at both extremities, measuring  $10,25 \times 10,8 \mu$ . They stain of a pale blue colour of an unusual deep shade, but the individual granules are hardly apparent except when stained with methylene blue patent B, when they appear very small and numerous completely filling the cups. The cups appear swollen and closely pressed together, their free ends projecting considerably beyond the cement ring.

Between the inner end of the cup and the nucleus there is little or no interval, when present the protoplasm exhibits a faint pink tint due possibly to the presence of very minute granules which however could not be definitely made out. The nuclei measure  $10,0 \times 0,7 \mu$ , possess thick walls staining of a deep blue colour owing to the chromatin adhering to their inner surfaces, and appear slightly wrinkled. The chromatin is not abundant, but stains very deep blue, the karyosomes are often elongated and disposed lengthwise. The lanthanin is abundant but does not produce clouding, it stains purplish grey.

The nucleoli are neither large nor abundant.

The inner end of the cell is long, of a blue colour with decided striation and in some cases is much vacuolated especially near the nucleus. The cells measure  $43,3 \mu$  in length.

Again in other places the mucigen cup may be concave below and the distance between it and the nucleus may be considerable and filled with red staining granules. The chromatin though staining pale blue may be in larger quantity and arranged in long dashes. Some nuclei are clouded with violet or violet pink lanthanin granules and the nucleoli may be large.

The cells vary so much in parts quite near together that it is practically impossible to say what the typical condition corresponding to 44 hours after food may be.

*68 Hours after food.*

At the cardiac end the mucigen cup is long and bulges externally, though not to such an extent as in the previous specimen, the inner end of the cup is also convex. The mucigen granules which are hardly recognisable stain of a dusky blue colour and many threads are seen running longitudinally in the cups. The cups measure  $17.44 \times 11.63 \mu$ . The distance between the cup and the nucleus is often considerable  $5.7 \mu$  to  $2.2 \mu$  and the protoplasm contains few granules, though tinted with red. The nuclei do not appear to fill the cells, there being an appreciable interval between the nucleus and the lateral wall of the cell. The nuclei are long and narrow measuring  $21.71 \times 6.1 \mu$ . In cross section they appear very wrinkled and surrounded by a dusky blue membrane. The chromatin is in very small amount and stains dusky blue, or is quite obscured by the crowded deep violet blue lanthanin granules. The nucleoli are as a rule not numerous and some are of considerable size, lying just under the nuclear envelope. Below the nucleus the cells stain blue grey and exhibit longitudinal striation with numbers of minute vacuoles. The lymph spaces between the cells are practically obliterated and the cells appear turgid. They measure  $62.56 \mu$  in length.

Near the pyloric glands the mucigen cups are large for the region and some bulge outwards considerably, some are convex whilst others are concave internally, they measure on an average  $13.0 \times 13.07 \mu$ . They contain a considerable quantity of mucigen in the form of fair sized pale blue granules. The cups are more ovoid in form in this region than those near the oesophageal opening.

Between the cup and the nucleus the interval is small or wanting and the protoplasm contains a few faintly staining granules. The nuclei are slightly wrinkled and narrow; measuring  $20.38 \times 5.6 \mu$ ; they have thin dusky blue walls and little chromatin in small pale dusky blue karyosomes. Many nuclei are quite clouded with violet or lilac coloured lanthanin granules. The nucleoli though not numerous are frequently of large size and brighter red than usual, some are in process of extrusion. Below the nucleus the protoplasm stains faintly blue or grey and contains vacuoles in considerable numbers. The cells measure  $50 \mu$  in length and are turgid, the pericellular lymph spaces being practically obliterated.

Over the pyloric glands, the mucigen cups are comparatively large and projecting, they measure  $11.93 \times 7.63 \mu$ . They are all convex below and filled with pale blue mucigen.



The nuclei come close up to the mucigen cups, there being little protoplasm between them, there are no red granules in this protoplasm but its arrangement in the form of knotted cords can be well seen. It stains of a pale violet slate colour.

The nuclei are clouded with violet blue lanthanin granules by which the chromatin is almost entirely obscured; where seen it is in small amount, dusky blue in colour and arranged in streaks; the nuclear wall is fairly thick some chromatin adhering to it, and appears slightly wrinkled. The nuclei measure  $20,55 \times 5,97 \mu$ . The nucleoli are often very large and bright coloured, and are often being extruded. Small nucleolar particles are rare.

Inner ends of cells pale blue and often very vacuolated, the cells are somewhat turgid, but the lymph spaces around them are still visible though narrow.

#### 114 *Hours after food.*

At the cardiac end the cups vary in size some being long, others much shorter, they appear somewhat flattened externally and convex internally; they stain pale blue, but the individual mucigen granules are hardly discernable. The cups measure on an average  $12,1 \times 9,4 \mu$ , that is to say they are very much smaller than in the two preceding cases.

The protoplasm between the cups and the nuclei is packed with brightly red staining granules of small size so numerous that the spongioplasm is quite invisible. Distance between cup and nucleus  $3,66$  to  $4 \mu$ .

The nuclei vary considerably in depth of colour owing to the presence of lanthanin in greater or less quantity; where abundant, it stains of a lilac colour and where more scanty, of a pale blue.

The nuclei which are rather smaller than before measure  $17,25 \times 7,03 \mu$  and appear to fill the cells laterally. The chromatin is fairly abundant in streaks and dashes and deep blue in colour. The nucleoli are often small and not numerous, but may be frequently seen in process of extrusion.

Below the level of the nucleus the protoplasm stains of a grey colour and presents few vacuoles. The lymph spaces between the cells are of considerable size.

The cells measure in total length  $44,8 \mu$ .

Nearer the pyloric end the cups measure  $14,8 \times 11,10 \mu$  and are convex at both extremities; they are filled with mucigen granules of small

size. The protoplasm between the cups and the nuclei measures  $4,3 \mu$  in length and is filled with tiny red granules.

The nuclei appear large and fill the cells laterally, they measure  $22,98 \times 6,6 \mu$ . The nuclear membrane stains blue and has some chromatin adherent to it. The chromatin is fairly abundant, arranged in dots and dashes and is dark blue in colour. The lanthanin granules are pale blue and not crowded. The nucleoli are small and their extrusion appears to have ceased. Below the nucleus the protoplasm is pale blue and longitudinally striated with minute vacuoles in abundance. Total length of cells  $56,6 \mu$ , the pericellular lymphspaces are fairly wide.

Over the pyloric glands the mucigen cups measure  $7,3 \mu$  in length and are convex at both extremities.

The red granule zone measures  $3,6 \mu$  or less in height and is packed with granules. The nuclei which are rather rich in chromatin measure  $20,5 \times 7,36 \mu$  and the cells measure  $46,6 \mu$  in total length.

The experiments of the first series seem to show that when secretion commences, the mucigen cups of the surface cells first diminish in size, to rapidly increase in dimension till they reach their maximum size about the 68<sup>th</sup> hour after food. (LANGLEY<sup>16</sup> says that they increase in size during digestion). Subsequently they again diminish and regain their normal volume about 114 hours after food.

Secretion also produces rapid diminution of the red staining granules below the mucigen cups and the approximation of the nucleus to the inner ends of the cups which tend to become inverted; after repair sets in the nucleus again withdraws from the cup and finally new red granules again make their appearance in the protoplasm between them. The reappearance of the granules is however a late occurrence in the process of repair.

During repair the cells also tend to increase in size to some extent, becoming turgid and more closely approximated, so that the pericellular lymph spaces appear diminished or almost obliterated; later on the cells again regain their usual resting dimensions and the lymph spaces reappear of normal width. With regard to the nuclei they appear to diminish in volume, rather than in length which may indeed at one time be somewhat increased, the diminution is especially marked in the transverse diameter.

They become shrivelled, cloudy and exhibit the other changes observed and described in the case of the oxyntic cells. The nucleoli also undergo a similar gamut of changes ending in extrusion from the nuclei as described above, except that they do not appear to acquire such large dimensions previous to expulsion probably owing to a greater intolerance of the nuclei of these cells to the accumulation of effete material.

## SECOND SERIES OF EXPERIMENTS.

### *1/2 Hour after food.*

At the oesophageal end of the stomach the mucigen cups of the surface cells are large and convex externally, they appear to bulge considerably beyond the cement ring. The sides are cylindrical but the cups are concave internally. Many mucigen granules of a pale blue colour are present, but there is no crowding. They measure  $12,55 \times 10,49 \mu$ .

The protoplasm between the nucleus and the lower end of the cup is reduced to a minimum and contains no red staining granules.

The nucleus which appears short in most cases projects up into the hollow of the mucigen cups and measures  $14,9 \times 8,1 \mu$ , it is somewhat wrinkled. The nuclear membrane stains of a dusky blue tint, the nuclei themselves staining dark lilac. The chromatin which is scanty and mostly arranged in small karyosomes that are separated from each other, stains of a dusky blue. The nucleoli are small and usually multiple. Some nuclei are less clouded, with fewer deep violet grey lanthanin granules.

The inner ends of the cells are violet grey and present many small vacuoles. The cells measure in total length  $32,16 \mu$ . The peri-cellular lymph spaces are fairly wide and many leucocytes, some in process of division, may be seen migrating between the epithelial cells.

Near the pyloric end the mucigen cups are longer than they are broad measuring  $12,05 \times 10,15 \mu$ ; their outer extremities are convex but do not project much beyond the cement net, their inner extremities are flattened or slightly concave, they contain numerous but not crowded pale blue zymogen granules. Red staining granules are present here in the narrow zone of protoplasm between the nucleus and the inner end of the cup. The nucleus fills the cell laterally, but is somewhat short and apparently slightly wrinkled. The nuclear envelope and the chromatin stain alike of a dusky

blue, the karyosomes are fairly numerous and arranged in dashes of some size. The lanthanin granules of a deep amethyst blue are not crowded. The nucleoli are small and few in number and none appear to be leaving the nuclei. The nuclei measure  $14,44 \times 8,25 \mu$ .

The inner ends of the cells are blue grey and vacuolated.

The cells measure  $30,5 \mu$  in average length and have well marked lymph spaces between them, and migrating leucocytes are fairly frequently to be met with.

*One hour after food.*

The surface cells of the cardiac end vary much in size and appearance in these specimens. On the whole the mucigen cups are small, especially so below the level of the cement net; the inner ends are flat or concave, the outer bulging less than in the previous specimen and presenting somewhat flattened tops.

The individual granules of mucigen are not evident though the cup as a whole stains pale blue.

The cups on an average measure  $10,15 \times 8,32 \mu$ . The protoplasm beneath the cups which is fairly thick contains some very minute dust-like pink staining particles.

The nuclei are especially remarkable on account of the great amount of wrinkling presented by their envelopes, which stain deep blue. The chromatin is almost absent except just under the nuclear wall against which it forms a somewhat thick layer. The lanthanin granules are small, numerous, and of a pinkish lilac colour. The nucleoli are also small and inconspicuous.

