

This book was produced in EPUB format by the Internet Archive.

The book pages were scanned and converted to EPUB format automatically. This process relies on optical character recognition, and is somewhat susceptible to errors. The book may not offer the correct reading sequence, and there may be weird characters, non-words, and incorrect guesses at structure. Some page numbers and headers or footers may remain from the scanned page. The process which identifies images might have found stray marks on the page which are not actually images from the book. The hidden page numbering which may be available to your ereader corresponds to the numbered pages in the print edition, but is not an exact match; page numbers will increment at the same rate as the corresponding print edition, but we may have started numbering before the print book's visible page numbers. The Internet Archive is working to improve the scanning process and resulting books, but in the meantime, we hope that this book will be useful to you.

The Internet Archive was founded in 1996 to build an Internet library and to promote universal access to all knowledge. The Archive's purposes include offering permanent access for researchers, historians, scholars, people with disabilities, and the general public to historical collections that exist in digital format. The Internet Archive includes texts, audio, moving images, and software as well as archived web pages, and provides specialized services for information access for the blind and other persons with disabilities.

Created with hocr-to-epub (v.1.0.0)

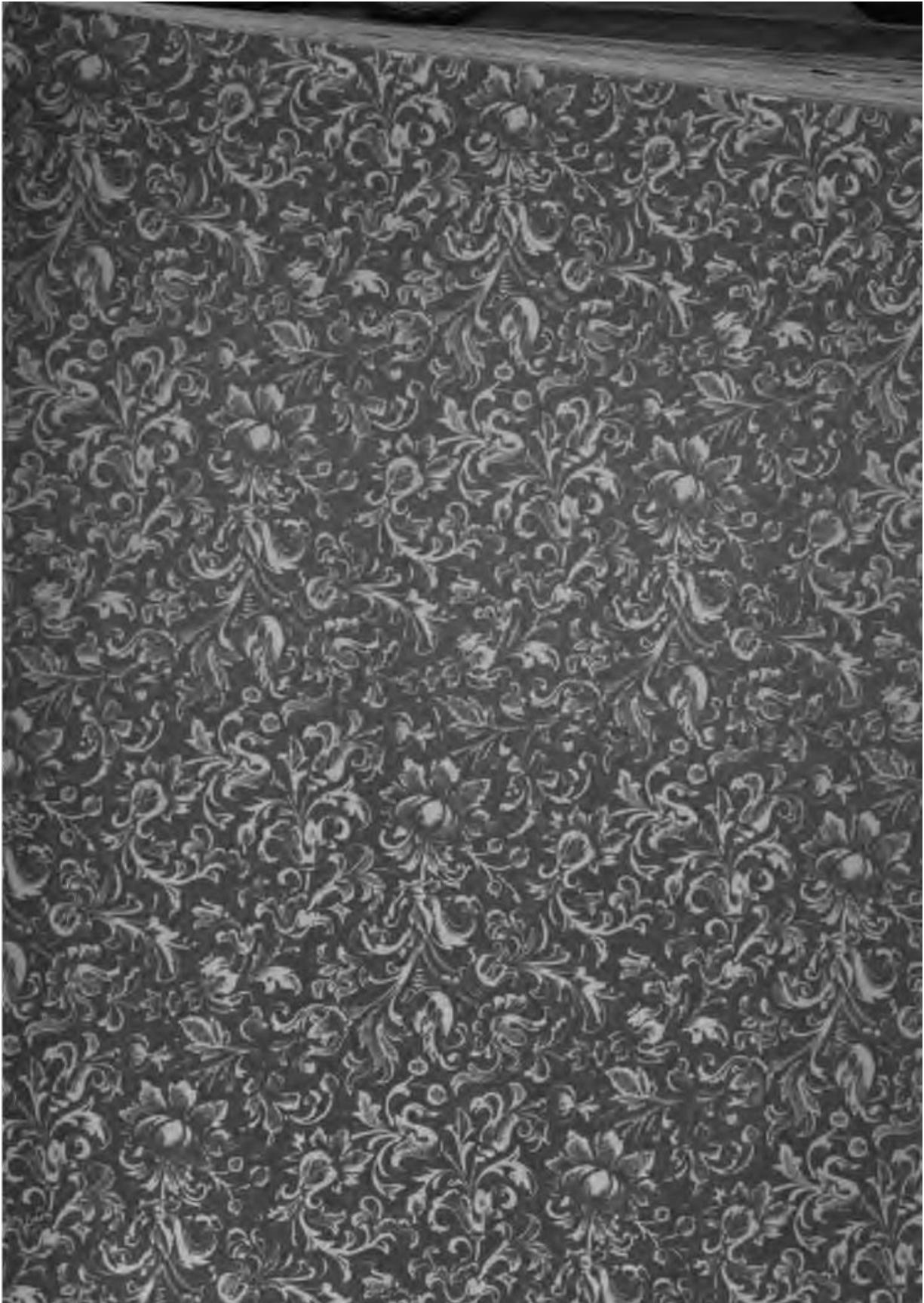
Google This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online. It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover. Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you. Usage guidelines Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying. We also ask that you: + Make non-commercial use of the files We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for Personal, non-commercial purposes. + Refrain from automated querying Do not send automated queries of any sort to Google's System: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help. + Maintain attribution The Google's "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it. + Keep it legal Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe. About Google

Book Search Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at <http://books.google.com/>

Google A propos de ce livre Ceci est une copie numérique d'un ouvrage conservé depuis des générations dans les rayonnages d'une bibliothèque avant d'être numérisé avec précaution par Google dans le cadre d'un projet visant à permettre aux internautes de découvrir l'ensemble du patrimoine littéraire mondial en ligne. Ce livre étant relativement ancien, il n'est plus protégé par la loi sur les droits d'auteur et appartient à présent au domaine public. L'expression "appartenir au domaine public" signifie que le livre en question n'a jamais été soumis aux droits d'auteur ou que ses droits légaux sont arrivés à expiration. Les conditions requises pour qu'un livre tombe dans le domaine public peuvent varier d'un pays à l'autre. Les livres libres de droit sont autant de liens avec le passé. Ils sont les témoins de la richesse de notre histoire, de notre patrimoine culturel et de la connaissance humaine et sont trop souvent difficilement accessibles au public. Les notes de bas de page et autres annotations en marge du texte présentes dans le volume original sont reprises dans ce fichier, comme un souvenir du long chemin parcouru par l'ouvrage depuis la maison d'édition en passant par la bibliothèque pour finalement se retrouver entre vos mains. Consignes d'utilisation Google est fier de travailler en partenariat avec des bibliothèques à la numérisation des ouvrages appartenant au domaine public et de les rendre ainsi accessibles à tous. Ces livres sont en effet la propriété de tous et de toutes et nous sommes tout simplement les gardiens de ce patrimoine. Il s'agit toutefois d'un projet coûteux. Par conséquent et en vue de poursuivre la diffusion de ces ressources inépuisables, nous avons pris les dispositions nécessaires afin de prévenir les éventuels abus auxquels pourraient se livrer des sites marchands tiers, notamment en instaurant des contraintes techniques relatives aux requêtes automatisées. Nous vous demandons également de: + Ne pas utiliser les fichiers à des fins commerciales Nous avons conçu le programme Google Recherche de Livres à l'usage des particuliers. Nous vous demandons donc d'utiliser uniquement ces fichiers à des fins personnelles. Ils ne sauraient en effet être employés dans un quelconque but commercial. + Ne pas procéder à des requêtes automatisées N'envoyez aucune requête automatisée quelle qu'elle soit au système Google. Si vous effectuez des recherches concernant les logiciels de traduction, la reconnaissance optique de caractères ou tout autre domaine nécessitant de disposer d'importantes quantités de texte, n'hésitez pas à nous contacter Nous encourageons pour la réalisation de ce type de

travaux l'utilisation des ouvrages et documents appartenant au domaine public et serions heureux de vous être utile. + Ne pas supprimer l'attribution Le filigrane Google contenu dans chaque fichier est indispensable pour informer les internautes de notre projet et leur permettre d'accéder à davantage de documents par l'intermédiaire du Programme Google Recherche de Livres. Ne le supprimez en aucun cas. + Rester dans la légalité Quelle que soit l'utilisation que vous comptez faire des fichiers, n'oubliez pas qu'il est de votre responsabilité de veiller à respecter la loi. Si un ouvrage appartient au domaine public américain, n'en déduisez pas pour autant qu'il en va de même dans les autres pays. La durée légale des droits d'auteur d'un livre varie d'un pays à l'autre. Nous ne sommes donc pas en mesure de répertorier les ouvrages dont l'utilisation est autorisée et ceux dont elle ne l'est pas. Ne croyez pas que le simple fait d'afficher un livre sur Google Recherche de Livres signifie que celui-ci peut être utilisé de quelque façon que ce soit dans le monde entier. La condamnation à laquelle vous vous exposeriez en cas de violation des droits d'auteur peut être sévère. A propos du service Google Recherche de Livres En favorisant la recherche et l'accès à un nombre croissant de livres disponibles dans de nombreuses langues, dont le français, Google souhaite contribuer à promouvoir la diversité culturelle grâce à Google Recherche de Livres. En effet, le Programme Google Recherche de Livres permet aux internautes de découvrir le patrimoine littéraire mondial, tout en aidant les auteurs et les éditeurs à élargir leur public. Vous pouvez effectuer des recherches en ligne dans le texte intégral de cet ouvrage à l'adresse <http://books.google.co.il>





The text on this page is estimated to be only 15.11% accurate

RECHERCHES 8tR LA MATURATION DE L'ŒUF LA
FÉCONDATION ET LA DIVISION CELLULAIRE Adonard VAN
BBtnCDKH PROFRSSEL R A L'i'HI VEHSITÈ DE LIËGF. uu i uipzic,
pua. Librairie CLEMM, "■ G. MASSON, éditeur, B. CtCBXtE, Sao". IU,
Boulenrd s

The text on this page is estimated to be only 0.00% accurate

/^/i^'f^.S'

TABLE DES MATIÈRES. Pages	L'appareil sexuel femelle de l'Ascaride mégalocéphale	i
Introduction	49	
Méthodes de préparation	fô	
CHAPITRE I. I. De l'œuf et des changements qu'il subit pendant la première période de sa maturation	68	
Composition du vitellus	75	
Membrane vitelline	99	
Vésicule germinative	104	
Des caractères que présentent les femelles non fécondées et les œufs qu'elles produisent	115	II.
Le spermatozoïde dans l'utérus	119	
Type sphéroïdal	123	
Type pyriforme	125	
Type campanuliforme	126	
Type conoïde . . . *	127	CHAPITRE II. 1)0
la pénétration des zoospermes dans l'œuf ou de la copulation des produits sexuels	138	
CHAPITRE III. De la seconde période de la maturation de l'œuf et des changements que subit le zoosperme pendant cette période	185	!i
I. De la formation du premier globule polaire et des phénomènes concomitants	196	
1. La figure ypsiiiforme et sa genèse	196	A. Description de la figure ypsiiiforme 196
B. Formation de la figure ypsiiiforme	205	II. Formation du premier globule polaire aux dépens de la figure ypsiiiforme 215
III. Des modifications du vitellus pendant la période de formation du premier globule polaire	232	IV. Formation de la première couche périvitelline 237
V. Changements que subit le zoosperme pendant la genèse du premier globule polaire	240	

Pages S II. De la formation du second globule polaire et des
 changements concomittants de l'œuf 247 I. Formation du second globule
 polaire 247 II. Des changements que subit le vitellus pendant cette période;
 formation de la seconde couche périvitelline 267 m. Changements que
 subit le zoosperme pendant la seconde période de la maturation de l'œuf
 275 CHAPITRE IV. De la formation des pronucleus mâle et femelle, de la
 fécondation et de la division de la première cellule de l'embryon . . . 277 [
 Formation du pronucleus femelle 280 II. Formation du pronucleus mâle 305
 III. Conjugaison des pronucleus 508 De la division de la première cellule
 embryonnaire 511 1^{re} phase. — Commencement de la division : formation
 des filaments chromatiques pelotonnés. (Knaust stadium de Flemming) 51;
 2^e stade. — Phase stellaire ou étoilée de la figure chromatique. Formation
 des sphères attractives et des asters. Division de la plaque équatoriale
 chromatique . . . 521 3^e stade. ~ Ecartement des anses secondaires ; forme
 étoilée des noyaux filles; Dyadole de Flemming 510 4^e phase. — Edification
 des noyaux filles ; division du corps cellulaire 345 CHAPITRE V.
 Conclusions et réflexions 342 I. De la symétrie de l'œuf, du zoosperme et
 des blastomères 352 II. Structure du protoplasme cellulaire 350 III.
 Structure du noyau; ses rapports avec le corps cellulaire; composition de la
 vésicule germinative 363 IV. De la division indirecte des cellules 377 V.
 Formation et signification des globules polaires 387 VI. Copulation
 des produits sexuels 398 VII. La fécondation 400 Post-scriptum 407
 Explication des planches 409 Bibliographie 417

The text on this page is estimated to be only 23.43% accurate

L APPAItKIL l EMKLI-i; IIK L A. MtdAl.OCEPIIALE.

Claparède (s) rejette le nom d'albiuninogène parce qu'il lui paraît douteux que la substance sécrétée par la partie de la trompe de Fallope que Meissner désigne sous ce nom soit bien réellement de l'albumine. Il réunit sous le nom d'ovaire le germigène et le vitellogène de Meissner et il énumère dans l'ordre suivant les autres parties dont il admet l'existence dans l'appareil excréteur de la glande sexuelle : la vésicule séminale qui, dit Claparède, n'est pas toujours présente, la trompe de Fallope ou l'oviducte, l'utérus et le vagin. Si nous comparons les divisions admises par Claparède à celles que Meissner a établies nous remarquons que Claparède substitue le nom de vésicule séminale au nom d'albuminogène; mais à part cette différence dans la nomenclature, les deux auteurs sont d'accord. Claparède admet l'existence d'un conduit faisant fonction d'oviducte entre la vésicule séminale et l'utérus; il pense, comme Meissner, que l'écondation a lieu non pas dans la partie supérieure de l'utérus, mais dans l'albuminogène (oviducte de Nelson). C'est là une erreur manifeste en ce qui concerne *Ascaris megalocephala*. L'organe distingué et nettement caractérisé par Nelson, chez *Ascaris Mystax*, se reconnut facilement, chez le grand nématode du cheval, à sa translucidité et à son diamètre relativement peu considérable et notablement inférieur à celui des organes qu'il sépare, l'ovaire d'une part et l'utérus de l'autre. Mais jamais, chez *Ascaris megalocephala*, contrairement à ce qui s'observe chez l'*Ascaris Mijstax* (Nelson, Meissner, Claparède), ce canal ne renferme de spermatozoïdes; on ne peut donc l'appeler, en aucun cas, vésicule séminale; les œufs en le traversant ne s'entourent d'aucune couche particulière, et il n'y a aucune probabilité en faveur de l'opinion de Meissner qui identifie le liquide très fluide sécrété par les cellules épithéliales de ce canal à du blanc d'œuf. Les descriptions de Meissner et de Claparède ne peuvent donc s'appliquer à l'appareil sexuel de l'ascaride du cheval et cela pour deux motifs : 1° ces auteurs distinguent entre l'ovaire et l'utérus deux

(i El). VAN BENEDEN. organes, tandis qu'il n'y a nulle raison de subdiviser le canal (qui chez *Ascaris* *Mystax*. où il a été très exactement décrit et très convenablement dénommé par Nelson, est parfaitement indivis comme c'est aussi le cas chez *Ascaris megalocephala*); 2° Meissner et Claparède admettent que la fécondation s'opère dans l'oviducte (Nelson) chez tous les nématodes; or jamais, chez l'*Ascaride* du cheval, cet oviducte ne renferme de spermatozoïdes : c'est dans la partie la plus reculée de l'utérus (où se fait la fécondation. C'est d'ailleurs à tort que Schneider (7) affirme que chez *Ascaris megalocephala* comme chez *Ascaris lumbricoides* les oviductes sont les points les plus éloignés de l'appareil génital que puissent atteindre les spermatozoïdes. Cet auteur pense, et en cela il se trompe, que chez ces deux vers la fécondation s'accomplit d'ordinaire dans l'oviducte et que ce n'est qu'exceptionnellement (l'oviducte) (L'Héritier est encore pourvu d'un micropyle béant au moment d'entrer dans l'utérus. Mais si par hasard cela arrive cet œuf, dit Schneider, peut être fécondé dans cet organe. Leuckart (h) se fondant sur le développement de l'appareil sexuel tout aussi bien que sur sa structure y distingue deux divisions primaires : la partie la plus reculée de chaque tube sexuel, celle qui sert à la génération des œufs, c'est l'ovaire ; l'autre qui s'étend depuis l'extrémité inférieure de l'ovaire jusqu'à la vulve sert à éconduire les produits sexuels. Cette dernière l'utérus divise en trois chez les nématodes en général : la poche séminale (Samentasche, Meissner's Eiweisschlauch) l'utérus et le vagin. Pour les motifs que je viens d'indiquer on ne peut accepter le nom de vésicule séminale pour désigner l'oviducte chez l'*Ascaride* du cheval. Mais c'est avec beaucoup de raison que Leuckart réduit à quatre, le nombre des divisions à établir dans l'appareil et qu'il en revient à la proposition de Nelson, & laquelle Schneider s'est rallié, en acceptant non-seulement les divisions de cet auteur, mais aussi sa nomenclature. Leuckart remarque que, d'habitude bien séparées les unes des autres, ces parties tendent à se confondre entre elles

The text on this page is estimated to be only 22.64% accurate

L APPAREIL REPRODUCTEUR DE LA MEGALOCERPHALE, chez certains nématodes et qu'il arrive fréquemment que la poche séminale n'est que la partie supérieure de l'utérus. La poche séminale est néanmoins caractérisée toujours par l'apparence villosité de son épithélium, tandis que les cellules de l'utérus sont ventrues et se prolongent en une sorte de papille (... huckert'schen vorspringenden bauchigen Zellen). Il semble donc, à en juger par ce passage, que Leuckart admet l'opinion de Nelson, d'après laquelle, chez certains Nématodes, il n'existerait pas de limite apparente entre l'oviducte et l'utérus, mais que l'oviducte, où sont accumulés les spermatozoïdes et où s'opère la fécondation se confond extérieurement avec l'utérus. Quand il décrit les organes génitaux de l'ascaride lumbricoïde, cette espèce si voisine de l'ascaride du cheval, Leuckart distingue, outre le vagin et l'utérus, une poche séminale de 16 millimètres de longueur, succédant immédiatement à l'utérus, et un oviducte allant de la vésicule séminale à l'ovaire et mesurant pas moins de 8 centimètres. Il suffit d'ouvrir une femelle et d'examiner à la loupe l'appareil sexuel de l'ascaride du cheval pour y reconnaître extérieurement quatre parties distinctes : 1° le vagin très-court, 2° l'utérus qui comprend une portion commune ou terminale faisant suite au vagin et qui ne mesure que quelques millimètres de longueur, et enfin une portion propre à chacun des deux tubes sexuels. Cette dernière partie de l'organe utérin mesure, dans les grandes femelles, jusqu'à 20 et même 22 centimètres de longueur. La portion dite commune de l'utérus est donc tout à fait insignifiante comparée aux portions propres; elle n'est en définitive que l'embouchure commune dans le vagin des deux utérus, distincts dans la plus grande partie de leur longueur. Aussi faut-il accorder à l'ascaride du cheval, comme à plusieurs autres nématodes deux utérus et non pas un utérus bicorné ou bifurqué. 3° Aux extrémités rétrécies des deux utérus succède une portion du tube sexuel qui se fait remarquer par son apparence moniliforme, sa translucidité surtout bien accusée entre les grains, et aussi par son étroitesse. C'est cette partie que j'appelle l'oviducte. Il n'est pas toujours possible

The text on this page is estimated to be only 25.21% accurate

de distinguer avec certitude à la loupe la limite exacte entre l'oviducte et l'utérus d'une part, l'oviducte et l'ovaire de l'autre. Le passage de l'oviducte à l'utérus est insensible. 4° L'ovaire se distingue extérieurement de l'oviducte par son opacité, par sa forme parfaitement cylindrique, ce qui revient au même, le parallélisme parfait de ses bords; enfin, par une largeur un peu plus considérable que celle de l'oviducte. J'entends parler naturellement de cette partie de l'ovaire qui succède immédiatement à l'oviducte. Les fonctions de ces diverses parties du tube sexuel sont bien définies. Dans l'ovaire les œufs prennent naissance; ils s'y développent fixés sur un rachis central unique; arrivés à l'extrémité inférieure de cette partie du tube sexuel, ils se détachent du rachis et, sur une longueur de trois & quatre centimètres, on les trouve libres et parfaitement séparés les uns des autres. Dans l'ovaire les œufs sont pressés les uns contre les autres; ils présentent tous la même forme géométrique d'une pyramide quadrangulaire aplatie, à base dirigée en dehors et à sommet central; toutes ces pyramides adjacentes par leurs faces latérales sont dirigées radialement et la distribution des œufs est aussi régulière que leur forme. Dans l'oviducte cette régularité disparaît. Les œufs perdent leur forme géométrique et leur répartition radiaire; de pyramidale qu'elle était leur forme devient ovoïde; la plaque d'imprégnation se constitue; d'autres phénomènes de maturation s'accomplissent et l'œuf se prépare ainsi à recevoir le zoospemie qui doit le féconder. Dans la partie supérieure de l'utérus, celle qui confine à l'oviducte avec lequel il se continue sans ligne de démarcation bien tranchée, la conjugaison entre produits sexuels s'opère. L'on pourrait donc, en se plaçant au point de vue physiologique, distinguer encore cette partie du tube sexuel et la désigner, avec Leuckart, sous un nom particulier, l'appeler la portion copulatrice; mais cette division ne peut guère se justifier si l'on se place au point de vue anatomique. Dans la longue portion de l'utérus les œufs subissent une série de ^

The text on this page is estimated to be only 23.85% accurate

I- \PPAREII, IEMi;r.LE DE 1. A MEfiAI-ilCIIPIrALE. 9

modifications consécutives à la pénétration des zoospores. Ces modifications s'opèrent suivant un ordre régulier, chaque modification s'accomplissant dans une portion déterminée de l'intérieur, toujours la même. Les œufs arrivés au voisinage du vagin n'ont pas encore subi la première segmentation; la plupart d'entre eux montrent deux pronucléus bien apparents dans le globe titillin rétracté. Quelques-uns laissent apercevoir, à la place des deux pronucléus, le premier noyau embryonnaire formé aux dépens des deux pronucléus. Je passe à la description des caractères extérieurs de ces diverses parties. Je reproduis, afin de donner à cette description un caractère plus objectif, les notes prises pendant l'examen minutieux d'une femelle de moyenne taille; elle mesurait environ vingt-cinq centimètres de longueur. Le vagin long de 7 millimètres se porte obliquement en haut et en avant, puis se dirige en arrière, de façon à décrire une courbe à convexité antérieure. Très étroit près de la vulve, située sur la ligne médio-ventrale, à l'union du quart antérieur avec les trois quarts postérieurs du corps, il s'élargit légèrement en s'approchant de la ligne qui marque la limite entre le vagin et la portion commune de l'utérus. La portion commune aux deux utérus continue le trajet du vagin; longue de 5 millimètres, elle affecte la forme d'un cône tronqué. Elle présente exactement la même apparence que les utérus proprement dits. La base du cône est aplatie de haut en bas; elle se continue sans ligne de démarcation avec les deux organes utérins; le diamètre transversal de cette base est la somme des deux utérus réunis; son diamètre vertical est égal au diamètre de chacun des utérus. Les deux utérus, d'un blanc mat, courent parallèlement l'un à l'autre, vers l'extrémité postérieure du corps, se trouvant placés sous le tube digestif. Arrivés l'un à 3 1/2, l'autre à 5 centimètres de l'extrémité caudale du ver, ils se réfléchissent brusquement, en décrivant chacun un coude dont la convexité est dirigée en arrière. Ils se portent ensuite en avant et, après un court trajet dans cette nouvelle direction,

The text on this page is estimated to be only 20.85% accurate

10 En. VAN BENEITEN. ils se continuent avec les oviducts. Il y a donc lieu de distinguer dans chaque utérus une portion descendante et une portion ascendante. Le point d'inflexion des deux organes ne se trouve pas à égale distance de l'extrémité caudale du ver; mais néanmoins la longueur totale des deux utérus est approximativement la même, la portion ascendante de l'un étant plus longue de ce dont sa portion descendante est plus courte (i) - "j Les deux utérus diminuent lentement et insensiblement de diamètre depuis leur extrémité vaginale jusqu'au point où ils se continuent avec les oviductes. Ils décroissent dans leur trajet descendant, aussi bien que dans la partie ascendante, des sinuosités ou des ondulations particulièrement accentuées dans le voisinage du vœu. Dans quelques exemplaires on observe exceptionnellement une véritable circonvolution près du point normal d'inflexion. Les sinuosités sont d'ailleurs plus ou moins marquées d'après les individus. Dans la portion ascendante le diamètre décroît plus rapidement que dans la partie descendante; toute cette partie ascendante de l'utérus est relativement étroite. L'oviducte qui succède à l'utérus se fait remarquer par son aspect noueux et par sa translucidité, surtout accusée aux points où l'on observe des étranglements. Elle n'existe pas aux points où le tube présente ses nodosités, ce qui dépend de ce que, au niveau des renflements, le canal est distendu par des amas considérables d'œufs, tandis que, entre les nodosités, il n'en renferme que peu ou point. Les nœuds. les uns, forts courts, les autres très longs, sont très irrégulièrement espacés le long des deux oviductes. Quelquefois un nœud très long, au niveau duquel l'oviducte est distendu succède immédiatement à l'extrémité de l'utérus. Dans ce cas il n'est pas possible de distinguer la limite entre les deux parties du tube sexuel. D'autres fois un léger étranglement indique extérieurement la portion ascendante de l'un des deux utérus mesure 18 cl demi, c'est-à-dire, sa portion ascendante mesure un demi centimètre. Les parties correspondantes de l'autre utérus mesurent respectivement 3,5 et 3 centimètres.

The text on this page is estimated to be only 24.41% accurate

LAPPARrai. ii;MKI.I,E W. LA MK(;AL01.EPI1A1.E. 11

riement cette limite; en deçà le tube sexuel renferme des milliers de spermatozoïdes; au delà pas un zoosperme. la largeur de l'oviducte diminue très légèrement de son extrémité utérine vers son extrémité ovarienne. Entre l'ovaire et l'oviducte on observe à la loupe un léger rétrécissement qui se maintient sur une longueur de 3 à 4 centimètres. Cependant chez beaucoup d'individus cette particularité fait complètement défaut. Les oviductes suivent dans leur trajet une direction ascendante et il en est de même de la portion de l'ovaire qui succède immédiatement à ces canaux. Cependant les oviductes sont loin d'être rectilignes, ils décrivent dans leur longueur deux ou trois circonvolutions et en outre des sinuosités plus ou moins accusées. La longueur des oviductes est de 9 centimètres environ. J'ai encore à signaler une autre particularité par laquelle il est facile de distinguer l'oviducte de la partie inférieure de l'ovaire. Si chez une femelle vivante, ouverte dans le semm artificiel de Kronecker, on coupe transversalement l'oviducte en deux points voisins, de façon à isoler un segment d'un centimètre environ de longueur, et si l'on porte ce segment sur un porte-objet dans une goutte du même liquide, on ne constate aucune rétraction du fragment; le nombre des œufs qui sont expulsés par les surfaces de section est toujours peu considérable. S'il s'agit de l'ovaire, il n'en est pas de même : les parois du tube se rétractant le segment diminue de longueur et la colonne d'œufs qui remplit le canal ovarien est mise à nu au voisinage des deux surfaces de section. S'il s'agit d'un segment de l'utérus, on n'observe pas de diminution de longueur du segment, mais bien une diminution du diamètre de l'organe ; dans ce cas aussi des quantités énormes d'œufs sont expulsés par les deux surfaces de section; mais cette fois, au lieu de rester réunis, ils se répandent dans le liquide, surtout au voisinage de ces surfaces. Ces particularités dépendent de ce que la structure de la paroi de l'oviducte diffère notablement et de celle de l'ovaire et de celle de l'utérus.

