

Les phénomènes de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse

DU

CYCLOPS STRENUUS

PAR

le D^r Paul LERAT

INSTITUT CARNOY, LOUVAIN. — LABORATOIRE DU PROF. GRÉGOIRE.

(Extrait de la Revue « La Cellule », t. XXII, 1^{er} fascicule.)

(Mémoire déposé le 27 mars 1905.)

Les phénomènes de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse

DU

CYCLOPS STRENUUS

Les études de RÜCKERT (93 et 94) sur le *Cyclops strenuus* sont considérées par la plupart des auteurs comme ayant établi définitivement pour cet objet le schéma de la réduction que KORSCHOLT (02) a appelé le schéma *postréductionnel*. Il y a quelques années, on décrit des cas de plus en plus nombreux d'ovogénèse, de spermatogénèse et de sporogénèse végétale, dans lesquels les chromosomes-filles de la première cinèse subissent, durant l'anaphase I, une division longitudinale préparant les chromosomes-filles de la seconde cinèse. Le schéma postréductionnel était donc ainsi exclu de ces cas. C'est alors que M. le Prof. GRÉGOIRE nous engagea à reprendre l'étude des cinèses de maturation dans le *Cyclops*. Nos recherches s'étendent à l'ovogénèse et à la spermatogénèse et ne s'attachent qu'à un seul point : la maturation dans ses rapports avec la réduction numérique. Nous aurons toutefois l'occasion de faire des observations intéressantes sur le nucléole.

Nous offrons à M. le Prof. GRÉGOIRE, qui a été notre maître et notre conseiller pendant plusieurs années de recherches, l'hommage de nos sincères remerciements.

HISTORIQUE.

Il est inutile de rappeler les travaux de HAECKER, sur les *Cyclops*, antérieurs à 1893-94; l'auteur a lui-même, à la suite des travaux de RÜCKERT, abandonné ses anciennes opinions.

En 1893-94, RÜCKERT décrit la maturation dans le *Cyclops strenuus*, le *Diaptomus gracilis* et l'*Heterocope robusta*. C'est le *Cyclops* qu'il étudie le plus complètement. Après avoir exposé très clairement les vicissitudes d'opinions de HAECKER et les liens qui rattachent ses travaux, ceux de VOM RATH et d'ISHIKAWA aux idées de WEISMANN, il reprend l'observation des cinèses de maturation chez le *Cyclops strenuus*.

Sans insister avec précision sur l'origine des bâtonnets avant la période d'accroissement, il décrit ainsi leurs modifications avant et pendant les cinèses de maturation.

Les chromosomes sont formés de deux filaments enroulés. Ils s'épaississent, se déroulent et se raccourcissent. Leur nombre est la moitié du nombre normal, les cinèses somatiques ayant 22 bâtonnets. Chacun de ces bâtonnets doubles, dont les moitiés sont nées de la division longitudinale d'un bâtonnet unique à l'origine, se segmente à nouveau, mais transversalement, et vient, sous forme de *tétrade*, se ranger à l'équateur. La première cinèse, celle qui sépare le premier globule polaire, entraîne les dyades; la seconde divise chaque dyade en ses unités.

Il intervient donc successivement une division longitudinale équatoriale pour le premier globule polaire et une division transversale réductionnelle pour le second globule. La réduction numérique de la prophase I n'est qu'apparente, et c'est la seconde cinèse qui, en dissociant les dyades en leurs éléments, effectue la réduction.

En 1895 et 1896, HAECKER adopte, pour le *Cyclops strenuus*, la description de RÜCKERT, mais il propose pour le *Cyclops brevicornis* une interprétation toute différente. Il observe là jusqu'à l'équateur la même série de transformations que RÜCKERT et voit ensuite remonter au pôle 12 bâtonnets-filles en forme de **V**. Ceux-ci s'accolent deux par deux et forment des croix tétravalentes; la cinèse d'où naît le second globule polaire les divisera dans un plan perpendiculaire au plan d'accolement des **V**. Il y aurait donc ici double réduction: des 24 bâtonnets somatiques, 12 demeurent dans la cellule sexuelle et ces 12 en deviennent 6 par accolement.

Dans un dernier mémoire, paru en 1902, HAECKER développe son hypothèse de 1896 sur le *Cyclops brevicornis*. A l'équateur, il voit les 12 chromosomes rangés en deux plans superposés de 6 bâtonnets doubles. Chacun, dit-il, a la valeur de tout un groupe quaterne. Ces deux plans sont distants l'un de l'autre et dans l'intervalle existe une paroi séparatrice, une « Scheidewand » ; elle est formée d'un double contour qui enserre un protoplasme différencié, colorable, et se renfle devant les endroits où les chromosomes sont coudés en Λ à angle obtus. D'ailleurs, il n'hésite pas à considérer cette « Scheidewand » comme le résultat d'un mauvais traitement par les réactifs.

Le retour polaire est rapide. Il sépare les moitiés longitudinales de toutes les tétrades et ces moitiés remontent de chaque côté sur deux plans ; elles s'accolent alors de la façon que nous venons de dire. Comme depuis l'œuf, les chromosomes paternels et maternels sont restés individualisés à travers toutes les divisions successives ; comme d'autre part, suivant HAECKER, l'un des plans de l'équateur est paternel et l'autre maternel, ce n'est qu'à la couronne polaire que se mêlent les bâtonnets paternels et maternels et qu'ils fusionnent les qualités ancestrales de plusieurs générations. C'est donc ici qu'a lieu la véritable fécondation en même temps que la vraie réduction dans le nombre des bâtonnets. Pour cela, ceux-ci s'accolent par leur milieu et prennent la forme d' \times , qui se couperont bientôt à l'entrecroisement de leurs branches, dans le plan perpendiculaire à celui de leur accollement.

LE MATÉRIEL ET LA MÉTHODE.

Le *Cyclops strenuus* est le seul objet sur lequel porte cette étude.

Il convient de le décrire pour éviter ainsi toute contestation ; LAMEERE le caractérise comme suit :

Les antennules, formées de dix-sept articles, ne s'étendent que jusqu'au troisième anneau céphalo-thoracique ; leurs trois derniers articles allongés, plus longs que les précédents, sont sans carène ; le pénultième est moins long que le dernier ; leurs articles intermédiaires n'ont pas de couronne de denticules. Les soies qui terminent les appendices de l'extrémité abdominale ne sont guère plus longues que ces appendices ; le corps est robuste, d'une coloration blanchâtre. Longueur : mâle, 2 mm., femelle, 2 mm. 5.

Pour recueillir les *Cyclops*, on puise à même l'eau des mares, de préfé-

rence parmi les plantes du bord. Puis on jette toute cette pêche dans un entonnoir couvert d'un papier filtre, et tandis que l'eau s'écoule goutte à goutte, on retire les plantes et les animaux qu'on peut saisir, larves d'insectes, coléoptères, etc. L'eau baissant de plus en plus, les *Cyclops* se trouvent bientôt accumulés dans le fond de l'entonnoir. On les tue rapidement en les noyant dans la liqueur de GILSON, où ils demeurent environ dix minutes. La couleur saumon qu'ils avaient prise dans le sublimé s'atténue lentement et passe au rose pâle. Quand ils sont tombés au fond du vase où l'on a crevé le papier filtre, on les lave à l'eau pendant une demi-heure.

Il faut alors s'assurer de leur espèce. On les examine au microscope, où l'œil s'accoutume vite à distinguer le *Cyclops strenuus* sans attendre la vérification minutieuse des caractères anatomiques.

L'enrobage se fait à la paraffine dans de petits tubes à essai, où l'on peut facilement changer les liquides sans perdre les animaux; quand la manipulation est terminée, on brise le tube pour obtenir le cône de paraffine solide. Il est important au cours de cet enrobage de faire séjourner les *Cyclops* pendant dix minutes dans l'alcool au tiers et pendant six heures environ dans l'alcool à 50°. Tout l'enrobage doit se faire très lentement.

Le débit des pièces en lames minces offre les difficultés qu'on rencontre chez les animaux chitineux. Sous le rasoir, la carapace du *Cyclops* se délabre et s'effrite, mais les organes internes, surtout l'appareil génital restent intacts, si bien qu'on peut en obtenir des coupes fines, jusque 3 μ d'épaisseur.

Pour colorer les coupes, le mieux est d'employer l'hématoxyline au fer de HEIDENHAIN; la coloration est nette et indélébile. Les autres méthodes usuelles, même celle au *Carmin borax*, que RÜCKERT recommande, m'ont semblé de loin inférieures.

Enfin, les préparations ont été examinées à la double immersion à l'huile de cèdre, avec l'objectif apochromatique 1,30 de ZEISS et l'oculaire 12 et scrupuleusement dessinées à la chambre claire.

6000 *Cyclops* environ ont été employés pour ce travail.

Si nous avons tenu à expliquer par le menu tous ces détails de la méthode, c'est afin d'éviter des contestations nombreuses. On sait d'ailleurs, depuis les expériences de FISCHER (99), toute l'importance des manipulations lorsqu'on veut apprécier l'exactitude des résultats.

OVOGÉNÈSE.

L'ovaire du *Cyclops strenuus*, FIG. 1, est oblong; l'une de ses extrémités est très allongée; dans le cul de sac qu'elle forme se trouvent les plus jeunes éléments de la lignée sexuelle. L'autre pôle de l'ovaire, qui se continue avec l'oviducte sans démarcation précise, renferme des ovocytes déjà bien développés. Les cinèses de maturation se passent dans l'oviducte. Enfin, les ovisacs ne contiennent que des embryons aux premiers stades de leur développement.

I. Sériation générale.

Nous établirons d'abord la succession des différents stades qui constituent toute l'ovogénèse pour reprendre ensuite l'analyse de chacun d'eux.

La FIG. 1 représente une coupe totale de l'ovaire; on y peut suivre tous les stades de l'évolution sexuelle jusqu'à la fin de l'accroissement des ovocytes ovariens.

1. On trouve d'abord, quand le rasoir a rencontré l'endroit propice, une grande cellule, FIG. 1, A, quatre ou cinq fois plus grande que ses voisines, très distincte, occupant la partie la plus reculée de la glande. Nous l'appellerons *cellule apicale*. HAECKER ne l'a pas décrite dans le *Cyclops* et le *Diaptomus*, non plus que WOLTERECK dans le *Cypris*.

2. La cellule apicale est entourée d'une foule de petites cellules, FIG. 1, B, dont l'élément chromatique est assez abondant; on ne leur voit pas de limites bien nettes; ce sont plutôt des noyaux plongés dans une masse commune de protoplasme. De ces noyaux, quelques-uns sont en division cinétique. Il est bien clair que ces petites cellules sont des *ovogonies* de différentes générations et que cette seconde zone représente la *zone de multiplication*.

La zone des ovogonies n'est pas étendue. Sa limite vis-à-vis de la zone suivante est marquée par une ou deux rangées de cellules en repos parfait. Nous allons voir que ce stade de repos fait la transition entre les dernières divisions ovogoniales et les ovocytes.

3. Dans la large zone qui suit, le noyau entre alors en *synapsis*, *C*. On y voit l'élément chromatique ramassé dans une région de la cavité nucléaire. Il faut distinguer deux sortes de noyaux en *synapsis*. Dans les uns, les filaments composant le grumeau synaptique sont minces. Au contraire, dans d'autres, les filaments synaptiques sont épais.