The nuclei measure  $11,85 \times 5,48 \mu$ , that is of very small size. The protoplasm of the attached extremity of the cell is slate grey coloured and vacuolated and the lymph spaces between the cells are reduced in size.

The cells measure in total length  $31,83 \mu$ .

Near the pyloric end the mucigen cups are of fair size, but do not project outwards to any great extent, they are convex but flattened externally, straight or concave internally with mucigen of a blue colour that is somewhat darker towards the tip without visible granulation.

These cups measure  $12,98 \times 11,0 \mu$ .

Between the cup and the nucleus the protoplasm which is narrow contains a few red staining granules. The nucleus is of fair size with a somewhat wrinkled blue stained envelope, within which a fair amount of

chromatin is arranged, frequently in one long zigzag mass that runs nearly the whole length of the nucleus, or in isolated karyosomes. The lanthanin is slate blue and not over abundant in most cases, occasionally it is violet purple with a tendency to cloud. The nucleoli are small and not numerous.

The nuclei measure  $18,90 \times 7,91 \mu$ . At the inner end of the cell the protoplasm stains blue with a tinge of grey in it, and exhibits many elongated vacuoles. The cells measure in total length  $52,6 \mu$  and the lymph spaces between them are somewhat narrow.

*1 1/2 Hours after food.*

At the cardiac end the mucigen cups are very pale blue, with flattened or even slightly concave outer extremities; their inner ends are also flattened or concave and within the cup no distinct granules can be made out.

The cups measure  $10,9 \times 9,5 \mu$ . Between the cups and the nuclei the protoplasm exhibits wide meshes which are stained faintly pinkish but contain no red staining granules. The nucleus is very wrinkled, shrivelled and cloudy of a reddish lilac colour, through which little can be discerned. In other cases the clouding is not so excessive and in these some diffusely stained karyosomes may be distinguished enclosed in a thickened blue nuclear membrane. The nucleoli are small and few in number, but in a few cases larger nucleoli are beginning to appear. The nuclei measure  $14,99 \times 6,59 \mu$  on an average. The inner ends of the cells stain pinkish grey and are only slightly vacuolated. They are narrow with wide lymph spaces between them. Total length of cells  $36,66 \mu$  or less.

Though with methyl blue the mucigen granules are not individually distinct, by the use of the methylene blue patent B they may be readily seen, they are abundant but minute.

At the other end of the stomach the surface cells vary greatly, appearing less altered the nearer to the pylorus they are. The cups are short and do not project greatly beyond the cement ring, internally they are either slightly convex or flattened. They measure  $11,27 \times 12,46 \mu$  and are therefore rather broader than long. Between their inner ends and the nucleus, the protoplasm is stained of a pale pinkish blue but contains no granules. The nuclei measure  $18,32 \times 7,28 \mu$  and do not appear wrinkled, but fill the cells laterally. To the blue stained envelope a certain amount of chromatin is adherent beyond this there is little chromatin that present being of a palish blue colour. Lanthanin granules are not abundant except in a

few cases where the nuclei are clouded and violet, the granules stain mostly of a purplish slate colour. Nucleoli are small and very scarce. The inner ends of the cells have a grey or reddish grey colour and some vacuoles, between them are narrow lymph spaces. The cells measure  $45,5 \mu$  in total length.

*2 1/2 Hours after food.*

In some of the surface cells at the œsophageal end the mucigen cups are small and scarcely bulge at all beyond the ring, towards the nucleus they are flattened and concave. The contents of the cup stain very pale blue and no granules can be seen in them even with the methylene blue patent B. They measure  $9,67 \times 11,24 \mu$  and have now become shorter than broad. Between them and the nucleus there is hardly any protoplasm visible, that present stains pale pink but contains no granules. The nuclei are very wrinkled with fairly thick envelopes, they measure  $14,82 \times 6,33 \mu$  and contain only a little chromatin of a bluish or reddish blue tint. Lanthanin granules are not abundant and pale slate blue in colour, there is no clouding. The small nucleoli lying in considerable sized clear spaces. In some cells larger nucleoli are present in course of expulsion from the nuclei. Below the nucleus the protoplasm stains of a bluish tint with a tinge of red in it especially near the nucleus and vacuoles are scarce. The cells measure in total length  $36,33 \mu$ .

Near the pyloric end the mucigen cups are small and project little beyond the cement, they are flattened externally and flat or concave internally. Their contents, in which no granules are visible, stain rather deeper blue than previously. They measure  $11,9 \times 9,75 \mu$ . Between the cup and the nucleus there is a little protoplasm of a reddish tint and the presence of granules in it is doubtful. The nuclear envelope is not as a rule thickened and the chromatin is sparse and spread out staining purplish instead of blue as previously. The lanthanin granules in some cases are small and crowded, especially just within the envelope, they are lilac coloured with a decided red tinge. The nucleoli are mostly small and not numerous, some however are being extruded. The nuclei measure  $19,34 \times 7,6 \mu$ . The inner ends of the cells are lilac slate coloured and vacuoles are rare or absent altogether. The cells measure  $39,23 \mu$  in total length and have very narrow lymph spaces between them, sometimes these are so reduced as to be practically obliterated.

*3 Hours after food.*

The mucigen cups of the surface cells near the œsophageal end are of fair length, they do not project greatly beyond the cement rings though they are convex externally; internally they are straight or slightly concave. They measure  $15,07 \times 11,05 \mu$  and contain granules of fair size stained deep blue.

Between the cups and nuclei there is little protoplasm the nuclei almost touching the cups and red granules are absent, though the grey staining protoplasm has somewhat of a red tint. The rather large nuclei are not wrinkled, but surrounded by a deep blue purple coloured nuclear membrane to the inner surface of which quantities of minute karyosomes adhere, giving it a scalloped appearance. Within the nuclear envelope the chromatin appears fairly abundant and is arranged in spread out deep purplish red karyosomes of irregular shape. The lanthanin granules are numerous and large though not crowded and stain of a deep purple slate colour.

The small nucleoli are inconspicuous and lie in spaces of some size free from lanthanin. The nuclei measure  $17,99 \times 9,35 \mu$ . The inner extremities of the cells are decidedly vacuolated and pale yellowish grey in colour; they appear broad with the lymph spaces almost obliterated. In total length the cells measure  $50 \mu$ .

Near the pyloric end the cells have much the same appearance as above except that the mucigen cups are shorter and wider.

*4 Hours after food.*

At the upper end of the stomach the surface cells vary a good deal, the mucigen cups are large, but do not project greatly beyond the cement net; they are convex at their outer and concave at their inner extremities and stain of a deep sky blue, granules of mucigen of considerable size being visible in them. They measure  $14,80 \times 11,24 \mu$ . The nuclei extend almost up to the cups leaving only a very small amount of protoplasm between them in which no red staining granules are visible. The nuclei measure  $20,15 \times 8,5 \mu$  and have dark blue membranes to which some chromatin is adherent in small scattered karyosomes. Within the envelope the chromatin does not appear to be abundant and is arranged mostly in small rounded or irregular karyosomes of a deep French blue colour. The lanthanin is abundant but can hardly be said to cloud the nuclei except here and there, it stains blue with a deep grey tinge. The nucleoli are small. The

inner ends of the cells are somewhat pale blue grey with few vacuoles and the cells measure in total length  $47,93 \mu$ . Between them the lymph spaces are just visible and much leucocyte migration is present.

At the pyloric end the mucigen cups are fairly long but do not project to any great extent, internally they are slightly concave or flat, and they stain of a blue colour, many large mucigen granules also being visible. They measure  $10,82 \times 13,7 \mu$ .

Below the cups there is very little protoplasm and no red granules, the nuclei reach almost to the cups and are broad with dark blue envelopes and dark blue karyosomes adherent to them at intervals. Within this the karyosomes are small and very angular, dark blue with a decided red tinge and not abundant. The blue lanthanin granules are numerous but cause no clouding. The nucleoli are of fair size, bright red in colour and some are being extruded. The nuclei measure  $18,6 \times 10,62 \mu$ . Beneath the nucleus the protoplasm is pale blue with few vacuoles, and the lymph spaces almost obliterated. Total length of cells  $45 \mu$ .

#### *5 Hours after food.*

The mucigen cups are not large at the upper end of the stomach and do not project greatly, they are nearly flat externally, concave or flattened internally. They stain very pale blue and granules are difficult to make out in them. They measure  $15,14 \times 13,33 \mu$ .

The protoplasm between their inner extremities and the nuclei varies a good deal in extent and stains of a pale grey colour but contains no red granules. The nuclei are somewhat large and fill the cells laterally; the nuclear membrane is thin and pale and has very little chromatin adherent to it; within it the chromatin is however fairly abundant, arranged in angular karyosomes often united together and stained dark blue with a tinge of purple. Lanthanin granules are abundant, of medium size and blue colour, they produce no clouding. The small red nucleoli may be seen in some cases to be in process of evacuation. The nuclei measure  $19,32 \times 11,07 \mu$ . The inner ends of the cells are pale blue with some vacuolation. And the cells measure  $61,9 \mu$  in total length.

At the pyloric end the mucigen cups hardly project at all, being almost flat externally, internally they are also either flattened or slightly concave. In colour they are dusky blue and measure  $10,7 \times 10,99 \mu$ . Beneath the cups there is little protoplasm and no red granules. The nuclei appear



slightly wrinkled, with dark blue envelopes to which some isolated karyosomes are adherent internally. The chromatin is not abundant, somewhat spread out, and of a purplish colour. The lanthanin granules are very fine of a purplish grey colour and tend to cloud; the nucleoli which are somewhat large are frequently being extruded. The nuclei measure  $19,5 \times 5,99 \mu$ . The lower ends of the cells are pale blue with considerable vacuolation and narrow lymph spaces. Total length of cells  $33,76 \mu$ .

At the pylorus the surface cells have much the same characters as above but present a much redder stained chromatin, whilst their inner ends are reddish grey with only a few vacuoles.

*6 Hours after food.*

At the cardiac end the mucigen cups are deep blue in colour, small in size and project but little beyond the cement net. At their inner ends the cups are somewhat indistinct but apparently slightly convex. They measure  $7,93 \times 10,81 \mu$ . Below the cup the pinkish grey protoplasm is fairly abundant, but devoid of red granules. The nuclei are large with deep blue envelopes to the inner surfaces of which some chromatin is adherent. Within the nucleus the chromatin is more abundant, and blue without any red tinge except in the case of a few large angular karyosomes that take on a purplish stain. The lanthanin granules are large, blue grey in colour but not very numerous. The nucleoli which are somewhat large and more numerous than before lie in large lanthanin free spaces, while some are being extruded. The nuclei measure  $20,6 \times 7,35 \mu$ . The inner ends of the cells are grey or pinkish grey with few vacuoles and narrow lymph spaces. Total length of cells  $42,0 \mu$ .