The text on this page is estimated to be only 23.18% accurate

12 KD. VAirBËNEDËSV Si l'on examine à un faible grossissement un segment de l'oviducte placé dans les conditions dont il vient d'être parlé on n'y distingue ni striation longitudinale, ni striation transversale; l'ovaire montre au contraire avec une parfaite netteté cette double striation; l'utérus présente seulement une striation transversale bien marquée; la striation longitudinale fait défaut. La cause de ces différences se trouve encore dans la diversité de structure des parois de l'ovaire, de l'oviducte et de l'utérus. Cependant, comme nous le verrons plus loin, la structure de la partie inférieure de l'oviducte est très semblable à celle de l'utérus; l'un des organes passe insensiblement à l'autre; d'autre part une ligne de démarcation transversale entre l'ovaire et l'oviducte fait également défaut. Il en résulte que les portions terminales de l'oviducte n'accusent pas aussi nettement que leur partie médiane les caractères distinctifs que je viens de signaler. L'ovaire se reconnaît immédiatement à son aspect uniformément opaque et au parallélisme parfait de ses bords. Indépendamment des caractères cités plus haut l'ovaire se distingue encore de l'oviducte, si l'on examine à un faible grossissement, par le peu d'épaisseur de sa paroi. La partie de l'organe ovarien qui confine à l'oviducte renferme, sur une longueur de trois à quatre centimètres, des œufs libres et indépendants les uns des autres, quoique serrés et pressés les uns contre les autres, de façon à constituer une colonne cylindrique massive et continue qui remplit toute la cavité du tube. Si l'on enlève un fragment de cette partie inférieure de l'ovaire, les œufs sortent en grand nombre par les deux sections pour se répandre dans le liquide de la préparation. Pas n'est besoin de dilacérer pour isoler les uns des autres. Mais à trois ou quatre centimètres de l'oviducte l'ovaire ne renferme déjà plus d'œufs isolés. Les œufs insérés sur le rachis central, qui occupe l'axe du tube, sont difficiles à isoler. Un fragment de cette partie de l'ovaire placé sur porte objet ne se vide guère spontanément. À peine la paroi subit-elle une rétraction suffisante pour mettre à nu, aux deux extrémités du

The text on this page is estimated to be only 22.59% accurate

I. ArPAnEii. rKMKi.i.i; in; i. a. MKGAi,ncKP».u.i;. 13 fragment, une petite portion de la colonne iiii diviae qui occupe toute la cavité de l'ovaire. Les œufs ne se disséminent pas dans le liquide; il ne suffit pas pour observer des œufs isolés d'agiter légèrement le liquide; il faut procéder à une dilacération méthodique, qui ne donne que des résultats très insuffisants, quand ces œufs n'ont pas subi au préalable l'action de l'alcool au tiers. J'en viens à la description de la structure des diverses parties de l'appareil sexuel. Le vagin, l'utérus et la partie inférieure de l'oviducte se caractérisent par la présence, à la face externe d'une tunique propre, revêtue à sa face interne d'un épithélium continu, d'une couche musculaire qui fait défaut dans la partie supérieure de l'oviducte et dans toute la longueur de l'ovaire. Il en résulte que la paroi de l'ovaire et de la partie supérieure de l'oviducte ne présentent à considérer que deux membranes intimement unies l'une à l'autre : l'externe au hyste qui présente l'apparence d'une mince cuticule est la tunique propre; l'interne, cellulaire, est le revêtement épithélial du tube sexuel. La moitié inférieure de l'oviducte, l'utérus et le vagin ont leur paroi formée de trois couches : une tunique musculaire, une tunique propre et une tunique épithéliale. OVAIRE. La tunique propre est relativement épaisse dans la partie inférieure de l'ovaire; elle s'amincit progressivement dans la portion terminale de l'organe. Elle ne montre aucune trace de structure et est formée par une substance assez réfringente se colorant faiblement en rose par le carmin (pi. m, fig. 3). Elle est assez intimement unie au revêtement épithélial; moins cependant que dans l'utérus. L'épithélium de l'ovaire est formé par des fibres longitudinales pourvues de noyaux. Elles ont été aperçues par tous les observateurs qui ont étudié le tube ovarique de l'homme. Mystax;

The text on this page is estimated to be only 21.90% accurate

14 ED. VAS BENEDEN, elles sont connues sous le nom de bouiTeleb* longitudinaux j granuleux. Nelson a supposé que les bourrelets longitudinaux sont les agents de la sécrétion du vitellus. Clapai-ède ne se rallia pas k cette manière de voir. Il a vu chez YAscaia Suilla ces bouiTcIeta larges et légèrement obliques à l'axe da J l'ovaire foire saillie à la surface interne du tube sexuel; il les.l trouve parsemés de granules qui ressemblent beaucoup au ■• granules vitellius; mais il n'a jamais pu s'assurer que ces granules s'en détachassent pour aller se réunir aux œufs. Il ne lui paraît pas impossible qu'il faille y voir un appareil cou- m tractile analogue aux stries granuleuses transversales dtç Cuciillanité elegans. Schneider signale lui aussi l'existence, chez les ascarides, t cetta couche formée de bandelettes courant parallèlement IwÊ unes aux autres à, la face interne de la tunique propre. H Iwl trouve constituées d'une matière finement granulée dai laquelle, chez FUaria papiUosa, l'on distingue nettement < très petits noyaux, tandis que, chez les Ascaris, on n'observât pas ces éléments. Ces bandelettes longitudinales sont séparées les unes des autres par des sillons, facilement reconnaissables sur des coupes transversales. Leukart donne à ces bandelettes le nom de fibres; il Coa

l'appareil femelle de l'a. MÉGALOCÉPHALE. 15 Il existe d'assez notables différences dans l'aspect de la paroi de l'ovaire suivant qu'on l'examine dans la partie tout à fait inférieure, moyenne ou supérieure de l'organe. On obtient de bonnes préparations de la paroi de l'ovaire en traitant par la méthode suivante : On laisse agir sur une portion de l'organe une goutte d'acide osmique à 1 % pendant quelques secondes; on lave aussitôt; puis on plonge dans le picrocarmin pendant 24 heures. Après ce délai il devient facile d'expulser entièrement le contenu du tube ovarien et d'isoler ainsi sa paroi. On lave avec soin, puis on monte dans le baume. De semblables préparations permettent d'examiner par transparence la paroi de l'ovaire et de se faire une idée bien exacte de la structure de cette paroi. S'il s'agit d'une portion de l'ovaire prise approximativement vers le milieu de l'organe, on constate au premier examen une striation longitudinale manifeste (pi. m, fig. 1). Si l'on emploie un grossissement plus fort, le 10 à immersion de Barnard par exemple, on s'assure que la striation est due à ce que la tunique propre est tapissée, à sa face interne, par une couche mince de fibres longitudinales courant parallèlement les unes aux autres. Ces fibres, faiblement colorées en rouge-brun, sont séparées les unes des autres par des lignes claires et incolores. Les fibres ne sont pas rectilignes, mais au contraire légèrement ondulées ; elles ont des bords foncés et présentent elles-mêmes une striation longitudinale bien manifeste. On peut constater, en dissociant, que cette dernière striation est due à ce que la fibre est formée par un faisceau de fibrilles isolables. Une même fibre ne présente pas partout la même largeur. Elle s'effile progressivement vers ses extrémités et se termine en pointe. Chaque fibre a une longueur considérable. Si l'on suit une fibre vers l'une ou l'autre de ses extrémités, on voit une série de granulations, alignées suivant l'axe de la fibre, continuer celle-ci à mi-distance entre deux fibres voisines. L'on peut constater l'existence fréquente, dans la longueur d'une même fibre de plusieurs noyaux allongés, colorés

The text on this page is estimated to be only 25.68% accurate

ED. VAN SENEDBPi. en rose. D'habitude la fibre n'est pas renflée au niveau des noyaux; mais elle présente dans la région qu'ils occupent son maximum de largeur. Les noyaux se trouvent entourés de toutes parts par la substance fibrillaire. Rarement on observe une interruption complète de la substance fibrillaire au point occupé par un noyau. Les bandes claires qui régissent entre les fibres ont une largeur un peu inférieure à celle des fibres qu'elles séparent. Elles sont parfaitement incolores et montrent d'habitude, vers leur milieu, une rangée unique de granules très réfringents, de dimensions assez considérables, souvent allongés parallèlement à l'axe des fibres. Ça et là ces granulations étirées en longueur sont plus larges à leur milieu, effilées à leurs deux extrémités; ailleurs elles affectent l'apparence de bâtonnets de longueur variable. La largeur des fibres varie considérablement. Il en est qui sont extrêmement étroites; elles présentent alors, en certains points, des épaississements formant fuseaux. C'est d'habitude dans ces renflements fusiformes que l'on observe les noyaux. Il y a un certain rapport entre le volume des fibres et celui de leurs noyaux. Les fibres minces ont de plus petits noyaux. Les coupes transversales de cette partie de l'ovaire montrent (pi. ni, fig. 3) que les faisceaux fibrillaires ne sont pas immédiatement adjacents à la tunique propre. Entre celle-ci et les fibres se trouve une couche de substance claire, finement granulée, qui ne se colore pas du tout par le picrocane. Cette couche s'épaissit entre les faisceaux fibrillaires et donne lieu aux bandes claires qui se voient dans les préparations montrant la paroi de l'ovaire étalée. Les faisceaux fibrillaires sont légèrement saillants dans la cavité du tube ovarien: à la coupe on observe des sillons ou cannelures entre les fibres saillantes. Ces sillons n'atteignent jamais la tunique propre. Les extrémités des fibres paraissent complètement entourées par la substance granuleuse, il est douteux qu'il en soit de même dans toute leur longueur (pi. m, fig. 8). I

The text on this page is estimated to be only 23.41% accurate

I.' APPAREIL FEMELLE DE l'a. MÉGtLOCrSmALE Plos on s'approche de l'extrémité aveugle da ciil-de-sac ovarien, plus la couche épithéliale s'amincit; mais sa structure reste la même. Cependant les fibres diminuent de largeur et d'épaisseur; leur stiiicture fibrillaire devient moins évidente; la substance granuleuse, interposée enti'C les fibres, devient plus abondante. Si, au contraire, on s'approche de l'oviducte, les fibres deviennent plus larges et plus épaisses (pi, III, fig, 2); en certains points, elles paraissent constituées d'une substance corticale manifestement fibnllaire et d'une substance médullaire finement granulée. Leurs noyaux deviennent plus nombreux. La forme de ces derniers est très vaiiable; la pinpart sont allongés et leur apparence, se rapprochant quelquefois de celle d'un bâtonnet, rappelle l'aspect des noyaux des fibres lisses; d'autres fibres montrent des noyaux sphériques. Au voisinage de l'oviducte l'ovaire présente un aspect tout partieolier : la tunique propre est plissée transversalement, de telle sorte que, si on examine la face externe de la paroi ovarique, on constate la présence d'un grand nombre de sillons transversalement dirigés, séparés les uns des autres par des bourrelets saillants de largeur variable. La présence de ces sillons et de ces bourrelets détermine la striation transversale si évidente à la partie inférieure de l'ovaire. Il est è. remarquer que les fibres épithéliales ne suivent pas ces inflexions de la tunique propre : elles ne pénètrent pas dans l'intérieur des bourrelets; elles ont une direction à peu près rectillgne et forment pont en travers des gouttière-s. H est facile de s'en convaincre soit en examinant la coupe optique d'un segment ovarien monté dans le baume, après avoîi- été vidé an préalable, soit en examinant par transparence la paroi étalée. A la coupe optique on obtient des images comme celle que nous avons figurée (pi. HI, fig. 5) L'on voit la tunique propre décrire des inflexions assez régulières et les coupes des sillons ouverts à l'extérieur séparer les uns des autres les bourrelets. Entre deux gouttières voisines se voit la coupe d'un bour

The text on this page is estimated to be only 19.77% accurate

Ib tiD. v[^] BE!SEr[^]E[^]. relet convexe en dehors. Les fibres ne suivent pas inflexiuiiâ de la tunique propre; mais elles envoient au nivei de chaque buuirelet une expansion aliforme on cunéifon à l'intérieur de ces boun-elets. Ces expansions se voient s la plus grande netteté quand on examine la paroi étalée \ mettant au point sur un plan voisin de la face externe des bom relets {pi. m, fig. 4). On distingue, aloi-s entre les gouttières,! les coupes optiques des bom-relets, bordées en avant et (arrière par la tunique propre. La cavité du bourrelet t divisée par uu gmnd nombre de tigelles, courant j lement à l'axe du tube ovarien. En changeant progressi vement le foyer on reconnaît que chaque tigelle k une fibre et il arrive un moment, on le microscope i au point sur ces fibres les montre courant parallèlement lei unes aux antres sans aucune interi'uptiou conformément ■ ce que j'ai figuré (pi. m, fig. 5). Les tigelles que l'on voit si distinctement dans 1 tions que je viens d'indiquer ne sont que les coupes optiqueètl des expansions que les fibres envoient dans l'intérieur c bonrrelet.s, au moment où elles passent devant eux. Il i résulte pour les fibres une forme très singulière. J'ai i à isoler de ces fibres pourvues de leurs expansions (pi. Ht, fig. 0); elles proviennent de cette partie de l'ovaire où les sillons sont très larges et peu profonds et où les booireleta sont fort peu saillants. ' Il est à remarquer que la largeur et la hauteur des boor* i relets varie suivant le point de l'ovaire que l'on examinft Si l'on suit le tube ovarien de son extrémité aveugle vers l'oviducte, on voit les sillons d'abord très larges et peu profonds se creuser de plus en plus, A mesure que l'on s'approche de l'oviducte. Ils conservent néanmoins, sur une j certaine longueur, des dimensions moyennes (pi. m, flg. 6). Les I gouttières externes redeviennent de nouveau moins profondes-J au voisinage immédiat de l'ovidncte. Au point où l'ovaire a continue avec l'oviducte gouttières et bourrelets disparaissent;, Il est clair que les expansions membraneuses que les :

The text on this page is estimated to be only 19.62% accurate

IT.Mr.I.I.K 111'. 1\.. MlifAI.OCKPIIAI.r.. envoient dans les bourrelets sont en raison de la largeur et de la lianteur de ces derniers. Mais quelles ([u'en soient les dimensions ces expansions donnent aux fibres une apparence frangée, les becs de la frange répondant aux expansions membraueuses. Le qualificatif membraneux ne convient d'ailleurs que pour désigner les becs de la frange correspondant aux plus larges bourrelets. J'ai dit plus haut que les faisceaux fibrillaires ou fibres épithéliales de l'ovaii-e font saillie dans la cavité du tube sexuel et qu'ils sont séparés par des rainures d'autant plus profondes que les fibres sont plus volumineuses. Dans la région cannelée de l'ovaii'e les rainures interfasciculaires deviennent extrêmement profondes, au niveau des bourrelets : elles n'existent pas seulement entre les fibres, mais elles se prolongent entre les expansions aliformes de ces dernières, jusques dans l'intérieur des bourrelets. Ce sont les prolongements de ces rainures interfasciculaires que l'on aperçoit entre les coupes optiques des prolongements aliformes dans la figure 4. Nous avons dit que la couche épithéliale de l'ovaire n'est pas seulement formée par des faisceaux fibrillaires nucléés, mais que les fibres sont réunies entre elles par une substance granulée très pâle ; cette substance granulée est probablement le reste du protoplasme épithélial primitif. L'on trouve de même dans les expansions aliformes ou cunéiformes des fibres deux parties (pi. III, fig. 5) : l'une périphérique granulée, se colorant à peine par le carmin, l'autre qui paraît avoir les mêmes propriétés que la substance constitutive des fibres dont elles dépendent. Cette dernière se colore en rose brun par le picro-carmin ; on observe fréquemment des noyaux à l'intérieur de cette partie des expansions et elle paraît présenter comme la substance constitutive des fibres une composition fibrillaire (fig. 4). Nous avons donc affaire ici à une couche épithéliale d'un caractère bien particulier et fort peu connue jusqu'ici. Voici comment je comprends la genèse de cette formation. L'on sait qu'au début l'épithélium de l'ovaire des uénitodes est con

The text on this page is estimated to be only 22.52% accurate

20 stitué par une couche protoplasmique continue, pai-semée de I nombreux noyaux. Il est probable qu'à aucun moment de I l'évolution les cellules ne s'individualisent, que jamais elles I ne présentent de limites définies. Dans la partie intériearQ 1 de l'ovaire la tunique propre se plisse transversalement; il | se forme des sillons ouverts à l'extérieur et séparant les J uus des autres des bourrelets plus ou moins saillants. La \ couche protoplasmique nucléée remplit ces bourrelets; n la face interne de la couche protoplasmique ne suit pas lea l mouvements de la tunique i)ropre, elle reste lisse et unie., \ Des faisceaux fibrillaires longitudinaux se développent parallèlement les uns aux autres dans l'épaisseur de la couche J protoplasmique, de façon à emprisonner à leur intérieur les: (noyaux disséminés dans le protoplasme. Ces faisceaux forment près de la surface interne de la couche, et, en se déve-] loppant, ils font saillie dans la cavité du tube ovarien. Ils sont, | dès lors séparés les uns des autres par des rainures; mais néanmoins ils restent réunis enti-e eux par la partie de la , couche protoplasmique qui ne s'est pas transformée en snb-i stance fibrillaire; ee résidu du protoplasme primitif demeure, la vie durant de l'animal, interposé entre la couche des fibres et la tunique propre. C'est à. raison de la présence de cette, j couche de protoplasme non transformé que les fibres adhèrent peu à la tunique propre et qu'il est facile de les isoler par dilacération (fig. 6). Dans la région plissée de l'ovaire la couche protoplasmique ' subit les mêmes transformations; les fibres, se développant' dans la couche protoplasmique près de la face interne de . I cette couche, sont rectilignes et ne pénètrent pas dans lea bourrelets. Mais le protoplasme engagé dans les bourrelets subit aussi partiellement la transformation en substance fibrillaire. La couche corticale, sous jacente h la tunique pi-opre, conserve seule ses propriétés primitives; elle reste granuleuse. Les rainures qui séparent entre elles les saDlies correspondant aux fibres, deviennent très profondes et s'engagent ilans les liourrelets, de façon à séparer les unes des autres les expansions fibrillaires des fibres.

The text on this page is estimated to be only 23.05% accurate

l'appareil femelle de l'a. mégalocéphale. oviducte. Il est assez difficile de caractériser histologiquement l'oviducte chez r.4. megahcephala et cela pour diverses raisons. Dans la partie du tube sexuel, que nous désignons sous ce nom, l'épithélium affecte des caractères tout différents, soit tant qu'on l'examine dans la portion inférieure ou dans la partie supérieure de l'organe. Dans les deux tiers supérieurs du canal cet épithélium montre des particularités qu'on ne retrouve dans aucune autre partie de l'appareil sexuel ; dans son tiers inférieur, l'épithélium ressemble à celui de l'utérus. En outre, la moitié inférieure de l'oviducte présente comme l'utérus une tunique musculaire externe, tandis que la moitié supérieure de l'oviducte est totalement dépourvue de tunique musculaire. Mais la limite supérieure de la tunique musculaire ne répond nullement au point où l'épithélium change de caractère. Enfin, la ligne qui marque la limite entre l'épithélium de la partie supérieure de l'oviducte et celui qui tapisse la partie inférieure du tube n'est pas une ligne transversale; dans une portion assez étendue de l'oviducte l'on voit courir parallèlement l'une à l'autre des bandes épithéliales de caractères différents, de telle façon que, si l'on fait dans cette région une coupe transversale de l'organe, cette coupe montre une partie de son épithélium semblable à celui qui tapisse le tiers inférieur de l'oviducte, une autre partie semblable à celui de la partie supérieure de ce canal. De même aussi, la ligne limite entre l'épithélium ovarien et l'épithélium de l'oviducte n'est pas une ligne transversale circulaire, mais bien une ligne très irrégulière en zigzag. On ne peut donc caractériser l'oviducte ni par son épithélium, ■ ni par l'absence de la tunique musculaire, et les limites de l'oviducte ne sont pas apparentes à l'extérieur. Ces limites ne sont pas des lignes transversales, et quoi qu'il n'y ait pas de formes de transition entre l'épithélium ovarien et l'épithélium de la partie supérieure de l'oviducte, pas plus qu'il n'en existe entre ce dernier et l'épithélium qui tapisse le tiers

The text on this page is estimated to be only 21.18% accurate

32 EP. VAN BENEDEW. inférieur de ce conduit, il n'est pas possible, en se fondant sur les caractères de l'épithélium, d'assigner des limites bien tranchées à ce canal. En réalité l'oviducte constitue le trait d'union entre les deux parties principales de l'appareil sexuel, l'ovaire d'une part, l'utérus de l'autre. Autant il est difficile de caractériser histologiquement l'oviducte, autant les différences entre l'ovaire et l'utérus sont tranchées et faciles à percevoir. Ces différences essentielles sont au nombre de deux, 1° l'utérus est pourvu d'une tunique musculaire qui manque à l'ovaire, 2° l'épithélium utérin diffère, par beaucoup de caractères, du revêtement épithélial de l'ovaire. Dans sa partie inférieure l'oviducte participe aux caractères de l'utérus. Dans sa partie supérieure il se rattache bien plutôt à l'ovaire. Mais il n'est pas moins nécessaire de distinguer l'oviducte et de l'utérus et de l'ovaire. L'existence dans une partie de l'oviducte d'un épithélium tout spécial, formé de couches épithéliales de l'ovaire et de l'utérus, justifie déjà cette division. Si l'on se place au point de vue de la fonction l'on peut facilement caractériser cette partie du tube sexuel. L'oviducte éconduit les œufs depuis la partie inférieure de leur lieu de formation jusqu'au point où ils entrent en contact avec les spermatozoïdes. Pendant qu'ils traversent l'oviducte leur forme se modifie et ils subissent certaines modifications préalables à la fécondation. Ces changements sont les suivants : les œufs perdent leur forme pyramidale et deviennent ovoïdes; la plaque d'imprégnation se constitue; la couche superficielle du protoplasme prend une consistance de plus en plus ferme qui conduit à la formation d'une membrane vitelline. J'admets que les limites de l'oviducte répondent du côté de l'ovaire au point où le tube ovarien cesse de présenter les sillons et les bombements caractéristiques de la région cannelée de l'ovaire; cette limite répond approximativement au point où le revêtement épithélial change de caractères; du côté de l'utérus au point le plus reculé qu'atteignent les zoospermes. Ce point qui correspond à l'extrémité supérieure de l'utérus

The text on this page is estimated to be only 21.81% accurate

L APPAREIL FEMELLE DE L A. MELALOCEPHALE. 23 passe sans aucune ligne de démarcation à l'extrémité inférieure de l'oviducte. La définition de l'oviducte est donc surtout physiologique; elle se fonde cependant sur quelques considérations anatomiques et en particulier sur les différences de structure de l'épithélium de la partie supérieure de l'oviducte d'une part, épithélium de l'ovaire de l'autre. EpiOieUim de l'oviducte. — Pour Lien étudier les caractéristiques de l'épithélium il est nécessaire de recourir à deux procédés opératoires : 1° Inciser au moyen de ciseaux fins la paroi du tube; étaler sur porte-objet de façon à ce que la face interne de la paroi soit dirigée vers l'observateur; laver de façon à écarter complètement le contenu du tube et examiner par transparence. Il faut préparer préalablement l'organe : après l'avoir fait durcir soit par l'alcool, soit par l'acide osmique & 1 °lo, en prenant soin de ne laisser agir le réactif que pendant quelques secondes, soit par l'acide nitrique à 3 °/,, soit par le sublimé, soit par l'acide picro-sulfurique, on colore la membrane au moyen du carmin boracique ou par le picrocarmin. On monte ensuite dans le baume. 2° L'oviducte après avoir été durci et coloré est enchâssé dans la paraffine et coupé en tranches soit transversales, soit longitudinales. Les coupes fixées sur porte-objet par le procédé de Giesbrecht sont montées dans le baume. Le tube sexuel incisé longitudinalement, étalé sur porte-objet et examiné par transparence montre distinctement les limites entre l'épithélium ovarien et l'épithélium de l'oviducte d'une part, entre l'épithélium de la partie supérieure de l'oviducte et celui de la partie inférieure de ce conduit de l'autre. Les différences entre ces trois épithéliums sautent aux yeux au premier examen. a) EpiOieUim des deux tiers supérieurs de l'oviducte, — Ce qui frappe tout d'abord c'est la teinte rose pâle que prend cet épithélium sous l'action du carmin, alors que l'épithélium du tiers inférieur de l'oviducte, dans les mêmes conditions se colore en rouge vif et que celui de l'ovaire présente une teinte

The text on this page is estimated to be only 22.06% accurate

24 ED. VAN BENEDEN. rose brun. I^a doule striation longitudinale et ti-avei-sale de la paroi ovariée fait complètement défaut ici. Les limites des cellules ne sont pas marquées par des lignes, mais bien plutôt vaguement indiquées par des zones pâles, faiblement colorées; la partie des corps cellulaires qui entoure les noyaux est d'un rose plus prononcé. La présence de ces zones limites, la forme très variable et souvent allongée des tâches colorées, enfin le groupement de ces tâches donne à l'ensemble de l'épithélium une apparence moirée. En fait cet épithélium n'est pas constitué par des cellules individualisées, mais par une couche protoplasmique continue dans laquelle de nombreux noyaux se trouvent disséminés à des distances approximativement égales les uns des autres (fig. 7 et 8). La masse protoplasmique présente des propriétés particulières autour des noyaux; elle présente plus d'affinité pour les matières colorantes. Il en résulte l'apparition d'îlots colorés de formes très variées et de dimensions sensiblement constantes. Chaque îlot représente un centre cellulaire. Dans chacun de ces centres on trouve tantôt un, tantôt deux noyaux. Ces noyaux faiblement colorés sont assez volumineux; ils ont des contours très nets et sont pourvus de plusieurs nucléoles. Leur forme est tantôt sphérique, tantôt ovoïde, quelquefois même irrégulière. Quand il y a deux noyaux ils se trouvent quelquefois assez écartés l'un de l'autre, mais le plus souvent très près l'un de l'autre; il arrive même qu'ils se recouvrent en partie. Les noyaux se rencontrent dans la partie la plus profonde de la cellule au voisinage de la tunique propre. Le cytoplasme finement granulé montre à la fois une structure réticulée ou vacuoleuse, surtout accusée dans les zones pâles ou interinsulaires, et une structure fibrillaire très nette. Les fibrilles groupées en faisceaux peuvent être poursuivies sur de grandes longueurs; souvent toutes celles que l'on observe dans les limites d'un îlot sont sensiblement parallèles entre elles et elles se continuent dans les cellules voisines; on peut souvent suivre les faisceaux sur une longueur considérable et les voir se diviser ou même se réduire en un

l'appareil pemelle de l'a. MÉGALOCÉPHALE. 25 pinceau terminal. Les systèmes de fibrilles s'entrecroisent dans tons les sens et forment ainsi un réseau inextricable ; ils n'affectent aacune disposition que Ton puisse définir. J'ai dit que les îlots ont des formes assez variables. En efiet, ils sont tantôt arrondis ou de forme polygonale, tantôt allongés et dans ce cas ils constituent soit des bandelettes, soit des croissants, soit des figures élargies à une extrémité effilée en pointe à l'autre. D'habitude des îlots arrondis ou polygonaux sont groupés à quelques-uns pour former ensemble un centre autour duquel des îlots en forme de bandelettes on de croissants sont disposés en cercles concentriques (fig. 7); ailleurs les îlots allongés se disposent à droite et à gauche d'une ligne droite ou incurvée et se groupent relativement à cette dernière comme les barbes d'une plume aux deux côtés d'un rachis. Bref il résulte du groupement plus ou moins régulier d'îlots de forme similaire des figures plus ou moins définissables qui se détachent dans le fond tacheté de l'épithélium; de là cette ressemblance avec une étoffe moirée que je signalais plus haut. Les coupes transversales et longitudinales montrent que l'épithélium a une épaisseur uniforme ; il est terminé en dedans comme en dehors par une surface régulière à peine bosselée (fig. 9) ; ce revêtement épithélial n'envoie dans la cavité de l'oviducte aucun prolongement papillaire et en cela il se distingue nettement de l'épithélium de l'utérus et de celui de la partie inférieure de l'oviducte. Une autre particularité que dévoile l'examen des coupes c'est que cet épithélium est lâchement uni à la tunique propre. H s'en détache facilement par places, ce que l'on n'observe jamais pour l'épithélium papillifère de la partie inférieure de l'oviducte et de l'utérus. Signalons enfin l'épaisseur assez considérable de la tunique interne dans la partie de l'oviducte où règne cet épithélium lisse. bj Epithélium papillifère du tiers inférieur de Voviducte. — Examiné par transparence cet épithélium présente un tout autre aspect que celui que nous venons de décrire. La couche

The text on this page is estimated to be only 23.17% accurate

26 ED. VAN RENEPEN épithéliale considérée dans son ensemble a une apparence pavimentuse : les pavés fortement colorés en rouge sont séparés les uns des autres par des bandes claires d'autant plus larges qu'on considère une région de l'oviducte plus éloignée de l'utérus. La forme et les dimensions des pavés varient beaucoup de l'un à l'autre; néanmoins la plupart ont une forme polygonale. La substance qui les constitue est granuleuse. On distingue vaguement dans chaque pavé le plus souvent un, assez fréquemment deux, rarement jusqu'à trois noyaux à plusieurs nucléoles. Si l'on examine avec soin les bandes claires qui régissent entre les pavés on constate qu'elles ne sont pas absolument incolores, mais très faiblement teintées en rose et que la substance qui sépare les pavés est aussi finement granuleuse et fibrillaire. On reconnaît facilement en se servant d'un grossissement suffisant, le huit de Haeckel par exemple, que les pavés sont constitués par des saillies proéminant fortement dans la cavité de l'oviducte et que ces saillies sont séparées entre elles par des sillons profonds. Ce sont les sillons qui apparaissent en clair entre les pavés polygonaux et la substance qui occupe le fond des sillons donne à ces bandes claires leur apparence granuleuse et fibrillaire. Ces particularités deviennent bien plus évidentes encore si l'on examine des coupes, soit transversales, soit longitudinales de l'oviducte (fig. 10). On constate alors que l'épithélium prend, dans la partie inférieure de l'oviducte, une grande épaisseur; les cellules incomplètement individualisées se confondent par leur base en une couche continue qui tapisse la face interne de la membrane anhydre. Chaque cellule se constitue de deux parties : un plateau basilaire et une papille terminale. Les deux parties sont séparées l'une de l'autre par un étranglement très marqué. Les plateaux sont délimités par des sillons peu profonds qui ne s'étendent jamais jusqu'à la tunique propre; il en résulte que l'on peut distinguer dans l'épaisseur du plateau une assise basilaire par laquelle les plateaux des cellules voisines se confondent en une couche ininterrompue.