Sans admettre que la contraction synaptique soit entièrement naturelle, nous croyons cependant que, si elle est due à l'intervention des réactifs, ce ne peut être qu'en partie. Voici nos raisons :

1° Il est manifeste que l'orientation du *synapsis* est indifférente : dans certaines cellules, le grumeau est attaché à droite, dans d'autres à gauche, en avant ou en arrière par rapport à l'axe de l'ovaire. On ne peut donc pas trouver là une direction identique de tous les grumeaux, comme elle ne manquerait pas de se produire s'il s'agissait uniquement d'une altération due aux réactifs.

2° Le *synapsis* se rencontre, pour un objet donné, dans une étendue assez considérable, mais nettement limitée, de la glande génitale; il n'existe ni avant, ni après, pas même exceptionnellement. Il serait extraordinaire qu'une influence des réactifs fut limitée précisément à ce stade.

D'autre part, on a trouvé le *synapsis* dans un grand nombre d'objets.

4. Vient ensuite une zone fort restreinte, *D*, dans laquelle le filament épais, se détendant au milieu de la cavité nucléaire, mais demeurant encore nettement chromatophile, subit un dédoublement longitudinal.

C'est, pensons-nous, ce stade de filament épais, longitudinalement divisé, que HAECKER (92) a pris pour une figure de *diaster* de la dernière cinèse ovogoniale. D'après l'auteur, les anses chromatiques de la dernière anaphase ovogoniale ne rentreraient pas au repos, mais persisteraient telles quelles jusqu'à la première cinèse maturative. Elles subiraient dès la télophase ovogoniale une division en long préparant les chromosomes-filles de la première figure. RÜCKERT (92) interprète comme HAECKER la succession des phénomènes dans le *Pristiurus*.

Dans tous les autres objets, au contraire, on trouve un repos après la dernière cinèse goniale; qu'il nous suffise de citer WOLTERECK dans le *Cypris* (1898), WINIWARTER dans le lapin et l'homme (1900), GIARDINA dans les insectes (1902), JANSSENS dans le triton (1904), MARÉCHAL dans le *Pristiurus* et le *Scyllium* (1904).

La question de savoir si cette figure correspond au dernier *diaster* ovo-

gonial ou si elle fait suite à un repos est d'une grande importance. Si c'est un diaster, la division longitudinale qu'on y trouve est vraie, nécessairement. Si, au contraire, cette division en long fait suite à un repos et à un synapsis, il se pourrait, ainsi que nous le verrons plus loin, que le clivage ne fût qu'apparent ou plutôt qu'il n'eût pas la valeur d'une division longitudinale authentique.

Quoi qu'il en soit, il est *absolument certain* chez le *Cyclops* que la dernière cinèse ovogoniale est suivie d'un repos et que les filaments dédoublés en long ne représentent pas un diaster ovogonial. Les considérations suivantes et l'examen des figures le démontreront :

1° Ce stade à filaments dédoublés ne se rattache aucunement à des figures de division somatique. Au contraire, il est séparé de la zone de ces divisions par une longue plage de cellules en synapsis.

2° On ne trouve jamais à ce moment deux noyaux voisins se correspondant symétriquement l'un à l'autre, ainsi que cela devrait être si ces figures étaient anaphasiques.

3° Ajoutons enfin que cette interprétation est confirmée par la comparaison avec tant d'autres objets animaux ou végétaux, où des faits identiques furent observés.

5. La zone de dédoublement longitudinal du filament épais est suivie d'une zone très vaste d'*accroissement ovocytaire*. On y peut distinguer deux régions : dans l'une, FIG. 1, E, PL. I et II, le noyau perd sa colorabilité et le protoplasme s'accroît considérablement, sans former toutefois d'enclaves figurées. Cette période est si longue qu'elle occupe à elle seule tout le reste de l'ovaire, c'est-à-dire plus des trois quarts de la glande.

Dans l'autre région, qui débute dans l'oviducte, — et qui n'est donc pas représentée dans notre coupe totale, — commence l'accroissement métaplasmique, FIG. 7 à 11. Il est caractérisé par la production d'enclaves vitellines, la formation d'un réseau nucléaire, la recoloration des chromosomes, certaines transformations de ceux-ci aboutissant bientôt à leur condensation définitive, enfin par le développement énorme du nucléole.

6. Vient enfin la zone des *cinèses de maturation*.

Cet aperçu synthétique nous permettra de considérer séparément chacun des stades que nous avons mentionnés. Ainsi nous étudierons :

1. La cellule apicale ;
2. Les ovogonies ;
3. Le synapsis :
 - a) à filaments minces ;
 - b) à filaments épais (ou spirème) ;
4. Le dédoublement longitudinal ;
5. L'accroissement ;
6. Les cinèses de maturation.

II. Étude détaillée.

1. Cellule apicale.

Nous avons déjà dit que ni HAECKER ni WOLTERECK n'ont observé, dans leurs objets, la cellule apicale. D'après eux, l'ovaire commence d'emblée par un certain nombre de petites cellules, le » Keimpolster «.

Au contraire, nous avons trouvé à la première assise des cellules génitales de l'ovaire une grande cellule, FIG. 1, A, riche en chromatine, que son volume et ses caractères empêchent d'assimiler aux cellules voisines. En effet, bien qu'elle ne soit pas séparée de ces dernières par une membrane distincte, elle offre un noyau quatre ou cinq fois plus grand que les noyaux qui l'entourent. Cette cellule possède un nucléole volumineux, un protoplasme différencié, sans enclaves, et un réseau nucléaire à larges travées, où l'on reconnaît, semble-t-il, des cordons chromosomiques.

Quels sont le rôle et la signification de cette cellule apicale? HAECKER (97) décrit, dans l'embryon du *Diaptomus denticornis*, deux cellules qu'avec une persévérance et un bonheur étonnants il poursuit, au milieu des premiers cloisonnements embryonnaires, dans la cœloblastula et la gastrula. Il les nomme Urogenitalzellen. Toutefois, l'auteur n'a pas suivi ces cellules jusque dans la glande définitive. Il considère néanmoins comme certain que les petites cellules qui constituent le » Keimpolster « doivent provenir de la division des Urogenitalzellen. Nous avons aussi, dans l'embryon du *C. strenuus*, observé souvent deux cellules semblables à celles que décrit HAECKER. Ces cellules ont-elles un rapport avec la cellule apicale? Nous ne pouvons le dire. D'autre part, la cellule apicale fournit-elle en se divisant les cellules ovogoniales? Il est impossible de l'affirmer ou de le nier. D'une part,

la différence très grande entre les dimensions de la cellule apicale et celles des ovogonies semble incompatible avec l'hypothèse de la formation de celles-ci aux dépens de la première. Mais d'autre part, WOLTERECK admet, pour le *Cypris*, que la multiplication des ovogonies se fait par une pullulation périodique, alternant avec des périodes de repos. La même interprétation paraît s'appliquer au *Cyclops*, où l'on n'observe que rarement des divisions ovogoniales. Cela étant, on pourrait admettre aussi que la cellule apicale traverse des périodes alternatives de division active et de repos.

Il faut encore noter un détail fort important. HAECKER affirme que, déjà dans les cellules génitales primordiales, le nombre des chromosomes est réduit à $n/2$ (16 chez le *Diaptomus*, 12 chez le *Cyclops*). Dans les Urogenitalzellen et la cellule apicale, nous avons au contraire toujours compté plus de 11 bâtonnets, sans pouvoir cependant fixer leur nombre précis.

2. Zone de multiplication. — Ovogonies.

Les ovogonies, FIG. 1, B, — issues peut-être de la cellule apicale, — sont riches en substance chromatique. Le noir d'HEIDENHAIN les colore intensément; les mailles du réseau sont inextricables et resserrées dans un noyau d'un fort petit volume.

Il faut signaler l'existence constante d'un nucléole, masse noire perdue dans le noyau. L'endroit que cette masse occupe semble indifférent; presque toujours, elle a des connexions si nombreuses avec les filaments chromatiques que, n'étant son volume, sa forme nettement sphérique, on la prendrait volontiers pour un renflement du peloton.

Dans certaines cellules, le nucléole paraît unique. Dans beaucoup d'autres, il est double, et les deux masses nucléolaires situées généralement l'une auprès de l'autre ont des dimensions égales. HAECKER (02) a récemment insisté sur la présence de deux nucléoles dans tout le » Keimbahn « du *Cyclops brevicornis*.

Nous avons rencontré parfois différents stades de la division des ovogonies. Le nombre des cellules en division est restreint. La cinèse est rapide. Chose importante à constater, *le nombre des chromosomes n'est pas réduit*.

La couronne équatoriale se présente comme une barre noire au milieu d'un fuseau grêle, où l'on distingue quelques filaments. Il existe aux pôles de ce fuseau deux petits corpuscules, qui sont sans doute des centrosomes.

La zone des ovogonies, nous l'avons vu plus haut, se termine par une ou deux rangées de cellules au repos. La disposition du noyau n'y est pas différente de ce qu'elle est dans les ovogonies des générations précédentes. On dirait, à première vue, que le réseau chromatique est formé d'un ensemble de plaquettes chromatiques réunies par des *tractus achromatiques*. Mais, à y regarder de plus près, on se rend compte que ces apparentes plaquettes ne sont que des parties renflées d'une trame générale.

3. Zone des synapsis.

Dans notre description des stades qui vont suivre, nous négligeons le nucléole. Nous en indiquerons l'évolution dans un chapitre spécial.

Il est difficile de saisir le passage de la disposition en réseau que nous venons de mentionner à celle qui lui fait rapidement suite, nous voulons dire *le synapsis à filaments minces*, FIG. 1, C, et FIG. 2, a, b, c, d.

Toutefois on voit, entre la zone des noyaux quiescents et celle du synapsis, quelques cellules dans lesquelles le noyau semble rempli de filaments minces encore imparfaitement dégagés du réseau, et correspondant aux noyaux appelés par WINIWARTER (OO) du nom de leptotènes. Mais nous devons reconnaître que, dans le *Cyclops*, ce stade est difficile à élucider.

La contraction des filaments minces débute donc d'ordinaire brusquement. Il en résulte un magma assez compact, à peu près sphérique et dont les bords présentent souvent de nombreuses bosselures. Souvent, ce magma apparaît tellement dense qu'on n'y peut découvrir aucune structure. Mais dans les cas favorables, lorsque la décoloration est suffisante, on peut facilement se rendre compte que *ce grumeau est formé d'un ensemble de filaments*. Le reste du noyau est vide de tout élément différencié, FIG. 1, C, et FIG. 2, a, b, c, d.

L'orientation du grumeau par rapport à l'axe de l'ovaire est tout à fait indifférente. Il est refoulé contre la membrane et paraît adhérer à celle-ci sur une certaine étendue.

De plus, nous n'avons jamais pu constater dans le protoplasme, excessivement restreint à ce moment, une formation quelconque qu'on puisse rapprocher d'une sphère ou d'un cytocentre; et par conséquent nous ne pouvons confirmer les observations des auteurs qui ont admis que la contraction se produit toujours du côté où est située la sphère.

Le magma synaptique est souvent assez compact. Mais il est très fréquent de trouver des noyaux où quelques filaments émergent de la masse. Ils se présentent généralement d'un même côté du grumeau et allongent leurs anses dans l'espace vide de la cavité nucléaire. Ces anses sont toujours formées d'un filament grêle, unique, parfois un peu noueux.

Deux faits très importants sont à signaler dès maintenant : c'est d'abord que la transition entre le synapsis à filaments minces et le synapsis à filaments épais dont il va s'agir tout à l'heure, FIG. 3, est extrêmement brusque. Parfois, on rencontre dans un même noyau, sortant du magma unique, des filaments minces et des filaments épais ; mais il n'y a nulle part d'intermédiaire : on ne trouve jamais de stade d'épaississement reliant graduellement le filament mince au filament épais, FIG. 2 et 3.