*8 Hours after food.*

Near the pyloric end the cells vary a good deal, but on the whole the mucigen cups are neither large nor projecting but somewhat flattened externally. The inner ends of the cups are slightly concave or straight or even slightly convex. The cups measure  $11,0 \times 11,95 \mu$  and stain dusky blue. The protoplasm between the cups and the nuclei is often well developed with a pinkish tint and some red granules are present in it. Most cells however have no granules in this region and the protoplasm stains pale fawn colour. The nuclei though sometimes slightly wrinkled fill the cells, the nuclear envelopes are dark blue and to their inner surfaces some dark blue

chromatin adheres. Within the membrane the chromatin is fairly abundant, dark blue tinted with red and arranged in irregular karyosomes occasionally united to form long streaks. The lanthanin granules are of a fine lilac colour and tend to cause clouding whilst the average sized nucleoli are being expelled in many cases. The nuclei measure  $19.58 \times 8.0 \mu$ . The inner ends of the cells are blue grey with fine vacuolation and the lymph spaces wide. In total length the cells measure 33.33 to 44.0  $\mu$ .

Over the pyloric glands the surface cells exhibit long mucigen cups which contain pale blue granules of moderate size. They do not project much outwards, being flattened externally. Internally they are slightly concave or straight. They measure  $16.5 \times 13.1 \mu$ .

The protoplasm between the cup and the nucleus is of considerable extent, it is stained pale blue. Laterally the nuclei fill the cells, they have deep blue walls to which very little chromatin adheres, within the envelope the karyosomes are large, appear swollen and are of a violet reddish colour. The lanthanin granules are of medium size and lilac tinted, numerous but not clouding. The medium sized nucleoli are being extruded. The nuclei measure  $22.6 \times 10.2 \mu$ . One measured in profile gave  $20.3 \times 5.1 \mu$ . The inner ends of the cells are blue in colour and hardly vacuolated and the lymph spaces are of medium width. Total length of cells 51  $\mu$ .

#### *9 Hours after food.*

At the upper extremity of the stomach the mucigen cups are large, do not project much as they are flattened externally; internally they are slightly concave. Within the cups there are many pale blue mucigen granules of medium size amongst which a pale pinkish tin ge is discernible in the lower part of the cups and also in the protoplasm between the cups and the nuclei. The cups measure  $19.63 \times 9.43 \mu$ .

The nuclei come close up to the under surface of the cups; laterally they fill the cells and are a little uneven with thin blue envelopes to which a little chromatin adheres. The karyosomes are of medium size and blue without any red tint. The lanthanin granules are deep pale blue coloured and numerous but do not cloud the nuclei.

The nucleoli are small and the nuclei measure  $19.6 \times 7.01 \mu$ . The inner ends of the cells stain pale blue, are finely vacuolated and the lymph spaces between them fairly wide. Cells measure 41.00  $\mu$  in total length.

Near the lower end of the stomach the mucigen cups are large, well filled with dusky blue granules and their flattened external ends do not project much beyond the cement net. Inner ends of cups slightly concave or flat. The protoplasm below the cups is narrow and exhibits the same pink tint as at the cardiac end, which is visible also in the lower part of the cups. The nuclei fill the cells laterally and are surrounded by deep blue envelopes with very tiny karyosomes adherent to their inner surfaces, within this the chromatin is arranged in small spiny blue masses. The lanthanin does not cloud, though it is abundant and blue or blue grey in colour. Nucleoli are large or of moderate size and frequently exhibit extrusion. The cells at their inner ends are blue with fine vacuolations and the lymph spaces of moderate width.

*10 Hours after food.*

The mucigen cups at the cesophageal end of the stomach are very pale and long; they are filled with mucigen granules, their outer extremities are flattened and do not project much, internally they are straight or slightly convex. Between these and the nuclei the protoplasm is broad and pale blue but no red granules are visible in it. The nuclei fill the cells laterally, their envelopes are paler than usual and thin, there being very little chromatin adhering to them, within the envelope the chromatin may or may not be abundant, it is arranged in streaks and dashes or irregularly and stais of a medium blue with here and there a tinge of red in it. The pale blue lanthanin granules may be numerous or only sparsely scattered; the nucleoli are large, but extrusion appears rare. The nuclei measure  $21,36 \times 7,49 \mu$ . The inner ends of the cells are pale blue with few vacuoles and fairly wide lymph spaces.

Towards the pyloric end the mucigen cups are somewhat long but their flattened outer ends do not project greatly; their inner ends are flat or concave. They are filled with granules of a dusky blue colour, but there is no crowding. The protoplasm between the cups and the nuclei is often abundant but contains no red staining granules. The nuclei have blue walls with little chromatin adhering to them; within the envelope the karyosomes are often large and irregular and joined by threads, some are in streaks. In colour they are deep blue with a reddish tinge. Medium sized or large lanthanin granules are present though not very numerous, they stain pale blue as a rule. The nucleoli are rather large and situated in considerable lanthanin

free spaces, and few are being extruded, in colour they stain bright red instead of the usual venous tint. The inner ends of the cells are blue with little vacuolation and the lymph spaces are wide.

13 *Hours after food.*

At the cardiac end the mucigen cups are very pale, of fair size and contain numerous small pale blue granules. Externally the cups project but little and are flattened, whilst at their inner ends they are concave. The nuclei come close up to the cups, the minute amount of protoplasm between them contains no red granules. The nuclei are wrinkled with blue pleated envelopes, they have a shrivelled appearance and contain very little chromatin either free or adherent to the wall. The karyosomes are of fair size though few in number and blue in colour, the lanthanin granules are also few in number though of large size and of pale blue colour. The nucleoli are small, a few are apparently about to be expelled. The nuclei measure  $18.3 \times 7.1 \mu$ .

The inner ends of the cells are very pale blue, thin and homogeneous looking, the lymph spaces wide, especially in the connective tissue below the epithelium. The cells measure  $50 \mu$ .

These cells are evidently again nearing exhaustion after having recovered from their first call to secrete.

At the pyloric end a similar condition obtains but the mucigen stains more duskily and the granules appear more numerous and smaller. The nuclei are in most cases though not in every cell, close up to the cups, they are wrinkled to some extent with little chromatin of a blue colour in them, the lanthanin granules are of medium size, fairly abundant and violet coloured; the nucleoli are small, red or venous in colour and some are being expelled. The inner ends of the cells are grey or red grey with very minute vacuoles, between the cells the lymph spaces are of medium size.

14 *Hours after food.*

At the upper end of the stomach the mucigen cups are fairly long, stain of a greyish colour, and contain numerous granules; they are flattened externally and hardly project beyond the cement; internally they are straight or slightly concave. The nuclei lie close up to the bases of the cups, there being very little protoplasm between them, and no red granules. The nuclei are somewhat wrinkled with thin walls to which little chromatin adheres;

within the envelope the chromatin is blue in colour and by no means abundant. The small deep-dusky blue lanthanin granules are numerous and tend to cloud. The nucleoli may be large or small, some are being extruded. The inner ends of the cells are grey with a delicate pink tinge and the lymph spaces between them are fairly wide.

The cells over the pyloric extremity are similar to these at the cardiac end but the mucigen cup is less grey, being rather dusky blue in colour. Some nuclei are cloudy, others clear looking and the lanthanin varies in colour from blue to purple and lilac.

*15 Hours after food.*

In the mucigen cups of the cardiac end are large granules staining pale blue, otherwise they are much the same as at the previous hour. The nuclei appear small and wrinkled, with some almost colourless protoplasm devoid of granules between them and the lower ends of the cups. The nuclear envelopes are blue and rather thick with very little blue staining chromatin within them. The lanthanin granules are small and not very numerous, pale blue grey in colour. The lower ends of the cells are grey, with slight vacuolation.

Near the pyloric end the mucigen cups are fairly large, slightly convex externally with numerous large mucigen granules of a dusky blue; internally the cups are slightly concave. The nuclei are large, with well marked deep blue walls to which some chromatin is adherent, within the nucleus the karyosomes are small and rounded and widely separated, they stain deep blue. The dark lilac lanthanin granules are large and numerous, but produce no clouding; the nucleoli are numerous and rather large, some are being expelled. Between the cups and the nuclei there is a little pale grey protoplasm without granules, the inner ends of the cells are also grey with a pinkish hue.

At the pylorus the protoplasm of the surface cells, both between the cups and nuclei and at the attached ends, is decidedly pink in tint but contains no granules. The nuclei are only slightly wrinkled with blue chromatin and red lilac lanthanin in abundance. The nucleoli are large, numerous and in process of expulsion. The mucigen cups are large, blue coloured and somewhat bulging externally, straight or convex internally. The distance between the cups and the nuclei is considerable in some cases but contains no granules and the lymph spaces between the cells are of fair size.

*16 Hours after food.*

The mucigen cups at the cardiac end contain numbers of large blue granules, but there is no crowding of them. The outer ends of the cups project considerably whilst the inner ends are convex. Between the cups and the nuclei there is a fair amount of bluish protoplasm without granules. The nuclear envelopes are dark blue with some chromatin adhering to their inner surfaces; within this the chromatin is fairly abundant, the karyosomes large, angular and tending to become united together. Lanthanin granules are large, abundant, but not crowded, they stain dark blue grey. The nucleoli are small and the inner ends of the cells pale blue with few vacuoles.

Near the pyloric end the cells are similar to these at 15 hours but the protoplasm is grey with a pinkish tinge instead of red. The lanthanin granules cloud most of the nuclei and stain of a lilac colour; the nucleoli may be very large and in process of extrusion.

*17 Hours after food.*

The mucigen cups appear large and somewhat swollen and contain blue granules that are numerous though not crowded. The cups are rather flat externally, though they project to some extent at the cardiac end of the stomach; internally they are flattened or convex and measure  $16.6 \times 15.9 \mu$ . Between the cups and the nuclei the protoplasm is evident enough and of a decidedly red tint, with a few red staining granules in it. The nuclei are large with smooth walls and appear slightly swollen; they measure  $20.43 \times 10.15 \mu$ . Their envelopes are blue with some adherent chromatin, within the envelope the karyosomes are fairly numerous, small or large as the case may be, united by bands or even forming streaks. The lanthanin granules are large, numerous, even crowded in some cases and blue in colour, they produce no clouding however. The nucleoli are of some size. At their inner end the cells are blue or blue grey, fibrillated but not vacuolated and between them the lymph spaces are of moderate size. Total length of cells  $53.3 \mu$ .

At the pyloric end the mucigen cups are also large and contain large blue granules without crowding, they project a little externally and are convex at both extremities. Between them and the nuclei the protoplasm is wide and grey without red granules. The nuclei are large with blue envelopes. The chromatin within the nuclei is as a rule in large compound blue karyosomes. The lanthanin granules are large, purplish in colour but rather sparsely arranged. The small nucleoli are conspicuous and numerous. Between

the pale blue grey, slightly vacuolated inner ends of the cells the lymph spaces are of moderate width.

*18 Hours after food.*

The cells at the cardiac end resemble these of the previous hour, but the nuclei are possibly rather nearer the cups and the chromatin is more abundant, the lanthanin is not very abundant and slate blue, the nucleoli are small and extrusion appears to have ceased. The lymph spaces are wide both between the cells and in the subjacent tissue.