l'appareil femelle de l'a. mégalocéphale. 27 commune à toutes les cellules; 2^ une assise papillifère saillante dans la cavité de l'oviducte et se continuant par son milieu dans la papille. Les papilles de forme plus ou moins ovoïde ont leur axe légèrement incliné vers l'utérus; cette particularité s'observe facilement sur des coupes longitudinales. L'épaisseur des plateaux, pris dans leur ensemble, est d'autant moindre que l'on considère des parties de l'oviducte plus éloignées de l'utérus, et les sillons, qui séparent les plateaux les uns des autres, sont en même temps de moins en moins profonds ; il en résulte que, dans la partie de l'oviducte où commence à apparaître l'épithélium papillifère, les plateaux sont complètement confondus en une couche continue et les papilles sont directement portées par cette couche. L'on constate aussi que l'étranglement qui sépare le plateau de la papille est d'autant moins marqué que l'on s'éloigne davantage de l'utérus. Jamais on n'observe un seul spermatozoïde, ni entre les papilles, ni dans les sillons qui délimitent les plateaux. Le noyau ou les noyaux sont toujours logés dans les plateaux, le plus souvent à la limite entre l'assise basilaire et l'assise papillifère. L'assise basilaire présente une structure fibrillaire des plus manifestes. L'on peut voir des fibrilles se continuer d'un plateau dans un autre, et courir en décrivant des ondulations parallèlement à la tunique propre. Mais on voit aussi avec la plus grande netteté des fibrilles se porter de l'assise basilaire à travers l'assise papillifère dans l'étranglement qui sépare le plateau de la papille, se réunir en un faisceau dans cet étranglement et se résoudre dans la papille en un réticulum qui occupe toute la portion médullaire de cette partie de la cellule. La couche corticale granuleuse de l'assise papillifère est striée perpendiculairement à sa surface et l'on reconnaît la même striation quoique plus vaguement indiquée, dans les papilles. Enfin le plateau seul est recouvert en beaucoup d'endroits d'une mince couche parfaitement incolore et transparente, dépourvue de toute trace de granulations. Cette couche serait parfaitement homogène, n'était que

The text on this page is estimated to be only 22.47% accurate

EU. VAN BE>'EHEN. les stries de la couclie corticale dn plateau se prol(nigent "j dans ce revêtement transparent. Ces diverses particularités je [les ai observées sur des préparations faites par les diverses -j méthodes indiquées plus haut. L'épithelinm est donc bien différent suivant qu'on le considère daîis les deux tiers supérieurs ou dans le tiers inférieur de l'oviduete. L'une et l'autre forme sont taciles à distinguer de l'épithelinm de l*ovaire. L'on n'observe pas de passage insensible entre ces divers épitliéliums. La ligne limite entre l l'ovaire et l'oviduete est très nettement reconnaissable. C'est une ligne très-irrégalière formée de plusieurs parties convexes du côté de l'ovaire, se réunissant entre elles en formait des angles aigus, étirés en longueur du côté de l'oviduete, L'épithélium ovaiique, avec ses fibres longitudinales s'étend dans ces angles, de sorte qu'une coupe transversale, passant par cette région, montre à la fois l'épithélium ovarique et l'épithélium de l'oviduete. Ce dernier a d'abord une épaisseur peu considérable à peu près égale à celle de la couche ôpithéliale de l'ovaire. Le passage entre les dens types épithéliaux qui se rencon- ■ trent dans l'ovidncte est tout aussi brusque : tout à coup on ' voit surgir au milieu de l'épithélium lisse un groupe de cellules papillifères et tout autour d'un gi'oupe formé de ces quelques cellule." pourvues chacune d'une papille très développée, se trouvent des cellules qui ne montrent aucune trace de papille. Ces cellules papillifères forment ensemble un îlot bien circonscrit au milieu de l'épithélium lisse (fig. 8). Une série longitudinale d'îlots de plus en plus étendus, formés exclusivement . , de cellules papillifères, s'aperçoit d'un côté de l'oviduete. Tous ces îlots se trouvent alignés suivant une même direction. Us forment ensemble une bande dont la largeur augmente d'avant , en arrière. A ime certaine distance en deçà du dernier îlot, la bande, formée exclusivement de cellules papillifères, a envahi tout le pourtour de l'oviduete, et, à partii- de ce point, l'épithélium lisse ne se montre plus. La couche épithéliale du tiers inférieur de l'ovidiiict-e se prolonge donc dans le tiers moyen

The text on this page is estimated to be only 3.94% accurate

tP^ûLi- ' :^El^^ !■=tL i*-. • ^r?'.ii— • j ^ile S Le » 1 1 L
-îîjiiirîinn. ^ irr••^« de 7 iVîincîir. :z:r =:::-■-: _des «ilmiîs -îT *- TrjL.-
i.i'n-" ni i la p«^s!siit:r:^Zc- - ptru de 7 .^TunLTr-. rieare de 7jrjiaL-r»-. =. -
ir une oodie m^-x.*^ _•" ■ 1 ** ■£^_*"* »» [t:I , tunique dernière, d pent
des iigares 9 ec l : r-rr-^rv-Time et 1 montrent Les fibres £} anneaos en pins
^îgta«ra ^a iir tEd même tempâ i=* fi-^-répaisses. Dans la KiCLr: -ci^

The text on this page is estimated to be only 21.05% accurate

30 ICI». \AN niLNIiUKN. plus de tiactis. Je n'ai pas fait une étiule Mcn approfondie de la tunique musculaire; néanmoins je suis en mesure de donner au sujet de ces fibres quelques renseignements que l'on trouvera plus loin. Je me boruevai à constater' encore, avant d'aborder l'étude de l'utérus que la limite d'extension de la tunique musculaire de l'oviducte ne correspond nullement à la région où l'épithélium de ce canal change de caractères pour . devenir papillaire, de lisse qu'il était dans les deux tiers supérieure du conduit. Le dernier anneau musculaire se trouve bien au delà du où apparaissent les premiers îlots formés de cellules à papilles. J'ai fait plus haut la description macroscopique de l'utérus; il me l'esté à décrire la structure de sa paroi. Comme je l'ai dit, rien n'indique à l'extérieur la limite entre l'utérus et l'oviducte, et même, à ne considérer que le point de vue histologique, l'on peut dire que cette limite n'existe guère. La distinction entre oviducte et utérus repose avant tout sur une donnée physiologique : l'utérus est l'organe dans lequel s'accomplit le développement; il commence au point du tube générateur où le caractère de son contenu change, où les spermatozoïdes se trouvent accumulés en grand nombre et où les œufs entrant en contact avec ces derniers subissent la fécondation. Dans quelques nématodes la paroi de l'appareil sexuel présente au point où les spermatozoïdes sont amassés des particularités de forme et de structure qui font immédiatement reconnaître le lieu où s'opère la fécondation. Cette ' partie différenciée de l'utérus est alors désignée sous un nom spécial : on l'appelle la poche copulatrice (Seminafische). Quoique l'épithélium présente h. la limite entre l'oviducte et l'utérus quelques particularités qu'on ne retrouve nulle part ailleurs il n'y a pas lieu de distinguer anatomiquement, chez l'ascaride du cheval, une poche copulatrice; mais si l'on se place au point de vue physiologique l'on peut donner ce nom à

The text on this page is estimated to be only 21.15% accurate

l'APPUIEIL femelle de L a. MÉGALOCépUALË. 31 la portion de l'utenis, longue de 8 à 10 millimètres qui succède immédiatement à l'oviducte : en effet, la fécondation s'opère dans cette partie recalée de l'utei- us, toujours bourrée de zoospermes. Au delà de ce point commence l'oviducte. Comme la moitié inférieure de l'oviducte l'utérus est formé d'une tunique musculaii-e, d'une tunique propre et d'un revêtement épithélial interne. La tunique propre i)résente ici, comme dans les autres parties de l'appareil sexuel, l'apparence d'une cuticule. Elle est seulement beaucoup plus mince dans l'utérus que dans l'oviducte et dans l'ovaire; elle se fait remarquer en outre par son union extrêmement intime avec l'épithélium. B est fort difficile de détacher les cellules épithéliales de la membrane anhystra qui lui- sert de support et, pas plus sur les coupes transversales que sur les coupes longitudinales, on n'observe jamais de décollement de la tunique propre. Epitkélmi. — Dans ses traits généraia le revêtement épithélial de l'utems se rapproche beaucoup de celui du tiers inférieur de l'oviducte. H est lbrmé de ceUules papillifères qui, poui- être construites sur le même type que celui (jue nous avons fait connaître en décrivant les cellules du liera inférieur de l'oviducte, n'en présentent pas moins dans l'atems plusieurs particulariités qui méritent d'être signalées. On observe d'ailleurs quelques diÔ'érences dans les cai-actèi-es de cet épithélium, suivant la région de l'utérus que l'on examine, et tout d'abord l'épaisseur de cette couche augmente progi'essivement à mesure qu'on s'éloigne de l'oviducte i elle atteint vers le point d'inflexion de l'orgaue un maximum de hauteui" qni se maintient sans variations importantes jusqu'à une certaine distance de l'extrémité inférieure de l'uteiiis. Dans le voisinage du vagm, répiithéliuni devient de nouveau moins épais. Voyons d'abord comment est formé cet épithélium, vera le milieu de la longueur de l'utérus. Si l'on examine par transparence la paroi de l'utérus incisé longitudinalement, puia

32 ED. VAN BENEDEN. étalé sur un porte-objet et débarrassé de son contenu, on constate l'existence de champs polygonaux, tous allongés dans le sens de l'axe du tube sexuel (fig. 14); les dimensions et la forme de ces polygones varient dans des limites peu étendues. Ces champs sont séparés les uns des autres par des bandes claires, dans lesquelles on distingue déjà, à de faibles grossissements, l'existence de corpuscules brillants de forme allongée. Ces corpuscules, irrégulièrement disposés à la file les uns des autres, forment des traînées qui s'anastomosent en un réseau superposé aux bandes claires. Ce réseau, à mailles assez régulières, donne lieu à des images qui rappellent celles d'un réseau capillaire, gorgé de globules sanguins. Si l'on examine à un grossissement plus fort, le 8 de Hartnack par exemple, on remarque qu'à chaque espace polygonal répond un corps arrondi qui se projette tantôt au milieu du champ auquel il se rattache, tantôt sur une bande claire (fig. 14). Il est facile de reconnaître, en se servant de ce grossissement, que les champs polygonaux sont formés par des saillies de forme allongée, séparées les unes des autres par des sillons profonds. Chaque saillie s'étale en un plateau vers sa base; elle se prolonge à son sommet en une papille qui, vue en projection, apparaît comme un corps arrondi indépendant de la saillie alors qu'en réalité la papille n'est que le sommet de la saillie, étendue en un cône étroit, dont la longueur varie légèrement. Les corps réfringents sont exclusivement logés dans la partie profonde des sillons qui circonscrivent chaque saillie à la façon de vallées entourant des monticules. L'on peut s'assurer, en changeant peu à peu le foyer, que les saillies sont renflées à leur sommet, pédiculées à leur base. Les sillons sont en effet beaucoup plus larges dans la profondeur de l'épithélium que près des sommets des monticules; il arrive même que les sommets se touchent par leurs bords, de telle sorte, que les sillons sont en partie fermés. Si l'on a affaire à une préparation colorée on remarque que la substance des saillies et celle des papilles se colorent assez énergiquement ; néanmoins, on peut distinguer dans chaque saillie

The text on this page is estimated to be only 23.61% accurate

1.*PP4llF.n. rKMKLI.E DR I.'a. MÉGVLOriiPIHI.K. 3;i
généralement un quelquefois deux noyaux de cellule. On observe en outre que dans les sillons il existe une foule de tout petits noyaux vivement colorés. Le nombre répond à celui des corps réfringents. Pour chaque corps réfringent il existe un noyau situé non pas dans l'intérieur de ce dernier mais dans son voisinage immédiat. Le noyau se trouve logé dans un petit amas granuleux, le corps de la cellule, qui se prolonge en une mince coulie ponctuée autour du corps réfringent. Ces cellules ne sont autre chose que des zoospermes. Bagge a fait connaître le premier, en 1841, ces spermatozoïdes si particuliers que l'on rencontre chez les nématodes et qui diffèrent des éléments spermatiques de tous les autres animaux. L'examen de coupes transversales et longitudinales à travers la paroi de l'utérus est indispensable, si l'on veut se rendre compte des particularités que je viens de signaler. Au premier coup d'œil jeté sur une semblable coupe on distingue les trois couches constitutives de la paroi utérine ; la tunique musculaire, la tunique propre et la tunique épithéliale. Le revêtement épithélial extrêmement épais se montre constitué de cellules volumineuses allongées dans le sens de l'axe transversal de l'organe; elles sont inclinées vers son extrémité vaginale et font fortement saillie dans la cavité de l'utérus. Les cellules sont séparées les unes des autres par des sillons profonds qui s'avancent jusques tout près de la tunique propre et qui, dans leurs fonds élargis, renferment d'innombrables spermatozoïdes (fig. 1.5 et 16). Si la coupe a été faite vers le milieu de l'utérus et si elle a été fixée sur porte-objet suivant la méthode précieuse indiquée par Giesbrecht, on remarque que le contenu de l'utérus se compose exclusivement d'œufs agglutinés entre eux au moyen d'une substance granuleuse colorée en rose. A peine observe-t-on ça et là un spermatozoïde entre les œufs et encore n'est-ce qu'à la périphérie de la colonne ovulaire, dans le voisinage immédiat de la paroi, que l'on aperçoit quelques rares zoospermes. On ne peut pas considérer un plateau basilaire

34 ED. V4N BEXEDEN. intimement uni à la tunique propre, un bourgeon papillifère nucléé et une papille terminale (fig. 15). Les plateaux basilaires sont confondus par leurs bords en une couche protoplasmique continue, dans laquelle il est impossible de distinguer aucune limite cellulaire. Les cellules épithéliales sont donc incomplètement individualisées, aussi bien dans Tuterus que dans l'oviducte et dans Tovaire. Les sillons intercellulaires s'étendent jusqu'à la couche formée par les plateaux basilaires fusionnés. Suivant la forme des bourgeons papillifères, les plateaux sont plus ou moins nettement séparés des bourgeons insérés sur leur face interne. Quand les bourgeons sont nettement pédicules comme Tétaient ceux que nous avons représentés (pi. m, fig. 16), le fond des sillons est plan et présente une surface parallèle à la tunique propre. Dans ce cas les plateaux basilaires sont faciles à reconnaître. Mais il n'en est pas toujours ainsi : en beaucoup d'endroits les bourgeons papillifères s'élèvent non pas du milieu de plateau, mais de toute sa surface libre (fig. 15). Alors le fond des sillons répond non pas à une surface, mais à une ligne et le plateau se continue sans ligne de démarcation tranchée dans le bourgeon papillifère avec lequel il se confond. La forme des bourgeons papillifères, quoique très variable, ne s'écarte cependant jamais d'un type unique que nous allons définir et dont on peut se faire une idée nette par l'inspection de la figure 14 qui représente l'épithélium vu de face. Le bourgeon a toujours la forme d'une crête allongée dans le sens de l'axe de l'utérus; il présente à considérer deux faces latérales et des bords libres. Il est comparable à un monticule qui serait aplati transversalement et moins large dans le voisinage de sa base qu'à mi-hauteur. Les bourgeons sont donc pédicules ; mais le pédicule, au lieu d'être à section circulaire, est une lame plus ou moins épaisse qui, s'élevant du milieu d'un plateau basilaire, s'élargit au fur et à mesure qu'elle s'élève au-dessus de sa base. La crête ne s'élève pas tout d'une pièce; sa hauteur est d'autant plus considérable qu'on s'approche d'avantage de son

The text on this page is estimated to be only 21.57% accurate

l'\pp*reil femem-e I)K l'a. Mi5fiAi,or,f!pnAi.E. 33 milieu; elle présente donc un point culminant qui répond d'ordinaire à l'insertion de la papille. A partir du sommet la ligne de faite tomble rapidement vers les deux extrémités de la crête. L'on comprend facilement dès lors que les bourgeons, coupés transversalement, se montrent sous des aspects très divers, suivant qu'ils sont atteints par le rasoir à leur milieu ou près de leurs extrémités. Dans le premier cas, le bourgeon, vu dans toute sa hauteur, se continue à son sommet dans la papille terminale. On ne distingue celle-ci dans toute sa hauteur, si la coupe est mince, qu'à la condition que la papille soit parfaitement rectiligne et que son axe soit exactement transversal, ce qui est exceptionnel. Si la papille est oblique on pourra voir sa section transversale, adjacente à un bourgeon, mais indépendante de lui. Si, au contraire, la coupe passe soit en-deça, soit au-delà du point culminant de la crête, celle-ci paraîtra dépourvue de papille et sa hauteur sera d'autant moindre que le bourgeon aura été sectionné plus près de ses extrémités. Quoiqu'il existe au moins un noyau dans chaque bourgeon, la plupart de ces éléments paraîtront à la coupe dépourvus de tout noyau. Les différences d'aspect, que présentent les bourgeons papillifères dans les figures 15 et 16, trouvent leur explication dans ce qui précède. La forme typique des bourgeons papillifères, telle que nous venons de la définir, subit des variations plus ou moins considérables, mais toujours d'importance très-secondaire : les différences portent tant sur la hauteur que sur la largeur des crêtes; le rétrécissement que l'on observe souvent près de la base des bourgeons et qui donne à leur coupe transversale leur apparence pédiculée, est plus ou moins prononcé; d'autre part, le bourgeon est tantôt nettement séparé de sa papille, tantôt il y a passage insensible de l'un à l'autre. La papille, au lieu d'être insérée au sommet du bourgeon, est souvent fixée, soit sur une des faces, soit sur l'un des bords du bourgeon, plus ou moins loin du sommet, La papille elle-même n'est qu'un prolongement conoïde, raouiforme au claviforme du sommet du bourgeon. Sa longueur est très variable; souvent elle est

3() ED VAN BE.ÆUE>. séparée (la boui*geon par un étranglement bien accentué; mais fréquemment aussi cet étranglement fait dé&ut et quand la papille présente d'ailleurs la même largeur que le bourgeon il n'est plus possible de distinguer ces deux parties de la cellule : bourgeon et papille ne font plus qu'un. L'existence d'un renflement terminal au sommet de la papille est assez constante dans les cas où la papille de forme allongée est nettement séparée du bourgeon qui la porte. La direction oblique des bourgeons et des papilles qui en dépendent fait qu'il est rare de voir sm- une coupe transversale, le bourgeon se continuer (buis la papille. Le plus souvent les papilles coupées en travers Ht de forme circulaire ou ovale apparaissent séparées des l()urge()ns et l'on distingue presque toujours, à la face interne d() la couche épithéliale, une série de coupes de papilles qui semblent indépendantes de l'épithélium. La forme des sillons varie naturellement avec celle des boui*geons papillifères ; mais toujours les sillons sont plus lai*ges dans la profondeur que dans le voisinage de la surface épithéliale. (>e n'est que dans le fond élargi de ces sillons que Ton trouve les spermatozoïdes; ils s'y montrent pressés les uns (U)iitre les autres et si nombreux qu'ils remplissent à peu près complètement les vides laissés entre les bourgeons papillifères. Les spermatozoïdes ne se moulent pas seulement les uns sur les autres, mais aussi sur les parois des gouttières dans lesquelles ils se sont réfugiés. En examinant avec soin les formes qu'ils affectent, il est facile de voir que non-seulement leur corps protoplasmique, mais aussi la substance constitutive de leur corps réfringent est éminemment plastique et malléable. Les sillons sont généralement si étroits, entre les parties renflées (hîs bourgeons, que les spermatozoïdes ne peuvent les traverser (lu'en s'effillant. Leurs mouvements amœboïdes observés pour la première fois par Schneider, chez d'autres nématodes, leur permettent de gagner facilement le fond des sillons où ils peuvent reprendre leur forme typique. Arrivés là, ils se trouvent dans de véritables retraites à l'abri du courant descendant, qui entraîne les œufs vers l'extérieur. J'ai remarqué

L APPAREIL FEMELLE DE L A. JtÉGALOCÉPHALE. 37 que
 rimmense majorité des spermatozoïdes, que Ton observe dans les sillons,
 sont dirigés de façon à ce que leur tête protoplasmique regarde le fond des
 sillons, tandis que leurs extrémités caudales sont dirigées vers la cavité de
 Tuterus (fig. 16). La figure 15 montre suffisamment qu'il n'en est pas
 toujours ainsi; mais il faut souvent chercher longtemps avant de trouver un
 spermatozoïde ayant la tête protoplasmique tournée vers l'entrée des sillons.
 n me reste à dire quelques mots de la constitution des plateaux basillaires,
 des bourgeons et des papilles, avant d'en arriver à l'examen de la question
 de savoir quelle est la fonction de cet épithélium si particulier, qui
 caractérise la paroi de Futerus. La tunique propri:e est si mince et si
 intimement unie à la couche épithéliale que si la coupe n'est pas
 extrêmement mince, il est difficile de distinguer la limite interne de la
 membrane anhyste. Ce contour interne est d'ailleurs toujours beaucoup plus
 pâle que le bord externe de la tunique. Les plateaux basilaires présentent
 dans leur couche corticale une structure lamelleuse, facile à saisir sur les
 coupes transversales où elle détermine une striation perpendiculaire à la
 tunique propre, chaque lamelle, coupée en travers, donnant lieu à une strie
 (fig. 15 et 16). Cette striation est partout très nette; mais elle est souvent
 plus apparente, suivant les bords des plateaux^ qu'à leur milieu. Sur les
 coupes parallèles à la surface de l'utérus que l'on obtient quand on sectionne
 longitudinalement un segment de l'organe, dans le but d'obtenir des coupes
 longitudinales, on distingue, immédiatement sous la tunique propre, une
 striation longitudinale des plus apparentes, déterminée elle aussi par la
 stmcture des plateaux basillaires. Les coupes transversales montrent que
 chaque lamelle se termine extérieurement, immédiatement sous la tunique
 propre, par une fibrille très réfringente, dont la section apparaît comme un
 corpuscule brillant. A chaque corpuscule aboutit une strie plus pâle que l'on
 peut suivre dans le corps protoplasmique'du plateau; la strie est formée
 d'une substance

3ti EU VAN BENK DEN. séparée rla Ufurgef m par un étranglement bien accentué; mais fnéqufrmmnt aas>i cet étranglement fait défaut et quand la fiapilltf présente d'ailleurs la même largeur que le bourgeon il n'erft plus possible de distinguer ces deux parties de la cellule : bourgeon et papille ne font plus qu'un. L'existence d'un renflement terminal au sommet de la papille est assez constante Aêoès les cas où la papille de forme allongée est nettement iféparée du bourgeon qui la porte. La direction oblique des bourgeons et des papilles qui en dépendent fait qu'il est rare de voir sur une coupe transversale, le bourgeon se continuer daas la papille. T^e plus souvent les papilles coupées en travers et de forme circulaire ou ovalaire apparaissent séparées des bourgeons et l'on distingue presque toujours, à la face interne de la couche épithéliale, une série de coupes de papilles qui doublent indépendantes de l'épithélium. La forme des sillons varie naturellement avec celle des bourgeons papillifères ; mais toujours les sillons sont plus larges dans la profondeur que dans le voisinage de la surface ' épithéliale. Ce n'ast que dans le fond élargi de ces sillons que l'on trouve les spermatozoïdes ; ils s'y montrent pressés les uns contre les autres et si nombreux qu'ils remplissent à peu près complètement les vides laissés entre les bourgeons papillifères, lie» spermatozoïdes ne se moulent pas seulement les uns sur les autres, mais aussi sur les parois des gouttières dans lesquelles • ils se sont réfugiés. En examinant avec soin les formes qu'ils affectent, il est facile de voir que non-seulement leur corps protoplasmique, mais aussi la substance constitutive de leur corps réfringent est éminemment plastique et malléable. Les sillons sont généralement si étroits, entre les parties renflées des bourgeons, que les spermatozoïdes ne peuvent les traverser qu'en s'effilant. Leurs mouvements amœboïdes observés pour la première fois par Schneider, chez d'autres nématodes, leur I>ennettent de gagner facilement le fond des sillons où ils peuvent reprendre leur forme typique. Arrivés là, ils se trouvent dans de véritables retraites à l'abri du courant descendant, qui entraîne les œufs vers l'extérieur. J'ai remarqué •ï

The text on this page is estimated to be only 20.87% accurate

l'appareil femelle de l'a. MÉEiLfICÉPdALE. ment terminal du
bourgeon papillifère que la masse médullaire est vacuoleuse et réticulée,
tandis que dans le pédicule elle est plus homogène, ou tout au moins plus
uniformément granulée. Souvent la limite entre les deux parties du corps
protoplasmique est marquée par une ligne transversale, tantôt rectiligne,
tantôt convexe. Cette limite répond à la ligne suivant laquelle la portion
colorée de la couche corticale se continue avec la partie amincie de cette
couche qui se distingue par le peu d'affinités qu'elle manifeste pour les
substances colorantes. Les papilles sont toujours une dépendance de la
portion terminale renflée du bourgeon papillifère (fig. 16). La couche
corticale colorée et striée se prolonge à leur surface et présente toujours
dans les papilles une certaine épaisseur. La masse médullaire des papilles
est la continuation immédiate de la substance médullaire réticulée du
bourgeon. La limite entre la couche corticale et la masse médullaire est
marquée par une ligne très nette, concentrique à la limite externe de la
cellule. On distingue fréquemment, quand on examine la surface des
papilles, une striation transversale. Elle siège dans la couche corticale, tout
près de la surface. La surface des papilles et celle de la portion terminale
des bourgeons n'est pas délimitée d'habitude par une ligne bien nette.
Ordinairement le contour est vague et indécis comme si la substance
corticale était molle et visqueuse. Une zone formée de gros granules, se
colorant en rose brun dans les préparations au sublimé, se montre à la
périphérie de la couche corticale. La même substance granuleuse brunâtre
se trouve partout autour des œufs et entre les œufs; elle sert à les agglutiner
entre eux. Je pense, sans en être certain, que cette substance agglutinative
des œufs, qui jouit de la propriété de gonfler fortement sous l'action de
l'acide acétique, est un produit de transformation de la couche corticale des
cellules épithéliales. Mais je n'ai jamais pu me convaincre de l'exactitude de
la manière de voir de Schneider qui pense que les capsules peuvent se
détacher des cellules épithéliales à la

The text on this page is estimated to be only 23.59% accurate

^0 ED. VA> BEISEDEiN. suite d'un étranglement progressif, suivi de la rupture de leur pédicule. La manière de voir de Schneider est d'ailleurs une simple hypothèse. La circonstance qu'en ouvrant un utérus ou en expulsant son contenu Ton trouve des papilles libres ne prouve nullement que ces papilles se soient détachées physiologiquement. H peut y avoir eu rupture artificielle. Que cette mpture se fait avec la plus grande facilité j'ai pu le constater moi-même bien souvent. Mais sur les coupes on ne trouve jamais ni papille, ni fragment de papille entre les œu&; les papilles que Ton observe séparées de Tépithélium ne Tétaient pas i)endant la vie ; la séparation est le résultat de la manière dont la coupe a été faite. On peut toiyours s'en assurer en examinant les coupes successives. L'on trouve quelquefois des spermatozoïdes fixés sur les liapilles. ce qui porterait à croire que ces prolongements cellulaires remplissent la fonction de pêcher les spermato2soldes au milieu des œufs et de lem* faciliter Taccès des gouttières épithéliales. dans lesquelles ils se mettent à l'abri du cornant qui entraine les œu& vers Textérieur. Les différences considérables que l'on observe dans la forme et la longueur des papille?; d'une même région de Tuterus* permet d*ailleurs de ifup[>oser qu'il s'agit là de productions éphémères, résultant fe contractions pn^toplasmiqes des ci^rps cellulairtes. Peutêtr^ c^s papilles S'jut-elles momentanément projetées de la ^iorÛLty: à la f^f/m de pseudopixies et retirées après quelques iKUifui quand des zssïible d'affirmer si réellement il en est afiL-L C-r qui n*^ pas douteux c'est que les spermatozoïdes, ^zi v^Lt entraînés vers l'extérieur aveo les œufe et que Ton ^rr.JiTr: -n gran-i nombre entre les œuis dans la partie snpéTÎrrûTi: 'îr "arras- cnlsseut par gaƒmer lf?s sillons intertelluliir*^ rZ ié»:iapj«rnî ainsi au c>>uraut qui les enu^adnait vere '/^ .iz^-rrzzr. U^ y.<:i transversales="" et="" k-ndtudinales="" t="" vrirr:="" a="" de="" p="" en="" plus="" cx="" ir:="" tiij-r="" zj.="" i="" on="" s="" v="" moins="" .ctr="" l="">Mt* ffiflèlt^ aux xinfs. eî plttts le iKsoibre

The text on this page is estimated to be only 21.48% accurate

L APPAREIL FESIELLE DE LA. MÉdALOCÉPûALE. 41 de
ceui qui se sont réfugiés dans les sillons devient considérable. Dans le tiers
inférieur de l'utérus la colonne ovulaire qui remplit toute la cavité
circonscrite par l'épithélium ne renferme plus un seul spermatozoïde. Il n'est
pas douteux que l'épithélium si particulier de l'utérus, remplit en même
temps qu'une fonction sécrétoire une seconde fonction tout aussi importante
: il est constitué de façon à permettre aux spermatozoïdes de remonter, grâce
aux mouvements amœboïdes dont ils sont capables, vers l'extrémité
supérieure de l'utérus alors que, n'étaient les sillons profonds dans lesquels
ils trouvent un refuge assuré, ils seraient entraînés à l'extérieur par le
courant descendant qui emporte les œufs. Il me reste à dire quelques mots
des noyaux cellulaires de l'épithélium utérin. Les cellules renferment-
généralement une ou quelquefois deux et même trois noyaux. Ces noyaux
montrent distinctement un contenu coloré et une enveloppe parfaitement
délimitée, dépourvue de toute affinité pour les matières colorantes. Le
contenu des noyaux se teinte en rose par le picrocarmin; il est toujours très
granuleux et les globules de dimensions extrêmement variables qu'il
renferme se colorent en rouge vif. Tantôt il existe une quantité innombrable
de corpuscules colorés et l'on peut distinguer çà et là qu'ils sont réunis entre
eux par des filaments réticulés. D'autres fois on observe deux, trois ou un
plus grand nombre de masses colorées assez considérables,
indépendamment des granules et des réticulations qui se montrent dans
toute l'étendue de la cavité nucléaire. Mais la particularité qui donne à ses
noyaux un intérêt particulier, c'est l'existence d'une couche enveloppante,
parfaitement différenciée, qui ne se colore pas du tout dans le picro-carmin
et qui se comporte vis-à-vis des matières colorantes exactement comme le
protoplasme ambiant. Cette couche que nous pouvons appeler l'enveloppe
du noyau est d'habitude beaucoup plus mince suivant l'hémisphère dirigé
vers la cavité de l'utérus que dans l'hémisphère qui regarde la tunique
propre. Il arrive même fréquemment que

42 ED. VA> Bf>fDfiN. de ce côté la membrane est énormément épaissie de façon à donner lieu à la formation d'un tubercule saillant dans l'intérieur du noyau. Ce tubercule dépendant de l'enveloppe se termine par une surface convexe parfaitement régulière. Il refoule la substance nucléaire de sorte que le noyau prend à la coupe la forme d'un croissant (fig. 16). Les noyaux des cellules utérines sont toujours logés dans le bourgeon papillifère; jamais on ne les trouve ni dans le plateau ni dans la papille. Tantôt ils sont placés dans le pédicule, tantôt dans le renflement terminal des bourgeons; quand il y en a deux ou trois on en trouve généralement un ou deux dans le pédicule et un dans le renflement. On constate donc que plus on s'éloigne de l'ovaire, plus les noyaux s'écartent de la tunique propre. Dans la partie supérieure de l'oviducte on les trouve toujours tout près de cette tunique. La circonstance que les noyaux sont logés dans les bourgeons permet aussi de supposer que les bourgeons papillifères des cellules utérines, répondent à cette partie des cellules de l'oviducte que j'ai appelée l'assise papillifère et que les papilles des cellules de l'oviducte, répondent aux papilles des cellules de l'utérus et non pas aux bourgeons qui supportent ces dernières. Différences dans la constitution de la couche épithéliale des diverses régions de l'utérus. — Dans la partie supérieure de l'utérus, celle qui succède immédiatement à l'extrémité inférieure de l'oviducte, les cellules épithéliales affectent quelques caractères bien particuliers. Le bourgeon papillifère peu considérable se prolonge en une papille principale très volumineuse sur les parois de laquelle naissent des papilles secondaires en nombre très variable. Ces papilles secondaires se trouvent fixées non pas seulement sur la papille principale, mais aussi directement sur les faces latérales du bourgeon et même sur le plateau basilaire. Les figures 11 et 12, qui représentent ces singulières cellules vues de profil et de face, indiquent suffisamment l'aspect de ces éléments pour que je puisse me dispenser de les décrire avec plus de détails.