C'est ensuite la présence à ce stade d'appariements (Paarungen) plus ou moins nombreux entre les filaments minces. Dans certains noyaux, on voit un filament d'abord épais se continuer en deux filaments grêles distincts qui divergent, puis se réunissent ou rentrent séparément dans la masse chromatique, FIG. 2, *c* et *d*, FIG. 1 (le premier synapsis à gauche, en bas).

De ce synapsis à filaments minces, on passe au *synapsis à filaments épais*.

Il sort du grumeau des filaments gros, doubles en épaisseur de ceux qui sont entrés en contraction, FIG. 3 et FIG. 1, çà et là. A mesure qu'ils émergent du grumeau, ils s'ordonnent naturellement en anses, parfois très régulières, dont l'orientation dépend de la manière dont la coupe s'est présentée au rasoir. Souvent, ces anses dirigent leur convexité vers la cavité nucléaire. Le filament en est lisse ou un peu bosselé ; on n'y trouve jamais de disques ni de plaques chromatiques insérées en une série linéaire sur un ruban achromatique.

Dans les cas favorables, on compte assez facilement le nombre des anses, et on voit qu'elles existent, dès ce moment, en nombre réduit.

Ces anses aboutissent toutes au magma ; il est donc impossible de savoir si elles sont réunies ou non en un peloton continu.

Le dégagement des filaments spirématisés ne se fait cependant pas entièrement dès maintenant. Durant toute la période d'accroissement ovarique, il persiste une sorte de magma chromatique situé dans la région synaptique primitive et dans lequel viennent se terminer les anses chromatiques libres dans le reste de leur longueur. Ces anses ne vont se dégager qu'au moment où les œufs seront arrivés dans l'oviducte. Nous reviendrons

sur ce magma chromatique, qui présente une certaine importance au point de vue du nucléole.

4. Dédoublement longitudinal.

Ce dédoublement apparaît bientôt çà et là dans les anses épaisses et coïncide avec une certaine détente de toute la masse chromatique, FIG. 1, *D*, et FIG. 4, *a*, *b*, *c*. Il n'a pas grande régularité et ne se présente jamais comme le clivage de disques chromatiques; souvent les moitiés sont tordues ou entrelacées plutôt que juxtaposées. On voit ainsi d'une masse chromatique marginale, quelquefois fragmentée en deux, s'échapper de nombreux filaments divergents, souvent fendus en long; après avoir couru jusqu'au pôle opposé du noyau, ils rentrent bientôt dans la masse originale. D'autres fois, la masse sidérophile est centrale et des prolongements doubles en partent en rayonnant vers la membrane. On dirait une araignée dans sa toile.

Nous parlerons plus tard du nucléole.

Avant de poursuivre l'évolution des ovocytes, il convient de chercher le sens des phénomènes qui se sont succédé dans le champ du microscope.

Quelles relations unissent les filaments minces de l'ovocyte avant le synapsis et les tronçons spirématiques qui naissent de ce dernier? C'est là toute la question.

De ce qui précède, il résulte que la série des intermédiaires est la suivante :

Filaments minces et longs. — Synapsis à filaments minces. — Synapsis offrant à la fois des anses à filaments minces et des anses à filaments épais, et montrant en même temps des filaments appariés. — Déroutement du synapsis en anses épaisses. — Dédoublement en long de ces anses.

Le mérite d'avoir établi le premier la sériation des aspects que nous venons de décrire revient à VON WINIWARDER (OO), qui l'a étudiée chez le lapin et chez l'homme : filaments minces (noyau leptotène), synapsis mince à dualités (noyau synaptène), filament épais (noyau pachytène), dédoublement longitudinal (noyau diplotène).

Cet auteur considère comme l'interprétation la plus probable, sinon certaine, l'hypothèse qui suit : les filaments minces s'accolent deux à deux, donnant naissance ainsi à un filament épais qui se dédouble ensuite en ses deux éléments constituants.

L'hypothèse d'un accolement préspirématique a été reprise par GRÉGOIRE (04) et BERGHS (04) chez diverses plantes, par SCHREINER (04) chez les poissons, MARÉCHAL (04) chez les sélaciens, ROSENBERG (04) chez les végétaux, TRETJAKOFF (04) chez l'*Ascaris*.

Nous trouvons dans notre objet certaines données qui, sans suffire par elles-mêmes à établir l'hypothèse de l'accolement, sont de nature cependant à confirmer les données favorables à cette interprétation qu'on a découvertes dans d'autres objets et à faire admettre que l'hypothèse de l'accolement est la plus vraisemblable pour le *Cyclops*. Voici ces données :

1) Dualité des filaments minces : dans certains synapsis à filaments minces, on constate dans une anse écartée du grumeau que celle-ci est double en son milieu, unique et épaisse à ses extrémités, FIG. 2, *c*, *d*. Ces aspects, il importe de le noter, s'observent à un stade qui précède *certainement* le stade à spirème épais, FIG. 3. On ne peut donc pas les confondre avec les aspects de dédoublement longitudinal qui font suite à ce dernier stade, FIG. 4, et ils ne peuvent avoir d'autre signification que celle d'un véritable accolement de filaments minces deux à deux. C'est l'argumentation de WINIWARTER pour les animaux et de GRÉGOIRE et BERGHS pour les végétaux, fondée sur la présence d'un stade à spirème épais indivis entre deux stades à dualités.

2) L'existence simultanée dans un même noyau d'anses minces et d'anses épaisses ajoute à ces faits une probabilité de plus.

3) Passage brusque du filament mince au filament épais : il n'existe nulle part d'apparence d'épaississement graduel du spirème, ni de filament à volume intermédiaire entre le mince (leptotène) et l'épais (pachytène). Le filament épais a dès le début un volume double de celui du filament mince.

Ainsi que l'admet GRÉGOIRE (1904), il semble bien clair que les filaments qui s'accolent deux à deux représentent des chromosomes somatiques ; par conséquent, chaque nouveau chromosome, né du synapsis, est bivalent dans le sens de son épaisseur et que ce sont ces filaments minces qui reparaissent lors du dédoublement longitudinal.

Comme nous verrons d'autre part que ce sont ces moitiés longitudinales qui sont distribuées aux deux pôles de la première cinèse de maturation, la réduction durant le synapsis n'est donc qu'une *pseudo-réduction* et la vraie réduction se passe à la couronne équatoriale de la première division.

Ces conséquences, nous les rappellerons après l'étude de cette cinèse elle-même. Faisons seulement remarquer maintenant que, si, comme l'a admis HAECKER, le nombre de chromosomes était réduit dès avant le stade ovocyte, on ne pourrait pas appliquer au *Cyclops* l'hypothèse de l'accolement et l'interprétation de la réduction qui s'y rattache. Seulement, nous avons vu que dans le *Cyclops strenuus* la réduction numérique n'apparaît pas avant le stade ovocyte.

5. Zone d'accroissement

Chez le *Cyclops*, l'étude de cette zone est de toute première importance. Elle fournit une solution définitive au double problème qui se pose dans toute ovogénèse au sujet de cette période :

- 1) Les chromosomes persistent-ils comme tels?
- 2) Y a-t-il persistance de la division en long et les moitiés longitudinales vont-elles devenir les branches constitutives de chaque chromosome I définitif?

Les auteurs, on le sait, sont partagés. CARNOY et LEBRUN (97-02), en ce qui concerne le premier point, nient toute persistance des chromosomes. WOLTERECK (98) admet aussi que, dans le *Cypris*, l'élément chromatique disparaît durant le stade d'accroissement. WINIWARTER (00) dans les mammifères, GIARDINA (02) dans les insectes, décrivent la formation d'un réseau quiescent à l'aide des chromosomes divisés longitudinalement. Enfin, HARTMANN (02) et GUENTHER (03) admettent que les chromosomes se ramassent en un nucléole, d'où ils se dégageraient plus tard.

D'un autre côté, une foule d'auteurs admettent la persistance des chromosomes durant toute la période d'accroissement. Seulement, beaucoup reconnaissent qu'à un certain moment ils deviennent indistincts et plus ou moins invisibles.

Touchant le second point, il faut rappeler que plusieurs auteurs ne considèrent pas les deux moitiés de la division longitudinale comme destinées à devenir les branches constitutives des chromosomes de la première cinèse. Tels sont, entre autres, RÜCKERT (92) pour les sélaciens, SCHOCKAERT (02) pour les planaires.

HAECKER, dans le *Cyclops* et le *Diaptomus*, dessine durant tout le stade d'accroissement des chromosomes très nets, lisses et clairement formés de

deux moitiés longitudinales. Nous n'avons jamais observé de cas semblable, c'est ce qui nous autorise à croire que HAECKER a schématisé ses dessins.

L'intérêt primordial du *Cyclops* est précisément qu'il permet *d'une part* d'observer des transformations assez notables des chromosomes et de constater *d'autre part* que ceux-ci ne perdent pas leur autonomie et que leurs moitiés longitudinales deviennent en se condensant les deux branches de chaque bâtonnet définitif, c'est-à-dire, comme nous le verrons, les chromosomes-filles I. C'est ce que nous allons décrire.

Plus haut, nous avons dit qu'il faut diviser la zone d'accroissement en deux zones secondaires : la première, où le protoplasme est sans enclaves, s'étend jusqu'aux confins de l'ovaire ; la seconde, où le deutoplasme apparaît dans le protoplasme, commence à l'endroit où les œufs arrivent dans l'oviducte au voisinage du canal intestinal.

Première zone d'accroissement (jusqu'à la limite distale de l'ovaire).

Le phénomène le plus apparent de cette période d'accroissement, c'est l'augmentation de volume de l'ovocyte.

Le protoplasme cellulaire ne paraît pas se modifier. Il est toujours constitué d'un réseau très fin, vide d'enclaves et dans la masse duquel se trouvent les noyaux. Le plus souvent, il n'existe pas de membrane cellulaire visible. Dans quelques parties cependant, où les œufs sont le plus tassés les uns sur les autres, une mince ligne à double contour les délimite. Cela se rencontre surtout dans le voisinage du bord libre de l'ovaire ; les cellules y sont pressées et chacune d'elles s'enfonce dans la masse en forme de coin, ce qui donne à l'ensemble des ovocytes un aspect radié, FIG. 1.

Quant aux noyaux, ils sont toujours nettement circonscrits par une membrane. Ils augmentent rapidement de volume jusqu'à devenir au bout de la zone d'accroissement dix à quinze fois plus volumineux qu'après le synapsis.

Il se passe, pendant ce temps, des modifications dans la structure de ces noyaux.

Les anses chromatiques doubles se détendent de plus en plus et se granulisent ; elles subissent surtout une décoloration graduelle commençant souvent du côté convexe des anses, tandis que les parties qui sortent ou qui s'enfoncent dans le pâtre chromatique demeurent plus vivement colorées, FIG. 1, E, PL. I et II. Cette décoloration partielle des anses les rend un peu moins nettes et surtout elle rend indistinctes leurs dualités. Mais

quelque granuleux, quelque pâles que deviennent les filaments, on les suit toujours très facilement et de plus, chose importante, on ne voit jamais disparaître les dualités. Elles restent toujours apparentes dans les tronçons d'anses qui demeurent bien colorés. Ces tronçons offrent ceci de particulier qu'ils sont déjà plus lisses près du pâtre chromatique que dans leurs parties éloignées, comme si la différenciation était d'autant plus rapide que le filament double est plus près de ce pâtre.