At the pyloric end the cells are much the same but a few red staining granules have now made their appearance in the protoplasm between the nuclei and the cups.

*19 Hours after food.*

The mucigen cups at the cardiac end are plump looking, convex at both extremities and project well externally; they contain numerous small blue granules. Between the cups and the nuclei more red granules have appeared, especially at the sides of the cups. The nuclei fill the cells laterally and have thin blue envelopes to which little chromatin adheres. The chromatin within the envelope appears concentrated into fairly abundant, deep blue karyosomes of somewhat small size. The lanthanin is abundant, small and dark grey. The nucleoli are small, venous red and surrounded by a tiny space free from lanthanin. The inner ends of the cells are separated by medium size lymph spaces, are blue and devoid of granules.

The cells have nearly come to rest.

At the pyloric end the cells resemble these but are slightly less advanced, their red granules being fewer in number.

From these experiments the following points may be deduced.

The surface cells of the stomach like these of the oxyntic glands exhibit a period of activity followed by a period during which repair is effected, but the repair seems to be less complete, to judge by the number of red granules produced, than is the case with the gland cells; that is to say, that the cells enter into a second period of activity before their stock of red granules has had time to become as great as it was before the ingestion of food. Practically the cells undergo the same series of changes exhibited by the oxyntic cells with this difference that the mucigen never appears to be entirely

removed as the oxyntic granules often are, and that during secretion the mucigen cups appear to increase in size somewhat and to afterwards diminish, before exhaustion of the cells occurs. As before, the nuclei become shrivelled and cloudy and nucleoli are extruded. Repair seems to begin in the protoplasm as indicated by its reaction and increase in breadth of the cells whereby the lymph spaces between them are greatly encroached upon and even almost obliterated. This is followed by repair of the nucleus and finally by reaccumulation of granules both in the mucigen cups and in the protoplasm beneath the cups. A remarkable fact is the rapidity with which these red granules disappear at the onset of activity, and their tardy reproduction is also worthy of note. The changes undergone by the nuclear chromatin are identical with those of the oxyntic cell nuclei and will be discussed along with other matters in the general conclusions.

#### Cells lining the necks of the Oxyntic Glands and fundus of the Pyloric Glands.

In the oxyntic glands, between the oxyntic cells and the duct proper, there is a short neck lined by mucin forming cells that differ in several respects from those lining the ducts and surface of the stomach, but which pass by gradual transition into them. In the pyloric glands, which in this animal are lined by mucin forming cells only, the fundus cells are exactly the same as those lining the necks of the oxyntic glands. One description therefore will serve for both.

The cells are columnar in shape and characterised by their short mucigen cups and sessile appearance; the large oval nucleus extends down quite to the attached end of the cell and between it and the mucigen cup is a broad zone of protoplasm packed in the resting condition with tiny red staining granules of zymogen as in the surface cells.

The nucleus is so large that it quite fills the cell laterally and occupies at least half its entire length, it has a thin envelope and is very rich in chromatin as compared with other cells of the stomach. The chromatin stains deeply blue and is arranged in streaks, dots and dashes united by very fine strands. Lanthanin is usually fairly abundant and blue in colour producing a well filled appearance in the nuclei. Nucleoli are present to the number of two or three, are of small size and deep red colour. The attached ends of the cells do not taper to any extent though there are



lymph spaces between them crossed by short cell bridges. The cement substance is confined to a cement net that lies at or near the tips of the mucigen cups. The protoplasm at the attached end of the cells is in very small amount and appears to contain, in some cases at any rate, a few tiny red-staining granules similar to these found between the nucleus and the mucigen cup. These cells are very prone to divide karyokinetically and from them the surface cells at any rate probably arise (WARBURG<sup>31</sup>, BIZZOZERO<sup>4</sup>, HEIDENHAIN<sup>11</sup>, etc.). They correspond to the cells, recently described in the cat's stomach by BENSLEY<sup>5</sup> as indulinophilous cells, that have been known to me for several years as staining intensely sky blue with methyl blue. They surround the narrowest portion of the lumen of the oxyntic glands in the newt as in the cat.

The changes occurring in these cells during functional activity resemble very closely those described in the case of the surface cells and can therefore be dismissed in a few words.

The mucigen cups at first become somewhat larger than during rest, but they quickly thereafter diminish in size and contents, remaining small till about the seventh or eighth hour after food, when they may be seen to be again increasing rapidly and attain their normal size at the ninth or tenth hour.

The red granule zone seems to take longer to exhaust than in the case of the surface cells, there being still some granules in it at the end of the third hour; the reproduction of these granules also appears to be tardy, a few only remaking their appearance at the end of the ninth hour. The nuclear changes are very similar to those in the surface cells but the chromatin begins to show a mixture of red and blue reaction as early as 2 1/2 hours after food, becoming very red at the third hour and continuing to stain of a reddish tint till the end of the fifth hour. In this case the red reaction lasts even longer than in the oxyntic cell nuclei, and this affinity for the red dye is especially marked in the chromosomes of the karyokinetic figures of which there are many; especially in the pyloric glands during the 3<sup>rd</sup>, 4<sup>th</sup> and 5<sup>th</sup> hours.

The lanthanin granules undergo precisely the same variation as in the surface cells, as do also the nucleoli which increase in size to the end of the fourth hour at which time extrusion would appear to begin, and they regain their normal size about the end of the 6<sup>th</sup> hour.

*Goblet Cells.*

Situated immediately below the cells just described and between them and the oxyntic cells in the glands of the upper part of the stomach are a few large mucin forming goblet cells, that are very conspicuous objects in methyl blue eosine stained preparations owing to the peculiar peacock blue colour of the material contained in their cups. This material would appear never to be in the form of granules and refuses to stain with most dyes for which mucigen exhibits affinities. With my methylene blue patent B method and with indulin they remain absolutely unstained indicating, that the mucin contained in them is of a different nature to that produced by the surface and neck cells. They appear to behave to most dyes in a manner somewhat similar to that exhibited by the mucous cells lining the muco-salivary glands of vertebrates, yet again they differ from them in their reaction to some other dyes.

The attached protoplasmic end of the cell is short and may be reduced to a crescent at the base of the cup as seen in section, or it may be larger and drawn out to a blunt point at the inner end. In this protoplasm lies the nucleus which is of considerable size, triangular or flattened in section and sometimes occupying such an amount of space that the protoplasm round it is difficult to detect. In the resting nucleus chromatin is abundant and the lanthanin granules numerous. Very small nucleoli are present to the number of two or three, but in many cases only one is seen.

The cup would appear to possess an open mouth like the chalice cells described by GILSON in invertebrates (*La Cellule*), though in a few cases an appearance suggesting the presence here also of a perforated lid may be seen. When fixed in corrosive sublimate the cups appear figured, i. e. they present a coarse irregular close meshed network and it is this meshwork that stains, the material in its meshes remaining in all cases, with the dyes used by me, quite colourless.

These cells are especially abundant near the cesophageal end of the stomach, but may be found throughout the organ, becoming rarer and rarer as the pyloric end is reached; they are entirely absent from the pyloric glands themselves. They appear to undergo division by mitosis, but karyokinetic figures in them are very rare.

During activity these cells appear at first to increase somewhat in size, but soon again diminish, at the same time presenting a less brilliant coloration and washed out appearance. The stainable network of the cups

becomes wider meshed and ragged looking as secretion proceeds and stains with greater and greater difficulty. The cells however never diminish very greatly in length as the other cells of the gland do and they consequently appear by comparison larger than they really are when measured. Their nuclei pass through the same gamut of stages already described in the case of the other cells of these glands.

### RESUMÉ AND CONCLUSIONS.

In order that the chief points in this communication may be seen at a glance I have deemed it advisable to record them in tabular form; these tables will be found at the end.

As soon as the food is swallowed secretion commences in the oxyntic glands of the stomach and sweeps in a slow wave along the whole organ, beginning at the œsophageal opening and passing off at the pyloric end at such a rate, that the cells near the pyloric extremity attain their maximum activity some one and a half or two hours after those near the œsophagus.

For any one cell the wave reaches its maximum between the third and fourth hour or hour and a half and is followed by a period of rest and recuperation which lasts for another four or five hours; after which if food is still present in the stomach the cell again enters upon a second secretory period that follows the same course as the first.

According to LANGLEY and LANGLEY and SEEWALL<sup>14</sup> the cells continue to secrete actively during the period of repair, statement which they base mainly on their experimental researches on the quantity of digestive substances present in the stomach and on the observation that in all specimens examined by them many small zymogen granules are present in the cells.

I have not been able to convince myself of the accuracy of this statement except in a modified form, because of the fact that the cells exhibit a second period of secretion and exhaustion after they have once regained their resting condition. One would have expected complete recovery to be delayed until the stomach had emptied itself of its contents were secretion and repair going hand in hand.

Further I believe that the small granules are in process of growth, rather than in process of solution. I have also been unable to see any increase of protoplasm during secretion though it does undoubtedly increase

very rapidly as soon as the maximum of the secretory wave is passed; this is indicated by the staining reaction which changes from feeble affinity for the blue dye to an affinity for the acid eosine, whereby the protoplasm stains somewhat reddish or reddish grey; indicating probably that an absorption is taking place from the blood of alkaline lymph into the protoplasm.

I think it would be more correctly stated if one said that repair goes on during secretion, i. e. prozymogen is produced by the nuclei at the same time that the zymogen already formed is being secreted by the cell in the form of zymon.

With regard to the nuclei, they increase slightly in size at the very commencement of secretion, but soon become smaller and smaller and finally show great wrinkling and puckering of the nuclear wall (HEIDENHAIN<sup>11</sup>, HERMANN<sup>13</sup>, SCHIEFERDECKER<sup>28</sup>, MANN<sup>19</sup>, etc.) owing to diminution of their contents. When repair sets in, which it does soon after it has begun in the protoplasm, the nuclei rapidly lose their wrinkled appearance and swell up to a considerable size, becoming much bigger than at the beginning of secretion, to again diminish somewhat as the resting stage is reached.

During nuclear activity the chromatin spreads itself out upon the inner surface of the nuclear membrane and becomes diminished in amount, losing some of its constituents which are again readily replacable during recuperation; its becomes spread out and pale looking as if filled with fluid as observed by BATAILLON<sup>2</sup> (1891) and further it undoubtedly moves about during the process.

Of still more interest is I think the fact that when the cell is nearly exhausted the affinity of the chromatin for the blue dye diminishes, while its affinity for acid eosine increases to such an extent that the spread out karyosomes tend to stain, rather red than blue. This can only be due to alteration occurring in the constituents of the karyosomes. This red stage however does not last long, the blue reaction coming quickly back again soon after repair has set in. It is interesting to note in this respect that the chromatin of the head of the spermatozoon shows the same affinity for acid dyes; though chemically rich in nucleic acid. Of no less interest in connection with this is the growth and extrusion of nucleoli during the period of nuclear activity, which goes on for some time also during the process of repair, getting less and less as the nucleus is nearing the resting condition.