The text on this page is estimated to be only 22.96% accurate

1. APPVniill, 1 E>1ELLK UK L A. MEGil.OCBnl ILR 43 Dans la partie inférieure de l'uteriis, au voisinage du vagin, les sillons deviennent beanioup plus larges et les cellules moins volumineuses et moins élevées que dans la portion moyenne de l'utérus. Ces sillons sont toujours remplis de Un fait bien remarquable, c'est que les spermatozoïdes que l'on trouve dans les trois quarts inférieurs de l'utérus sont t*jus, à de rares exceptions près, pourvus de corps réfringents volumineux. Il n'en est pas ainsi des zoospemies accumulés dans la région de l'utérus qui fait fonction de poche copulatrice. Là on trouve aussi des zoospermes à corps réfringents; mais la plupart en sont dépourvus. Nous verrons que la présence ou l'absence de ces corps réfringents n'a aucune importance en ce sens que les œuts peuvent être indifféremment fécondés par des zoosperraes pourvus ou dépourvus de ces corps. Meissner, qui le premier a signalé la présence de ces corps dans les zoospermes, les considère à tort comme un l)roduit de dégénérescence graisseuse des speimatozoïdes. Ces corps ue sont pas constitués par une substance grasse : ils ne se colorent pas en noir par l'acide osmique et ne se dissolvent ni dans l'alcool absolu ni dans l'éther. Sont-ils un indice de jeunesse ou de maturité? Les spermatozoïdes fraîchement introduits dans les organes génitaux de la femelle, renferment-ils des corps réfringents et les perdent-ils qnand ils arrivent dans la partie supérieui-e de l'utérus, ou bien, au contraire, ces corps se déveUippeu-t-ils seulement dans les zoospermes qui séjournent pendant longtemps dans les organes génitaux femelles? La réponse à ces questions sera donnée dans mon travail sur la fécondation. CottcJie musculaire. — .Je n'ai pas fait de la couche musculaire nue étude spéciale; aussi ue m'arrêterai-je pas i la décrire. Je me bornerai à indiquer quelques particularités ({ue j'ai observées au cours de l'étude que j'ai faite de l'épithélium et qui n'ont pas été signalées jusqu'ici. Ou sait que la couche muscnlail'e est foimée si non exclusivement du moins princï

The text on this page is estimated to be only 21.25% accurate

ED. VAN BENEDEN. lialement da fibres circulaires, reliées eutre elles pai- dea branches anastomatiques. Ces fibres, très rapprochées lerf^ unes des autres dans les parois de l'nterus et de la partMi inférieure de l'oviducta, au point de constituer une véritable couche musculaire, deviennent de plus en plus rares, et foiTuent des anneaux de plus en i)lus distants les uns des autres au fur et à mesure que l'on s'approche du milieu de l'oviducte où la couche s'arrête. Ces fibres sont empâtées dan» une substance claire. Contrairement à l'opinion de Schneider, cette tunique musculaire est tout k fait indépendante de la tunique propre; les fibres sont simplement appliquées contrff" la face externe de cette membrane. La fibre est composée d'un fiiiisseau fibrillaire applati et d'une matrice protoplasmique, appliquée à ta face externe dn faisceau de fibrilles musculaires (flg. 17). La couche protcvplasmique n'est pas partout également épaisse. Elle atteint' sou maximum d'épaisseur au milieu de la fibre, ou elle donne lieu à un élargissement fusiforme. Là se trouve le noyan toiyours logé dans la masse protoplasmique. Aux extrémités de la fibre la couche protoplasmique s'amincit considérablement et la fibre paraît constituée exclusivement par son ruban fibrillaire. Les exti-èmités de chaque fibre se résolvent en plusieurs branches. J'ai trouvé ça et là dans l'épaisseur de la substance conjonctive des groupes de grandes cellules que j'ai prises pour des cellules gaugliounaii-es. Cette couche conjonctîvo-musculaire mériterait d'éti-e étudiéo. avec le plus grand soin, tant poui' sa stiiculture que ponr son' développement. D est possible, en effet, que cette couche représente le feuillet splancfanique de l'organisme des uématodes etque les frères Hertwig ont eu raison de ranger les nématodes imrmi leui-s Enterocœliens, 11 n'existe plus chez l'adulte aucune ti'ace de teuillet fibreux intestinal dans la paroi du tube digestif : l'imprégnation par le nitrate d'argent démontre que, contrairement à la supposition des fi-ères Heilwig, il n'y a pas d'épitliélium plat pour représenter le feuillet splanchnique à la lace exttnie dti tube digestif, au moins chez I mchmque i VAIicari\$ ^^H

l'appareil femelle de l'a. MÉGALOCÉPHALE. 45

megaloccephala. Mais si l'origine splanchnique de la tunique coelomique de l'appareil sexuel venait à être démontrée il est probable que la disparition secondaire de l'épithélium coelomique, à la face externe de l'intestin, serait établie du même coup.

4G ED. VAN BENEDEN. (Vi A Om^lAGES CITÉS. i) Nei^on.
 — The reproductwn of tlie Ascaris Myslax. (Philosophical Transactions of
 the Royal Society, 1852. Pan. II.) (i) Meissner. — \" Beilrdge zur Aiiatomie
 nnd Physiologie von Mermis AUncans. (Zeilschrißl fiir wissenschaftliche
 Zoologie. Bd V. Bec. 1853. 2® Beobachtungen über Uns Eiiidiingeii der
 Samenelemente in den DoUer. (Ibid. Bd. VI. Sept. 185i.) 30 Beiträge zur
 Anatomie und Physiologie der Gordinceen. (Ibid. Bd. VII. 1850) (3)
 BiscHOFF. — 1« Widerlegung des von D^ Keber bei den Najaden und B*
 NeUionj bei den Ascariden befiaupteten Eindringeiis der spermatozoiden in
 dos Ei. (Giessen, 1853.) 2" Bestatigung des von D' Newport bei den
 Bairnchiem und D^ Barry bei den Kaninchen behaupteten Eindringens der
 spermatozoiden in das Ei . (Giessen, 1854.) 30 Ueber Ei'Und Samenbildung
 und Befruchung bei Ascaris Myslax. (Zeitschrißl fUr wiss. Zool. 1855.) (4)
 Allen Thompson. — Ueàer die Samenkôrperchen, die Eier und die
 Befruchung bei Ascaris Myslax. (Zeitschrißl fiir wiss. Zool. 1856.) (5)
 Claparède. — De la formalion el de la fécondation des œufs chez les vers
 Némalodes, (Genève, 1859.) (g) Munk. — Ueber Ei-und Samenbildung und
 Befruchung bei den Nematoden (Zeitschrißl fUr wiss. Zool. Vol. IX.) (7) A.
 Schneider. - 1" Monographie der Nematoden. (Berlin, 1866.) 2o Ueber
 Bewegung an d. Samenkûrp der Nematoden. (Monatsberichic Berl. Acad.,
 1856.) (8) Leuckart. — Die Menschlichen Parasiten. (9) BûTSCHLi. —
 Sludien iiber die ersten Enwicklungsvorgànge der EizeUe. (Frankfurt, a.
 M., 1876.) (10) VON SiEBOLD. — Lehrbuch der Vergleichenden
 Anatomie.

l'appareil femelle de l'a. MÉGALOCÉPHALE. 47

EXPLICATION DE LA PLANCHE in. Fig. 1. Portion de la paroi de Tovaire vue par transparence. Obj. 8 de Hartnack. Chambre daire. Fig. 2. Idem plus loin de rextremité aveugle du tube ovtarien. Fig. 3. Coupe transversale de la paroi de Tovaire. Obj. 8 Hartu. Chambre claire. Fig. 4. Portion de la région cannelée de Tovaire vue de face. Deux bourrelets, représentés en coupe optique, montrent la tunique propre, colorée en rose, les expansions aliformes des fibres, munies de noyaux et séparées les unes des autres par des espaces interfasciculaires, sous la forme de tigelles striées. — Les deux bandes transversales claires représentent les deux sillons séparant les bourrelets. Obj. 8 Hartn. Chambre claire. Fig. 5. La paroi cannelée de la partie inférieure de l'ovaire en' coupe longitudinale. Obj. 8. Chambre claire. Fig. 6. Fibres isolées de la même région montrant les expansions qui se trouvaient engagées dans des bourrelets peu saillants. Obj. 5 Hartn. Chambre claire. Fig. 7. L'épithélium de la portion supérieure de Toviducte vue de face. Obj. 4 Hartnack. Fig. 8. L'épithélium de Toviducte montrant des îlots de cellules papillifères, dans la région située vers la limite entre le tiers inférieur et les deux tiers supérieurs du tube. Obj. 4 Hartn. — Les cellules des îlots ont été dessinées à la chambre claire. Fig. 9. Coupe longitudinale de la paroi de Toviducte faite en deçà du milieu de tube. On distingue les trois couches constitutives de cette paroi. Obj. 5 Hartn. Chambre claire. Fig. 10. Idem dans la région papillifère de l'oviducte (tiers inférieur). — Même grossissement que la figure 9. Fig. 11. Cellule épithéliale de la poche séminale vue de face. Obj. 8 Hart. Chambre claire.

48 ED. VAN BENEDEN. Fig. 12. Deux cellules de la même région vues de profil. — Même grossissement, Fig. 13. Autre cellule de la poche séminale, vue de profil. Fig. 14. Cellules de la région moyenne de Tuterus vues de face. Réseau de spermatozoïdes. Obj. 4 Hartn. Ch. cl. Fig. 15. Coupe transversale de Tépithélium utérin. Obj. 5 Hartn. Chambre claire. Fig. 16. Idem. Obj. 8 Hartn. Chambre claire. Fig. 17. Couche musculaire de Toviducte diaprés une coupe longitudinale. Obj. 10. Imm. Hartnack. Chaipbre claire.

Recherches sur la maturation de l'œuf et la fécondation PAR
EDOUARD VAN BENEDEN. ASCARIS ■IBGAL.OCBPHAL.A« (PL. X
A XIX.) INTRODUCTION. Avant d'aborder l'exposé de mes recherches sur
la fécondation, je crois devoir dire quelques mots de l'histoire des
découvertes récentes qui ont amené l'état actuel de nos connaissances sur
cette question fondamentale. Il n'y a pas longtemps l'on ignorait encore si
le spermatozoïde pénètre dans le vitellus; Ton ne s'occupait guère de ce qu'il
devient dans l'œuf et il semblait que tout le problème se réduisît à la
constatation de ce fait affirmé par les uns, nié par les autres. Le mérite
d'avoir inauguré une ère nouvelle dans l'histoire de la fécondation revient
avant tout à Butschli, l'éminent professeur de zoologie de l'Université
d'Heidelberg. Parmi les auteurs qui ont fait connaître les notions nouvelles
dans leurs comptes-rendus ou dans des œuvres didactiques, et même parmi
ceux qui ont contribué, par leurs propres recherches, & faire progresser la
question de la fécondation plusieurs ont méconnu la part prépondérante qui
revient & ceux qui ont ouvert la voie. L'on doit à Butschli la découverte de
trois faits, dont toutes les recherches plus récentes ont établi l'importance
capitale. 10 Dans son mémoire sur les nématodes libres (1), publié en 4

The text on this page is estimated to be only 18.49% accurate

1873 dans les " Nova Acta der Kön. Leop. Carol. Deitschliari Akademie der Naturforscher, et déposé dès le 13 juin 1872, Blitschli monb-a que, chez Bliabditis doUchura, deux noyauOx prennent naissance dans le vitellus de l'œuf fécondé, qu'ils se réunissent bientôt au centre de l'œuf et qu'ils se confondent enfin pour donner naissance au noyau de la première cellule de l'embryon. Dès l'année 1874, cette découverte se trouva confirmée par les belles recherches de Auerbach (2) sur *Ascaris nigrovenosa* et le *Strogiigylis auricidaris*, entreprises et terminées sans que l'auteur ait eu connaissance des résultats auxquels Blitschli était arrivé deux ans auparavant. Bientôt après, Butschli (3) constata des faits semblables non seulement chez plusieurs autres nématodes, mais aussi chez deux mollusques Gastéropodes *Limnaea stagnalis* et *Succinea Pfeifferi*. Dans la note préliminaire qu'il publia dans le but de prendre date pour ses nouveaux résultats, il consigna la seconde et la troisième découvertes. 2° Il a constaté que chez *Cyrtolus elegans*, aussi bien que chez les mollusques dont je viens de citer les noms, à la place de la vésicule germinative, apparaît un fuseau fibrillaire semblable à celui qui se forme aux dépens d'un noyau de cellule au moment où cette cellule va se diviser. 3° Il a le premier reconnu que le fuseau intervient dans la formation des globules polaires. Si l'on se rappelle en outre la part prépondérante qui revient à Butschli dans la découverte des phénomènes qui caractérisent la division cellulaire indirecte, l'on ne peut hésiter à placer son nom à la tête de ceux qui ont le plus largement contribué à fonder l'état actuel de nos connaissances sur la genèse des cellules. Ses travaux sur l'ensemble des phénomènes qui se rattachent à la fécondation des animaux et à la division des cellules animales et ceux de Strasburger dans le domaine de l'histogenèse (ont été le point de départ des nombreuses recherches dont le problème de la formation des cellules a été l'objet dans C6BI 1 e e ; - I II ^^

RECOERCHES SUR LA FÉCONDATION. 51 dernières années. Bûtschlî n'a pas pu élucider l'origine des deux noyaux que l'on observe dans le vitellus peu après l'imprégnation de l'œuf : constatant dans certains cas l'existence non pas de deux, mais de plusieurs éléments nucléaires, ignorant les liens qui rattachent l'un de ces éléments à la vésicule germinative de l'œuf, l'autre au corps du zoosperme, Bûtschli n'a pas pu arriver à l'interprétation vraie du phénomène de la fusion des noyaux. Il s'est trompé quand il a admis l'expulsion totale de cette partie de la vésicule germinative qui se transforme en un fuseau; mais ses découvertes n'en ont pas moins donné l'impulsion ; elles ont fait entrevoir des horizons nouveaux et elles ont servi à poser nettement les questions que ses successeurs ont partiellement résolues. Parmi ces derniers les noms de O. Hertwig et ^e Fol méritent d'être cités en premier lieu. Plus que tous les autres ils ont contribué à résoudre les problèmes soulevés par les publications de Bûtschli. Longtemps avant Bûtschli, Warneck(4) avait vu, il est vrai, les deux pronucleus de l'œuf récemment fécondé. Il avait reconnu que la tache claire, conique, qui chez *Limnaea* et *Limax* occupe la portion de la surface du vitellus dont les globules polaires viennent de se détacher, rentre dans l'intérieur en reprenant une forme arrondie. Chez *Limax* l'on distingue alors deux taches claires qui ont des contours parfaitement distincts et renferment chacune un corpuscule très net et quelques autres granulations : ce sont des noyaux. Warneck a vu ces noyaux se fusionner en une seule masse transparente et celle-ci prendre bientôt une forme allongée dont le grand axe est perpendiculaire à l'axe de formation des globules polaires. Mais il faut bien reconnaître et en même temps regretter que ce mémoire si remarquable soit resté inconnu jusqu'au jour où Fol l'a retiré de l'oubli; venu avant son heure, il n'a exercé aucune influence sur la marche ultérieure de la science. Peu de temps après que Bûtschli publia les résultats de ses premières recherches, j'ai repris l'étude de la fécondation

The text on this page is estimated to be only 23.41% accurate

EDOCARD VAN BENEDEN. chez les mamnufères. Dans mon mémoire sui- la composition I et la signification de l'œuf, publié en 1870, j'ai montré, qu'avant la première segmentation, l'on distingue dans le vitelluB de l'œuf, aussi bien chez le lapin que chez certaines chauves-souris, deux éléments nucléaires parfaitement indépendants l'un de l'autre. J'ai figuré ces deux noyaux dans le vitellus fécondé de la lapine (j)lanche XII, fig. 4) et du mnrin (même planche, fig. 4) (5). J'ai considéré alors ces deux noyaux comme étant le produit de la division de la vésicule germinative. La lecture des travaux de Biitschli et de Auerbach me fit douter de l'exactitude de cette manière de voir et me détermina à reprendre l'étude de la fécondation chez les mammifères. En décembre 1875 (6), je communiquai à la classe des sciences de l'Académie les résultats des nouvelles recherches que j'avais entreprises dans le but de m'assurer si, chez les mammifères, les noyaux que j'avais antérieurement décrits se réunissent entre eux pour donner naissance à un noyau unique comme Biitschli et Auerbach l'avaient constaté chez les nématodes. Non seulement je pus confirmer de la façj}n la plus positive, en ce qui concerne le lapin, les faits que les deux obseiTateurs que je viens de citer avaient découverts chez les nématodes, mais je reconnus, eu outre, que les deux éléments nucléaires présentent des caractères différents, que l'un d'eux prend naissance près de la surface de l'œuf, au moment od l'autre occupe d^à, le centre du globe vitellin reti-acté ; qu'ils s'accroissent en se rapprochant l'un de l'autre, que le noyau périphérique conserve toiyours, même lorsque les deux éléments se trouvent réunis au centre de l'œuf, des caractères qui permettent de le distinguer de son congénère. Je crus pouvoii' déduire de mes observations que le noyau périphérique se forme, chez le lapin, aux dépens de la substance constitutive des zoospennes, tandis que le noyau central est d'origine ^ovulaire, et j'exprimai l'opinion qu'il s'agit, dans la ûision des deux éléments nucléaires d'un phénomène de conjugaison entre noyaux présentant des caractères sexuels différents. Eu éta

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 53

blissant que les deux éléments nucléaires diffèrent entre eux par leurs caractères aussi bien que par leur origine et par leur lieu de formation, en exprimant l'idée que le pronucleus central est un élément ovulaire, l'autre un dérivé des zoospermes, j'ai donné, et cela avant que le travail de O. Hertwig ait paru, l'interprétation universellement admise aujourd'hui de la signification des pronucleus. L'opinion que dans la fusion des deux pronucleus il s'agit d'un phénomène comparable à la conjugaison des Protozoaires et des Protophytes se trouve clairement exprimée dans mon travail. Je fis observer en outre que la première cellule de l'embryon ne se trouve constituée qu'après la conjugaison des deux premiers éléments nucléaires et qu'il y a lieu de distinguer dès lors entre le noyau de la première cellule de l'embryon et les éléments nucléaires aux dépens desquels se forme ce premier noyau. J'ai proposé le nom *pronucleus* pour désigner les éléments formateurs du premier noyau de l'embryon et ce nom a été généralement adopté. La plupart des auteurs récents attribuent exclusivement à O. Hertwig la théorie actuellement admise de la fécondation. On ne rend pas justice à Bartschli et sans vouloir enlever à Hertwig rien de ce qui lui appartient, je tiens à revendiquer en partie pour Bartschli, en partie pour moi-même, la part, fort inégale d'ailleurs, qui nous revient à l'un et à l'autre. Balfour (7) et Mark (8) sont à mon avis les seuls qui aient relaté d'une manière exacte l'histoire des découvertes récentes relatives à la fécondation. En même temps que mon travail, parut l'important mémoire de O. Hertwig (9) sur la formation, la fécondation et la division de l'œuf chez *Toxopneustes lividus*. Ses recherches il les a faites sans avoir connaissance de mes résultats et j'ignorais moi-même que Hertwig s'occupât de la fécondation quand j'ai rédigé la communication préliminaire de mes recherches sur le lapin. Je n'hésite pas à reconnaître d'ailleurs que si l'idée à laquelle nous sommes arrivés l'un et l'autre, en ce qui concerne la signification

The text on this page is estimated to be only 21.96% accurate

54 EDOL'ABD VAN BENEDEN. des pronuclens et leur fusion en un noyau unique, nous l'avons conçue eu même temps et indépendamment l'un de l'autre, Hertwig a incontestablement et à lui seul le mérite d'avoir reconnu qu'une partie du zoosperme se maintient en tant qu'élément morphologique distinct et qu'elle devient son pronucleus périphérique, le noyau spermatique de O. Hertwig (Spermakern). En ce qui concerne l'origine du pronucleus femelle (Eikern), Hertwig cherche à établir, dans son premier travail, qu'il ne serait autre chose que la tache germinative libérée. Cette manière de voir ne pouvait se soutenir; j'ai tâché de le démontrer dans un opuscule qui parut peu après la publication du mémoire de Hertwig (10) et, dans ses travaux subséquents, (il) Hertwig a lui-même reconnu son erreur. H a confirmé, en effet, les données de Bütschli en ce qui concerne la transformation de la vésicule germinative en raie fuseau, et il a été le premier à reconnaître la part qui revient à cet élément dans la formation des globules polaires d'une part, du pronucleus femelle de l'autre. Vers la même époque paraissent les belles et importantes recherches de Fol (12). Fol est le premier qui ait vu le zoosperme pénétrer dans le vitellus. L'observation a été répétée un grand nombre de fois et les détails du phénomène sont décrits avec beaucoup de détails. Il faut bien reconnaître que le mémoire de Hertwig laissait encore place au doute, et que la théorie ne reposait encore que sur une base bien peu solide, 0. Hertwig a vu un aster formé, près de la surface du vitellus, cinq minutes après le mélange des œufs et du sperme; un corpuscule arrondi qu'il considère comme une tête de zoosperme occupe le milieu de l'aster. De ce corpuscule partait parfois un filament très grêle que l'auteur a vu sortir du vitellus et flotter dans l'espace périvitellin. Cet élément était-il bien un zoosperme en conjugaison? Si l'on s'en rapporte aux observations de Fol, il est permis de douter que Hertwig ait apporté la preuve du fait qui forme la base de sa théorie à savoir, l'identité morphologique du pronucleus mâle avec la tête d'un zoosperme. Cette démonstration a été faite par Fol

RECHERCHES SUR LA FECONDATION. 55 qui partage en outre avec Bütschli et avec Q. Hertwig, le mérite d'avoir fait connaître l'origine et le mode de formation des globules polaires et du pronucleus femelle. Je reviendrai plus loin sur l'historique des découvertes relatives à cette dernière question. Je veux me borner à préciser davantage ici l'état actuel de nos connaissances sur la pénétration du spermatozoïde, ses rapports avec le pronucleus mâle et l'histoire de ce dernier élément. Si tous les auteurs qui se sont occupés de cette question et qui tous ont choisi les échinodermes pour sujet d'étude Hertwig, Fol, Selenka et Flemming sont d'accord pour affirmer la pénétration du zoosperme dans l'intérieur du vitellus, si tous admettent que le pronucleus mâle n'est qu'une partie modifiée du spermatozoïde, de notables divergences d'opinions existent, quant à la manière dont se fait l'entrée des zoospermes et sur la part d'intervention qui revient à ces éléments dans la formation du pronucleus mâle. Cinq minutes après le mélange des produits sexuels O. Hertwig observe une petite tache claire au bord du vitellus. Cette tache est entourée d'une étoile dont les rayons divergents s'allongent à mesure que la tache s'étend. Dans l'espace clair se voit un petit corps homogène qui devient surtout visible par l'action de l'acide osmique et du carmin et qui mesure 0,004TM". Dans les œufs vivants l'auteur a vu parfois une ligne délicate partir de ce corps pour atteindre la surface du vitellus et se prolonger encore au-delà en un filament tenu qui s'étend dans l'espace compris entre le vitellus et la membrane de l'œuf. Hertwig prend la ligne et le filament qui lui fait suite, pour la queue d'un spermatozoïde et le petit corps renfermé dans la tache claire pour la tête d'un zoosperme. Ce petit corps il l'appelle "noyau spermatique, Spermakern",. La tache claire grandit, elle progresse vers le centre de l'œuf entraînant avec elle le petit noyau qu'elle renferme. Le noyau spermatique s'approche du noyau de l'œuf que l'auteur a cru pouvoir identifier d'abord à la tache germinative.