Durant toute cette période qui nous occupe, il n'existe rien de différencié dans le noyau, sauf le pâtre chromatique et les anses chromatiques doubles. Il n'y a donc pas encore de réseau caryoplasmique.

Il arrive un peu plus tard que les anses du peloton se libèrent partiellement et prennent une certaine autonomie. Celle-ci, d'ailleurs, n'est jamais complète à ce stade. On peut ainsi trouver dans le noyau quelques tronçons isolés d'une longueur variable fendus longitudinalement ou du moins séparés en deux portions voisines. Ce sont déjà les bâtonnets, dont l'existence et les caractères s'affirmeront surtout dans la zone suivante.

Deuxième zone d'accroissement (dans l'oviducte).

Elle offre les particularités suivantes :

- 1) La formation des enclaves vitellines ;
- 2) L'apparition d'un réseau à l'intérieur du noyau ;
- 3) Des transformations assez considérables dans les chromosomes, aboutissant à leur achèvement.
- 4) Des modifications importantes du nucléole.

Nous ne nous arrêtons pas au premier de ces points ; le quatrième trouvera sa place quand nous traiterons du nucléole ; étudions ici les deux autres.

D'abord le réseau nucléaire.

En général, il semble se former d'une façon extrêmement rapide. Dans les coupes où nous voyons l'ovaire en continuité avec l'oviducte, le contraste entre les ovocytes ovariens et ceux de l'oviducte est extrême. Les premiers ne montrent, dans la cavité nucléaire, que les anses chromosomiques assez décolorées ; les seconds, au contraire, ont un noyau rempli d'un réseau assez abondant, dans lequel sont engagés les chromosomes ; ce réseau est lui-même assez vivement coloré, FIG. 9, 10, 11, et ses trabécules portent un grand nombre de granulations chromatiques. Au sein de ce réseau, on reconnaît toujours nettement les chromosomes, ainsi que nous allons le voir.

Quelle est l'origine de ce réseau et comment s'ébauche-t-il? Nous avons observé parfois certains noyaux de la zone d'accroissement métaplasmique, dans lesquels le réseau n'est pas encore formé. Alors, on constate l'une des deux dispositions des FIG. 6 et 7. Ou bien la plupart des chromosomes sont transformés en une sorte de bandes réticulées et granuleuses, réunies entre elles par quelques brides chromatiques; ou bien ils se conservent assez lisses dans une cavité où apparaissent quelques plages de réseau.

Faut-il considérer ces dispositions comme intermédiaires entre les noyaux dépourvus de réseau et ceux qui sont remplis d'un réseau abondant et admettre alors que celui-ci se formerait graduellement, peut-être aux dépens des chromosomes eux-mêmes? Nous ne pourrions répondre à cette question. Nous croyons cependant qu'en général le réseau se forme assez brusquement. Et nous mettrions volontiers cette apparition brusque en rapport avec le moment où se forme le réseau et avec l'aspect qu'il présente au moment de sa formation. C'est lorsque les ovocytes arrivent *au contact du canal intestinal* que le réseau apparaît au moment où l'œuf reçoit une nourriture abondante, et il se montre, ainsi que nous l'avons dit, sous une forme extrêmement granuleuse. Nous ne serions pas éloigné de penser que nous sommes là en présence d'un phénomène trophique, et que le réseau représente en quelque sorte un dépôt de substances nucléaires nouvelles se faisant rapidement dès que la nourriture afflue dans l'œuf.

Voyons maintenant les transformations des chromosomes. On pourrait dire qu'elles consistent en une certaine expansion de leur substance, suivie, bientôt après, d'une reconcentration de celle-ci, amenant les chromosomes à prendre leur forme définitive. Chacun d'eux est d'abord transformé en une sorte de petit réseau granuleux, plongeant dans le réseau extrachromosomique et rattaché à ce dernier. Les FIG. 7, 9, 10, 11, 14 montrent nettement ces modifications chromosomiques. Les FIG. 15, 16, 17, 18, 19 représentent au contraire la reconcentration progressive des chromosomes.

Toute cette série de figures est extrêmement instructive, car elle possède une valeur probante toute spéciale au point de vue des deux questions que nous posons plus haut au sujet de la période d'accroissement, p. 176. Il faut remarquer, en effet, que les modifications dont nous venons de parler ne se produisent pas en même temps ni avec la même importance dans tous les chromosomes. Certains d'entre eux devancent pour ainsi dire leurs compagnons, et à tout moment on voit, dans le noyau à côté de chromosomes réticulés, d'autres chromosomes, dont une partie au moins est déjà

concentrée et lisse, FIG. 9, 10, 11. Il y a plus, dans ces portions lisses on discerne toujours très nettement les deux moitiés longitudinales. Et nous suivons celles-ci sans interruption jusque dans les chromosomes définitifs. C'est grâce à ces deux circonstances que nous pouvons établir les deux conclusions suivantes :

1) Il y a persistance des chromosomes. Et c'est précisément l'avantage du *Cyclops* de laisser voir, à tous les instants du développement, au moins des portions individualisées des chromosomes. Le noyau n'est jamais exclusivement occupé par un réseau dont certaines travées représentent les bâtonnets ou leurs axes, sans que ces travées possèdent de caractères morphologiques spéciaux.

Au contraire, c'est ce qu'on trouve souvent dans d'autres objets; chez les batraciens et les poissons, les tronçons chromosomiques disparaissent par décoloration graduelle; ailleurs, on les voit engagés dans un réseau où ils sont méconnaissables. Ici, si nous les voyons se décolorer, si nous les voyons s'engager dans un réseau, nous pouvons affirmer cependant, grâce à la présence constante de portions lisses, que ces bâtonnets persistent sans interruption. Et ce cas du *Cyclops* est fort important. Il en résulte, en effet, qu'il faut admettre la persistance des bâtonnets même dans les cas où les tronçons deviennent invisibles ou méconnaissables, c'est-à-dire dans les cas où leurs modifications sont plus considérables que dans le *Cyclops*.

2) Les moitiés longitudinales des anses deviennent les branches des bâtonnets.

Nous avons suivi, étape par étape, les moitiés longitudinales du chromosome, depuis son origine synaptique jusqu'à son achèvement. Nous pouvons ainsi affirmer qu'à aucun moment de cette évolution ne se produit un repliement semblable à celui qu'ont décrit plusieurs auteurs pour la spermatogénèse. Les deux branches constitutives du chromosome définitif sont les deux moitiés longitudinales.

6. Les cinèses de maturation.

Quand, après ces multiples transformations, les chromosomes de l'ovocyte sont mûrs et vont se diviser pour l'expulsion du premier globule polaire, on les trouve épars dans le noyau, au nombre de onze, FIG. 17, 18, 19, 20, 21. Chacun d'entre eux est double et ses deux moitiés sont lisses, nettement circonscrites, uniformément colorées. Ils occupent aussi

bien le centre du noyau que sa périphérie. Leurs moitiés constitutives ont entre elles des rapports variables : elles restent parallèles ou se montrent enlacées ou sont croisées en forme de **X** très allongés, mêmes figures.

RÜCKERT, on le sait, décrit des chromosomes en forme de tétrades. Les deux branches constitutives de chacun d'entre eux seraient fendues transversalement. Nous n'avons jamais observé ces tétrades. En analysant les chromosomes avec la combinaison : objectif apochromatique 1.30 de ZEISS et oculaire 12, nous constatons toujours facilement que les deux branches sont tout à fait continues. Ce n'est *qu'au moment où les chromosomes s'attachent aux fibres du fuseau*, FIG. 22, 23, 24, que nous rencontrons *dans les vues polaires* des aspects ressemblant un peu à ceux que décrit le professeur de Munich. A ce stade et dans ces conditions, nous observons parfois, au milieu de certaines branches, un endroit plus clair, une portion plus pâle, correspondant assez bien à l'étranglement décrit par RÜCKERT. Mais en mouvant la vis micrométrique et en poursuivant ces anses dans la profondeur, on se rend très bien compte de la continuité des branches. Leurs portions claires s'expliquent simplement de la façon suivante : comme tous les plans de la coupe ne se trouvent pas au point en même temps, si l'on dispose le microscope de manière à voir au point les deux portions terminales des branches chromosomiques, il en résultera que les deux portions médianes, situées maintenant l'une au-dessus, l'autre au-dessous du niveau de vision claire, n'apparaîtront que d'une façon voilée. Elles se montreront donc plus claires, et feront l'effet d'une fente transversale. On se rend facilement compte de la vérité de cette interprétation en faisant mouvoir la vis micrométrique. On suit alors les deux petites proéminences formées au-dessus et en dessous du chromosome par les deux portions médianes soulevées déjà vers les pôles, FIG. 23, 24.

Si on ajoute à cela le fait que, très souvent, la chromatine montre une tendance à s'accumuler aux extrémités, on comprend facilement comment des apparences de groupes quaternes peuvent se produire sans avoir cependant la signification qu'on leur a attribuée.

Il existe de nombreuses variétés dans la forme des chromosomes. Les deux branches sont parallèles, croisées, enlacées, disposées en **V** ou en **Y**. Quelquefois, dans le protoplasme moins dense autour des bâtonnets, on aperçoit les moitiés de ceux-ci réunies entre elles par des brides très minces qu'on voit courir dans l'espace clair qui les sépare, FIG. 20 et 21; ces brides persistent parfois plus tard et donnent alors à la couronne équatoriale des

aspects spéciaux. La » Scheidewand « de HAECKER se rapproche fort de cette disposition ; peut être ne faut-il voir là qu'un accident de préparation, ainsi que HAECKER l'admet pour la membrane séparatrice.

C'est alors que certains filaments du fuseau qui s'ébauche s'insèrent sur les bâtonnets. Souvent, on voit à l'endroit de cette insertion un petit cône d'implantation très visible : c'est une légère éminence dont la base fait corps avec le bâtonnet, qui est aussi colorée que lui et d'où partent vers le pôle les filaments fusoriaux. Le lieu de l'insertion est variable : on l'observe indifféremment au milieu du chromosome, au bout de ce dernier ou excentriquement, entre le bout et le milieu. C'est ainsi que se trouvent réunis chez le *C. strenuus* les trois types d'insertion classiques pour les végétaux :

1) l'insertion médiane où les parties du bâtonnet de chaque côté de l'endroit d'insertion sont égales $\overline{=}$, FIG. 25, 26;

2) l'insertion terminale qui ne divise pas le bâtonnet par son implantation $\overline{=}$, FIG. 25;

3) l'insertion subterminale où les filaments s'attachent au bâtonnet en dehors de son milieu et délimitent ainsi deux parties inégales $\overline{=}$, FIG. 26.

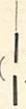
Telles sont les formes des chromosomes lorsqu'ils se rangent au plan équatorial. La figure équatoriale est bien un plan et non pas une couronne : on trouve, en effet, des bâtonnets à toutes les profondeurs de la cellule dans les ovocytes vus de profil, et dans ceux vus du pôle, on observe, outre les bâtonnets de la circonférence, plusieurs bâtonnets centraux.

A l'équateur, ces chromosomes montrent toujours leurs deux moitiés superposées. Jamais on n'y rencontre de groupes quaternes ; jamais nous n'avons trouvé, dans les nombreuses figures à ce stade, la moindre apparence qui pût ressembler à une tétrade.

De plus, les bâtonnets ne restent pas raides et parallèles comme dans les schémas de RÜCKERT. La variété de leurs insertions fait varier aussi leurs formes dès le début de l'anaphase.