I believe this extrusion of nucleoli to be a constant phenomenon of nuclear activity as I have observed it in many different kinds of cells. HENNE-

GUY<sup>12</sup> also has seen chromatic granules extruded through the nuclear wall, which he believes to be elastic as it closes up again immediately after their passage. Further A. MICHEL<sup>20</sup> has stated recently that nucleoli consist of two parts, a main substance and an accessory substance. More recently still A. PIZON<sup>25</sup> from his studies in ascidia (*M. socialis* and *M. simplex*) concludes that the nucleolus during the whole ripening of the ovum throws off big spherical masses of effete substance that leave the nucleus by passing through its wall into the vitellus through which they are moved to the periphery in a peculiar manner, i. e. the nucleolus in part at least is effete material.

I believe that in this animal, the nucleoli consist entirely of effete material which is produced during nuclear activity, that the nucleus is capable of tolerating this material in certain amount, but that when it becomes excessive it is passed out into the protoplasm where it disappears. It certainly does not become converted directly into zymogen granules as some would have us believe.

I have shown elsewhere<sup>5</sup> that the nucleolus of the mammalian ovum should also be considered as mainly composed of effete material.

I cannot agree with BALBIANI<sup>1</sup> who considers the nucleolus to be a sort of heart for the cell, or with those who believe that chromatin is manufactured in it (FLEMMING<sup>8</sup>, MALAQUIN<sup>18</sup>, etc.) or even with those who maintain that chromatin elaborated elsewhere is stored up in the nucleolus (SABOTTA<sup>27</sup>, LABBÉ<sup>15</sup>, MINGAZZINI<sup>21</sup>, etc.).

I therefore agree with HÆCKER<sup>2</sup> and those other observers who hold that the nucleolus is entirely or at least in great part composed of effete material.

The changes occurring in the nucleo-hyaloplasm are also interesting. When precipitated with mercuric chloride, during the resting condition, the precipitate (Lanthanin granules of M. HEIDENHAIN<sup>10</sup>) stains pale blue. As activity proceeds these granules become more and more scanty, but just after the nucleus reaches its maximum of shrinkage, the lanthanin becomes very abundant and stains of a deep blue colour, which gradually gives place to a beautiful lilac tint as repair goes, on finally returning to pale blue when repair is complete. This denotes that the nuclear juice undergoes chemical change during nuclear activity. STRASBURGER<sup>50</sup> in 1892 stated that the reaction of nuclei depended upon their condition of nutrition; well nourished nuclei being erythrophile and poorly nourished ones cyanophile. This corresponds well with what has just been stated.

The great fatigue exhibited by the nuclei of secreting cells during the conversion of zymogen into zymin by the action of dilute acids has for a long time been a puzzle to me, for one would suppose that the manufacture of zymogen would be far more fatiguing than its mere passage out of the cell into the gland lumen. The researches of MACCALLUM<sup>17</sup> of Toronto throw light upon this subject. He maintains that zymogen is preceded by a substance rich in phosphorous and iron, produced at the expense of the chromatin of the nucleus. This substance he terms *prozymogen* which becomes united with a constituent of the cell protoplasm to form zymogen. MOUREL<sup>22</sup> also takes a similar view of the production of zymogen and he named the antecedent substance - *prezymogen* - and BENSLEY<sup>3</sup> has corroborated these researches in his recent paper on the stomach.

I believe that the nuclear exhaustion so evident in my specimens is indeed brought about by the manufacture of prozymogen. Almost directly after the cell has begun to pour out its secretion, the nucleus commences to form a new supply of prozymogen at the expense of its store of chromatin and that the movement of the chromatin towards the nuclear membrane and its application to its inner surface is of service in facilitating this process, but further believe that the prozymogen is not elaborated into zymogen until the cells have practically emptied themselves of the zymogen already formed and have begun to take up substances from the blood. Once the formed zymogen is all removed the cell quickly transforms the prozymogen into new zymogen, which is the meaning of the rapid reappearance of the zymogen granules.

On the other hand the power of the nucleus to manufacture prozymogen is limited; once its store of chromatin is reduced to a certain point, it must renew the stock before it can again produce prozymogen. This renewal of chromatin is brought about by the entrance into the nuclear juice of an easily coagulable substance (probably a proteid material amongst other things) which is the meaning of the great increase in the lanthanin granules soon after complete exhaustion of the nucleus has occurred and I believe that this necessity for repair sufficiently accounts for the phenomenon of the double secretory wave, the cell though full of zymogen granules not being in a fit state to secrete again until the nucleus has completely recuperated, but that when once this point is reached, there being no longer any further need of rest, the cell again starts secreting should any call be made upon its energies.

I have therefore been able to supply the link in the chain that seems to have been missing in the work of previous investigators, namely the observation above recorded of an absolute diminution of chromatin, occurring as a result of the production of prozymogen.

Chromatin contains nucleic acid and an albuminous substance, it is very stable and acts as an acid to bodies less acid than itself; therefore it stains with methyl blue. In order that this stable body may pass into the cytoplasm it is necessary that it should be rendered soluble (there being no evidence of its passage bodily out of the nucleus); in this process some of the albumin is removed as effete material that goes to form the nucleolus. This albumin acts as a base in presence of bodies more acid than itself and therefore exhibits marked affinity for the eosine. Being now useless in the nucleus it is extruded into the protoplasm there to be disposed of. The more acid part of the chromatin passes into the cytoplasm where it remains in an invisible state unless the phosphorous and iron it contains are unmasked and revealed by dyes as directed by MACCALLUM. When the cell begins to take up material from the blood (serum albumin, etc.) this prozymogen quickly links on some albumin to become zymogen in the form of granules, nucleo-albuminous in nature which is probably a still less stable compound than the prozymogen; it now reacts as a feeble base to eosine and hence is stained red with that dye. It is also readily soluble when brought into contact with a weak acid either in the cytoplasm or elsewhere. In other words both chromatin and zymogen have the same nuclein radicle, their difference in staining property and solubility depending on the amount of albumin linked on to it.

With regard to the question of repair of the nucleus it can only be brought about by the passage into it of substances from the cytoplasm, which probably unite with nucleic acid in the nuclear juice to form a material analogous to chromatin, i. e. the blue staining lanthanin granules precipitated by mercuric chloride. This material seems gradually to give up its nucleic acid to increase the chromatin, leaving a less acid material in the juice which, when precipitated with corrosive sublimate, stains lilac, a tint intermediate between blue and red. Finally also this material seems to be removed, possibly passing to increase the size of the nucleolus and may or may not be in sufficient quantity to induce some nucleolar expulsion during the reparation stage. When this material is all disposed of, the nuclear juice when precipitated stains as in the resting cell, i. e. the nucleus has become

completely restored. I think therefore that one must look to the nuclear juice to find the earliest indication of the synthesis by which chromatin is built up from simpler compounds.

Another interesting point is the fact that so long as the nuclei are in an exhausted condition no mitosis occurs, but that as soon as repair has reached a certain stage a few nuclei exhibit mitotic figures which increase steadily in number until the cells are fully restored when its maximum is reached, to again diminish and cease altogether when the nuclei again become exhausted.

Further cells called upon to secrete during nuclear division do so exactly as if no mitosis were going on and this secretion proceeds along with the division both occurring at the same time, the chromatin of the mitotic figure showing exactly the same changes in appearances and colour reaction exhibited by the karyosomes of the cells that are not dividing, the only apparent difference being that owing to the disappearance of the nuclear envelope no nucleoli are formed, the split off albuminous material being disposed of directly by the cytoplasm.

Lastly I would thank the late Prof. RUTHERFORD for his courtesy and kindly support during the progress of the research and Dr J. H. MILROY for valuable assistance in working out the chemical side of the question.





Table of Changes occurring in the oxyntic cells of newts stomach during se-

Hour	Size of cell and lumen	No of granules	Size of granules and site	Reaction of cytoplasm	Size of nucleus	Appearance
11 1/2 hours after food e. g. resting.	Large. Lumen small.	Full.	Various. Larger ones near nuclei 1.6—1.4 $\mu$ stain bright.	Pale blue.	12.57 $\times$ 13.18 $\mu$ .	Plump.
1 2 hour after food.	Smaller and lumen wider.	Diminished in number.	Mostly large 1.5 $\mu$ smaller ones near tips they stain less readily.	Pale blue.	10.06 $\times$ 14.03 $\mu$ .	Irregular, dimpled.
1 hour after food.	Cells smaller and lumen considerable.	Further diminished.	1.56—0.5 $\mu$ small ones stain badly.	Blue grey ragged looking and vacuolated.	10.19 $\times$ 12.14 $\mu$ . In some that were just beginning to secrete. 11.29 $\times$ 15.83 $\mu$ i. e. slightly enlarged.	Wrinkled.
1 1/2 hours.	Cells still smaller and lumen wider.	Few in number.	At tips only in some cases and of small size. zoned appearance. Medium size 0.7 $\mu$ some few large ones measure 2 $\mu$	Small in qt. pale blue grey, vacuolated.	10.75 $\times$ 10.09 $\mu$ .	Very irregular with wrinkled envelopes.
2 1/2 hours.	Cell shrunken. lumen about same size as last.	Fewer still	Medium size 1.3 $\mu$ .	Pale grey small in qt. vacuolated.	9.75 $\times$ 10.95 $\mu$ .	Very irregular and smaller.
3 hours.	Cells much reduced. Lumen very wide.	Very few.	At tips mostly 1.1 $\mu$ .	Very pale grey or pinkish.	9.2 $\times$ 10.82 $\mu$ .	Very much wrinkled.
4 hours.	Cells very small and lumen very wide.	Very few.	At tips mostly, vary in size 1.3—1.8 $\mu$ near nucleus.	Condensed but hardly stains at all.	8.8 $\times$ 11.8 $\mu$ .	Very irregular
5 hours.	Cells bigger and lumen somewhat smaller.	More abundant.	Medium or small. do not stain very vividly.	Pale blue easily seen.	11.22 $\times$ 14.24 $\mu$ .	Less wrinkled dusky.
6 hours.	Cells more protruding and lumen smaller.	Full of granules.	Large size.	Pale blue. difficult to see.	11.41 $\times$ 14.55 $\mu$ .	Less angular
8 hours.	Cell large and lumen small.	Full but not crowded.	Large at cardiac. pyloric large 1.3 $\mu$ .	Pale blue.	11.21 $\times$ 13.97 $\mu$ . Pyloric.	Plumpish.
9 hours.	Cell very big and lumen tiny.	Crowded.	Medium size, a few large.	Pale blue.	10 $\times$ 12.57 $\mu$ .	Somewhat smaller.

cretion compiled from the second set of experiments mentioned in the text.