50 EDOUARD VAN BENEDEN. mais qu'il a reconnu plus tard pour n'être que la moitié interne du second amphiasse de rebut. Le noyau spermatique et le noyau de Tœuf se juxtaposent; puis se confondent en un noyau unique auquel Hertwig donne le nom de noyau de segmentation (Fiirchtungskem). ' Fol a réussi à observer directement la ptoétration du zoosperme dans le yitellus et cela chez *Asterias glacialis* et chez des Echinides. Après avoir traversé la plus grande partie de la zone pellucide de l'œuf, le spermatozoïde entre en communication avec le vitellus par l'intermédiaire d'un prolongement sarcodique en forme de cône qui est émis par le protoplasme vitellin (cône d'attraction). Le corps du zoosperme (tête) est alors attiré dans le vitellus, tandis que le cU vibraitUe reste en dehors et se décompose. De l'endroit où le corps de l'élément mâle vient de pénétrer sort une substance très-pâle qui aflFecte d'abord la forme d'un cône (cône d'exsudation), puis change souvent de contours et enân disparaît. Pendant ce temps une membrane vitelline se soulève en commençant par le point- de pénétration. L'auteur soutient qu'il ne s'agit pas ici seulement du gonflement d'une membrane préformée, mais d'un durcissement de la surface du vitellus qui donne naissance à la membrane, au moment où elle va se soulever. L'auteur s'accorde avec O. Hertwig à reconnaître que le corps du zoosperme devient le pronucleos mâle (Spermakem)] seulement il pense que le sarcode vitellin entre pour une part dans la formation de ce pronuclens. Chez *Pterotrachea* les noyflux sexués sont fort gros et égaux en dimensions. Ces noyaux se rencontrent et se fusionnent pour constituer le noyau fécondé. L'auteur fïdt une description spéciale de certains cas pathologiques obtaios par la fécondation dorafs altérés à*A^eri4Ms glackUis. Dans ce cas il pénètre plusieurs zoospermes dans chaque vitelh» ce qui. d'après Fol, n aurait jamais lien à l'état normal et chaque zoospenne donne naissance à un pn»iacleis mâle. L'auteur attribue cette pénétration multiple à la lenteur avec laquelle la membrane vitelline se &me chez des œnfe alléféâL

RECUERCHES SUR LA FECONDATION. 57 Disons encore qu'il résulte clairement des observations de Fol que le pronucleus mâle est loin de présenter partout les mêmes caractères. Tandis qu'il reste petit et homogène chez les échinodermes, auquel cas le pronucleus donne lieu à la formation d'un aster, il devient très volumineux et ressemble beaucoup au pronucleus femelle chez *Pterotrachea*. Ces pronucleus volumineux ne sont pas entourés de rayons étoiles, de filaments extra-nucléaires comme l'auteur les appelle. Fol admet que le spermatozoïde peut entrer dans le vitellus par n'importe quel point de sa surface : il n'y a pas de lieu prédestiné pour l'imprégnation. Selenka(13) a étudié la fécondation chez *Toxopneustes variegatus*. Ses observations diffèrent, par des points fort importants, de celles de O. Hertwig et de Fol. D'après Selenka, le zoosperme après avoir traversé la zone pellucide, par un des pores radiaires de cette membrane, s'élance comme libéré de tout empêchement dans l'espace périvitellin qui existerait déjà à ce moment; il nage autour de la couche corticale du vitellus. Le vitellus présente à l'époque de la maturité une protubérance qui marquerait l'endroit où l'ovule était attaché aux parois de l'ovaire et celui par lequel sortent les globules polaires. Cette protubérance ferait constamment défaut dans les espèces étudiées par Fol. Le zoosperme s'introduisait de préférence, 88 fois sur 100, par cette protubérance. Dans la règle il l'atteint de suite à sa pointe; d'autres fois il ne la rencontre qu'après avoir nagé entre la membrane et la surface du vitellus. Dès que la pointe du zoosperme a pénétré dans la couche corticale du vitellus une membrane mince se soulève, de la surface de ce dernier, autour du point de pénétration et s'étend rapidement au reste de la périphérie. La membrane une fois formée constitue un obstacle infranchissable pour d'autres zoospermes. Il n'en entre plusieurs que quand ils se sont présentés exactement en même temps à la face interne de la zone pellucide, ou si l'œuf étant malade, sa membrane ne se soulève que lentement.

The text on this page is estimated to be only 22.85% accurate

58 EDOUARD VAN BENEDEN. Une fois que le spermatozoïde a son corps dans la protubérance il secoue rudement les granules lécithiques qui l'entourent, grâce aux ondulations de sa queue, qui est toute entière en dehors. Sous l'influence de ce mouvement violent, le sarcode vitellin se soulève autour du corps et le dépasse en formant une sorte de houppe. Tout à coup la queue devient immobile, la houppe rentre dans le vitellus en laissant à la surface une petite excavation d'où sort le cil vibratil du zoosperme. Le corps du spermatozoïde devient le centre d'une figure étoilée et s'avance vers le noyau femelle. La queue, encore attachée au corps, traverse en ligne droite les couches superficielles du vitellus et s'étend au-delà de la surface. La pointe et la queue du spermatozoïde sont résorbés, tandis que le col se gonfle et détient le noyau mâle. Comme le fait remarquer Fol, il y a entre les observations de Selenka et les siennes bien des désaccords. Fol a toujours vu la pénétration dans le vitellus s'effectuer rapidement, mais sans aucun de ces mouvements désordonnés dont parle Selenka : - pendant cet acte, dit Fol, j'ai toujours vu la queue immobile ». Cet auteur n'a jamais réussi à voir la queue attachée au corps de l'élément spennatique, lorsque ce dernier avait déjà quitté la surface du vitellus et il n'a pas remarqué que le col du zoosperme continuât seul à croître. Le noyau mâle, après s'être juxtaposé au noyau femelle, croît continuellement, jusqu'à ce qu'il ait atteint des dimensions égales à celles du noyau femelle. La fusion n'a lieu que lorsque cette égalité s'est établie, F>»l Eût observer avec raison l'intérêt qui s'attache à cette question. si «mi la rapproche de celle de Hertwig, qui pense que la réunion des noyaux est d'autant plus prompte et le développement du mâle d'autant plus petit, au moment de sa conjugaison, que le noyau est plus avancé dans sa maturation au moment où il vient à être fécondé, son rapport le T. r. i. Hensieff wi'. - v. i. * est un extrême par la petitesse de son noyau mâle. Selon «eiika » as montre que dans ce cas aussi le spermatozoïde atteint la même mesure que le

RECHERCHES SIJR LA FÉCONDATION. 59 se souder à lui. La seule différence entre tous ces cas résiderait dans l'endroit où le noyau mâle opère sa croissance qui aurait lieu, tantôt en chemin, tantôt dans le voisinage immédiat du noyau femelle. Selenka a vu se développer normalement de jeunes larves provenant d'œufs qui avaient reçu deux, trois et même quatre zoospermes, sans découvrir* aucune irrégularité dans le développement de la Gastnda. Cependant il ne pense pas, qu'à tout prendre, le développement d'un œuf surfécondé puisse rester normal. Flemming (14) confirme les conclusions formulées par O. Hertwig et par Fol en ce qui concerne le nombre des zoospermes nécessaires pour provoquer un développement embryonnaire normal. Chez les œufs (^ se développent régulièrement il n'est entré qu'un seul zoosperme. Pour la manière dont se fait la pénétration il se rallie à la description de Fol ; mais il confirme, contrairement à l'opinion de Fol, l'existence d'une protubérance vitelline signalée par Selenka. Flemming n'a pas eu le loisir de rechercher si c'est par cette protubérance que les zoospermes pénètrent. Il ne voit plus rien de la queue du zoosperme dès que celui-ci a pénétré dans le vitellus. " Von dem Schwanz des schon ganz im Eikörper befindlichen Samenfadens ist nichts mehr wahrzunehmen. „ En se servant du carmin acétique, Flemming suit le noyau spermatique, qu'il identifie avec la partie antérieure de la tête du spermatozoïde, jusqu'au moment où il va se coïjuguer avec le noyau femelle. Quelques minutes après la pénétration, la partie plus pâle et moins avide de matières colorantes qui succède à la tête proprement dite, celle qui répond à ce que Selenka appelle le col et à laquelle Flemming donne le nom de portion postérieure de la tête " hintere Kopfomlj „ cette partie disparaît. Flemming suppose que cette portion postérieure de la tête, unie à la queue, pourrait bien produire, en gonflant, la tache claire qui renferme le noyau spermatique. Mais c'est là une simple hypothèse à l'appui de laquelle Flemming n'apporte aucun fait d'observer

The text on this page is estimated to be only 12.25% accurate

Tà&'in. * J& K-'lre wkiygf^f. dit-fl. eiiu» en» Arjn, nefef ilom
S:rt*f'itks. 4*triiit la tyram rpl[^] dn loospenae (la tête entière; deTient ntjyan
spermatique. tandis que pour Flanning la (Krinte •j>rtion antérieure seule
de la tête deTient le prooncleiis mâle. La pfjrûoa pûstérienle de la tête
n[^]pond an Hais da S[^]i[^]f[^]fid[^]is de Selenka. Celni-d &it disparaître la
portian antérieure de la tête et faix dériver t«]int le n>>Tan ^ermatique dn
OM c'est-à-dire de la partie pcistérienle de la tête. Quant à la conjugaison
des deux pnonncleos. Flemming ooiircx[^] en t<>ns p>>ints la description
de O. Hertwig. T'>aiê§ ces observations qoi dans leor ensemble,
concordent (•kinement avec Içs données de O. Hertwig et de Fol, Fi[^]mming
les a entreprises à la suite d'une publication récente de A- Sdmeider[^]lô >
qui. après avoir étudié i Ostende la fécondation de Y Ai[^]fer'V>iHthkm
minons, nie purement et idmplement l'existence d'un noyau spermatique* **
£[^] î[^] kem D'après luL au nK*ment de la fécondation, la vésicule gn[^]
mioative de l'œuf envoie des prolongements ramifiés dans viau[^] les
directions. Elle change de forme comme le ferait tm Khizopode. Le
zo«>sperme peut atteindra l'un de ces prolongements à la périphérie du
vitellus: mais aussitôt il disparut; aucune de ses parties ne se maintient eu
tant qu'élément morxihologique distinct: le spermat

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION- 61 va se diviser, les deux étoiles de *Tamphiaster*, nées en deux points opposés et souvent fort éloignés l'un de l'autre de la vésicule germinative, peuvent se rapprocher de la surface de section qui plus tard séparera les deux premiers blastomères. Les données de Schneider sont, comme on voit, le renversement de tous les résultats qui pouvaient paraître définitivement acquis par toute une série de travaux, publiés à la suite des mémorables découvertes de Biitschli. La question n'est donc résolue ni dans son ensemble, ni dans ses détails; et même entre les auteurs qui sont d'accord pour affirmer la pénétration du zoosperme, l'identité morphologique du pronucleus mâle avec une partie du spermatozoïde, enfin la formation du premier noyau embryonnaire par conjugaison de deux éléments nucléaires distincts, il existe des divergences d'opinions sur des points essentiels. Malgré les belles découvertes de Hertwig et de Fol l'on n'est pas non plus complètement édifié sur la formation des globules polaires et du pronucleus femelle. Les divergences de vues qui existent sur presque tous les points prouvent tout d'abord que la constatation des faits dont il s'agit présente, chez les échinodermes, de sérieuses difficultés. Pour qu'un observateur aussi distingué que Schneider puisse nier l'existence du pronucleus mâle chez les échinodermes, il faut bien admettre que la recherche de cet élément nucléaire soit entourée de difficultés réelles. Est-ce que la raison principale des controverses ne résulte pas de la petitesse du spermatozoïde, de la difficulté de reconnaître dans le zoosperme les parties constitutives de la cellule, du petit volume du pronucleus mâle? La conviction qu'il pourrait en être ainsi m'a déterminé à rechercher, pour l'étude de la fécondation, un animal qui, à raison des dimensions et de la constitution de ses zoospermes, se prêterait plus facilement à des recherches de ce genre que les oursins et les étoiles de mer. J'ai trouvé dans l'*Ascaride* du cheval un matériel admirable, et je suis convaincu que les œufs de ce nématode devien

62 EDOUARD VAN BENEDEN. (Iront bientôt l'objet classique pour l'étude et la démonstration des phénomènes qui se rattachent à la fécondation. L'on peut se procurer très facilement l'Ascaride mégalocéphale, surtout en hiver. Au printemps et en été les chevaux infestés sont moins communs. La simplicité de son organisation et ses dimensions considérables font de l'ascaride du cheval l'un des animaux les plus faciles à disséquer que l'on connaisse. Il suffit d'inciser longitudinalement, d'un coup de ciseaux, le tube musculo-cutané pour mettre à nu les organes sexuels. Je recommande de fixer les deux extrémités du ver au moyen d'une grosse épingle, afin d'empêcher la rétraction de la paroi du corps. Le sérum artificiel de Kronecker(*) constitue un excellent liquide indifférent : il n'altère pas du tout les œufs et l'on peut s'en servir avec avantage pour y plonger l'animal pendant la préparation des organes sexuels. Indépendamment des avantages qui résultent des dimensions et de la forme des spermatozoïdes, de la présence dans la plupart d'entre eux d'un corps réfringent particulier et très volumineux qui les fait reconnaître immédiatement, de la transparence parfaite des œufs, quand on les a traités par certaines méthodes que je vais décrire, l'ascaride du cheval se recommande encore par la lenteur avec laquelle s'accomplissent chez lui tous les phénomènes qu'il s'agit d'étudier. En enlevant un segment de l'intestin ou de l'oviducte d'un demi centimètre de longueur, chez une femelle fécondée, on est certain d'y trouver des milliers d'œufs qui tous se trouvent exactement au même stade de développement. L'on aura quand on voudra, sur un même porte objet, des milliers d'œufs montrant tous un zygote sperme fixé au bouchon d'imprégnation, ou à moitié engagé dans le micropyle, ou complètement plongé dans le vitellus ou montrant soit le premier soit le second globule polaire en voie de formation, ou les deux pôleurs en présence, l'ajout du sennatozoïde, la genèse du pronucleus V *^ Kuu iibi)UÀ\ t(HV Chlorure i)

The text on this page is estimated to be only 19.97% accurate

ii:hi;iiies sir la FÉco^D*TION. mâle, la formation des globules polaires s'accomplissent toujours en des points constants de l'organe sexuel et les micelles d'œufs qui occupent ces points sont exactement au même stade de développement. L'utérus n'a pas moins de 15 à 20 centimètres de longueur, chez une femelle adulte ; dès le moment où ils y pénètrent les œufs arrivent en contact avec les zoospermes. Quand ils sont arrivés dans le vagin ils sont munis chacun de deux pronucleus; l'expulsion des globules polaires s'est accomplie; mais la segmentation n'a pas commencé. Je ne crois pas que l'on puisse désirer un matériel se prêtant plus merveilleusement à l'étude de la maturation et de la fécondation de l'œuf : il n'est personne, qui connaissant les organes sexuels femelles de notre *Ascaris*, ne soit capable de démontrer en cinq minutes, non pas seulement à des histologistes expérimentés, mais au dernier des profanes, la pénétration du zoosperme. *EXHOUER DE l'œuf*, *HA-ris:v*. 1° Quand on veut faire l'examen des œufs vivants, on peut ouvrir l'animal dans le sérum artificiel, le plus tôt possible après la mort du cheval qui hébergeait les vers, et examiner, soit dans le liquide de Kiemecker, soit dans le liquide naturel du corps de l'*Ascaride*. On peut parfaitement, sur le vivant, observer toutes les phases de la pénétration des zoospermes. Les œufs fixés de la portion inférieure de l'utérus et du vagin montrent distinctement les diverses membranes, les deux globules polaires et les pronucleus qui siègent dans le vitellus retractor. Mais on ne peut arriver, par l'étude des œufs frais, à s'éclaircir ni sur la formation des globules polaires, ni sur l'histoire du spermatozoïde. 2° L'une des méthodes qui m'ont donné les meilleures préparations permanentes consiste à traiter les œufs par l'acide nitrique à 3 "/o. Après un séjour* d'une heure environ dans ce liquide les œufs sont lavés à l'eau, puis portés (à l'alcool au tiers et après une heure on deux dans de

The text on this page is estimated to be only 18.56% accurate

M EDOUARD VAN BENEDEK. l'alcool à 70°. Si Ton a en yne d'obtenir des préparations d'œuf non encore fécondés on de mettre en évidence les diverses phases de la pénétration du zoosperme, s'il s'agit en un mot de préparer des œufs encore dépourvus de membrane vitelline ou présentant tout au plus la membrane vitelline qui est toujours mince et peu résistante, il est nécessaire d'opérer sur porte-objet. On range les œufs à côté des autres dans une vingtaine de porte-objets ; sur chacun d'eux l'on dépose une goutte de la solution acidulée. Puis on y plonge un fragment du tube sexuel de trois ou quatre millimètres de longueur; on ouvre aussitôt le tube en se servant de deux aiguilles à dissection, de façon à libérer les œufs; puis on agit légèrement de manière à ce que les œufs se disséminent uniformément dans le liquide. Si le premier fragment enlevé répond à l'extrémité inférieure de l'oviducte et si Ton excise des fragments successifs de plus en plus rapprochés de l'extrémité vaginale de l'utérus, (on obtiendra une série de préparations montrant les modifications de l'œuf depuis le moment où. arrivé à la fin de la première période de maturation, il est prêt à recevoir le spermatozoïde, jusqu'au moment où, à la suite de la pénétration complète de l'élément fécondateur, une membrane résistante se trouve extérieurement située sur tout le pourtour du vitellus. Si au lieu de procéder comme je viens de le dire on plonge successivement dans l'eau nitrique* puis dans les alcools et les matières colorantes le tube sexuel entier, on n'obtient que des préparations défectueuses, les œufs serrés et pressés les uns contre les autres dans l'intérieur de l'oviducte et sont de l'utérus y affectent des formes irrégulières qui. fixées au bout de quelques minutes Timmersix^ visuels Tacide amène la coagulation des substances albumineuses et maintiennent indéfiniment. Si. au contraire les œufs sont placés sur un porte-objet. quand ils sont évacués. chacun d'eux présente une forme ovale et sont plus favorables à l'étude, l'œuf vitellin d'œuf de l'œuf *Axu*1. les œufs sont agglutinés entre eux et varient si l'on veut voir ce qui se passe aussi

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 05 par les acides. Une fois coagulée cette substance constitue une sorte de ciment qui rend difficile l'isolement des ovules durcis. Cette difficulté n'existe pas si l'on opère sur le frais. Mais le plus grand inconvénient résulte de ce que d'innombrables spermatozoïdes se trouvent mêlés aux œufs dans la partie supérieure de l'utérus. Tous ceux qui sont entraînés n'ont pas réussi à s'unir à un œuf, il s'en faut de beaucoup. Si l'on ouvre sur porte-objet un fragment de la portion supérieure de l'utérus, les spermatozoïdes copules restent seuls unis aux œufs; les autres n'étant pas fixés se libèrent sans aucune difficulté et on les trouve répandus sur le porte-objet, entre les œufs. Mais il n'en est pas de même quand on durcit le tube utérin dans son ensemble, pour faire des préparations d'ovules, après que l'on a coloré en masse. Les spermatozoïdes qui se trouvaient accidentellement en contact avec les œufs restent accolés à la surface de ces derniers et peuvent être facilement confondus avec des zoospermes en copulation. Tous ces inconvénients disparaissent quand il s'agit des œufs des neuf dixièmes inférieurs de l'utérus. Aussitôt que la membrane qui se développe à la périphérie du vitellus, après la pénétration du zoosperme, a atteint une résistance et une épaisseur suffisante pour donner à l'œuf sa forme ovoïde ou sphéroïdale, il devient inutile de préparer sur porte-objet, ce qui nécessite des manipulations plus longues et plus délicates. On peut plonger l'utérus tout entier dans l'acide, puis dans les alcools et enfin dans les matières colorantes. Les œufs se trouveront parfaitement conservés et se prêteront admirablement à la confection de préparations permanentes. Les meilleures méthodes de coloration, pour les œufs durcis par l'acide nitrique et l'alcool, sont le carmin boracique et la fuchsine. Le vert de méthyle m'a aussi donné de bons résultats. 3* On peut employer avec grand avantage l'alcool au tiers, puis l'alcool à 70, au lieu de l'acide nitrique, pour durcir les œufs. On colore soit par le picro-carmin, soit par le carmin boracique. On monte soit dans la glycérine, soit dans le 5

The text on this page is estimated to be only 19.69% accurate

E. VAK BBNEDEN. baume. Il faut [irendie de grandes précautions pour empêcher la rétraction et la déformation des membranes quand on le monte dans le baume. Pour cela il convient de ne pas passer directement de Talcool à l'essence et de celle-ci au baume, mais d'utiliser d'une série de mélanges successifs et gradués. En ce qui concerne la question de savoir s'il faut traiter les œufs sur porte-objet ou si l'on peut les durcir et les colorer au stade dans l'organe sexuel les indications sont les mêmes qu si l'on emploie l'acide nitrique. 4° L'acide osmique à 1 % rend aussi des services pour l'étude des œufs de l'oviducte et pour la pénétration des zoospermes. Il faut laisser agir très peu de temps, quelques secondes à peine, laver ensuite avec soin et colorer par le picrocarmin (24 heures). On dépose alors sur chacun des bords de la lamelle une goutte de glycérine picrocarminée. Au bout de quelques jours on obtient de superbes préparations. Cette méthode ne peut être employée avec avantage qu aux stades qui précèdent ou qui suivent immédiatement la copulation des produits sexuels. Aussitôt que la première couche périvitelline a commencé à se former il devient impossible de faire pénétrer le carmin. 5° L'acide acétique glacial est aussi recommandable, surtout pour l'étude des derniers stades; cependant il a l'inconvénient de distendre considérablement la membrane vitelline et de gonfler la substance unissant interposée entre les œufs. Les méthodes indiquées ci-dessus donnent des résultats complets, quand il s'agit de préparer les premiers stades. Mais comme le nombre et l'épaisseur des membranes augmentent, progressivement, il devient de plus en plus difficile de faire pénétrer les réactifs à l'intérieur de l'œuf. Aussi n'est-il pas aisé de préparer convenablement les œufs de la partie inférieure de l'utérus et ceux du vagin. Jusqu'à présent je n'ai pas réussi à trouver une méthode qui permette de bien colorer les prouclena. J'avais songé à me servir de la pompe pneumatique pour activer la pénétration; mais je n'ai pas eu le loisir d'essayer le procédé.

The text on this page is estimated to be only 19.60% accurate

RiîruEncHEs srn la ficcondation J'ai divisé le présent travail en cinq eliapitres : I, Le premier comprend : A/ la description de l'œuf, tel qu'il se trouve constitué au moment oii il se détache du rachis ovarien; j'y rattache l'histoiï-e des modifications qu'il snbit en traversant l'oviducte; anivé à l'extrémité de ce canal il est devenu apt« à recevoir le zoosperme. L'ensemble de ces changements caractérise ce que j'ai appelé la première période de la maturation. B/ La description des diverses formes que revêtent les zoospemies dans l'intérieur des organes génitaux de la femelle, II. Le second chapitre traite de la pénétration du zoosperme. D convient de distinguer l'imprégnation de l'œuf, ce que je propose d'appeler la copulatimi dos proilmts sexjiels, le phénomène qui consiste essentiellement dans l'introduction de l'élément spermatique dans le corps ovidab-e, de la fécondation proprement dite ; celle-ci consiste dans Vwiification des éléments sexnels, ou si l'on veut dans la formation de la première cellule de l'embryon aux dépens de deux éléments cellulaires distincts. ni. Le troisième chapitre comprend l'étude de la seconde période de la maturation de l'ovule. Celle-ci s'accomplit après la copulation. Elle comprend l'ensemble des modifications qui s'accomplissent dans l'œuf, depuis le moment de la copulation des produits sexuels, jusqu'à l'instant où commence l'unification de l'œuf mur et du zoosperme. IV. Dans le quatiième chapitre j'ai exposé les phénomènes qui, dans mon opinion, constituent la fécondation proprement dite : la formation des pronucleus et la conjonction de ces éléments. V. Le cinquième chapitre comprend l'exposé sommaire des résultats de cette étude.

^H . EDOUARD VAX BENEDEN. CHAPITRE I. I. — De l*œiif et des changements qu'il subit pendant la première période de sa maturation. Au moment où il se détache du rachis ovarien l'œuf n'est pas encore apte à recevoir le zoosperme. Les œufs libres de la partie inférieure du tube ovarien diffèrent notablement de ceux qui, arrivés à l'extrémité utérine de l'oviducte, sont sur le point de pénétrer dans la poche séminale, où sont accumulés des milliers de spermatozoïdes. Laissant de côté l'ovogenèse proprement dite, je décrirai, dans la première partie de ce chapitre la constitution de l'œuf, tel qu'il se présente au moment même de l'imprégnation, j'y rattacherai l'exposé des changements qu'il subit pendant son passage à travers l'oviducte. Ces modifications semblent préparer l'œuf à recevoir le zoosperme; ils caractérisent ce que j'appelle la première période de la maturation de l'œuf. La seconde période de la maturation comprenant l'ensemble des phénomènes qui se rattachent à la formation des globules polaires et des couches périvitellines s'accomplit dans l'utérus, après la pénétration du zoosperme. L'étude de cette seconde période fera l'objet du chapitre III. J'ai étudié avec le plus grand soin et décrit avec beaucoup de détails la constitution de l'œuf et celle du zoosperme. Peut-être convient-il que je me justifie d'avoir consacré à cet objet tant de pages : bien des particularités sur lesquelles j'ai cru devoir insister pourront paraître de maigre importance à plus d'un de mes lecteurs. Plusieurs raisons m'ont déterminé à entrer dans ces détails. Des découvertes récentes ont attiré l'attention sur des phénomènes de structure que révèle l'étude du protoplasme cellulaire et les noyaux eux aussi présentent une composition bien plus compliquée qu'on ne l'avait soupçonné jusques dans ces derniers temps.

The text on this page is estimated to be only 19.26% accurate

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. La question de l'organisation de la cellule a été sérieusement abordée et parmi les auteurs qui ont jeté les premiers jalons de cette science nouvelle il faut avant tout signaler Heitzmann, Frommann, Kupffer, Klein et Flemming. Les phénomènes compliqués qui s'accomplissent lors de la division des cellules et dont on doit la connaissance aux laborieuses recherches d'un grand nombre d'histologistes, parmi lesquels je me plais à citer A. Schneider, Bütschli, Strasburger, Mayzel, Flemming, Schleicher, Balbiani, Pfitzner et Retzius, semblent se rattacher intimement à la structure du protoplasme. Il est établi dès à présent que l'un des phénomènes les plus caractéristiques de la vie cellulaire, la multiplication, s'accompagne de changements de structure fort compliqués, qui n'intéressent pas seulement le noyau, mais aussi le corps protoplasmique de la cellule. ■ Tous les jours nous voyons donc se confirmer plus complètement l'idée que Brücke (16) exprimait il y a vingt ans quand il disait " Wir werden mit Nothwendigkeit das feststellen, im Zellleben stehen wir im Verhältnisse complicirten Bau zu erkennen, so dass wir die Lebenserscheinungen herübersichtigen, wofür wir an denselben wahrnehmen. „ Cette organisation de la cellule, dont Brücke affirmait l'existence sans pouvoir la dévoiler, l'on a commencé à l'analyser. Grâce au perfectionnement de la technique microscopique, grâce à des objectifs et à des appareils d'éclairage plus parfaits, l'on entrevoit la complexité qui se cache sous une uniformité apparente. Il ne peut plus être question aujourd'hui de considérer le protoplasme comme un corps chimique à propriétés définies et l'on doit renoncer à confier à aux chimistes le soin de trouver, dans l'analyse de la substance protoplasmique, l'explication des phénomènes qui caractérisent essentiellement la vie cellulaire. Autant vaudrait demander à l'analyse chimique du corps humain, pris dans son ensemble, l'explication des phénomènes qui distinguent l'activité de notre espèce, que d'attendre de l'analyse qualitative ou quantitative du protoplasme, l'explication des phénomènes par,

The text on this page is estimated to be only 16.09% accurate

EUOL'ARD VAn BENEDEN. toute Cellule témoigne de sa vitalité. La cellule ÉtQOBB appamit aynurd'hui comme un organisme complexe dont B appareils nous sont inconnus; nous devons commencer par "Sèbrtmiller l'organisation cellulaire et étudiei' les modifictLtions morphologiques qui accompagnent les actes de la vie. De même qu'il existe des différences entre le muscle cou-tracté et le muscle au repos, entre la cellule glandulaire en voie de sécrétion et cette même cellnle inactive, l'on constate des diffl'érences dans la composition du corps de l'œuf ans divers moments de sa maturation. La portée de ces modiâcatiens nous échappe totalement pour le moment; mais c'est quelque chose que d'avoir constaté que chaque phase de l& maturation de l'œuf, chaque phénomène qui se rattache sfjât à la maturation, soit à la fécondation, s'accompagne de modi<fications qui intéressent tout le corps ovulaire. Je ne puis que me rallier pleinement aux idées de Flemmiug, quand il écrit dans cet admirable exposé qu'il vient de faire de l'état actuel de nos connaissances sar la cellule (1 7) ; " Hat die Svbstam der Eizdle emen fiait, kann dieser und dû Be^chaffetiheit der FODen in besUmmten Bezirken des Zelleit" hSrpsers verschieden sein, sa kann darin owcft eine Onandiagéder EntwicJcdungspradestinatioji gesucht werdfin, in der \$idi' dos eine Ei von dem anderen unterschmdel und dièses SuchetC mrd möglich sein mit dem Mikroskop — bis me tveii, ktmn' Niemand sagen cher sein Ziel ist niihts Oeringeres, als em* uirhliche Morphologie der Vererbung. „ i. Ce sont ces idées, c'est cet objectif que j'ai en en vue daD8< mes étndes, sans me faire la moindre illusion sur la distancSi qui nous sépare de cet idéal. L'on se trouve encore, dans .cesrecherchei» sur la structure cellulaire, dans la situation d'un homme qui, ignorant que l'œil est l'organe de la vision, étranger à toute notion de physique et de physiologie se mettrait k analyser anatomiquement l'organe visuel. Nous sommes exposés, ilaus nos tâtonuementa pour découvrir la. route qui doit nous conduire an but dans ces régions inexplorées, à suivie souvtint des cheuûns sans issue : l'essentiel se