Ils prennent nettement la forme de deux V opposés (∇) quand leur insertion est médiane, FIG. 25, 26.

Ils se coudent aussi, mais inégalement, quand leur insertion est subterminale (\int), FIG. 26.

Ils se relèvent tout droit quand leur insertion est terminale (), FIG. 25.

Mais tandis que leurs extrémités symétriques affrontées jusqu'alors s'écartent un peu, mais toujours en regard l'une de l'autre, on voit, dès que commence l'anaphase, plusieurs bâtonnets se diviser dans le sens de leur longueur, soit dans une de leur branches, soit dans leurs deux branches à la fois. Ces V doubles ou ces V à trois branches ont des moitiés égales ou inégales selon l'insertion des bâtonnets dont ils proviennent.

Ce phénomène n'est nullement une apparence : les plus forts grossissements démontrent encore l'existence d'une fente longitudinale, tandis qu'ils montraient plus haut la continuité dans les prétendues fentes transversales de RÜCKERT. Il n'est pas non plus une exception. Toutes nos figures en font foi. Il est impossible enfin d'expliquer cette constance de la division en long par un accident de préparation, puisque jamais à des périodes précédant l'anaphase de semblables aspects ne nous ont apparus.

Il importe de remarquer ceci pour l'interprétation de nos figures : au moment où, comme nous l'avons dit, nous voyons des chromosomes divisés en long opposés deux par deux à l'équateur, nous comptons certainement de chaque côté le nombre réduit complet de chromosomes. On ne pourrait donc pas expliquer nos figures de la façon dont HÆCKER a expliqué les figures du *Cyclops brevicornis*, à savoir en admettant l'existence de deux plans de six chromosomes doubles. Cette interprétation suppose en effet qu'il n'existe de chaque côté de l'équateur que la moitié du nombre réduit. Dans le *Cyclops strenuus*, puisque les figures comportent de chaque côté de la ligne équatoriale le nombre réduit complet de chromosomes, il est clair que ce stade constitue l'anaphase, que nous sommes en présence du commencement de séparation dicentrique des chromosomes vers les pôles ; et par conséquent la division montrée par ces chromosomes ne peut être qu'une vraie division longitudinale, à mettre sur le même pied que toutes les divisions longitudinales tant de fois décrites dans les chromosomes-filles de la première cinèse de maturation.

Quel est le sort ultérieur des bâtonnets ? Donnent-ils sans repos le second globule polaire ? RÜCKERT l'affirme et cette affirmation a pour elles toutes les vraisemblances. Nous ne saurions pas l'établir définitivement, parce que nous n'avons jamais pu poursuivre un œuf jusqu'au terme de sa

maturation. Par comparaison avec tous les autres objets, nous pouvons l'admettre ici comme logique et seule possible.

En tous cas, les faits qui précèdent, dûment constatés dans le *Cyclops strenuus*, font rentrer cet objet dans le schéma de tant d'autres où l'on a établi qu'une division longitudinale à l'anaphase I préparait les chromosomes-filles de la seconde cinèse.

Le nucléole dans l'ovogénèse.

L'ovogénèse du *Cyclops* offre au sujet du nucléole des données intéressantes, surtout si on les rapproche des observations faites dans les autres objets, et nous faisons principalement allusion aux rapports éventuels entre les chromosomes et le nucléole.

Au repos qui précède la période d'accroissement, nous avons observé dans les jeunes ovocytes un et souvent deux nucléoles.

Que deviennent-ils pendant le synapsis? Au début, le nucléole conserve son individualité pendant un certain temps : quelques cellules le montrent encore tout à fait indépendant.

Bientôt, le nucléole ne demeure plus nettement distinct du grumeau sidérophile. A-t-il persisté, ou bien a-t-il disparu, ainsi que l'admet D'HOLLANDER (04) pour les oiseaux? Nous inclinons à croire qu'il subsiste. On remarque en effet, dans le magma synaptique, une tache plus foncée, paraissant homogène et se distinguant ainsi de l'amas enchevêtré des filaments chromosomiques. D'autre part, lorsque un peu plus tard les chromosomes vont se dégager les uns des autres, on reconnaîtra, tout à fait distincte et assez volumineuse d'emblée, une tache nucléolaire incolore parmi les empâtements chromatiques très noirs. Souvent, une fois libéré du grumeau, le nucléole reprend sa forme plus ou moins sphérique d'autrefois.

Les modifications sont surtout importantes à partir du moment où commence l'accroissement deutoplasmique de l'ovocyte, c'est-à-dire à partir du moment où les ovocytes arrivent au contact du canal intestinal, FIG. 8 et suivantes.

Après une décoloration partielle, qui coïncide avec une coloration plus foncée des chromosomes, le nucléole se charge à nouveau de matière chromatophile; puis, tandis que se forme le réseau chromatique et que les chromosomes se condensent et deviennent de plus en plus sidérophiles, le nucléole lui-même pâlit insensiblement. A cette période, il a grandi comme

l'ovocyte et son volume est considérable. Il a la forme d'une boule et contient de nombreuses vacuoles pressées les unes contre les autres, qui lui donnent une apparence réticulée, FIG. 12.

Mais ce stade est passager. La sphère s'allonge ou s'étrangle, se contourne de mille façons, perd ses vacuoles et par conséquent l'apparence de son réseau intérieur. Le nucléole prend la forme d'un boyau large et irrégulier dont la couleur s'unifie de plus en plus. A ce moment, il contient encore de la chromatine. Celle-ci prend bientôt un aspect bizarre : au sein du nucléole apparaît, nettement dessinée, une masse chromatique noire, rétractée et parfois rattachée par des brides à la périphérie du nucléole. On dirait d'une chromatolyse, dans le sens propre du mot. Cette résolution chromatique s'achève, comme le montre la FIG. 9 qui présente trois fragments de nucléole à des moments différents de la chromatolyse. Elle vide complètement le boyau nucléolaire de son contenu sidérophile.

Alors, le nucléole n'apparaît plus que comme une tache amorphe et sans structure, nettement délimitée au milieu du réseau caryoplasmique. Quelquefois coexistent encore divers fragments. On peut poursuivre très loin des tronçons de nucléole parmi les filaments du fuseau dans la couronne équatoriale. On le retrouve encore à l'anaphase sous forme d'une sphère perdue dans le protoplasme différencié.

Pendant tous ces remaniements, les chromosomes gagnent ce que perd le nucléole, comme si ce dernier leur cédait peu à peu la chromatine dont il est d'abord rempli. Cet échange expliquerait le remaniement total de la nucléine durant le stade d'accroissement; elle expliquerait aussi l'atrophie du nucléole et permettrait de découvrir, du moins partiellement, son utilité et son rôle dans la maturation des cellules sexuelles.

Quoi qu'il en soit, il y a certainement, dans le *Cyclops*, distinction parfaite entre le nucléole et les chromosomes; leurs rapports ne sont que des échanges de substance et non des relations morphologiques directes. Le grand nucléole fragmenté de l'ovocyte durant les derniers stades de l'accroissement n'est pas autre chose que le nucléole du stade présynaptique.

Il semble que ce nucléole du *Cyclops* a la même valeur que celui de tant d'autres objets, celui des échinodermes par exemple. Il faudrait donc, cette assimilation une fois reconnue, admettre qu'il n'y a pas non plus dans ces objets de rapports morphologiques directs entre le nucléole et les bâtonnets.

Peut-être aussi, comme nous l'avons vu plus haut, le nucléole chez le

Cyclops strenuus est-il de nature à éclairer le problème obscur encore de la signification du nucléole en général.

Car, il est remarquable que cet organe prend ici son développement considérable et son grand volume à partir du moment où les œufs arrivent dans l'oviducte au contact du canal intestinal. Ce fait est accompagné de circonstances concomitantes qui en complètent la portée : l'expansion des chromosomes, la formation du réseau extrachromosomique, la vacuolisation et la dilatation du nucléole lui-même, après une colorabilité momentanée, enfin l'apparition constante d'enclaves vitellines dans le protoplasme. Ce sont tous là, semble-t-il, des phénomènes trophiques à rapprocher les uns des autres, mais pour lesquels nous ne proposons pas d'hypothèse générale.

Il existe encore ici une particularité à mettre en rapport avec ce qu'on observe chez les poissons et les batraciens : l'empâtement chromatique du début du stade d'accroissement apparaît quelquefois sous forme de plusieurs gouttelettes de chromatine qu'on dirait avoir coulé sur les filaments chromosomiques, FIG. 5. Puis ces gouttelettes se concrètent en îlots plus grands.

Les nucléoles des batraciens et des poissons ne sont-ils pas formés de gouttelettes semblables devenues indépendantes? MARÉCHAL (05) vient précisément de signaler cet aspect en gouttelettes que présentent les nucléoles des poissons. Nous ne faisons que suggérer cette hypothèse.

SPERMATOGÉNÈSE.

Sériation.

La glande testiculaire a la forme d'un Y dont les branches supérieures se terminent par les spermiductes. C'est à la pointe de la branche unique inférieure que naissent les plus jeunes cellules de la lignée spermatogénétique. A mesure qu'on s'éloigne de cet endroit, on rencontre des cellules de plus en plus différenciées, de plus en plus petites, jusqu'aux spermatozoïdes tout formés.

Nous avons représenté dans la FIG. 31 une coupe totale du testicule. La sériation, sauf en ce qui concerne la deuxième cinèse, y est nette et confirme pleinement celle de l'ovogénèse.

Nous ne rencontrons pas ici la cellule apicale nettement caractérisée et distincte de ses voisines comme elle se trouve dans l'ovogénèse. Le cul-de-sac du testicule est occupé par un certain nombre de grandes cellules, montrant souvent des stades de division.

La zone de ces cellules se continue avec une zone assez longue de spermatogonies. Une zone très longue de synapsis à filaments minces fait suite à celle-ci, puis viennent le synapsis à filaments épais, la division longitudinale, l'achèvement des chromosomes et enfin les cinèses de maturation. Ces trois dernières zones, outre qu'elles sont très restreintes, sont aussi mal délimitées les unes d'avec les autres.

Nous allons reprendre ces différentes zones en détail, dans les points seulement qui ont quelque intérêt et en omettant tous les faits connus qui n'ont plus d'importance critique.

1. Zone de multiplication.

Il y a peu de chose à dire sur les cellules qui occupent le sommet de la glande et sur les spermatogonies. Notons seulement deux faits très importants pour la comparaison de nos observations avec celles de HAECKER. C'est que, dans les divisions observées dans cette zone, nous comptons, sinon le nombre normal précis de chromosomes (la numération parfaite est toujours assez difficile), du moins un nombre approchant, environ une ving-

taine. Il résulte de là que, dans le *Cyclops strenuus*, la réduction du nombre des chromosomes (réduction apparente ou réelle, peu importe ici) ne se montre pas durant la période de multiplication. C'est ici, comme dans le plus grand nombre de cas (sinon tous), à la prophase spermatocytaire que le nombre $\frac{n}{2}$ apparaît pour la première fois.

Notons un second fait. C'est que, ici comme dans l'ovogénèse, le stade de la division longitudinale dont nous parlerons bientôt ne succède pas directement à l'anaphase de la dernière cinèse goniale, mais en est séparé par un repos, FIG. 31 et 33, et par une longue étape de synapsis mince, FIG. 31 et 34. La coupe 31 en est une preuve évidente.