Chromatin colour	Chromatin Quantity and position	Lanthanin colour	Lanthanin quantity	Nucleoli size	Nucleoli position	Mitosis
Deep blue.	In masses and streaks, abundant, united by threads.	Lilac or sly blue.	Abundant no clouding violet or moderate in amount and larger in size (blue).	Large and numerous venous red.	No extrusion.	Frequent.
Blue.	Spiny in fair quantity often adhering to wall.	Blue grey.	Not abundant.	Large deep venous red 3,3 × 2,7 μ. oblong.	Being expelled in a few cases 5,56 × 1,0 μ.	Present.
Watery blue.	Not abundant but in large bits, washed out look. 2,16 μ, adhering also to wall.	Slaty violet.	Not numerous or scanty.	Moderate in size deep venous red.	Being expelled.	None in oxyntic cells.
Moderate blue.	Isolated rounded karyosomes not abundant, often adhering to envelope.	Pale blue grey.	Very few.	Irregular in shape often big and deep venous red.	Being extruded.	One here and there.
Bluish tending to red.	Often very scanty and in small pieces, some adherent to inner wall.	Pale blue grey.	Very few or almost absent.	Large, oval, venous red.	Being extruded.	A good many figures.
Red.	Very scanty.	Very pale, almost invisible.	Very few.		Extrusion.	None.
Bluish in colour, red blue at pyloric end.	Very scanty and contracted adhering to inner wall.	Pale blue.	Very scanty.	Not numerous medium or small, stain less intensely.	Extrusion.	None.
Deep blue, purple at pyloric end.	Not increased in quantity, concentrated.	Deep blue.	More numerous, small size.		None.	None.
Deep blue, still purple at pyloric end.	More abundant and karyosomes tend to unite, little adhering to wall.	Deep slate blue with lilac tint.	Abundant, small, no clouding.	Not numerous, of small size.	None at cardiac but still being extruded at pyloric end.	None.
Blue, slight purplish at pyloric end.	Fair amount, united by threads, very little adhering to wall.	Lilac tempered with grey (pyloric.)	Abundant, small, no clouding.	Mostly small, a few large ones.	Extrusion (pyloric end.)	Some mitosis.
Blue.	Abundant, little or none adhering to wall, a karyosome measured 1,75 μ in length.	Pale blue.	Large.	Rounded 2,2 μ one in each, venous red.	None seen.	Frequent.

Table of Changes occurring in surface

Hour	Extremity	MUCIGEN CUPS		Granular zone	NUCLEI	
		Size in micros	Appearance		Size in micros	Appearance
1/2	Cardiac	12.55 × 10.49	Mucigen granules numerous, pale blue.	No granules.	14.9 × 8.1	Wrinkled.
	Pyloric	12.05 × 10.15	Ditto.	Red granules present in small numbers.	14.44 × 8.25	Wrinkled.
1	Cardiac	10.15 × 8.32		A few fine pink particles.	11.85 × 5.48	Very wrinkled.
	Pyloric	12.98 × 11.00		A few red granules.	13.90 × 7.91	Wrinkled.
1 1/2	Cardiac	10.9 × 9.5	Very pale blue, no granules visible.	None.	14.99 × 6.59	Very wrinkled.
	Pyloric	11.27 × 12.46	Pale blue.	None.	18.52 × 7.28	Not wrinkled.
2 1/2	Cardiac	9.67 × 11.24	Very pale blue, no granules visible.	None.	14.82 × 6.33	Very wrinkled.
	Pyloric	11.9 × 9.75	Blue, no granules visible.	None.		
3	Cardiac	15.07 × 11.05	Granules of fair size, deep blue.	None.	17.99 × 9.35	Not wrinkled.
4	Cardiac	14.86 × 11.24	Granules large, dusky deep sky blue.	None.	20.15 × 8.5	
	Pyloric	10.82 × 13.7	Granules large, pale blue.	None.	18.6 × 10.62	
5	Cardiac	15.14 × 13.33	Granules less easily seen, very pale blue.	None.	19.32 × 11.07	
	Pyloric	10.7 × 10.99	Dusky blue.	None.	19.5 × 5.99	Slightly wrinkled.
6	Cardiac	17.93 × 10.81	Deep blue.	None.	20.0 × 7.35	
8	Pyloric	11.9 × 11.95	Dusky blue.	Some red granules.	19.58 × 8.00	
9	Cardiac	19.63 × 9.43	Many pale blue granules.		19.6 × 7.01	
	Pyloric	Not measured.	Many dusky blue granules.	Possibly a few red granules.	Not measured.	

cells from 1/2 - 9 hours after food.

NUCLEI			Inner extremity of cells	Length of cells in micros	Lymph spaces between cells
Chromatin	Lanthanin	Nucleolus			
Scanty, dusky blue.	Deep violet grey, clouding.	Small but numerous.	Violet grey with many small vacuoles.	32.16	Fairly wide with migrating leucocytes.
In fair quantity, dusky blue.	Deep amethyst blue, not crowded.	Small, some being extruded.	Blue grey, vacuolated.	36.6	Wide with leucocyte migration.
Scanty, blue.	Small, numerous, pinkish lilac.	Small.	Slate grey, vacuolated.	31.83	Reduced in size.
In fair amount, blue.	Slate blue, not abundant.	Small.	Blue with tinge of grey, vacuoles elongated.	52.5	Somewhat narrowed.
Scarce, pale blue.	Reddish lilac, clouding.	Small, a few larger ones.	Pinkish grey.	36.66 or less	Wide.
Very little, bluish.	Not abundant, purple slate.	Small and few.	Reddish grey.	45.5	Narrow.
Very little, bluish red.	Not abundant, pale slate blue.	Small, some larger ones being expelled.	Blue with red tint, vacuoles few.	36.33	
Scarce, purplish.	Fairly numerous, small, lilac red.	Not numerous, some extrusion.	Slate lilac, no vacuoles.	39.23	Almost obliterated.
Fairly abundant, deep purple red.	Numerous, large, deep purple slate.	Small.	Pale yellowish grey, many small vacuoles.	50.0	Almost obliterated.
Concentrated, deep French blue.	Abundant, blue with deep grey tint.	Small.	Pale blue grey, few vacuoles.	47.93	Just visible, much leucocyte migration.
Concentrated, blue with red tint.	Numerous, blue.	Fair size, some extrusion.	Pale blue, few vacuoles.	45.0	Almost obliterated.
Abundant, dark blue with reddish tint.	Abundant, blue.	Small, some extrusion.	Pale blue, some vacuoles.	61.9	
Not abundant, purplish.	Small, tend to cloud, purplish grey.	Somewhat larger, extrusion frequent.	Pale blue, much vacuolation.	33.76	Narrow.
Abundant, blue.	Large, not abun- dant, blue grey.	Large, numerous, extrusion.	Grey or pinkish grey, few vacuoles.	42.00	Narrow.
Abundant, dark blue red tinted.	Lilac.	Average sized, extrusion.	Blue grey, small vacuoles.	33.33 - 44.00	Wide.
Blue.	Numerous, pale blue.	Small.	Pale blue, small vacuoles.	41.6	Fairly wide.
Concentrated, blue.	Abundant, blue or blue grey.	Large and medium sized, extrusion frequent.	Blue.	Not measured.	Moderately wide.



## LITERATURE.

1. *Balbani* : See Henneguy.
2. *Bataillon, E.* : Recherches anatomiques et expérimentales sur la métamorphose des batraciens anoures. Thèse doct. ès Sc. Nat., Paris, 1891.
3. *Bensley, R. R.* : Quart. Journ. Micro. Sci., Vol. XLI, p. 361.
4. *Βιζζοζερο* : Archiv f. mikro. Anat., Bd XII.
5. *Carlier, E. W.* : Journ. Anat. and Physiol., Vol. XXXIII, p. 304.
6. *Cohn, Th.* : Ueber Intercellularlücken und Kittsubstanz. Wiesbaden, 1895.
7. *ver Eecke, A.* : Modifications de la cellule pancréatique pendant l'activité sécrétoire; Archiv. de Biol., 1893, T. 13.
8. *Flemming, W.* : Zellsubstanz, Kern- u. Zelltheilung. Leipzig, 1882.
9. *Häcker* : See Henneguy.
10. *Heidenhain, M.* : Ueber Kern und Protoplasma. Festschrift für Kölliker, Leipzig, 1892.
11. *Heidenhain, H.* : Pflüger's Archiv, 1895, etc.
12. *Henneguy, L. F.* : Leçons sur la Cellule. Paris, 1896
13. *Herman* : See Henneguy.
14. *Krasser, Fr.* : Ueber die Structur des ruhenden Zellkernes; Sitz. K. K. Akad. d. Wiss. zu Wien, 1892.
15. *Labbé* : See Pizon.
16. *Langley, J. N. and Langley and Sewall* : Proc. Roy. Soc. Lond., 1879; Proc. Roy. Soc. Lond, 1881; Phil. Trans. Roy. Soc., 1881; Journ. intern. d'Anatomie, 1884; Journ. of Physiol., Vol. II.
17. *Mac Allum, A. B.* : Trans. Canadian Institut, 1, 1891; Journ. of Physiol., Vol. XXII, 1897; Quart. Journ. Micro. Sci., Vol. XXXVIII.
18. *Malaquin* : See Pizon.
19. *Mann, G.* : Proc. Scott. Micro. Soc., Vol. 1, 1894, 2 papers.
20. *Michel, A.* : C. R. Soc. Biol., Paris, X, 1897.
21. *Mingaζζini* : See Pizon.
22. *Mouvet* : Journ. de l'Anat. et de la Physiol., XXXI, 1895.
23. *Nicolas, A.* : Recherches sur l'épithélium de l'intestin grêle; Internat. Monatschrift, VIII, 1891.
24. *Orgata, M.* : Die Veränderungen des Pancreaszellen bei der Secretion; Archiv f. Physiol., Leipzig, 1883.

25. *Pizon, A.* : Comptes rendus, CXXVII, 1898.
26. *Reinke, F.* : Anat Anzeig , 1893.
27. *Sabotta* : See Pizon.
28. *Schieferdecker, P.* : Archiv f. mikro. Anat , XXIII, 1884.
29. *Sintzing, R.* : Zur Structur der erkrankten Magenschleimhaut ; Münchener mediz. Wochenschr , No 48, 1889
30. *Strasburger, E.* : Histologische Beiträge. 1892.
31. *Warburg, Fr.* : Beiträge zur Kenntniss der Schleimhaut des menschlichen Magens ; aus d. mediz. Klinik zu Bonn, Inaug. Diss. Bonn, 1894.

For further literature on this subject consult :

*Oppel* : Lehrbuch der vergleichenden mikro. Anat., 1896.



## EXPLANATION OF PLATES.

*The photographs are all taken with a magnification of 600 diameters.*

### PLATE I.

#### First set of experiments on winter newts.

1. Fundus of an oxyntic gland, lower end of stomach after prolonged fasting.
2. Transverse section of fundus of oxyntic gland, lower end of stomach twenty hours after food. The cells are almost exhausted.
3. Transverse sections of the fundus of several oxyntic glands, lower end of stomach, 44 hours after food. The granules have remade their appearance in considerable numbers.
4. A similar section from another part of the stomach.
5. Transverse section of the fundus of an oxyntic gland, lower end of stomach 68 hours after food. The nuclei show a considerable amount of repair.
6. Oxyntic gland, lower end of stomach, 114 hours after food. The cells have almost completely regained their resting condition and two nuclei show early stages of mitosis.