The text on this page is estimated to be only 20.50% accurate

RECHERCHES SUR LA RÔLE DE L'ASCIDIE SIMPLE, LA *Corella parviframma*, que nous avons trouvée en grande abondance, sur les feuilles de Laminaires, dans la baie de Leervik (Strömdalen, Norvège). L'un des faits les plus intéressants qui ressortent de cette recherche, c'est que, dès les premières phases de la segmentation, l'on peut distinguer le plan médian, l'avant et l'arrière. la face dorsale et la face ventrale de la larve et par conséquent de l'animal futur. Dès les débuts du fractionnement l'embryon présente une symétrie bilatérale parfaite. Rabl(18) et Hat3chek(19) avaient signalé déjà antérieurement des faits du même ordre chez d'autres animaux bilatéraux et tout récemment AV. Roux(20) et Rauber(21) ont montré que chez les grenouilles aussi les axes du corps de l'adulte se dessinent dès le début de la segmentation. Il est permis dès lors de se demander si les plans de symétrie de l'embryon ne se trouvent pas déjà préformés dans l'œuf lui-même et si l'un des traits les plus caractéristiques de l'organisation de l'espèce, la symétrie qui la distingue, ne se trouve pas déjà indiquée dans l'œuf. L'œuf d'un animal à symétrie bilatérale aurait-il

72 EDOUARD VAN BENEDEN. gramma; mais j'ai porté toute mon attention, pendant mes études sur les produits sexuels de l'Ascaride du cheval, sur toutes les particularités relatives à la symétrie de l'œuf et du zoosperme. Les considérations qui précèdent me justifieront, je l'espère, d'avoir consacré beaucoup de pages à la description des produits sexuels de l'Ascaride mégalocephale et d'y avoir consigné bien des détails, actuellement intelligibles et qui pourront paraître fort insignifiants. Avant de décrire les phénomènes qui s'accomplissent pendant la première période de sa maturation, voyons comment l'œuf est constitué au moment où, arrivé à l'extrémité inférieure de l'oviducte, il est sur le point de pénétrer dans l'utérus et tel qu'il se présente, quand il est prêt à recevoir le zoosperme qui doit le féconder. Libérés sur porte-objet, dans une goutte d'un liquide indifférent, ou bien même dans l'acide osmique, l'acide nitrique ou l'alcool au tiers, les œufs de la portion tout à fait inférieure de l'oviducte prennent la forme d'un ovoïde. Le grand axe de l'ovoïde ne l'emporte que fort peu sur son petit axe. Un examen attentif de la forme extérieure de l'œuf, et plus encore l'étude de sa structure, démontrent l'existence dans ces œufs d'un axe morphologique, dont les extrémités, que j'appelle les pôles de l'œuf, présentent une valeur tout différente tant au point de vue anatomique qu'au point de vue physiologique. L'un de ces pôles est prédestiné à recevoir le zoosperme : par ce point seul l'élément fécondateur peut pénétrer dans le vitellus; à cet effet ce pôle présente des particularités de structure que je vais faire connaître. Je l'appellerai pôle d'invagination et je réserverai le nom de pôle neutre pour désigner l'extrémité opposée de l'axe morphologique de l'œuf. Dans l'immense majorité des œufs. L'axe morphologique se confond avec l'axe de figure de l'ovoïde. Cependant il n'en est pas toujours ainsi. S'il est vrai, d'une manière générale, que la forme de

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION . 73

L'œuf est celle d'un ellipsoïde, il y a lieu de faire observer néanmoins que c'est là une moyenne qui n'est peut-être jamais mathématiquement réalisée. Si l'on trace à la chambre claire le contour de la coupe optique d'un œuf, ce contour est d'habitude une ligne légèrement irrégulière, qui, projetée sur celui d'une ellipse tracée mathématiquement, se trouve ici un peu en dedans là un peu en dehors du tracé mathématique. Ces inégalités diffèrent d'un œuf à l'autre. Cependant, si l'on prend à la chambre claire un certain nombre de contours d'œufs placés de façon à ce que leur grand axe soit parallèle aux faces du porte-objet, l'on remarque que la partie de l'ovale qui avoisine l'un des pôles est constamment un peu saillante, que son rayon de courbure est régulièrement un peu plus court que celui du reste de l'œuf et que la limite de cette portion plus convexe est marquée par un léger sillon régnant le long d'un parallèle, à quelque distance du pôle. Souvent cependant, au lieu d'un sillon, on n'observe qu'une légère dépression. L'étendue de cette partie saillante varie entre un cinquième et un sixième de la périphérie de l'ovale. L'existence d'une région saillante de l'ovule se remarque sans difficulté si l'on jette les yeux sur une préparation d'œufs vivants non comprimés. La forme de l'œuf rappelle celle du globe de l'œil, la saillie répondant à la cornée oculaire; j'appellerai cette saillie la région parapolaire de l'œuf et le cercle parallèle qui la délimite et suivant lequel règne un léger étranglement de l'ovoïde sera le cercle parapolaire. Ces particularités se voient encore fort bien sur des œufs traités par l'acide osmique ou l'acide nitrique et conservés par la glycérine, à la condition que l'on ait évité avec soin de comprimer les œufs par le couvre-objet (pi. X, fig. 6). Ce qui permet de reconnaître assez facilement l'existence de la région parapolaire sur le vivant, c'est que le contour de l'œuf, dans les limites de cette zone, est un peu plus brillant et que le vitellus s'y montre un peu moins transparent, comme si, dans les limites de cette région, la substance ovulaire était

74 EDOUARD VAIS BENEDEN. un peu plus réfléchissante et un peu plus opaque (pi. X, fig. 26). Le cercle parapolaire se distingue non seulement à la coupe optique de l'œuf, à raison du sillon ou de la dépression qui règne suivant cette ligne, mais aussi à la surface de l'œuf par suite des légères différences que paraît présenter le vitellus, considéré dans la région parapolaire d'une part, le reste de l'œuf d'autre part. Il est inutile de dire qu'à raison des positions diverses que prennent les œufs sur le porte-objet, chacun d'eux ne montre pas à l'observateur les particularités que je viens de signaler; mais cependant, à raison de leur forme ovoïde, la plupart des œufs se placent de préférence de façon à ce que leur grand axe soit parallèle à la surface du porte-objet. Quand on examine les œufs vivants, on remarque tout d'abord, que le vitellus présente une couche corticale plus claire et un noyau médullaire plus sombre (pi. X, fig. 14, 25 et 26); la masse médullaire est excentriquement placée et se trouve toujours plus rapprochée du pôle d'imprégnation que du pôle neutre (pi. X, fig. 14, 25 et 26). Bien loin d'être entièrement et entièrement enveloppée de toutes parts par la couche corticale, la masse médullaire paraît s'étendre jusqu'à la surface de l'œuf, dans toute l'étendue de la région parapolaire (fig. 25 et 26). La couche corticale revêt la masse médullaire suivant tout l'hémisphère neutre; elle se prolonge jusqu'au cercle parapolaire. Elle s'amincit assez brusquement en approchant de cette ligne limite et semble s'y terminer par un point (fig. 25). La couche corticale a donc la forme générale d'une calotte appliquée sur sa concavité sur la masse médullaire qui, de tout le pourtour de la région parapolaire, s'étend à l'intérieur du vitellus. Il s'en faut cependant que la masse médullaire se présente avec des caractères uniformes dans toute son étendue (fig. 14 et 26); à sa périphérie elle est moins sombre qu'à son milieu, de sorte que, dans la masse médullaire même, l'on peut distinguer vaguement un noyau plus obscur et une zone périphérique qui, entourant ce noyau et la couche corticale de l'œuf,

The text on this page is estimated to be only 18.67% accurate

HEIAILFICHES SUR LA FKCOXUATITIN. (5 constitue une aorte de couche intermédiaire à limites vaguement indiquées. C'est cette couche intermédiaire qui conflue & la surface de l'œuf dans toute l'étendue de la région parapolaire. Les différences entre ces diverses parties du vitellus sont légères; les couches passent, sans ligne de démarcation bien nette, de l'une à l'autre; dans les différentes zones la constitution du vitellus ne présente que de légères variations; aussi n'est-ce qu'en se servant de grossissements faibles que les particularités que je signale, se reconnaissent sans grande difficulté. Dans les préparations à l'acide osmique, colorées par le picrocarmin, comme dans celles que l'on obtient en montant dans la - glycérine des œufs durcis par l'acide nitrique et colorés par le cannin boracique on les distingue, les différences sont encore perceptibles; sous l'influence de l'acide osmique la couche corticale de l'œuf prend une teinte plus sombre que la masse médullaire. Le vitellus épanché dans l'œuf frais se fait remarquer par son aspect étalé (fig. 12, 13, 14) .- des taches circulaires, plus grandes dans la masse médullaire que dans la couche corticale se détachent en clair dans le fond grainileux du vitellus. Quand on traite par l'acide osmique et le picrocarmin, on distingue deux sortes de taches : les unes délimitées par un contour très net se montrent colorées en rose pâle (pi. X, fig. 1 & 6); elles sont dues à la présence dans le vitellus de corpuscules arrondis, doués de propriétés chimiques particulières et remarquables par une affinité marquée pour le picrocarmin; je les désignerai sous le nom de sphères hyalines. Les autres apparaissent comme des taches amorphes, dont les contours très pâles sont difficiles à voir; elles prennent une teinte jaune-verdâtre, tandis que les sphères hyalines se teignent en rose (pi. X. fig. 6); je les appellerai les gouttelettes homogènes.

The text on this page is estimated to be only 19.57% accurate

EDOrA&D VAN BENEDE». Ce qui reste (iu vitellus, si par l'imagination l'on ét'ai'te l sphères hyalines et les gouttelettes homogènes, c'est une snb-~ stance claire, finement ponctnée, et fortement châtiée de corpuscules réfringpnts et hriUants. Cette substance forme k la périphéi-ie de l'œuf une conche continue et & son intérieur un système de lames, de puissance variable, anastomasé^s entre elles, qui remplissent complètement lee espaces laissés entre les sphères hyalines et les gouttelettes homogènes. Le microscope permet de distinguer claii-ement les corpenseules réfringents empâtés dans une substance fondamentAle clai à laquelle nous réservons le nom de protoplasme ovalai Le protoplasme de l'œuf tient donc en suspension des i ments figurés de trois catégories : les sphères hyalînea, gouttelettes homogènes et les corpuscules réfringents. Indépendamment de ces éléments qui ne font jamais défaut ou rencontre parfois des éléments accidentels, dont il i question plus loin. iéfeut se^H Sphères hyalines. — Dans l'œuf vivant ces sphères apparaissent, nous l'avons déjà dit. sous l'apparence de taches claires, arrondies et à contours fort peu apparents. Si l'on écrase les œufs, dans un liquide indifférent, dans le liquide ca'iitaire de l'ascaride ou dans le sérum artificiel de Ki-onecker, le vitellus ge décompose partiellement eu corps clairs, transparents et d'apparence homogène, que l'on peut voir (»)niplètement isolés. Ces corps présentent alors une forme sphérique ou ovoïde, et un contour très pâle, mais bien net. Si l'on soumet des œufs vivants à l'action de l'acide osmique h 1 "/o pendant un tpmps très court, si aussitôt après on remplace l'acide par du picrncarmm et si, après avoir laissé agir pendant 24 heiu'es. on dépose sur le bord de la lamelle des gouttelettes de glycérine picrocamiinatée, on obtient, au bout de quelques joui's. de fort belles préparations. Elles montrent, dans fe, masse du vitellus légèrement colorée en jaune, indépendamment de la vésicule germinative fortement colorée en rouge, des globes sphéi'oidaux faiblement teintés (^s d'un beaj^H

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION, 77 rose (pi. X, fig. 6).

Ce rose passe au brun après quelques mois. Ces globes présentent un contour bien accentué ; ils ne sont ni granuleux, ni même ponctués ; ils paraissent constitués d'une substance parfaitement homogène et assez réfringente. L'on distingue cependant dans chaque sphère le plus souvent une, quelquefois deux ou trois taches circulaires, claires, autour desquelles la substance de la sphère est notablement plus sombre. Ces taches paraissent dues à des vacuoles de volume variable, creusées dans la substance des sphères et remplies par une matière, peut-être liquide, qui se distingue, entre autres particularités, par une moindre affinité pour le picrocarmin. La grande vacuole est souvent excentriquement placée. Il est facile de s'assurer, par l'examen des préparations dont il s'agit, que les globes colorés en rose sont en général plus volumineux dans la masse médullaire que dans la couche corticale du yitellas. On trouve cependant les uns à côté des autres des globes de volumes fort différents : les plus petits apparaissent sous la forme de globules dépourvus de vacuole. On rencontre toutes les transitions possibles entre ces corpuscules colorés et les globes à une ou à plusieurs vacuoles. Quand il y en a plusieurs, presque toujours l'une d'elles est beaucoup plus volumineuse que les autres. Il est rare que la vacuole occupe le milieu même de la sphère : le plus souvent elle est excentriquement placée et dans l'anneau périphérique coloré, qui entoure la vacuole principale, on distingue la ou les vacuoles accessoires. Gouttelettes homogènes. — Indépendamment des globes colorés en rose que nous désignons sous le nom de sphères hyalines[^] à raison de l'apparence qu'ils présentent sur le vivant, on distingue dans les préparations au picrocarmin des gouttelettes homogènes, de volume variable. Les unes sont arrondies, les autres polyédriques; elles ne prennent pas du tout la matière colorante et elles ont pour contours les lames ponctuées formées par le protoplasme ovulaire. Il semble qu'il s'agisse ici de vacuoles creusées dans le protoplasme et rem

The text on this page is estimated to be only 14.67% accurate

EDOCARD VAN BENEDEK. plies d'un liquide. Je ne connais pas de méthode, si ce n'est le traitement par l'acide osmique et le picro-carmin, qui montre bien la distinction qu'il y a lieu de faire entre les sphères hyalines et les gouttelettes homogènes du vitellus. Quand on examine les mêmes œufs durcis par l'acide nitrique à 3 %, soumis ensuite à l'action des alcools et colorés par le carmin boracique ou la fuchsine, on observe dans le vitellus des tâches claires, homogènes, parfaitement incolores les unes à contours très pâles, les autres un peu mieux délimitées. Elles sont plus volumineuses dans la masse médullaire. Il s'agit encore là bien certainement des sphères hyalines et des gouttelettes homogènes; mais il est difficile de les distinguer les unes des autres. Elles ne montrent aucune affinité, ni pour le carmin boracique, ni pour les couleurs d'aniline (pi. Xin. fig. 7ft). Dans les préparations faites en traitant les œufs par l'alcool au tiers, puis par l'alcool à 70. en colorant par le carmin boracique et montant dans la glycérine, les sphères sont très peu apparentes : elles ne prennent pas du tout la matière colorante; tout le vitellus paraît baigné d'une masse granuleuse et réticulée; cependant les grandes tâches claires que l'on voit le vitellus et qui sont dues à la présence des sphères hyalines et des gouttelettes homogènes (pi. Xlii, fig. 75). Avant d'aller plus loin je dois dire un mot des modifications que subissent les sphères hyalines après l'imprégnation, préparations à l'acide osmique colorées par le picro-carmin. Elles seules nous renseignent à cet égard, car aucune autre méthode ne permet de les distinguer des gouttelettes homogènes, avec lesquelles elles se confondent en apparence, quand on examine l'œuf entier. Les sphères hyalines diminuent de volume; elles deviennent plus petites; leur tonne devient irrégulière: elles deviennent plus opaques; elles disparaissent par suite de l'élimination de leur contenu. Tandis que les sphères

The text on this page is estimated to be only 20.62% accurate

de leur importance, les gouttelettes homogènes s'étendent; elles deviennent
et là énormément volumineuses; - peut-être aussi leur composition
chimique se modifie-t-elle. En même temps qu'elles subissent cette sorte de
dégénérescence qui, à en juger par la réfringence qu'elles acquièrent,
pourrait faire supposer qu'elles se transforment en graisse, les sphères
hyalines subissent une sorte de concentration vers la vésicule germinative,
autour de laquelle elles se groupent en une masse obscure; cependant on ne
trouve pas seulement les sphères dégénérées autour du noyau de l'œuf; on
en voit aussi dans les lames protoplasmiques qui séparent entre elles les
gouttelettes homogènes. A raison de la réfringence qu'acquièrent les sphères
en voie de dégénérescence, les parties de l'œuf où elles s'amassent se
montrent plus obscures que celles qui en sont dépourvues. C'est tout d'abord
la couche corticale du vitellus qui s'éclaircit, ce qui résulte de la
concentration des sphères autour de la vésicule germinative. Tantôt cette
concentration se fait uniformément, auquel cas toute la périphérie du corps
ovulaire se trouve débarrassée en même temps de sphères hyalines; ces
éléments réunis au milieu du vitellus y constituent un noyau obscur arrondi;
tantôt la concentration se fait irrégulièrement et l'on voit alors le noyau
central se prolonger en un certain nombre de rayons obscurs qui, en
quelques points, peuvent atteindre la surface de l'œuf. Le noyau sombre qui
entourne la vésicule germinative diminue rapidement de volume; les rayons
qui en partent deviennent de moins en moins apparents et tout le vitellus
finit par s'éclaircir; la dissolution des sphères hyalines en est la cause. Il est
à remarquer que le corps réfringent du spermatozoïde prend peu de temps,
après la pénétration dans le vitellus, une forme arrondie, ovale ou même
sphéroïdale. Ce corps présente alors une apparence très semblable à celle
d'une sphère hyaline en dégénérescence. Quand, par suite de son
épaississement, la couche périvitelline s'oppose à la pénétration du carmin
dans le vitellus, les sphères hyalines ne se colorent

80 EDOUARD VAN BENEDEN. plus ni en rose ni en brun, mais en jaune. Il en est de même du corps réfringent du zoosperme. C'est probablement la présence des sphères hyalines dans le vitellus et leur ressemblance avec le corps réfringent du spermatozoïde, qui ont fait croire à plusieurs auteurs, à Meissner (22) en particulier, qu'il entre plusieurs spermatozoïdes dans le vitellus. Tous ces éléments réfringents, aussi bien ceux qui à un moment donné font partie du vitellus que celui qui existe dans le zoosperme, ont été pris pour de la graisse. De là l'opinion erronée que les zoospermes disparaissent dans le vitellus par dégénérescence graisseuse et qu'il en entre plusieurs. Peu de temps après la pénétration du zoosperme les sphères hyalines ont complètement disparu et le vitellus est devenu plus clair : on n'y distingue plus alors, indépendamment des grandes gouttelettes homogènes, que les corpuscules réfringents disséminés dans les trabécules protoplasmiques, interposés entre les gouttelettes. L'aspect de l'œuf a complètement changé. Corpiiscides réfringente. — La substance vitelline interposée entre les sphères et les gouttelettes, aussi bien que la couche continue de cette substance qui constitue le revêtement superficiel du corps oculaire, sont fortement chargées de corpuscules réfringents. Ces corpuscules sont de volume très variable : on trouve toutes les transitions possibles entre de petits grains punctiformes et des corpuscules mesurant jusques 0,007 à 0,009^{mm}. leur forme est tantôt circulaire, tantôt ovulaire, tantôt allongée en bâtonnet; souvent elle est irrégulière. Ils sont très brillante et présentent des reflets vâtres. Us ne paraissent [uir homogènes, mais plutôt ponctués, comme s'ils étaient de petits grumeaux de granules punctiformes agglutinés dans un ciment de même réfringence que les granules eux mêmes. Us conservent fort bien, dans les préparations à Tacide uinique* montées dans la glycérine, les caractères qu'ils présentent sur le vivant. Il en est de même.

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 81

au début, dans les préparations à Tacide osmique montées dans la glycérine. Mais avec le temps ils perdent dans ces dernières préparations leur aspect primitif, ils se résolvent en petites granulations. Ils ne se colorent pas en noir par Tacide osmique; ils ne se dissolvent pas dans l'alcool, quand" ils ont été soumis au préalable à Faction de l'acide nitrique ; mais dans les œufe montés dans la glycérine, après avoir été soumis directement à l'action de l'alcool et colorés par le carmin boracique, on ne les retrouve plus. H en résulte que les œufe préparés de cette façon deviennent relativement transparents. Us disparaissent également quand on monte dans le baume, quelque soit d'ailleurs la méthode employée pour la préparation des œufs. Dans la couche corticale du vitellus ces corpuscules sont souvent alignées dans une direction radiaire; ils contribuent à donner à l'œuf la striation radiée dont nous parlerons plus loin (pi. X, fig. 6). Protoplasme. — Si l'on écarte par l'imagination les sphères hyalines, les gouttelettes homogènes et les corpuscules réfringents du vitellus, il reste une charpente réticulée, un système de couches, de lames et de poutrelles anastomosées en un réseau; elles sont constituées par une substance finement ponctuée et forment ensemble le corps protoplasmique de Tœuf. Le protoplasme forme à la périphérie une couche continue et ininterrompue; de sa face interne se détachent les lames et les poutrelles qui s'anastomosent entre • elles de feiçon à cii'conscrire des espaces d'étendue très variable, que remplissent les éléments figurés et les gouttelettes homogènes du vitellus. Le réseau protoplasmique se voit avec une parfaite netteté dans les préparations qui font disparaître les sphères hyalines et les corpuscules réfringents : en montant dans le baume des œufs durcis par l'acide nitrique, ou même en montant dans la glycéiine des œufs traités directement par l'alcool, voire même par l'acide nitrique, on distingue parfeditement le réseau. Cependant dans les préparations à la glycérine d'œufs durcis par cet acide, les corpuscules réfrin

The text on this page is estimated to be only 24.94% accurate

82 EDOUARD VA\ BENEDEN. gents restent fort apparents; à raison même de leur réfraog lilité ils attirent tout d'abord l'attention et ils cachent tout au moins en partie le caractère du protoplasme. Cependant un examen attentif de semblables préparations permet de reconnaître que les corpuscules réfringents sont assez uniformément répandus dans toutes les parties du réseau; qu'on les trouve non seulement dans la couche sarcodique superficielle, mais aussi dans les trabéoules qui séparent entre elles les gouttelettes et sur le pourtour de la vésicule germinative (pi. XIII, fig. 78). Les figures 75 et 80 de la même planche montrent l'apparence du réseau tel qu'il apparaît dans des œufs traités par l'alcool au tiers. Cette composition i-éticulée du protoplasme, qui se maintient pendant quelque temps après l'imprégnation,

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 83 aussi beaucoup : certaines lames sont d'une telle ténuité qu'examinées aux plus forts grossissements, elles apparaissent comme de simples lignes; d'autres sont au contraire assez puissantes. Aux points nodaux du réticulum on observe d'habitude des amas étoilés de protoplasme; leur forme et leur étendue varient; ils se continuent dans les lames et les poutrelles. Les vacuoles sont-elles circonscrites de toutes parts par des couches protoplasmiques complètes? Constituent-elles des loges fermées? Je ne suis pas en mesure de répondre à cette question, qui n'a d'ailleurs qu'une importance fort secondaire. Si l'on examine avec soin, en se servant de grossissements suffisants (Obj. 1/18 homogène de Zeiss) et en éclairant au moyen de l'appareil de Abbe, le réseau que je viens de décrire, on constate que la substance protoplasmique est partout manifestement ponctuée. Dans les plus minces lamelles on ne distingue parfois qu'une rangée de ponctuations; dans les trabécules plus épais on en voit deux ou plusieurs courant d'habitude parallèlement les unes aux autres. Les points sont réunis entre eux par des lignes d'une extrême ténuité : il semble que les granules punctiformes sont enfilés sur des filaments ou plutôt que les grains ne sont que des renflements parfois équidistants de fibrilles moniliformes. La substance protoplasmique se constitue seulement en partie de ces fibrilles ; entre elles doit exister une substance interfibrillaire. En effet, quand deux ou plusieurs fibrilles moniliformes courent parallèlement les unes aux autres, on distingue toujours entre elles des espaces qui ne peuvent être vides. On remarque parfois alors, que les grains équidistants se correspondent dans les fibrilles voisines, d'où résulte pour le faisceau une striation transversale manifeste. D'autre fois cette régularité n'existe pas. Je n'ai jamais pu voir d'une façon bien manifeste si les grains correspondants de fibrilles voisines et parallèles entre elles sont reliés entre eux; mais les détails de structure que révèle l'étude du protoplasme constitutif du

S4 E1>01ARD VA> BENEDEN. œrps des spermatozoïdes me
 porte à croire qu'il en est ainsi dans le protoplasme ovarien, que les grains
 ne sont que les nœuds au niveau desquels les fibrilles s'anastomosent entre
 elles; en d'autres termes, que la charpente protoplasmique consiste en un
 treillage dont les mailles sont occupées par une substance interfibrillaire,
 tandis que les points de jonction des fibrilles constitutives du treillage sont
 de petites nodosités apparaissant sous forme de granules punctiformes. Il
 est incontestable cependant, que, suivant certaines directions, les éléments
 constitutifs du treillage présentent des dimensions plus considérables; il en
 résulte l'apparition de fibrilles différenciées, souvent rectilignes, que l'on
 peut poursuivre parfois sur une grande longueur. C'est surtout suivant la
 direction des rayons de l'œuf que ces fibrilles apparaissent très
 manifestement; ce sont elles surtout qui déterminent la striation radiaire très
 apparente de l'œuf non fécondé. Les stries sont surtout nombreuses à la
 périphérie du vitellus; mais il en est qu'on peut poursuivre très loin dans
 l'intérieur de l'œuf. J'ai représenté planche X^m, figure 79, les fibrilles
 radiées du vitellus d'un œuf observé au moyen du 1/12 homogène de Zeiss.
 J'ai laissé intentionnellement de côté l'indication du réseau protoplasmique.
 Dans mon opinion ces fibrilles ne sont que des accidents du treillage
 protoplasmique. Les grains sont plus volumineux suivant ces directions et
 ils sont réunis entre eux par des fibrilles plus épaisses. Si l'on examine la
 surface de l'œuf au 1/18[®] homogène, de façon à voir de près la couche
 sarcodique périphérique du vitellus, on distingue la même appa*ence
 ponctuée (pi. X, fig. 10) et l'on connaît fort bien à et là que les grains
 sont réunis entre eux par des filaments excessivement tenus. Parfois on
 distingue une fibrille isolée, parfois des groupes de trois, quatre ou même
 d'un plus grand nombre de fibrilles parallèles. On voit souvent aussi dans
 un même district deux systèmes de stries se couvant perpendiculairement
 ou obliquement. Aux points d'entrecroisement se trouvent les grains. On
 croirait

The text on this page is estimated to be only 22.64% accurate

BECHERCHES SIR L,\ FEC0(I)AT10>. S.'j voir des hachures régulières faites par un dessinateur ou par un graveur habile; les grains sont parfaitement équidistants et l'image on ne peut plus régulière. Mais il est loin d'en être toujours ainsi : en beaucoup d'endroits les grains sont disséminés sans ordre apparent et l'on ne parvient pas à voir les fibrilles qui les réunissent entre eux. Les fibrilles sont le plus souvent rectilignes; mais pas toujours. C'est ainsi que sur le poutoir des vacuoles les grains sont souvent alignés en courbe et même, dans les amas protoplasmiques nodaux et dans la couche sarcodique superficielle du vitellus, l'on distingue des lignes incurvées, brisées et même parfois Dans la couche superficielle du protoplasme on peut voir, même sur le vivant, les fibrilles moniliformes radiairement dirigées; les préparations à l'acide osinique sont parfois aussi suffisamment démonstratives à cet égard. Mais il est à remarquer que la striation radiaire que l'on observe déjà, en se servant de grossissements relativement faibles, le huit de Hartnack par exemple, dépend principalement de ce que, dans la couche corticale de l'œuf, les corpuscules réfringents sont disposés çà et là en séries plus ou moins régulières, dirigées suivant le rayon de l'œuf. Il est probable que l'existence de ces séries radiées est le résultat de la structure radiaire du protoplasme lui-même et, au 1/18^e homogène, l'existence de fibrilles protoplasmiques radiairement dirigées est des plus manifestes. Éléments accidentels d'œufs vitellins. — L'apparence du vitellus dans les œufs également murs, provenant d'une même femelle, est à peu près identique. Mais d'une femelle à l'autre on trouve de légères différences, quant au nombre et au volume des sphères hyalines et aussi à la quantité de corpuscules réfringents disséminés dans le protoplasme. D'après cela le vitellus est plus ou moins obscur. On ne distingue pas non plus avec la même facilité, dans tous les œufs, les pôles ovulaires, les limites de la région parapolaire, les différences

H6 FJIO\RD VA> BE!«EDE>. entre la conche corticale, la zone intermédiaire et le novan mérlnllaîre. Mais de plus j'ai rencontré dans tous les œufs de certaines femelles des éléments vitellins tout particuliers, qui d'habitude font complètement défaut. Je désignerai ces éléments sous le nom de plaques à bâtonnets: L'aspect et les dimensions de ces éléments sont éminemment variables. A première vue on ne distingue que des tiges ayant la même réfringence que les corpuscules réfringents dont il a été question plus haut et qui toujours coexistent avec les plaques à bâtonnets (pi. X, fig. 11). Ces tiges sont tantôt courtes, rectilignes, tronquées à leurs extrémités; d'autre fois beaucoup plus allongées et terminées en pointe soit à un de leurs bouts, parfois cas ils ressemblent à des épingles, soit plus rarement à leurs deux extrémités; d'autre fois ils sont incurvés, en forme de virgule ou de croissant; le plus souvent ils sont accouplés, de façon à simuler de petits compas à branches tantôt droites, tantôt courbes et formant entre elles un angle à ouverture très variable. Parfois les deux pointes du compas à branches incurvées se rapprochent et alors l'image rappelle vaguement celle d'un étrier. Il arrive aussi que l'on trouve trois tiges réunies entre elles par leurs extrémités et délimitant un espace triangulaire. En examinant avec attention ces éléments isolés, à la suite de l'écrasement des œufs, on remarque, que ces tiges réfringentes constituent toujours le rebord saillant d'une petite plaque pâle, limitée par un contour très peu apparent. Ces petites plaques minces ont d'habitude un contour triangulaire, qu'elles soient planes ou incurvées. Elles sont bordées d'un côté seulement, tantôt de deux côtés, tantôt de trois côtés. Il semble que ces éléments formés du vitellus se développent aux dépens de corpuscules réfringents ordinaires, de forme ovoïde et aplatis. L'amin(*issement, souvent acc