2. Zone des synapsis.

Le synapsis à filaments minces, FIG. 31 et 34, présente un aspect tout spécial, car la contraction n'y forme pas un grumeau aussi compact que dans l'ovogénèse : une partie du grumeau est constituée par des filaments très distincts, tandis qu'une autre portion offre l'apparence d'une masse chromatique amorphe, où l'on ne peut à première vue découvrir aucune structure. Que représente cet amas chromatique? Est-ce une partie des filaments plus massés, plus denses que les autres? Ou plutôt n'est-il pas constitué par le nucléole?

Au premier examen, la forme sphérique de la masse appuie cette dernière hypothèse. Mais d'autre part, lors de la détente du synapsis, on ne trouve plus de trace de cet amas chromatique; il arrive aussi que, durant le stade de contraction, on distingue dans cet amas lui-même une tache plus claire ou plus foncée qui doit correspondre au nucléole. D'ailleurs, quand cette masse est décolorée davantage, elle se montre, elle aussi, constituée d'un ensemble de filaments (ça et là dans la FIG. 31).

Pendant ce synapsis, nous avons observé aussi des dualités pareilles à celles de l'ovogénèse, FIG. 34. Elles n'apportent pas à l'hypothèse de l'accouplement une preuve péremptoire; mais, rapprochées des dualités de filaments constatées dans l'ovogénèse du *C. strenuus* et d'aspects semblables observés dans d'autres objets, elles comportent la même interprétation. Et cela d'autant plus que, dans la spermatogénèse, la transition entre le synapsis à filaments minces et le synapsis à filaments épais (FIG. 31, en *a*) est extrêmement brusque.

Nous admettons donc encore ici que les chromosomes hétérotypiques sont bivalents, et que chacun d'eux résulte de la conjugaison, au stade synaptique, de deux chromosomes somatiques. Cela est en rapport, ainsi que dans l'ovogénèse, avec le fait que la réduction numérique n'apparaît qu'au stade cyte I, contrairement à l'opinion de HAECKER.

3. Préparation des chromosomes.

Il est moins facile, dans la spermatogénèse, de suivre l'évolution ultérieure du spirème. Les stades se succèdent très rapidement et se trouvent un peu mélangés; on retrouve cependant très nets les aspects caractéristiques de la division longitudinale, FIG. 31, 35, 36, 37 et 38, débutant dès le synapsis épais, et on observe le raccourcissement progressif des moitiés longitudinales qui deviennent les branches constitutives des chromosomes I, FIG. 39, 40, 41, 42. A aucun moment, nous n'observons de fait en faveur de l'hypothèse d'un repliement subi par les chromosomes pour former les deux branches constitutives de chaque chromosome de la première cinèse. Ce point n'est cependant pas tout à fait aussi clair ici que dans l'ovogénèse.

4. Cinèses de maturation.

Dans les cinèses de maturation, l'étude détaillée des différentes particularités présente certaines difficultés. La constitution des chromosomes I répond au schéma général, FIG. 41, 42. Ces chromosomes sont souvent formés de deux branches plus ou moins entrelacées ou croisées. Il n'existe nulle part ni tétrade ni *apparence de tétrade*, ni *début de division transversale*. Partant, les figures des métaphases sont classiques et pareilles en tout point aux figures de l'ovogénèse : on y reconnaît divers types de l'insertion des bâtonnets, comme nous l'avons décrit plus haut, FIG. 43, 44, 45.

Il importe de plus de remarquer que les formes mêmes des chromosomes à la métaphase sont incompatibles avec une constitution en tétrade. Et il suffit de comparer nos FIG. 43 à 50 avec les figures correspondantes de RÜCKERT dans l'ovogénèse pour se convaincre de l'évidence de cette assertion.

Dès le début de l'anaphase s'observent les formes classiques de la division en long des bâtonnets-filles, à savoir les aspects de la division hétérotypique de FLEMMING, FIG. 45, 46, 47, 48, 49, 50, 51.

Le passage de la première cinèse à la seconde se fait certainement avec rapidité, sans qu'intervienne un vrai repos. Les figures de la seconde cinèse sont, en effet, mélangées à celles de la première et il n'existe pas, dans cette zone, de noyaux au repos, si ce n'est ceux des spermatides. Il semble donc évident que la seconde cinèse sépare les moitiés longitudinales formées pendant l'anaphase de la première.

COMPARAISON DE L'OVOGÉNÈSE ET DE LA SPERMATOGÉNÈSE ET CONCLUSIONS.

Après ces monographies séparées de l'ovogénèse et de la spermatogénèse, une conclusion s'indique.

La marche générale des processus cinétiques est la même dans la glande mâle et dans la glande femelle.

Ainsi que la suite l'établira, cette identité se prolonge encore dans presque tous les détails. Une exception constante et dès longtemps reconnue concerne le volume des cellules.

Dans le testicule, la cellule se réduit à chaque cinèse, si bien que le volume décroît depuis la cellule apicale jusqu'à l'ovocyte; mais celui-ci, au sortir du synapsis, traverse une longue période d'accroissement et acquiert un développement énorme qu'il maintiendra jusqu'à la fin. Ce stade d'accroissement de l'ovocyte n'a pas d'équivalent dans la spermatogénèse.

Dans la *zone de multiplication*, nous trouvons de part et d'autre, dans l'ovogénèse comme dans la spermatogénèse, que les cinèses s'accomplissent avec le nombre normal de chromosomes, et que par conséquent la réduction numérique ne précède pas, ainsi que le pense HÆCKER, la première cinèse de maturation.

Durant la *période de synapsis*, on peut constater, de part et d'autre, les faits suivants. L'élément chromatique du noyau se transforme en une série de filaments minces. Ceux-ci se ramassent en un grumeau plus ou moins compact. De ce grumeau se dégage un spirème épais, qui se répand dans toute la cavité nucléaire.

En même temps, ce *filament épais* subit une « division longitudinale ».

D'autre part, durant le synapsis mince, des filaments se conjuguent deux à deux et donnent ainsi naissance au spirème épais.

Nous considérons donc la division longitudinale comme une division apparente et comme représentant en réalité la séparation à nouveau des deux filaments minces qui se sont accolés au stade précédent. Ces filaments minces représentant eux-mêmes probablement des chromosomes somatiques, il en résulte que les tronçons du spirème, constitués de leurs deux « moitiés longitudinales », sont en réalité des *chromosomes bivalents*.

Dans la spermatogénèse, les chromosomes atteignent leur forme définitive par le simple raccourcissement des tronçons chromosomiques et les deux moitiés longitudinales deviennent en se condensant les deux branches constitutives de chaque chromosome définitif de la première cinèse.

Dans l'ovogénèse au contraire, les tronçons chromosomiques, après leur division longitudinale, passent par un long stade d'accroissement, pendant lequel ils subissent d'assez importantes transformations. Néanmoins, ils persistent certainement dans leur autonomie et de plus leurs moitiés longitudinales persistent au même titre et deviennent, en se raccourcissant, les deux branches constitutives des chromosomes de la première cinèse. Ceux-ci ne sont pas de vraies tétrades.

Les cinèses de maturation sont identiques dans les deux cas. Ce sont les branches constitutives des chromosomes qui se séparent à la première cinèse. Ces branches subissent, durant l'anaphase, une vraie division longitudinale qui prépare, selon toute vraisemblance, les chromosomes-filles de la seconde cinèse.

La première cinèse est donc *hétérotypique*, et la seconde *homéotypique*. C'est la cinèse hétérotypique qui *effectue* la réduction numérique (qui n'avait été qu'apparente à la prophase) et par conséquent le *C. strenuus* vérifie le type *préréductionnel*.

BIBLIOGRAPHIE.

- Berghs* : La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale; *La Cellule*, t. XXI et XXII, 1904.
- Carnoy et Lebrun* : La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens; *La Cellule*, t. XII, XIV, XVI et XVII, 1897-1900.
- Fischer* : Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas, 1899.
- Giardina, A.* : Sui primi stadi dell' ovogenesi e principalmente sulle fasi di sinapsi; *Anat. Anz.*, Bd 21, 1902.
- Grégoire* : La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation; *La Cellule*, t. 21, fasc. 2.
- Haecker, V.* : Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus; *Zool Jahrb*, V, 1892.
- » Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen (Keimbläschen, Vierergruppen); *Arch. f. mikr. Anat.*, XLI, 1893.
- » Die Vorstadien der Eireifung; *Arch. f. mikr. Anat.*, XLV, 1895.
- » Ueber die Selbständigkeit der vaterl. und mutterl. Kernsubstanz während der Embryonalentwicklung von Cyclops; *Arch. f. mikr. Anat.*, XLVI, 1895.
- » Die Keimbahnen von Cyclops; *Arch. f. mikr. Anat.*, IL, 1897.
- » Ueber das Schicksal der elterlichen und grosselterlichen Kernantheile. *Morphologische Beiträge zum Ausbau der Vererbungslehre*; *Jen. Zeitschr. f. Naturwiss.*, XXXVII, 1902.
- Janssens* : Das chromatische Element während der Entwicklung des Ovocytes des Triton; *Anat. Anzeiger*, XXIV.
- Korschelt et Heider* : Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. 1902.
- Lebrun, H.* : La vésicule germinative et les globules polaires chez les anoues. Les cinèses sexuelles des anoues; *La Cellule*, XIX, 1902.
- » Les cinèses sexuelles chez le *Diemyctilus torosus*; *La Cellule*, XX, 1, 1902.
- Lerat, P.* : La première cinèse de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse du *Cyclops strenuus*; *Anat. Anz.*, XXI, 1902.

- Lubosch* : Ueber die Nucleolarsubstanz des reifenden Tritoneneies; Jen. Zeitschr., N. F., Bd 30.
- Maréchal* : Ueber die morphologische Entwicklung der Chromosomen im Keimbläschen des Selachiereies; Anat. Anz., 1904.
- Rosenberg* : Zur Kenntniss der Reductionstheilung in Pflanzen; Botaniska Notiser, 1904.
- Rückert, J.* : Ueber die Verdoppelung der Chromosomen im Keimbläschen des Selachiereies; Anat. Anz., VIII, 1892.
- » : Zur Entwicklung des Ovarialeies bei Selachiern; Anat. Anz., VII, 1892.
- » : Die Chromatinreduction bei der Reifung der Sexualzellen; Ergeb. Anat. und Entwgesch., III, 1894.
- » : Zur Eireifung bei Copepoden; Anat. Hefte, 1893.
- Schockaert* : L'ovogénèse chez le Thysanozoon brocchi; La Cellule, t. XVIII et XX, 1901 et 1902.
- Schreiner* : Die Reifungstheilungen bei den Wirbeltieren; Anat. Anz., 1904.
- Tretjakoff* : Die Spermatogenesis bei *Ascaris megalocephala*; Arch. f. mikr. Anat., 1904.
- Winiwarter* : Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des mammifères; Arch. Biol., t. XVII, 1901.
- Woltereck* : Zur Bildung und Entwicklung des Ostracodeneies; Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd 64, 1898.
-

EXPLICATION DES FIGURES.

Tous nos dessins ont été exécutés à l'aide de la combinaison : obj. 1,30 ZEISS (*d. f.* 2) \times oc. 12.

PLANCHE I.

FIG. 1. Coupe totale de l'ovaire depuis la cellule apicale jusqu'à la fin de la 1^e période d'accroissement. (La suite de cette figure occupe la plus grande partie de la planche II)

A. Cellule apicale : noyau beaucoup plus considérable que les noyaux voisins.

B. Zone des ovogonies et de leur multiplication.

C. Zone des synapsis à filament mince et à grumeau compact.

On voit dans les premiers ovocytes en synapsis soit une masse informe tout entière chromatique, soit le plus souvent quelques filaments minces qui émergent de cette masse. Dans une cellule (la plus proche, dans la figure, de la lettre C), un filament, unique et plus épais à ses extrémités, est double vers le milieu de son trajet.