#### Second set of experiments on summer newts.

7. Oxyntic gland, upper end of stomach  $1/2$  hour after food. Secretion has already commenced.
8. Oxyntic gland, upper end of stomach 1 hour after food. Secretion slightly more advanced.
9. Oxyntic gland, upper end of stomach,  $1\ 1/2$  hours after food. The nuclei are beginning to wrinkle.
10. Oxyntic gland near œsophagus,  $2\ 1/2$  hours after food, showing the large size of the zymogen granules in this region.
11. Oxyntic gland, upper end of stomach 3 hours after food, showing considerable exhaustion.
12. Oxyntic gland upper end of stomach 4 hours after food, chromatin of nucleus almost disappeared.

### PLATE II.

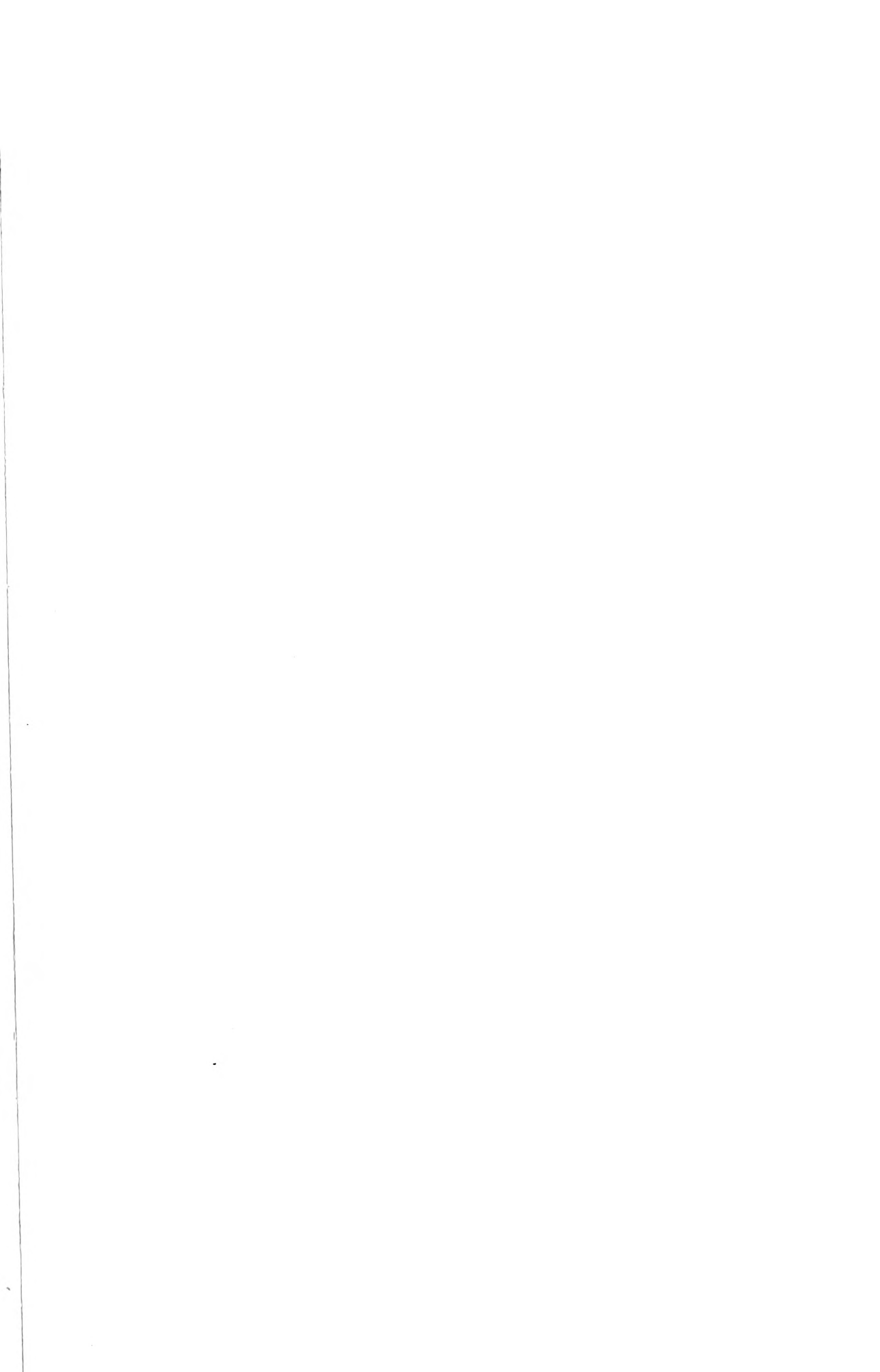
13. A similar section from the lower end of the stomach showing great exhaustion.

14. Oxyntic gland; lower end of stomach, 5 hours after food. Showing slight repair.
15. Oxyntic gland, lower end of stomach, 5 hours after food, both oxyntic and duct cells very exhausted.
16. Oxyntic gland, lower end of stomach, 6 hours after food. Repair has begun the nuclei, are getting cloudy.
17. Oxyntic gland, lower end of stomach, 8 hours after food. Repair well advanced.
18. A similar section showing an oxyntic cell in early mitosis.
19. Oxyntic gland, lower end of stomach, 9 hours after food. The cells have almost reached the resting condition. An oxyntic cell is seen in a further stage of mitosis.
20. Oxyntic gland, lower end of stomach, 13 hours after food, showing the large mucin forming neck cells. Secretion has begun for the second time.
21. Oxyntic gland, lower end of stomach, 14 hours after food. Secretion still further advanced. Neck cells well seen.
22. Oxyntic gland, lower end of stomach, 15 hours after food, cells becoming exhausted and nucleoli being extruded.
23. Oxyntic gland, lower end of stomach, 17 hours after food. Repair has begun for the second time; a mitotic figure is visible.
24. An oxyntic cell of the stomach in process of mitotic division.

### PLATE III.

The preparations were stained in methyl blue and eosine and the figures drawn to scale as seen with LEITZ  $1/12$  oil immersion objective and No 3 eyepiece

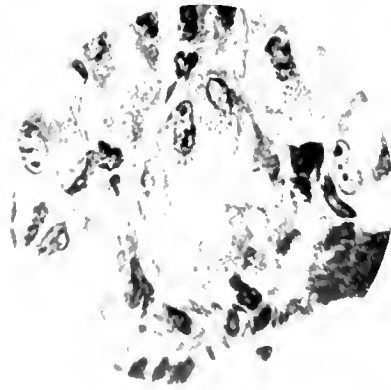
1. Nuclei of oxyntic cells from near the pyloric end, 10 days after food
2. Oxyntic cells of the cardiac end, 20 hours after food
3. Nuclei of oxyntic cells from near the pyloric end, 44 hours after food.
4. Nuclei of oxyntic cells from near the pyloric end, 68 hours after food.
5. Nuclei of oxyntic cells from near the pyloric end, 114 hours after food.
6. Nuclei of oxyntic cells from the cardiac end,  $1/2$  hour after food.
7. Nuclei of oxyntic cells from the cardiac end, 1 hour after food.
8. Nuclei of oxyntic cells from near the pyloric end, 3 hours after food.
9. Nuclei of oxyntic cells from the cardiac end, 4 hours after food.
10. Nuclei of oxyntic cells from the cardiac end, 5 hours after food.
11. Nuclei of oxyntic cells from near the pyloric end, 6 hours after food.
12. Nuclei of oxyntic cells from the cardiac end, 8 hours after food.
13. Nuclei of oxyntic cells from near the pyloric end, 9 hours after food.
14. Nuclei of oxyntic cells from the cardiac end, 15 hours after food.
15. Nuclei of oxyntic cells from near the pyloric end, 17 hours after food.