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 87 transformé, soit sur tout le pourtour, soit d'un côté seulement, soit de deux côtés. Cette substance constitue alors des épaissements marginaux d'une lamelle et suivant la forme affectée par la plaque, ils se présentent sous des aspects divers que nous avons comparés à des bâtonnets, des épingles, des croissants, des compas, des étriers, des triangles, etc. Je ne sais à quoi il faut attribuer l'apparition accidentelle dans le vitellus des plaques à bâtonnets. Je ferai remarquer que j'ai observé ces éléments chez des femelles parfaitement fécondées et chez lesquelles les œufs se développaient tout à fait normalement. Structure radiaire du vitellus. — Avant de quitter le vitellus je dois attirer encore l'attention sur une particularité intéressante, facile à observer, tant sur les œufs frais que dans les préparations permanentes à la glycérine ou au baume. Le vitellus montre dans toute son étendue, mais d'une manière beaucoup plus apparente à sa périphérie, une structure radiaire. Les rayons convergent vers le centre de figure de l'œuf. La vésicule germinative n'occupe pas toujours ce centre, tant s'en faut. Sans être jamais refoulé à la périphérie, le noyau est souvent très excentriquement placé. Il ne semble pas que la position de la vésicule germinative exerce aucune influence sur la direction des stries. La structure apparaît non-seulement dans l'hémisphère neutre, mais aussi dans la région parapolaire. Il n'est pas facile de se rendre compte tout d'abord de la cause de cette apparence radiée, que l'on remarque déjà à de faibles grossissements. Mais, en y regardant de près, on constate que fréquemment les corpuscules réfringents sont alignés en séries radiaires et que d'autre part les stries protoplasmiques, que j'ai attribuées à la présence des fibrilles moniliformes, dont le protoplasme ovulaire est partiellement formé, sont en majeure partie radiairement dirigées. Il est probable que l'alignement des corpuscules réfringents n'est que le résultat de la structure radiée du protoplasme. Comme je l'ai dit, c'est surtout dans les préparations alcooliques à la

88 EDOUARD VAN BENEDEN. glycérine ou dans les œufs montés dans le baume que la structure fibreuse du protoplasme se montre le plus nettement. Sur le vivant cette structure est en partie cachée par les corpuscules réfringents du vitellus. Cette structure radiée du vitellus est tout à fait distincte des phénomènes de structure qui apparaissent dans le protoplasme au moment de la division des noyaux. J'ai le premier signalé cette structure radiée du vitellus dans les œufs de *Vasteracum Mon ruhens*. Je l'ai constamment observée dans les œufs mûrs du Lapin, aussi bien avant la fécondation qu'après la formation des pronucleus et jusqu'au moment où l'apparition d'une étoile, à chacun des deux pôles des pronucleus conjugués, annonce l'imminence de la division de la première cellule de l'embryon. Depuis lors l'attention a été attirée sur cette même particularité, observée dans l'œuf des Echinides par Flemming. Elle a été probablement aperçue par plus d'un observateur sur les œufs d'autres animaux; il est probable que Kupfler l'a constatée dans les œufs des Ascidies ; mais cette structure radiaire du corps vitellin a été confondue avec les figures radiées bien connues qui apparaissent soit autour des pronucleus, soit au moment de la formation des globules polaires, soit quand le vitellus va se diviser pour donner naissance aux deux premiers globes de segmentation. Disque polaire et bon^{um} d'imprégnation. — J'en arrive maintenant à la description de cette partie de l'œuf qui avoisine le pôle d'imprégnation et qui occupe le milieu de la région parapolaire. Il est facile de constater sur la plupart des œufs mûrs l'existence de particularités de structure tout autour du pôle d'imprégnation. Mais les différenciations dont il s'agit sont beaucoup plus apparentes pendant la période de maturation, qui s'écoule depuis le moment où, détaché du rachis, l'œuf se trouve complètement libre dans la portion terminale de l'ovaire, jusqu'à l'instant où, arrivé à l'extrémité inférieure de l'oviducte, il va entrer en contact avec les zoospermes. Ces phénomènes de maturation, abstraction faite des change

RECHERCUES SIR LA FÉCONDATION. 89 ments que subit la forme générale de l'œuf, consistent principalement dans les difflérentiations de la substance vitelline au pôle d'imprégnation. C'est pourquoi je rattacherai à la description du disque polaire et du bouchon d'imprégnation l'étude de l'ensemble des changements que l'œuf subit en passant à travers l'oviducte. Les œufs retirés de la portion inférieure de l'ovaire présentent une forme différente de celle qu'ils affectent dans l'oviducte. Ces œufs ont la forme de massues : renflés à une extrémité en une sorte de tête, ils se prolongent vers l'autre extrémité en une queue qui présente à peu près dans toute sa longueur la même largeur (pi. X, fig. 1.) La queue se termine par un bout arrondi. La limite entre la tête et la queue est souvent marquée par un étranglement circulaire qui devient plus apparent dès que l'axe de l'œuf commence à se raccourcir (fig. 2). Le vitellus présente déjà la même composition que dans l'œuf mûr : les sphères hyalines, les gouttelettes homogènes, les corpuscules réfringents et même le protoplasme ovulaire, ne subissent pendant la première période de la maturation aucun changement. Cependant, la structure radiaire du vitellus affecte ici une apparence particulière qui se rattache à la forme différente des œufs. Les stries radiaires semblent converger non pas vers un point central, mais vers un axe central. Dans la queue les trainées linéaires de corpuscules réfringents, vues à la coupe optique, au lieu d'être normales à la surface sont au contraire très obliques et quand on les observe, en installant le foyer du microscope sur la surface, la striation paraît à peu près parallèle à l'axe de l'œuf (pi. X, fig. 1). Il en est à peu près de même dans cette partie de la tête qui avoisine immédiatement la naissance de la queue. La compression établit de la façon la plus certaine l'absence de toute membrane vitelline : la couche périphérique du vitellus ne paraît guère présenter plus de consistance que le reste du corps ovulaire. Ce qui frappe surtout c'est que la substance constitutive de la queue est beaucoup plus claire,

The text on this page is estimated to be only 23.43% accurate

63 RDOPARD VAN BENEDEN. !S concolore plus également dans toute son épaisseur : tandis sa partie profonde montre une grande affinité pour la matière colorante, sa couche superficielle reste à peu près incolore (fig. 4). Je donnerai respectivement à ces deux couches constitutives du disque les noms de couche chromophile et couche achromophile. La couche chromophile est beaucoup plus saine que l'autre. Bien distinctes Tune de l'autre au stade représenté par la figure 4, elles passent insensiblement l'une à l'autre aux phases plus jeunes de l'évolution. A la phase représentée figure 4 on remarque que la couche achromophile est loin de présenter partout la même épaisseur; elle est fort épaissie à son milieu, amincie suivant ses bords. L'une et l'autre montrent distinctement la striation signalée plus haut. Cette striation est due à la structure fibrillaire du disque et chaque fibrille présente dans sa longueur un certain nombre de renflements allongés équidistants. Les renflements des fibrilles voisines sont alignés les uns à côté des autres, de façon à former ensemble une ou plusieurs lignes transversales parallèles à la surface. A mesure que le développement progresse, que la queue se raccourcit et que l'œuf approche davantage de sa forme ovoïde l'étendue du disque polaire diminue, et en même temps son épaisseur augmente (fig. 8, 10 et 5). C'est surtout à son milieu qu'il s'épaissit beaucoup; ses bords restent plus minces. Peu à peu il prend l'apparence d'une lentille planconvexe ou même d'une lentille biconvexe. Il montre toujours sa striation caractéristique et il conserve jusqu'ici la même affinité pour les matières colorantes. Sur le vivant on remarque maintenant une saillie centrale, limitée par un contour très pâle et un peu irrégulier; elle est formée d'une substance claire et hyaline, chargée de quelques granulations; on n'y distingue plus la striation. Cette saillie est d'autant plus étendue et d'autant plus mince que l'œuf est plus jeune (fig. 8 et 9). Dans le stade représenté figure 9 on remarque que le pôle proprement dit est aminci à son milieu et que les figures 8, 10 et 9 aux dessins 3 et 4, il semble que

The text on this page is estimated to be only 20.84% accurate

HECIIEnCIIES Si:U LA FECONDATION. 93 substance formant saillie au centre du disque n'est autre chose que la couche achromopliCe qui s'est peu à peu épaissie à son milieu aux dépens de ses bords. Les œufs représentés figures 8 et 9 montraient clairement que la striation du disque ne s'étend plus jusqu'à la surface même du disque ; une mince couche superficielle se continuant sur le pourtour du disque avec une enveloppe sarcodique (sarcodée-enveloppe de Fol) que l'on constate tout autour du vitellus est dépourvue de striation (pi. X, fig. 9). Cette couche et la sarcodée-enveloppe sont, à n'en point douter, la raembiane vitelline en voie de formation. La saillie centrale du disque se trouve en continuité avec cette couche homogène (fig. 9). La figure 5 nous montre au œuf du même stade traité par l'acide osmique et le picrocarnium. Le disque polaire est coloré en brun, dans toute son épaisseur. Plus de trace de la couche achromatique. Le disque, déprimé à son centre, y est interrompu dans toute son épaisseur. L'indentation centrale est occupée par une substance un peu plus claire, granuleuse et dépourvue de striation, Cette substance occupe le fond de la dépression centrale du disque où elle constitue une très légère saillie. Cette sorte de bouchon fermant l'orifice que présente à son centre le disque polaire se colore légèrement en brun; il s'élargit sous le disque, qui se reconnaît facilement à sa striation et l'on y voit des corpuscules réfringents et une sphère hyaline empâtée dans la substance du bouchon. Cette sphère se fait remarquer par une plus grande affinité pour le carmin. C'est à ce bouchon que j'ai donné le nom de bouchon d'imprégnation. Nous verrons en effet que c'est au point où le bouchon se trouve à nu, au centre du disque polaire, qu'un zoosperme vient s'unir au vitellus. Le bouchon d'imprégnation occupe l'un des pôles de l'œuf; c'est par ce seul et unique point de la surface du vitellus que la pénétration d'un spermatozoïde peut d'effectuer. Dans les limites du disque polaire le contour de l'œuf est marqué par une ligne très nette et brillante (fig. 5). Il n'en est pas de même au niveau du bouchon d'imprégnation : son contour externe est très pâle, et le plus souvent un peu

94 EDOUARD VAX BENEDEK. irrégulier et saillant à la surface du vitellus. Si Ton soumet à la compression des œufs de ce stade, c'est invariablement par le centre du disque polaire, par le trou occupé par le bouchon d'imprégnation que se fait l'écoulement du vitellus; et si l'on observe d'une façon continue, pendant que Ton exerce sur l'œuf une pression de plus en plus forte, on voit peu à peu la substance vitelline sortir par ce point, sans que jamais il se produise rien qui ressemble à une brusque déchirure. Alors même que Ton a pris toutes les précautions possibles pour éviter la compression des œufs, Ton voit fréquemment la substance du bouchon former à l'extérieur de l'œuf une forte saillie en forme de gouttelette et l'on distingue alors, avec une parfaite netteté, l'interruption centrale du disque polaire. Le bouchon d'imprégnation remplit complètement cette interruption qui a l'apparence d'un trou ou d'un canal (pi. XI, flg. 32). Il ressort de tout ce j'ai vu que la membrane vitelline qui se développe sur tout le pourtour de l'œuf jusques et y compris le disque polaire s'arrête sur le pourtour du bouchon d'imprégnation : au niveau du bouchon il ne se forme pas de membrane, le protoplasme s'y trouve à nu. La membrane vitelline présente donc au pôle d'imprégnation une solution de continuité destinée à permettre l'entrée d'un spermatozoïde, un véritable micropyle; mais le bouchon protoplasmique qui occupe le trou se continue avec la membrane vitelline (pi. X, fig. 9). Quant à la formation du bouchon d'imprégnation, voici ce que je crois pouvoir conclure des faits que j'ai observés et que j'ai spécifiés ci-dessus. La partie médiane de la couche achromophile du disque s'épaissit de plus en plus à son milieu aux dépens de sa portion marginale, qui s'amincit progressivement pour se transformer peu à peu en membrane vitelline. L'épaississement central de cette couche marche parallèlement avec l'amincissement de plus en plus marqué du centre de la couche chromophile. Celle-ci devient le disque polaire proprement dit; elle finit par s'intérompre à son milieu et l'interruption, dès le moment où elle apparaît, se trouve occupée par la substance achromatique qui devient le

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 95 bouchon

d'imprégnation. Le seul doute qui me reste sur la réalité de ce mode de genèse du bouchon d'imprégnation résulte de ce que dans plusieurs œufs, arrivés au stade représenté figure 5, la substance du bouchon était manifestement colorée en brun, tandis que la couche achromophile, aux stades plus jeunes, ne montre aucune affinité pour les substances colorantes. Mais cette raison ne me paraît pas suffisante pour mettre en échec mon explication. Nous verrons en effet que l'affinité du disque polaire pour le carmin, si manifeste pendant la maturation de l'œuf, cesse d'exister dès que l'œuf atteint sa maturité complète. Avant d'aborder l'examen des caractères du disque polaire et du bouchon d'imprégnation dans l'œuf arrivé à maturité complète, je dois attirer un instant l'attention sur la composition générale de l'œuf aux stades représentés figure 3 et suivantes. La limite du disque est marquée d'habitude par un étranglement circulaire de la queue de l'ovule. De là, à la survenue de l'œuf, un cercle ayant pour centre le pôle d'imprégnation et plus tard le bouchon d'imprégnation. Celui-ci occupe un orifice, également circulaire, creusé au milieu du disque polaire. La région parapolaire se trouve réduite à un anneau limité à l'extérieur par le cercle parapolaire, l'ancienne limite entre la tête et la queue de la massue ovulaire, à l'intérieur par le bord du disque polaire. Plus l'œuf approche de sa forme ovoïde, moins ces limites sont marquées ; les étranglements circulaires tendent à disparaître. Voir les figures 5 et 6. Par suite de l'enveloppement progressif de la masse médullaire par la couche corticale retendue de l'anneau parapolaire diminue. L'on peut constater sur beaucoup d'œufs frais que l'aspect du vitellus sous-jacent au disque polaire présente des caractères particuliers ; d'autre part, c'est la partie centrale de la masse médullaire qui devient la plus sombre ; c'est à elle que j'ai donné plus haut le nom de noyau médullaire. Il semble que ce noyau se trouve relié au disque polaire par la partie faiblement différenciée du vitellus sous-jacente à ce disque.

The text on this page is estimated to be only 29.31% accurate

«0 EDOIARI) VA¹ BENEDEN. Il (iii résulte que Tanneau parapolaire se prolonge dans l'intérieur de l'œuf en une couche intennédiaire, interposée entre la couche corticale et le noyau médullaire. Le disque polaire lui, se prolonge vers l'intérieur dans le noyau médullaire occupant la concavité délimitée par la couche intermédiaire. Enfin le bouchon d'imprégnation occupe le centre ,du disque polaire et s'étend vers Tintérieur de façon à remplir la solution de contmuité que présente à son centre le disque polaire. Il (îu résulte pour l'ensemble de l'œuf une composition stratifiée, d'un caractère particulier. Les strates sont concentriques au bouchon d'imprégnation, qui occupe le pôle principal de l'cDuf. Les strates, au nombre de trois, affleurent toutes à la surface : les deux internes viennent constituer superficiellc»ment des anneaux concentriques, le disque polaire et la régiti)n parapolaire ; la plus externe a l'appai'ence d'une calotte hémisphérique. On pourrait compai-er l'œuf à un système de cônes (anboités les uns dans les autres. lia vésicule germinative occupe toujours primitivement le niiliou de la couche inteiinédiaii*e ; elle confine au noyau médullaiiH» et parfois proémine dans ce dernier. Si donc l'on envisiigo. les coucher dont se compose le vitellus, on constate qut^ les strates du vitellus sont centrés vei'S un point de -la surtllice, le polo d'imprégnation. D'autre part la structure du vitt'Uis indique une composition radiaire dirigée vers le centre (h^ tigung^ de Timif. (^uand TuMif est arrivé à maturité le disque polaire, plus n^^Ulit tMieon^ qu'aux stades précédents, est difficile à distinguer t^t cela pour tnùs misons : 1** il ne se colore plus par h* pienu'armlu; 2*' s;i struotiu'e tibrillaire est devenue beaucoup moins apjvuvute; souvent même on n'en distingue plus dt* tnuM^s; il' K^\\\\ si\ substiuiice se charge de corpuscules rêtVinKeut>i» voiiiv \uème do sphèn^s hyalines (pi. X, fig. 6). Si Ton se rappelle eu outiv que le dis^iue ne forme plus qu'une tn'^s loii^rt^ Naillie A la surface, que les êtnxnglements marquant les limites du ilisqui^ et de la ivgiou parapolaire ne sont plus que Nauuou^eut iuiliquêes. que le Kmchon dlmprégnation n'est

The text on this page is estimated to be only 18.03% accurate

BECHEUCKES sir I.\ FliCONntTiON. plus guère saOlant dans beaucoup de cas et que la substance qui constitue le bouchon renl'enne aussi le plus souvent des éléments figui-és du vitellus, on comprendra que pour se rendre compte de la structure de l'œuf mûr il est absolument indispensable de suivre les phases successives de la maturation. Mais quîmd on a suivi pas à pas ces modifications l'on retrouve facilement dans l'œuf devenu ovoïde les diverses particularités de sti'ueture que j'ai signalées et figurées, et telles qu'on les observe après l'action de l'acide osmique et du picrocarmin (fig. 6). n est & remarquer qu'aux stades antérieurs le disque polaire et par conséquent le pôle d'imprégnation se trouvent toiyoui-s à l'extrémité d'un petit axe de l'ovoïde ovulaire (fig, 5). Dès les premières phases du développement de l'ovoïde cette particularité est déjà manifeste. L'œuf représenté figure 2 montre déjà la transformation de la tête de la massue en un ovoïde donc le grand axe est perpendiculaire à l'axe de la queue. Au contraire, dans l'œuf arrivé à matuiité complète, le bouchon d'imprégnation se trouve généralement à l'extrémité du grand axe de l'ovoïde. Ce fait s'explique facilement si l'on admet que l'ovoïde primitif s'allonge dans le sens de sou petit axe ou axe principal et qu'il se raccourcît dans la direction opposée. L'axe morphologique de l'œuf mûr, qui se confond d'habitude avec son axe de flgnre, répond donc à l'axe primitif de l'œuf, au moment où il présente la forme d'une massue, on, si l'on veut, à l'axe de la queue ovulaire. Le seul auteur qui, à ma connaissance, ait attiré l'attention sur l'existence de deux pôles ovulaires chez les nématodes est Anerbach. " Bei genauerer Betraâittmg zekht sick nâmlidt, dass die beUlen Poh des befimchteten Etes nicht glachwerthig sind, mdmêir von vom kerein differentiell charakteristische Eigenthiiimîchlceiten darhîeten, tvekJie sich emerseits auf friihere YarhiQ,^i88e v/nmiiteïbar vor U7îd wâhrenà der BefnuJitung ivriifkfiihren lassen, a/ndererseits in gesetzmassigen Bezieliwujen eum weiteren Verlaufe der Dinge sleien, insofem der Oegenaate der bsiden Bole maassgebend imrd fiir die hesondere Ihitmchelvigtigsricbtiiiigde>-eiibprecheiideiiDotter-Alschnitte.,,{2) (

The text on this page is estimated to be only 17.63% accurate

98 EDOCARD \y BEINEDEN. L'une des extrémités de l'œuf, l'auteur l'appelle le pôle riem-, est un peu plus étroite que l'autre, aussi bien *Ascaris nùfrovenosa* que chez *Strongylus auricHlaris*; cette demièi-e espèce le ritellus y est plus clair et i chargé de granules vitellius. C'est toujours à ce pôle q trouvent les globules polab'es; c'est ce pôle qui dei reitrémité antérieure de l'embryon; c'est à ce pôle l'activité vitale est la plus grande. Mais Auerbach n'a pas recherché jusqu'à quel point la structure du vitellus présente des difléreuces aux deux points qu'il appelle les pôles ovulaires : 11 ne s'est pas occupé de la constîtatiun de l'œuf antérieurement k la copulation des produits sesuels n'a-tril rien vu ni des couches qui entrent dans la composition du vitellus, ni des anneaux polaires, ni du bouchon d'inipréguation, ni du niicroi)yle. Par contre ses excellentes obser^ tions sur les phénomènes consécutils à l'imprégnation, di leurs rapports avec les pôles ovulaires, présentent le plus intérêt. Eschricht (22) a figuré il y a bien longtemps d^à, dans deux opuscules peu connus qui me sont tombés accidentellement entre les mains, quelques-unes des phases par lesquelles passe la massue o^Tilaîre avant de devenir ovoïde. Les figures 10 et 11, a, b, c et d m'ont vivement inl Les observations de Eschricht ont porté sur l'*Ascaris lombi coides*. L'auteur u'a rien signalé, ni rien figuré de ce qui rapporte aux différentiations du corps ovulaire, au voisi du pôle d'imprégnation ; mais je crois reconnaître dans dei (le ses figures (fig. 11, a et c) qu'il a constaté que la queue la massue est formée d'une substance plus sombre que la de l'œuf. Escliricht est le seul auteur, à ma eonnaissam qui ait reconnu, quelques-unes des particularités qui térisent la première périiMie de la maturation de l'œuf. J'ai des raisons de ci-oûe que le " Dutierhugel ,, signalé Selenka (13) dans l'œuf d'un Ecbinide, le *Toxopnemtes gaius*, et que Flemming (14) a retrouvé chez le *Tox< Uvidtis* i-épond à ce que j'ai ap)elé le bouchon d'imprégnatit ition ipré- J

The text on this page is estimated to be only 21.93% accurate

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION, 9!> W. Millier (23), Calberla (24), Kuptfer et Benecke (25) ont décrit dans l'œuf des Lamproies des différenciations polaires qui ne laissent pas que de présenter des analogies frappantes avec le disque polaire et le bouchon d'imprégnation. Je reviendrai plus loin sur ces rapprochements que je crois pouvoir établir entre ces observations faites dans différents groupes du règne animal, et celles dont je viens de rendre compte. «EMURANE VJTKLLINE. Dans les nombreux travaux dont l'ovogénèse des nématodes a été l'objet, la question de savoir si, au moment de sa maturité complète, l'œuf est entouré ou non d'une membrane vitelline a été ardemment discutée. Meissner (26) a soutenu qu'à l'instant où il se détache du rachis et même longtemps avant sa libération, l'œuf ovarien est pourvu d'une membrane distincte. Au point de sa surface par lequel il était fixé au rachis, l'œuf présente dans sa membrane une solution de continuité et c'est par cet orifice, que Meissner appelle un micropyle, que se ferait l'entrée des spermatozoïdes. L'existence de cette membrane et de son orifice micropylaire a été niée par la plupart des auteurs qui, soit avant, soit après Meissner, se sont occupés de l'ovogénèse, chez les nématodes. En ce qui concerne la présence d'une vraie membrane autour de l'œuf mûr Bagge (27), Reichert (28) et Schneider (29) partagent l'opinion de Meissner, tandis que Nelson (30), Thompson (31), Bischoff (32), Munk (33), Claparède (34), Leuekart (35), Auerbach (2) et Butschli (1) nient qu'il existe aucune membrane avant la fécondation. Claparède admet, il est vrai, qu'avant l'imprégnation le vitellus est entouré par une couche sarcodique plus consistante que le protoplasme sans jailler; mais il affirme que cette enveloppe protoplasmique passe insensiblement au vitellus et qu'elle ne mérite pas, par conséquent, le nom de membrane. En ce qui concerne *Ascaris megalocephala* le doute n'est pas possible car comme je l'ai dit plus haut, les œufs sont absolument dépourvus

The text on this page is estimated to be only 28.21% accurate

100 EDOUARD VAN BENEDEN. 0 (le toute membrane, non seulement dans l'ovaire, mais aussi dans toute la partie supérieure de l'oviducte et le micropyle, tel que l'entendait Meissner, résultant de la rupture du pédicule qui dans l'ovaire relie l'œuf au rachis, n'existe certainement pas. Mais il ressort des recherches dont les résultats sont consignés dans le présent travail que les œufs subissent, pendant leur passage à travers l'oviducte, une série de changements importants et que, quand ils sont arrivés dans la partie inférieure de ce conduit, ils montrent des particularités de structure, dont il n'existait pas trace dans l'ovaire. La conclusion négative formulée ci-dessus en ce qui concerne la présence d'une membrane vitelline autour de l'œuf retiré de la partie terminale de l'ovaire ne peut donc être appliquée ici et nunc à l'œuf arrivé dans le voisinage de l'utérus et tel qu'il se trouve constitué au moment où il arrive en contact avec les zoospermes. Il est impossible d'arriver, par l'examen pur et simple de la coupe optique des œufs, à aucune certitude. Le contour des œufs retirés de la partie inférieure de l'oviducte est marqué par une ligne très foncée ; mais le vitellus est-il nu ou bien une mince membrane se trouve-t-elle intimement unie à sa surface ? Il n'est pas facile de trancher cette question. Si l'on soumet à une pression croissante un certain nombre de ces œufs, l'on ne tarde pas à voir le vitellus sortir par un point déterminé de la surface. Quelque soit l'intensité de la pression, c'est toujours par un point unique, et toujours par le même point, que le vitellus s'écoule ; ce point répond exactement au pôle d'imprégnation. Il n'en est pas ainsi si l'on traite de la même manière des œufs retirés de la partie inférieure de l'ovaire ou de la moitié supérieure de l'oviducte. Soumis à la pression exercée sur eux par le couvercle, quand on soutire peu à peu le liquide qui les tient en suspension, ces œufs ou bien se désagrégent complètement après s'être étalés en une surface de plus en plus étendue, ou bien plusieurs déhiscences se produisant simultanément, les éléments formés du vitellus s'écoulent par plusieurs points

RECUERCHES SIR EA FÉCONDATION. 101 • à la fois. H est donc certain qu'au moment où il est sur le point de recevoir le zoosperme qui doit le féconder, l'œuf est entouré par une couche résistante, qui n'existe pas encore au moment où il se détache du rachis ovarien et cette couche présente un point de résistance minimum qui répond au pôle d'imprégnation. La présence de cette couche périphérique résistante est encore démontrée par une autre observation. Si l'on traite de la même façon, sur une série de porte-objets placés les uns à côté des autres, des œufs de la portion terminale de l'ovaire, des œufs de la portion supérieure de l'oviducte, des œufs de la portion moyenne de l'oviducte, enfin des œufs de la portion inférieure de ce canal, soit par l'acide nitrique, soit par l'acide osmique, et si, après avoir coloré de la même manière et pendant le même temps, on substitue lentement, au picrocarmin par exemple, de la glycérine diluée, les œufs de la partie inférieure de l'oviducte restent sphériques ou ovoïdes, tandis que les autres perdent leur contour régulier; ils se rattatinent légèrement au moment où ils sont atteints par la glycérine. Le contour des œufs mûrs n'est pas seulement beaucoup plus régulier, mais il est aussi beaucoup plus foncé, comme si leur vitellus était devenu plus réfringent. Si l'on observe la surface des œufs mûrs (*) pendant la compression ou bien et surtout, quand après avoir exercé une pression assez marquée, on diminue tout-à-coup cette pression, on remarque qu'il se produit dans la couche superficielle du vitellus des plis très marqués dont la direction est loin d'être constante, mais qui sont on ne peut plus apparents. Ces plissements de la surface se voient aussi très bien dans les préparations à la glycérine d'œufs légèrement comprimés au préalable. Mais les faits que je viens de citer, s'ils prouvent l'existence (*) Le mot mûr est employé ici pour éviter la périphrase ** œuf prêt à recevoir le zoosperme » ou •* œuf retiré de la portion inférieure de l'oviducte • ou encore •• œuf arrivé U la fin de la première période de sa maturation. ^

The text on this page is estimated to be only 25.15% accurate

102 EDOUARD VAN BENEDEN. à la périphérie du vitellus d'une couche superficielle différenciée, douée d'une certaine résistance et assez consistante pour donner lieu à des plis, ne démontrent nullement l'existence d'une membrane isolable et nettement séparée du protoplasme vitellin. Il n'est pas facile de trancher la question de savoir si, avant la fécondation, une telle membrane recouvre le vitellus. Ce qui n'est pas douteux, c'est que, aussitôt qu'on zoospérme a été venu se fixer au pôle d'imprégnation, et bien avant qu'il n'ait pénétré dans le vitellus, une semblable membrane parfaitement isolable a fait son apparition. Elle se décolle avec la plus grande facilité du vitellus sous-jacent et se soulève tout autour du pôle d'imprégnation, de façon à simuler un vernis de montre qui serait appliqué par ses bords sur une sphère à grand rayon de courbure (pi. XI, fig. 35, 36, 37). Il est certain que la formation, dans la moitié inférieure de l'oviducte, d'une couche résistante à la périphérie du vitellus précède à l'apparition de cette membrane vitelline. Mais l'éclosion de l'enveloppe coïncide-t-elle avec l'instant où le zoosperme vient s'unir à l'œuf ou bien précède-t-elle la copulation de l'animal avec l'élément spermatique? Dans quelques cas. rares il est vrai, j'ai observé avec certitude dans des préparations d'œufs mûrs ne montrant aucun développement, et cela aussi bien sur le frais que dans des préparations vitellines, des œufs montrant la membrane vitelline incomplètement isolée et soulevée au-dessus de la surface du vitellus. Non seulement cette membrane est intimement appliquée sur le corps vitellin. non-seulement avant, mais aussi après la copulation; mais il n'est pas douteux que cette membrane ne se développe avant la fécondation; qu'elle est antérieurement différenciée par son pouvoir être isolée avant la copulation sexuelle: mais que le développement de la membrane vitelline consiitoe un phénomène de développement et d'éclosion d'une ovule. D'ence de l'observation de la formation de la membrane vitelline on voit que chez

The text on this page is estimated to be only 22.18% accurate

103 les femelles qui n'ont pas été fécondées, qui ne renferment aucun zoosperme dans leurs organes sexuels, tous les œufs, dans la partie supérieure de l'intestin, montrent une membrane vitelline isolable, tout comme si la fécondation avait eu lieu. Quand on comprime des œufs murs, mais non encore fécondés et que, après l'expulsion d'une partie du vitellus par le pôle d'imprégnation, on diminue la pression, d'habitude l'œuf revenant sur lui-même prend une forme inégalière; le plus souvent il ne laisse pas apercevoir la membrane vitelline; celle-ci est encore dans le vitellus sous-jacent suit tous les mouvements du corps vitellin. Mais ça et là, se voit un œuf dans lequel le vitellus, au moment de la rétraction, se décolle de la membrane. Dans ce cas l'on constate généralement aussi des déchirures de la membrane vitelline. Le décollement artificiel que l'on voit quelquefois se produire, à la suite de la compression, s'observe aussi, dans des préparations d'œufs frais non comprimés, par suite de l'infiltration de liquides venus de l'extérieur. Il est probable que les œufs dans lesquels on observe ces soulèvements partiels de la membrane vitelline sont déjà altérés, probablement morts ou sur le point de mourir. Ce qui tend à le prouver c'est que l'on observe beaucoup plus fréquemment ces décollements, si l'on s'adresse à des femelles refroidies depuis vingt quatre heures par exemple, que si l'on examine des rennes de femelles aussitôt après qu'elles ont été retirées du cheval. Mais si le décollement indique que l'on n'a pas à faire à des œufs normaux, personne n'admettra cependant que la formation de la membrane vitelline puisse être le résultat d'une altération post-mortem. La circonstance que l'on peut voir une mince membrane, parfaitement isolée, dans des œufs murs de femelles fécondées, soit quand on les soumet à la compression, soit quand, par suite d'un commencement d'altération, des liquides infiltrés ont pénétré dans ces œufs, démontre irréfutablement que la membrane vitelline se trouve déjà complètement constituée avant le moment où s'opère la copulation des produits sexuels.