Dans quelques cellules, le magma moins compact déjà laisse voir un filament épais.

D. Zone du dédoublement longitudinal des chromosomes. Les anses qui sortent du magma chromatique sont toutes divisées en long, souvent très nettement.

Souvent aussi, le magma est fragmenté et les anses doubles réunissent les fragments.

E. D'ici jusqu'au pôle de l'ovaire, les ovocytes sont de plus en plus grands. Ils subissent des décolorations partielles, et la chromatine du magma abandonne peu à peu ce dernier; les anses se libèrent du grumeau; quelquefois, la division en long y est peu apparente ou même effacée.

Le protoplasme cellulaire augmente plus encore que le noyau; il n'est jamais chargé d'enclaves. Les contours cellulaires sont marqués quelquefois.

FIG. 2, *a, b, c, d.* Différents types de synapsis à filaments minces. Dans 2, *d*, accollement de deux filaments minces. Deux filaments sortent du magma, cheminent parallèlement l'un à l'autre, se recourbent ensemble en se rapprochant.

FIG. 3. Synapsis à filament épais, indivis.

FIG. 4, *a, b, c.* Déroulement et « dédoublement longitudinal » du filament épais. Les anses chromatiques s'irradient du magma et sont plus colorées aux abords de celui-ci.

FIG. 5, *a* et *b*. Comme pour la FIG. 4. De plus, le magma chromatique est fragmenté.

FIG. 6, *a* et *b*. Le filament chromatique se granulise et sa division en long est moins apparente.

FIG. 7. Ovocyte au second stade de la période de maturation (dans l'oviducte). Chromatinisation très forte. Les tronçons chromatiques, très granuleux, sont encore doubles. Ils sont complètement indépendants du nucléole; il n'existe pas encore de réseau caryoplasmique.

FIG. 8. Ébauche du réseau caryoplasmique autour de certains bâtonnets. Il existe des bâtonnets dont une partie est déjà lisse et l'autre encore granuleuse.

FIG. 9. Les bâtonnets granuleux dans le réseau caryoplasmique où leur coloration seule les distingue. L'un d'entre eux est déjà lisse tout entier, un autre l'est en partie.

FIG. 10. Les chromosomes s'individualisent de plus en plus dans le réseau chromatique. Le nucléole central est tout à fait décoloré.

PLANCHE II.

FIG. 11. Elle comprend un grand nombre des stades précédents de l'évolution des bâtonnets; certains y sont déjà presque achevés. Le nucléole pâle et fragmenté commence à se vacuoliser.

FIG. 12. Noyau avec nucléole complètement vacuolisé au centre.

FIG. 13. Fragments de nucléole en forme de boudin, au début et à la fin de leur décoloration.

FIG. 14. Même étape que dans la FIG. 11.

FIG. 15. Les bâtonnets à un stade ultérieur. Ils sont complètement libres, assez grêles, souvent lisses, toujours doubles.

Gros boyau nucléolaire et fragments de nucléole.

PLANCHE III.

FIG. 16. Comme la figure précédente. Les tronçons du boyau nucléolaire sont moins décolorés.

FIG. 17, 18, 19. Les chromosomes à un moment proche de leur constitution définitive. Leurs moitiés sont trapues, lisses, croisées le plus souvent. Renflement terminal à l'extrémité des bâtonnets.

FIG. 20, 21. Formation du fuseau. Il existe souvent une bride fine unissant l'une à l'autre les branches des chromosomes.

FIG. 22. Figure équatoriale vue du pôle. La couronne est pleine. Il n'y a pas de division transversale des chromosomes.

FIG. 23. Aspect de couronne équatoriale analogue aux figures où RÜCKERT considère chaque chromosome comme une tétrade. Les branches chromosomiques sont bien continues.

FIG. 24. Couronne équatoriale vue du pôle avec les différents types d'insertion; nulle part il n'y a apparence de division transversale.

FIG. 25. Les chromosomes à l'équateur vus un peu obliquement. Cette figure ressemble à celle de HAECKER, où cet auteur range les bâtonnets à l'équateur en deux séries superposées. La source de son erreur doit être une figure comme celle-ci.

FIG. 26. Le premier début de l'anaphase. La branche supérieure du second chromosome offre bien clairement une fente dans sa grande moitié.

FIG. 27. Anaphase; les bâtonnets à insertion subterminale n'offrent rien de remarquable. Au milieu, chaque chromosome-fille à la forme d'un **V** à trois branches.

FIG. 28. Nouveaux aspects de la division longitudinale des bâtonnets-filles. Les deux extrêmes offrent le type subterminal, les bâtonnets moyens le type terminal où la division longitudinale est déjà très nette.

FIG. 29. Comme FIG. 27 et 28.

FIG. 30. Belle figure d'anaphase avec la division longitudinale des chromosomes-filles.

PLANCHE IV.

Spermatogénèse.

FIG. 31. Coupe totale du testicule.

FIG. 32. Division des spermatogonies (télophase).

FIG. 33. Réseau du spermatocyte au repos avant le synapsis.

FIG. 34. Synapsis à filaments minces et épais.

FIG. 35. Synapsis à filaments épais.

FIG. 36. Dédoublement longitudinal.

FIG. 37 et 38. Aspects de déroulement du synapsis.

FIG. 39. Les chromosomes doubles.

- FIG. 40. Les chromosomes à un stade plus avancé.
- FIG. 41 et 42. Les chromosomes définitivement constitués.
- FIG. 43 et 44. Métaphase I : aspects divers des différents types d'insertion.
- FIG. 45. Le début de la division longitudinale des chromosomes-filles I.
- FIG. 46. Deux V doubles à l'anaphase.
- FIG. 47. Deux V à trois branches.
- FIG. 48 et, surtout, 49 et 50. La division longitudinale à la fin de l'anaphase.

TABLE DES MATIÈRES.

<i>Historique</i>	164
<i>Le matériel et la méthode</i>	165

Ovogénèse.

I. <i>Sériation générale</i>	167
II. <i>Étude détaillée</i>	170
1. <i>Cellule apicale</i>	170
2. <i>Zone de multiplication. — Ovogonies</i>	171
3. <i>Zone des synapsis</i>	172
4. <i>Dédoublement longitudinal</i>	174
5. <i>Zone d'accroissement</i>	176
6. <i>Les cinèses de maturation</i>	180
<i>Le nucléole dans l'ovogénèse.</i>	184

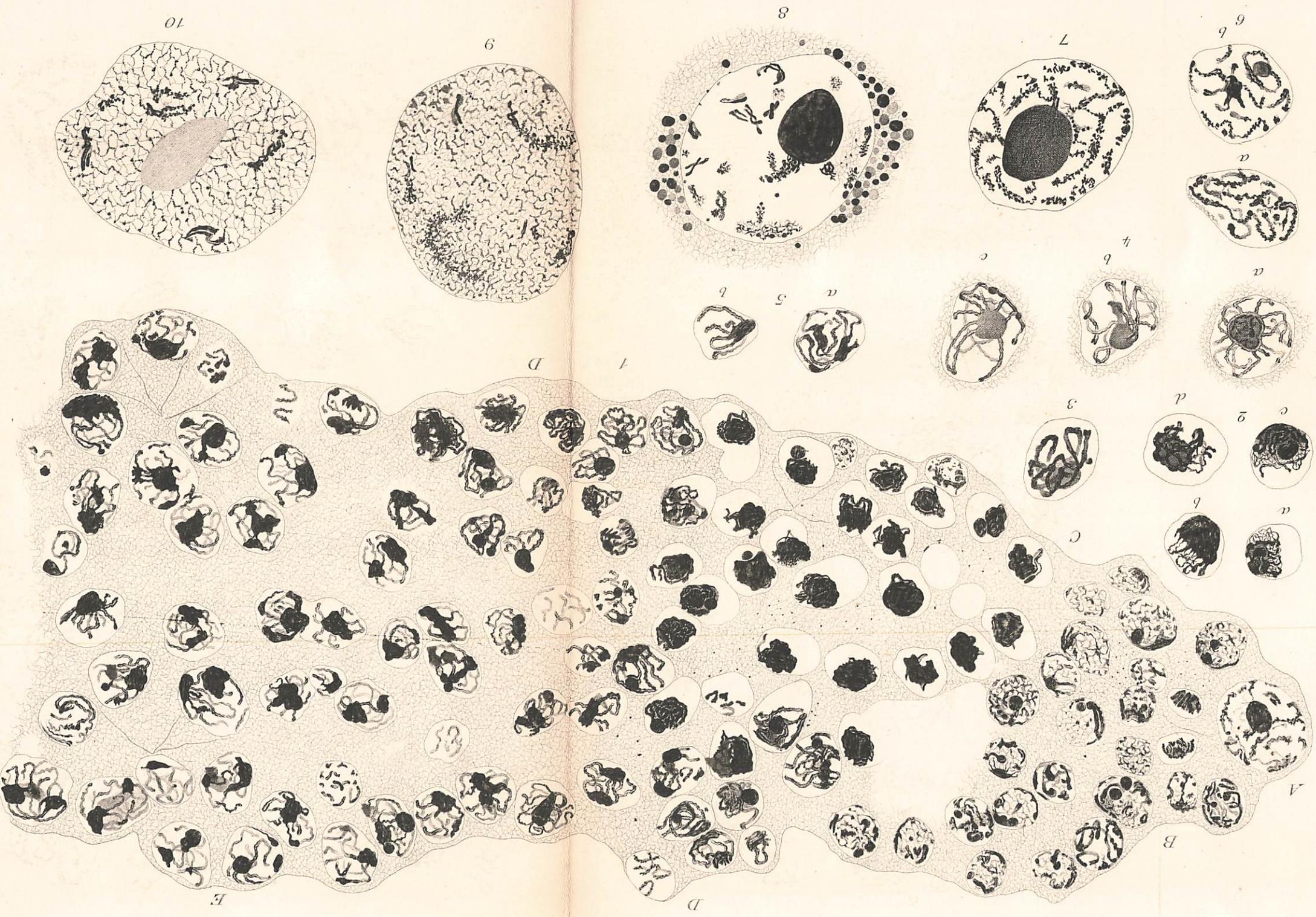
Spermatogénèse.