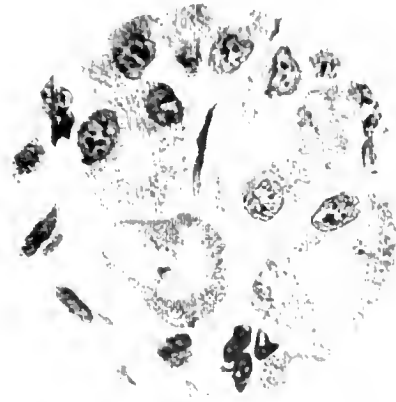




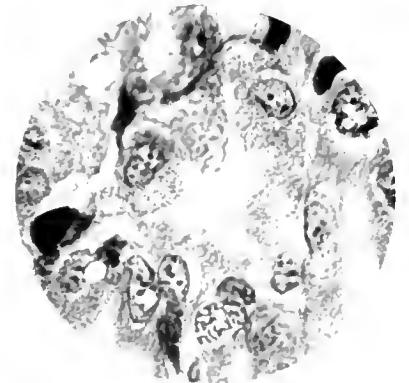
1



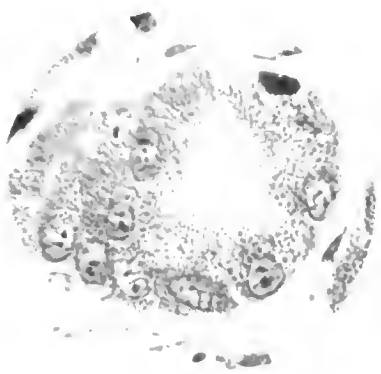
2



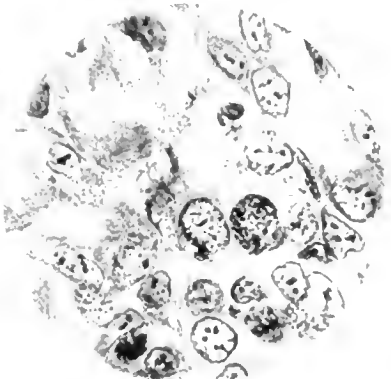
3



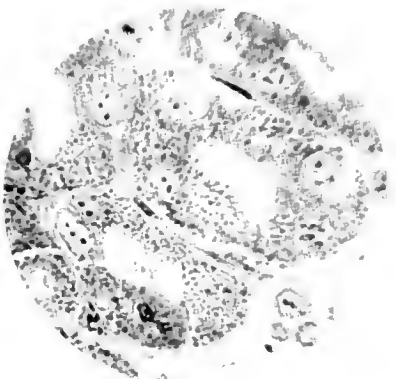
4



5



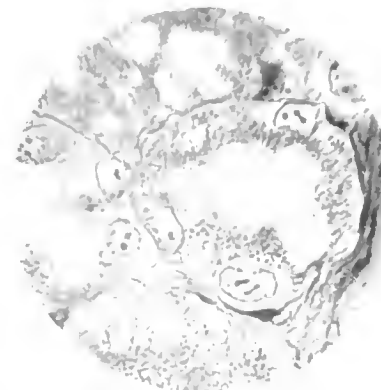
6



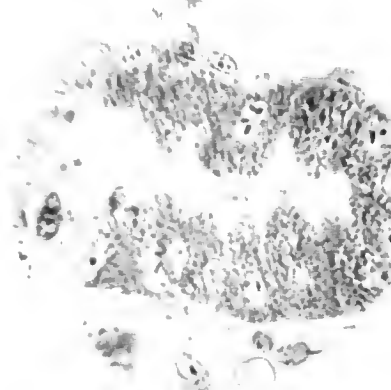
7



8



9



10



11



12







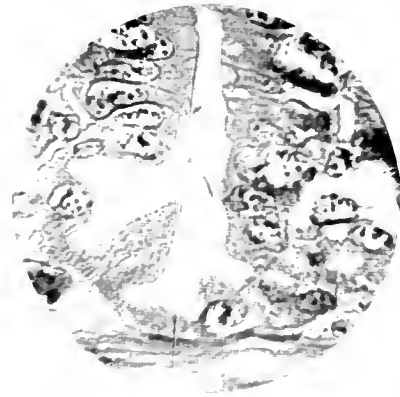




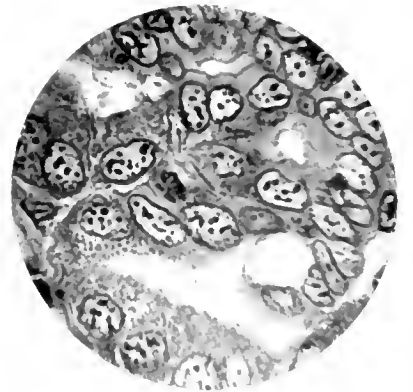
11



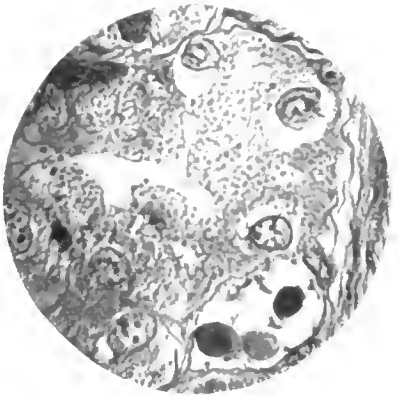
14



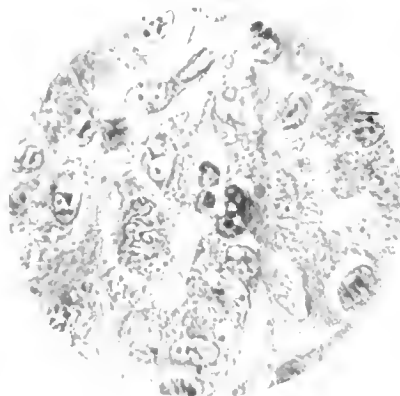
15



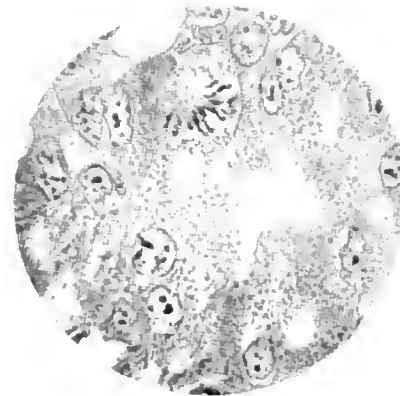
16



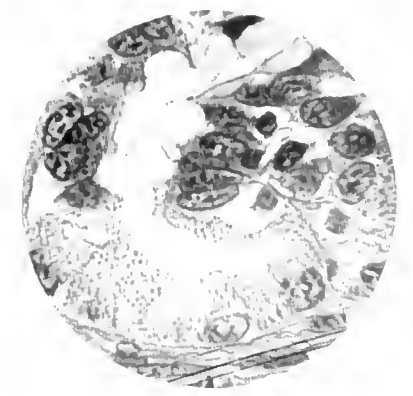
17



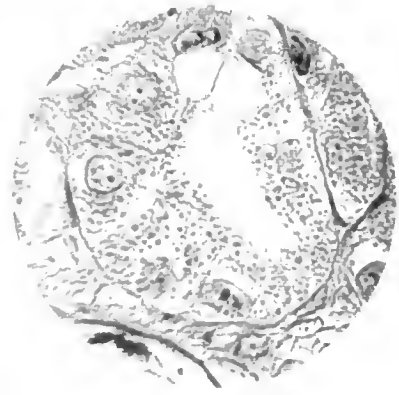
18



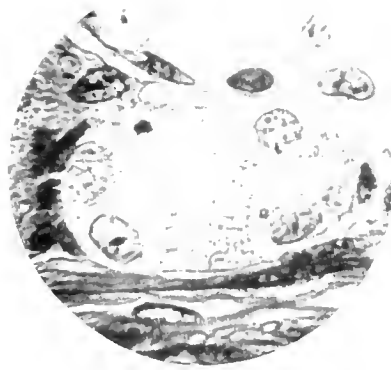
19



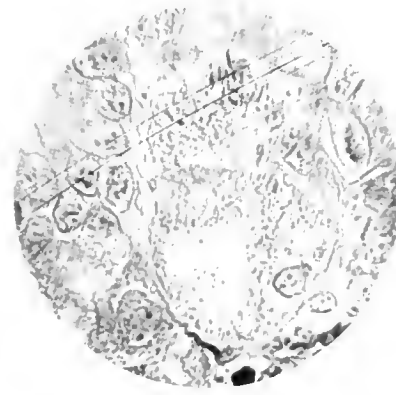
20



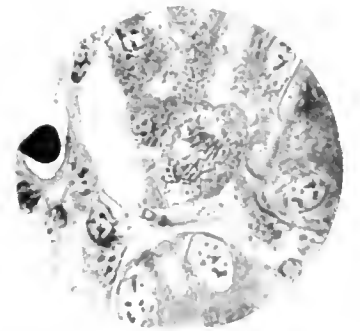
21



22



23

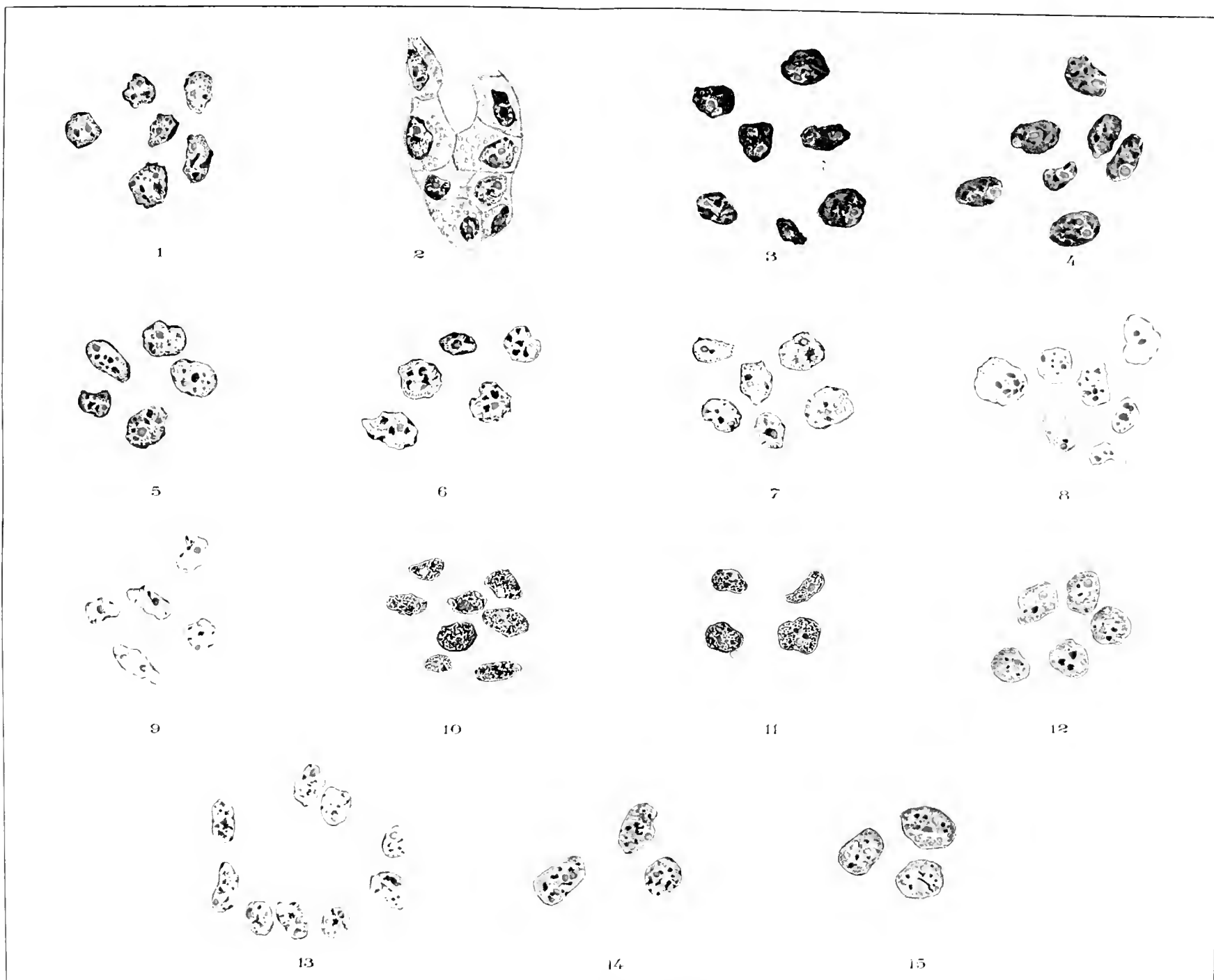


24











## TABLE DES MATIÈRES DU TOME XVI

I. Noyau d'origine du nerf oculéo-moteur commun du lapin, par J. VAN BIERVLIET . . . . .	5
II. L'état moniliforme des neurones chez les invertébrés, avec quelques remarques sur les vertébrés, par le Dr J. HAVET . . . . .	35
III. Les « Sphères attractives » et le Nebenkern des pulmonés, par Arthur BOLLES LEE . . . . .	47
IV. Étude comparée des glandes pygidiennes chez les Carabides et les Dytiscides, avec quelques remarques sur le classement des Carabides, par Fr. DIERCKX . . . . .	61
V. Système digestif et système génital de la Neritina fluviatilis, par le Dr J. LENSSEN . . . . .	177
VI. Les cinèses pollmiques chez les Liliacées, par V. GRÉGOIRE . . . . .	233
VII. La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens, par J. B. CARNOY et H. LEBRUN . . . . .	299
VIII. Changes that occur in some Cells of the Newts stomach during digestion. A cell study, by E. WACE CARLIER . . . . .	403

---













MBE WHOLE LIBRARY



WH 19TD F