<i>Sériation</i>	187
1. <i>Zone de multiplication</i>	187
2. <i>Zone des synapsis</i>	188
3. <i>Préparation des chromosomes</i>	189
4. <i>Cinèses de maturation</i>	189

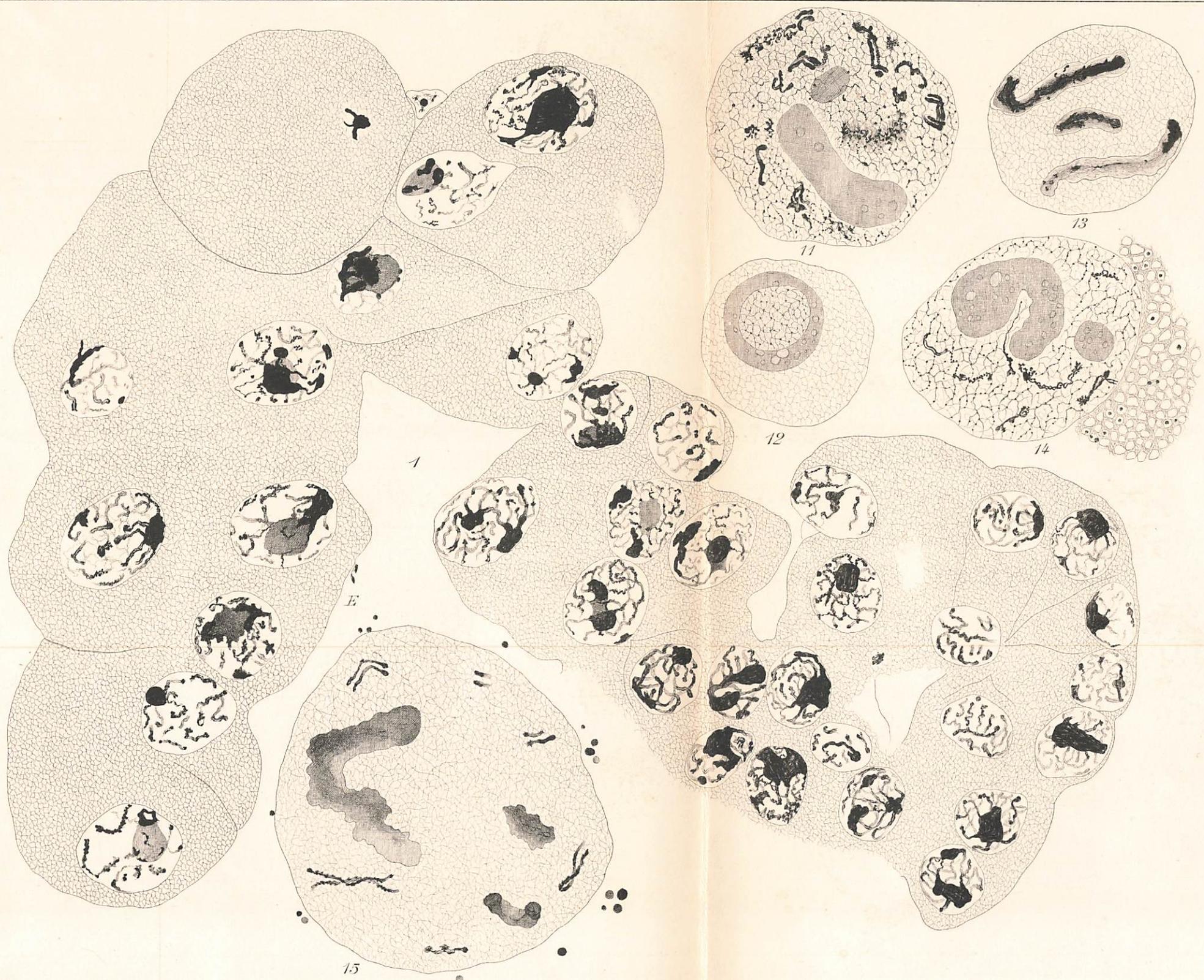
Comparaison de l'ovogénèse et de la spermatogénèse et conclusions.	191
---	-----

<i>Bibliographie</i>	193
--------------------------------	-----

<i>Explication des planches</i>	195
---	-----



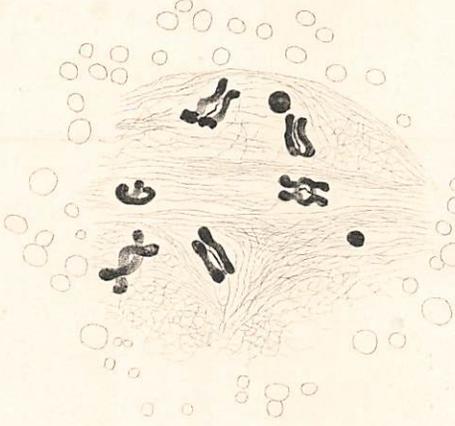




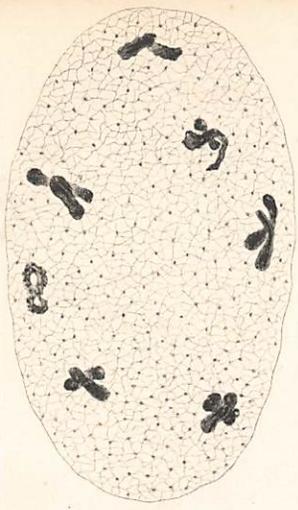




16



20



17



22



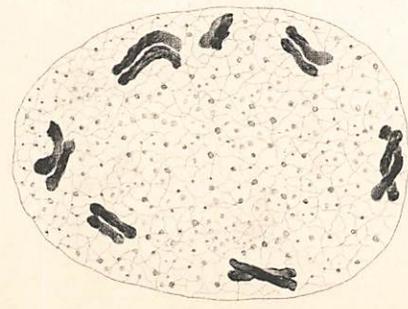
24



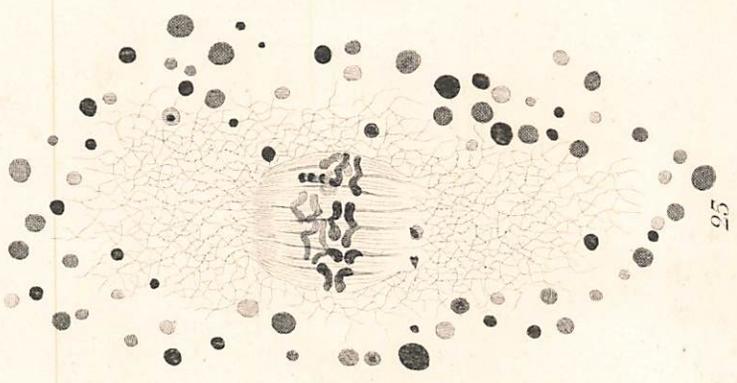
23



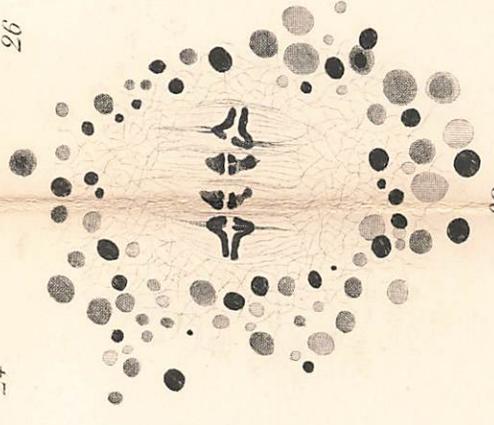
25



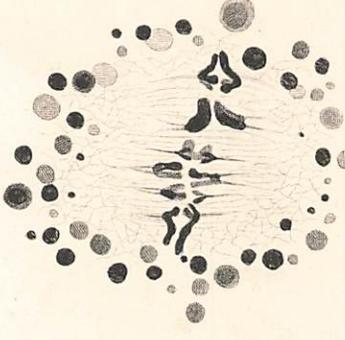
18



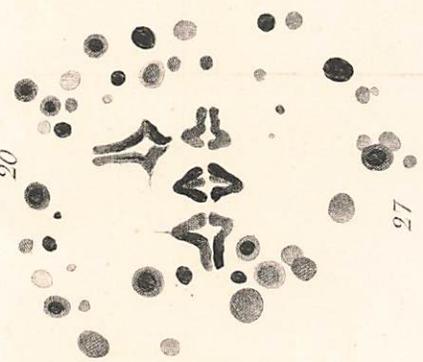
25



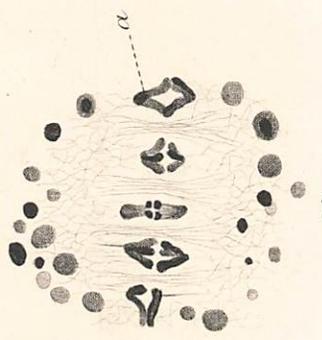
26



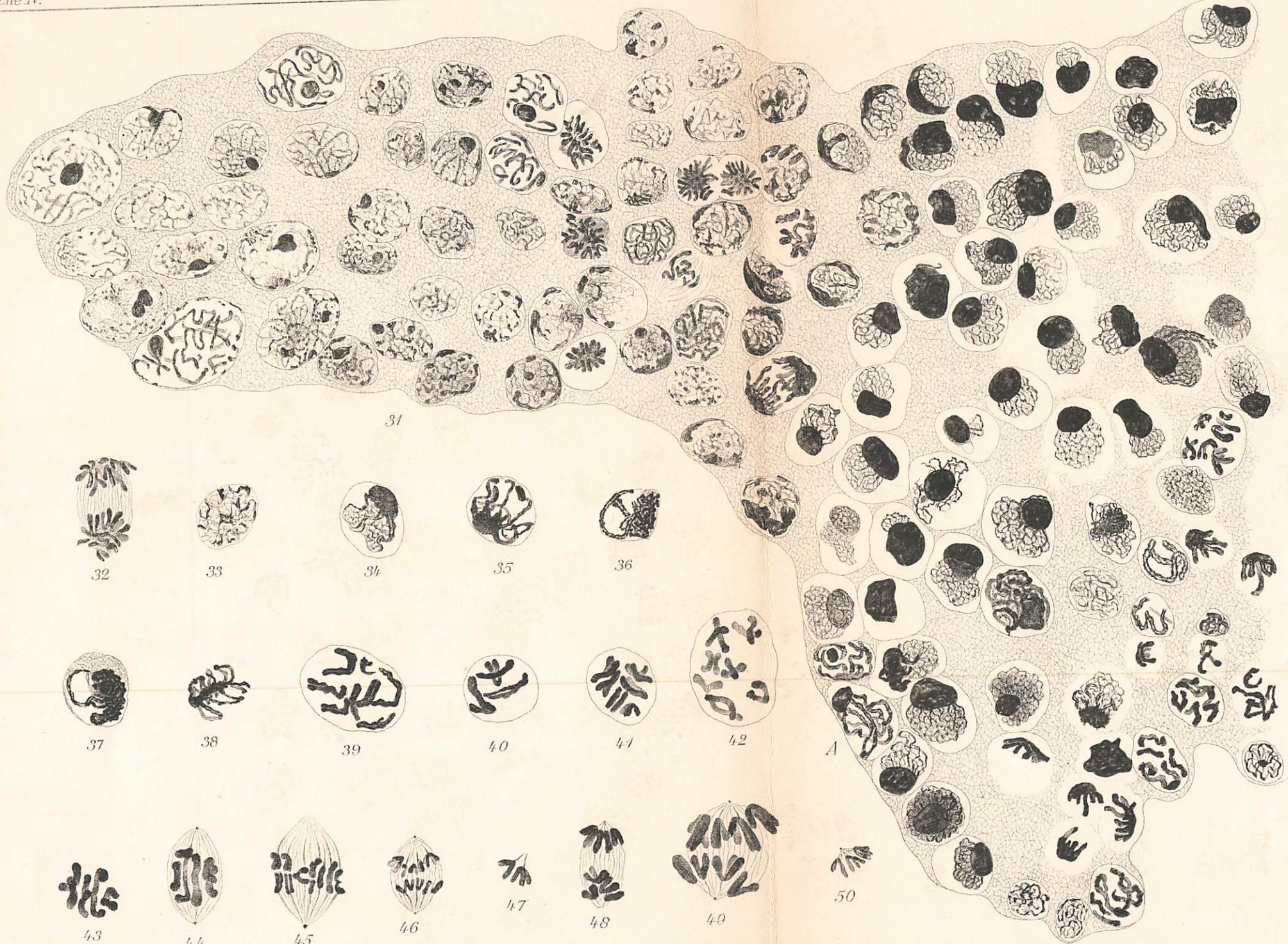
28



27



30



31

32

33

34

35

36

37

38

39

40

41

42

A

50

43

44

45

46

47

48

49