104 EDOUARD VAISSEBÉ. Le fait que cette membrane se forme aussi chez des femelles stériles contribue à établir que la formation de cette membrane est un phénomène de maturation. Comme nous l'avons établi plus haut la membrane vitelline manque au pôle d'imprégnation, dans les limites de cette partie différenciée du corps ovaire qui occupe le centre de la région parapolaire et à laquelle j'ai donné le nom de région d'imprégnation¹. VÉSICULE GERMINATIVE. Dans les œufs en forme de massue, tels qu'on les trouve dans la portion inférieure de l'ovaire et dans la partie supérieure de l'oviducte, la vésicule germinative se trouve presque toujours placée dans l'axe principal ou tout près de cet axe, plus près du pôle neutre que du pôle d'imprégnation et toujours dans la masse médullaire. Elle occupe encore cette même position dans l'œuf mûr, à part que dans ce dernier elle est moins éloignée du pôle d'imprégnation. Elle apparaît dans l'œuf vivant comme une tâche claire de forme circulaire. Il n'est pas possible, à raison de l'opacité et de l'aspect du vitellus qui rappelle celui d'une émulsion, de reconnaître avec certitude, sur le vivant, la composition de la vésicule. À peine peut-on distinguer dans la substance claire qui la constitue un corpuscule brillant. On peut cependant, sur des œufs comprimés, se convaincre de la présence d'un semblable élément, qui n'est autre chose que la tâche germinative, que l'on appelle généralement le nucléole de l'œuf. Dans les œufs traités par l'acide osmique et le picrocarmin, montés dans la glycérine picrocarminatée, la vésicule germinative apparaît avec une grande netteté; elle s'y montre uniformément colorée en rouge. Elle est approximativement sphéroïdale et, à première vue, elle paraît formée d'une substance parfaitement homogène, dans laquelle ne se voit rien qui rappelle ni réseau nucléoplasmique. On distingue dans chaque vésicule, un petit corps très foncé, brillant, beaucoup

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 105 plus fortement coloré que le fond de la vésicule. H est le plus souvent sphéroïdal, quelquefois ovoïde; son contour foncé est bien régulier; jamais je n'ai observé dans les préparations dont il s'agit la moindre bosselure superficielle du nucléole. ^^^^ Ce petit corps est toujours situé tout près de la périphérie de la vésicule, au voisinage de sa membrane. Dans beaucoup d'œufs, il est vrai, il paraît logé au milieu de la vésicule; mais il suffit de faire rouler l'œuf sur le porte objet pour s'assurer que ce n'est là qu'une illusion dépendant de la position que le corpuscule occupait, dans la vésicule, vis à vis de l'observateur. H n'occupait pas le milieu, mais se projetait au milieu du noyau. Le petit corps que je viens de signaler n'est autre chose que ce que l'on désignait autrefois sous le nom de tâche geminative ou tâche.

de="" wagner="" ce="" que="" l="" appelle=""
aujourd="" le="" nucl="" la="" cellule="" mais="" il="" vaudrait=""
mieux="" pour="" rien="" pr="" quant="" sa="" signification="" fort=""
probl="" lui="" donner="" nom="" cm="" germinatif="" partie="" v=""
germinative="" qui="" entoure="" corpuscule="" un="" aspect=""
particulier="" et="" se="" distingue="" du="" reste="" noyau="" elle=""
est="" peu="" moins="" sombre="" plus="" vivement="" color="" en=""
rouge="" d="" par="" contour="" bien="" marqu="" forme="" une=""
saillie="" s="" au-dessus="" surface="" moyenne="" cette="" restant=""
sillon="" circulaire="" portion="" difif="" renferme="" germinatif="" a=""
lentille="" biconvexe="" tr="" appara="" quand="" on="" voit=""
suivant="" coupe="" optique="" passant="" son="" axe="" x="" fig.=""
vue="" face="" au="" contraire="" je="" donnerai="" diflf=""
prothyalosome="" nous="" verrons="" qu="" jour="" r="" important=""
dans="" formation="" des="" globules="" polaires="" presque=""
toujours="" existe="" ou="" accessoire="" germ="" deux=""
quelquefois="" />

The text on this page is estimated to be only 18.48% accurate

If) <> EDOUARD VAN BENEDEIV. même trois autres corpuscules se colorant vivement en rouge comme le corpuscule germinatif, mais beaucoup plus petits (que ce dernier et aussi moins réfringente. Ils se trouvent aussi, exclusivement, près de la périphérie de la vésicule (pi. X, fig. 2). Quand il n'y en a qu'un, il occupe d'ordinaire l'extrémité de l'axe de la vésicule opposée à celle qui répond au corpuscule germinatif (pi. X, fig. 3, 4, 5 et 6). Mais il n'en est pas toujours ainsi. Souvent on distingue autour du ou des corpuscules accessoires une zone circulaire différenciée et parfois même on observe que ces zones sont légèrement soulevées en saillies, comme nous l'avons signalé pour le pistillosome. Je considère ces corpuscules accessoires, qui ne jouent aucun rôle immédiat dans les phénomènes de maturation de l'œuf, comme des formations analogues à celles que j'ai désignées ailleurs sous le nom de pseudonucléoles. (10) Dans les préparations à l'acide osmique, colorées par le picrocarmin, il n'est pas possible de distinguer, dans la vésicule germinative, ni réseau nucléoplasmique, ni membrane nucléaire. Les anfrs arrivés dans la partie inférieure de l'ovocyte montrent beaucoup plus distinctement que les œufs ovariens les deux parties constitutives de la vésicule germinative. Le pistillosome et la Kératation accessoire. Cette dernière est pâle, à l'inspection de ses pseudonucléoles. Est souvent on peut inverser et son contour est moins marqué que celui du pistillosome. Sa forme générale est celle d'un croissant qui, par sa concavité se moule sur la portion plus réfringente et plus fortement colorée qui loge le corpuscule germinatif. Dans ces œufs le contour externe du cytotissu est le plus saillant. Kessel* J'ai représenté planche XIT. figure T. 1. f>, , L c\ r\ divers asjvots de la vésicule germinative* tte que se présente l'œuf retiré de la partie t. Kérat à l'extrémité de l'ovocyte. r. t. pr 'thralr^>me: 't. cv>rpil>i*ule ^ nuiAti: l's. »k i^i>rad •:rjole. Trê: ■•. cn>issant LVtoile des 'vais dorvis i>ar IVivie uitrûvae à o , o>forêt

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 107 par le carmin boracique ou la fuchsine et montés, soit dans la glycérine, soit dans le baume, est des plus instructives; elle complète les notions que Ton peut acquérir par Texamen des préparations à l'acide osmique et au picrocarmin. Le premier fait important que l'on constate est celui-ci : tandis que sous l'action du picrocarmin, agissant après l'acide osmique, tout le corps de la vésicule germinative se colore uniformément en rouge, à tel point qu'il faut y regarder de près pour distinguer, dans le fond vivement colorée de la vésicule, le corpuscule germinatif et les pseudonucléoles, dans les préparations au carmin boracique ou à la fuchsine, convenablement décolorées, le corps de la vésicule apparaît complètement incolore ou à peine teinté de rose dans le vitellus totalement dépourvu lui-même de toute trace de matière colorante. Seul le corpuscule germinatif apparaît vivement coloré en rouge. Dans les préparations dont il s'agit les pseudonucléoles même ne sont pas colorés (pi. XE, fig. 77 et 78). L'existence d'une membrane autour de la vésicule germinative est tout à fait évidente, dans les œufs retirés de l'ovaire et de l'oviducte; elle est encore très manifeste dans les œufs arrivés à complète maturité. Les plissements superficiels qui se produisent fréquemment, sous l'action des réactifs employés ou mieux encore physiologiquement au moment où la vésicule commence à se contracter, ne laissent aucun doute à cet égard. Hk; >., jn^ Le corps de la vésicule se montre constitué de deux parties : Tune plus claire, limitée extérieurement par un contour bien tranché et toujours régulier renferme le corpuscule germinatif; c'est le prothyalosome (pi. XIII, fig. 78). Ses dimensions varient et on peut en dire autant de sa forme ; cependant elle est toujours convexe en dehors. L'autre, plus sombre paraît formée d'une substance plus réfringente. Il n'est pas possible d'y distinguer aucun élément formé. Cependant beaucoup de préparations montrent que la périphérie est constituée d'une substance différente de la substance centrale. Celle-ci est plus claire et, comme nous allons

The text on this page is estimated to be only 27.12% accurate

108 EDOUARD VAIS BENEDEK. le voir, il y a des raisons de croire que le contenu de la vésicule est formé par une substance, plus fluide que sa paroi. Cette différenciation en une couche corticale et un contenu se montre avec une plus grande évidence dans des préparations au carmin boracique, incomplètement décolorées. Si l'on n'a pas laissé agir l'alcool acidulé pendant un temps suffisant toute la vésicule germinative apparaît colorée en rose dans le vitellus, qui lui même a conservé une légère coloration. On distingue alors très bien une zone corticale plus sombre et un contenu homogène plus clair. Dans la zone corticale, dont l'épaisseur varie d'un point à l'autre, on distingue parfois des granulations et, en particulier, un ou quelques globules sphériques, que je crois pouvoir identifier aux pseudonutrientes. Toujours cette zone corticale est interrompue au point occupé par le prothylosome, qui paraît ainsi intercalé dans cette zone (pi. XIV, fig. 6, a, e, fig. 8). Dans un certain nombre d'œufs de la préparation qui m'a servi à relever les particularités que je signale, le prothylosome n'était pas visible. Le corpuscule germinatif paraissait être à nu et intercalé directement dans la zone corticale, interrompue au point occupé par le corpuscule (pi. XIV, fig. 6, b, f). Je dois dire que de toutes les préparations (que j'ai faites, c'est la seule où l'existence du prothylosome paraissait douteuse dans quelques œufs. Mais même dans cette préparation la plupart des œufs montraient le prothylosome avec toute la netteté désirable. (Même figure d, e, f) Dans les œufs non mûrs la forme générale de la vésicule est à peu près celle d'une sphère ou d'un ovoïde plus ou moins irréguliers. Mais au moment de la maturité complète cette forme à l'origine est rarement conservée. La portion excrétoire affecte des formes plus diverses et les plus irrégulières. Il semble que la tension interne qui donnait à la vésicule sa forme sphéroïdale a cessé d'exister et que la paroi a été envahie de dedans par le vitellus ambiant. XI 11, fig. 77 et 78. Un certain nombre de gouttelettes homogènes sont présentes dans le protoplasme vitellin, au contact

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 109

immédiat de la vésicule, proéminent dans cette dernière en refoalant sa paroi. La substance plus réfringente de la zone corticale s'étend, sous forme de prolongements, entre ces gouttelettes et la substance claire qui occupait la cavité de la vésicule diminue au fur et à mesure que le refoulement de la paroi progresse. Il semble que la vésicule se vide (pi. XIV, fig. 6, a, b, c, f). H en résulte que la vésicule prend une apparence étoilée. Le nombre des rayons de l'étoile est toujours peu considérable : souvent on n'en distingue que trois formant ensemble un T ou un Y. Le prothyalosome, peu ou point modifié, occupe le point de réunion des trois branches du T ou de l'Y. Cela dépend de ce que, dans l'immense majorité des cas, le refoulement se fait par deux grosses gouttelettes homogènes, situées Tune à droite l'autre à gauche de l'axe de la vésicule. En même temps que ce refoulement se fait la substance de la zone corticale perd de plus en plus son affinité pour les matières colorantes, ce qui se reconnaît sur les préparations incomplètement décolorées. Le corpuscule germinatif n'apparaît jamais sous la forme d'un globule sphéroïdal indivis, comme dans les préparations à l'acide osmique, mais au contraire décomposé en plusieurs parties. Dans les préparations au carmin boracique ou à la fuchsine convenablement décolorées, que les œufs aient été montés dans la glycérine ou dans le baume, ce corpuscule, vivement coloré en rouge, apparaît avec une parfaite netteté, parce qu'il constitue la seule partie de la vésicule et même de l'œuf qui fixe énergiquement la matière colorante. Il réside toujours dans le prothyalosome, quelque soit d'ailleurs la forme de la yéaicale. Il affecte quelquefois l'apparence d'un amas de globules colorés irrégulièrement groupés (pi. XIV, fig. 6) ; mais le plus souvent il se présente sous des formes régulières qu'il est facile de définir. Ces formes sont au nombre de deux. 1° Le corpuscule paraît formé de deux petites plaques disposées parallèlement l'une à l'autre. Ces petites plaques se regardent par des surfaces planes ou légèrement convexes. Elles sont situées tout près l'une de l'autre» Chaque plaque

The text on this page is estimated to be only 17.89% accurate

paraît formée de trois globales : celui qui occupe le milieu est plus fortement coloré en rouge que les deux autres (pl. XIV, Sg. 6). La face externe de chacune des plaques est trilobée, les lobes répondant aux globules, dont chacune d'elles se constitue. Du sommet de chacun des lobes j'ai partiellement suivi quelquefois une strie achromatique, que je n'ai pu poursuivre que sur un court trajet. Dans la direction de ces les globules présentaient une ligne rouge, suivant le trajet laquelle se voyaient quelques épaississements (pl. XTV, fig. L'ensemble de cette figure rappelle, à certains égards, l'image d'un noyau en voie de division, où les filaments chromatiques divisés de façon à constituer deux platines juxtaposées entre elles, au voisinage de l'équateur de la figure, seraient représentés par des globules chromatiques d'une forme toute particulière. Dans une foule de noyaux corpusculaires se présente sous la forme que je viens de définir; mais il est rare que l'on puisse distinguer les filaments achromatiques et les stries colorées des globules. 2° Le corpuscule germinatif est constitué de quatre globules adjacents, disposés autour d'un centre commun, de telle manière que les lignes réunissant les centres de deux globules opposés se coupent à angle droit. On en résulte une figure quadrilatère bien régulière, dont les quatre angles sont occupés chacun par un globule vivement coloré. Cette forme, qui se maintient sans variations dans les œufs fécondés, est bien représentée dans la figure 16 de la planche XIV. Il semble que la partie centrale de la figure est constituée par une substance moins colorée que les angles. Cette forme est aussi fréquente que la première. Comme je l'ai dit plus haut, l'on observe dans d'autres œufs un certain nombre de globules entassés et agglutinés entre eux, sans qu'il soit possible de définir leur arrangement. Je ne puis m'expliquer les aspects divers sous lesquels présente le corpuscule germinatif, dans les préparations s'agit, qu'en admettant qu'il est formé de deux disques qui latéralement se juxtaposent, composés chacun de quatre globules

The text on this page is estimated to be only 20.12% accurate

RECHERCHES SUR LA FUKUMATIEN 111 mtitiqies; ces disques sont reliés entre eux par une substance moins avide de carmin, incolore, dans les préparations fortement décolorées. Quand on voit les deux disques sur la tranche et par un de leurs angles, on obtient l'image régulière décrite en premier lieu; quand le disque se présente de face on distingue les quatre globules situés dans un même plan; une image semblable se présente quand on voit les deux disques sur la tranche, ceux-ci tournant vers l'observateur non par un de leurs angles, mais un de leurs côtés. Quand le corpuscule germinatif présente une orientation intermédiaire entre les positions extrêmes que je viens de définir on ne distingue plus qu'un entassement irrégulier de globules colorés. Tout semble indiquer que dans l'œuf mûr le nucléole se fragmente en un certain nombre de globules, qui se groupent régulièrement de façon à former deux disques similaires adjacents. Mais l'adhésion entre les fragments est très faible; il en résulte qu'ils peuvent se détacher facilement les uns des autres. Cela ressort avec évidence de l'examen des préparations alcooliques. On observe aussi parfois la dissémination, des globules chromatiques dans le protholosome chez des œufs traités par l'acide nitrique (pi. XTV, fig. 6, a). La substance qui sert de ciment aux globules chromatiques, est moins avide de carmin que les globules eux-mêmes. Quand elle n'est pas du tout colorée, les globules paraissent entièrement indépendants les uns des autres. D'autrefois on voit les globules fixés aux extrémités de pédicules formés par le ciment (pi. XIII, fig. si ei.IG). Cette dernière figure montre une constitution toute particulière et fort exceptionnelle des globules chromatiques. Dans les préparations à l'alcool, colorées par le carmin boracique, la vésicule germinative présente encore une autre apparence. Aux plissements de sa surface on reconnaît avec une parfaite netteté la présence d'une mince membrane (pi, XIV, fig. 1 à 5). L'hyalosome présente d'ordinaire un contour plus foncé et plus régulier que la portion accessoire. Dans l'hyalosome faiblement coloré en rose apparaissent des globules vivement colorés en rouge et disséminés sans aucun

The text on this page is estimated to be only 19.40% accurate

112 EDOUARD VAN RENEDEN. ordre apparent. Je les considère comme représentant ensemble le nucléole fraîchement. La portion accessoire faiblement teintée ([vi rose, ou même incolore, présente un aspect ponctué; elle nuferme elle aussi ou un deux globules rosés, ce sont des pst^udonucléoles. Parmi les granulations qui ne se colorent pas, les unes sont assez volumineuses, les autres pnnctiformes. ('OS denières sont alignées en séries rappelant les fibrilles moniliformes du protoplasme. On distingue ça et là de ces filaments courant parallèlement, obliquement ou perpendiculairement les uns aux autres. On peut parfois les poursuivre sur une assez grande longueur (pi. XIV, fig. 1, 3 et 4). De semblables nmgées régulières de granules punctiformes réunis entre eux par des filaments très grêles se voient aussi fort souvent dans le pihj-alosome vu à sa surface. Elles donnent lieu à une striation qui est d'autant plus manifeste que le contour de Thyalosome devient moins apparent (pi. XIV, fig. 4 et 5), les stries ont une direction déterminée : quand par suite du rétrécissement des parois de la vésicule suivant les fibres latérales de sa portion accessoire on voit apparaître une figure rappelant un T inversé, dont Thyalosome forme la branche horizontale. la direction moyenne des stries est parallèle à la branche horizontale du T (fig. 4 et 5). J'ai examiné avec le plus grand soin l'origine de ces filaments moniliformes. Je ne doute pas qu'ils ne innissent. au moins en partie, de la transformation en granules de la substance qui constituait la membrane de la vésicule. Sur les mêmes préparations montrant exclusivement des anus nus) Ton disjoints les mêmes déformations que j'ai décrites dans le traité. Vir Tacide nitrique. Sans l'intervention de pivs^i^Mies exervus i^r le vitellus ambiant la xvViù'ule >:vtiuiu,ui se détache complètement : la membrane est tout à fait envahie par le liquide, et se dissout. J'ai vu des vitellus ambiant la xvViù'ule se détacher complètement : la membrane est tout à fait envahie par le liquide, et se dissout. J'ai vu des vitellus ambiant la xvViù'ule se détacher complètement : la membrane est tout à fait envahie par le liquide, et se dissout.

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 113 rattatinée et affectant les formes les plus diverses. Cette enveloppe, c'est la couche corticale de la vésicule. Une autre portion plus fluide paraît être sortie par diffusion. Étant donné les résultats de l'examen de la vésicule germinative, et vu qu'elle se présente après les différents procédés de préparation indiqués ci-dessus, nous devons nous demander quelle est sa constitution réelle. Il n'est pas douteux qu'elle ne soit délimitée par une mince membrane achromatique, qui existe encore au moment où l'œuf est prêt à recevoir le spermatozoïde. Elle se compose de deux parties que nous avons appelées le " prothyalosome ", et la " portion accessoire. ". Le prothyalosome, plus petit que la portion accessoire, siège à l'un des pôles de la vésicule. Il contient le corpuscule germinatif, formé de chromatine. Celui-ci affecte une structure particulière : il est formé de deux disques composés l'un et l'autre de quatre globules. Dans l'œuf vivant et après l'action de l'acide osmique cette structure n'est pas apparente, ce qui résulte probablement de ce que les globules de chromatine, agglutinés entre eux par une sorte de ciment, moins avide de carmin, se moulent les uns sur les autres, de façon à former par leur ensemble une sphère. Par l'action de l'acide nitrique les détails de cette structure apparaissent, le ciment qui réunit les globules entre eux gonfle et les éléments constitutifs du corpuscule se désaggrègent. Sous l'influence de l'alcool au tiers le corpuscule principal se décompose en fragments qui se disséminent irrégulièrement dans le prothyalosome. Des traces d'un réseau formé de fibrilles achromatiques s'observent au voisinage du nucléole, dès avant la fécondation. Ces fibrilles siègent dans l'hyalosome et partent des disques de chromatine. Je n'ai jamais trouvé dans la vésicule germinative de l'œuf rien qui rappelle les filaments chromatiques contournés que l'on observe dans les noyaux en voie de division et qui ont pour origine le réseau nucléaire. Cependant la chromatine ne paraît pas exister exclusivement dans le nucléole; il semble qu'il s'en trouve également, à l'état de

The text on this page is estimated to be only 28.28% accurate

114 EDOIARII VA> BENEDEN. diHs^ilution, dans t^iute
retendue de la vésicule. La facUité avec lajuelle la vésicule toute entière se
colore sous l'influence du picrocarmin semble le démontrer. La chromatine
diHSf)Ute ne parait pas identique à la chromatine qui forme ht nucléole :
elle a moins d'affinité pour le carmin boracique et pour la fuchsine : dans
les préparations à l'acide nitrique, c^lorées par Tune de ces deux substances
colorantes et ultérieurement décolorées, le corpuscule principal seul
conserve une coloration rouge- vif, alors que le reste de la vésicule est
complètement privé de toute trace de matière colorante. Les
pseudonucléoles ont une autre composition chimique que le nucléi^le. Ce
dernier occupe dans la portion polaire une position déterminée : il est
toigours supei*ficiellement placé, au contact immédiat du vitellus. Il est
accolé, je pense, à la face interne de la membrane nucléaire. la portion
accessoire de la vésicule se constitue d'une KônC' (H)rtic4ile plus résistante
unie à la membrane, et d'un contt^nu liiiuide, (lui est soustrait à la vésicule
vers le moment où ViDwt entre en contact avec le zoosperme. La vésicule
se rattatine aloi-s; hi zone corticale est refoulée par le vitellus ambiant, on
divei-s points à la fois. Elle diminue considérablement de volume et pivud
des formes très iii'égulières. Le prothyaltKsome conserve toiyom-s sa forme
arrondie. En perdant cotto partie pn>bal)lement plus fluide de son contenu,
qui passo dans le vitellus au moment où Tœuf atteint sa maturité, la vésicule
devient moins ap{>i\rente. I^ substance qui constitue la membrane
maintenant rattatinée de la portion accessoire et celle qui lui forme un
iwètement interne que nous avons «ppeU*^ la zone corticale se ivsolvent
peu à peu en granules punotiformes ivuuis eunv eux i>5ir des fibrilles très
tenues, de fjKou ;\ former un Uvillajre fort semblable à celui qui constitue
le protoplasme vitelliu. l*î\ membrane du prothyalosome subit la mt'me
tninsformation. mais un i>eu plus tard. Tous ces ohaw^vmeuts peuvent
s*aooompUr avant la pénétration du «isvi|HM*we : au «lowxouî de la
oi»ujugniMm des produits sexuels Ja viWule devient d'Ivibitude tout à fait
invgulière. Cependant

The text on this page is estimated to be only 22.35% accurate

RECnERCTIES Stn T, A FÉCOXPATION. H[^] elle affecte de préférence une forme qui rappelle plus ou moins celle d'un T. La portion accessoire de la vésicule, en grande partie réduite à une lame, forme la branche verticale du T. Les grandes gouttelettes latérales qui, en se développant dans le vitellus, ont refoulé devant elles la membrane de la vésicule, ont pris en partie la place qu'occupait primitivement cette dernière. Elles restent séparées entre elles par la portion accessoire refoulée; mais celle-ci n'existe pas exclusivement entre les gouttelettes; elle se prolonge sur elles de façon à leur former une paroi hémisphérique ouverte en dehors. (Pl. XIV, fig. 2 et 4.) Ces changements de forme sont-ils purement passifs ou bien la vésicule devient-elle capable à ce moment de mouvements amœboïdes? Je ne puis avec certitude résoudre cette question. Mais j'incline à croire que la cause des changements de forme de la vésicule réside d'une part dans la sortie par exosmose d'une partie de son contenu, d'autre part dans le refoulement de sa paroi par le vitellus ambiant. Des caractères que présentent les Tenielles non fécondées et les œufs qu'elles produisent il arrive parfois que tous les ascarides retirés d'un cheval appartiennent tous au même sexe. J'ai observé deux cas où tous étaient des femelles. Une première fois les sept ascarides que l'on m'apporta, les seuls que renfermait l'intestin du cheval dont ils provenaient, étaient tous des femelles adultes; une autre fois j'obtins dans les mêmes conditions quatre femelles. Les organes génitaux de ces individus ne renfermaient pas de zoospermes. Tous ces individus se faisaient remarquer par des caractères extérieurs particuliers, que je n'ai jamais observés chez des femelles normalement fécondées, et ces particularités se sont montrées avec une remarquable constance chez toutes ces femelles. Elles présentaient une teinte rosée, qui s'accroissait de plus en plus au contact de l'air. Le long de chacune des lignes latérales règne une bande très apparente d'un beau rouge-sang. On distingue nettement cette traînée

110 EDOUARD VAN BENEDEN. colorée à travers la cuticule; on croirait voir un vaisseau sanguin. A l'ouverture du corps Ton constate que le liquide cavitairé présente une teinte jaune-rougeâtre rappelant celle de l'hémoglobine. M. Fraipont, que je priai de faire l'examen spectroscopique du liquide, y reconnut les deux raies caractéristiques de roxyhémoglobine. J'ai observé, il y a plusieurs années déjà, que le sang d'un nématode parasite, très commun chez le Grand fer à cheval (*Bhinolophus ferrrnn eqmnufn*)^ et que mon père a décrit sous le nom de *Strongylacaniha glydrhiga* P. J. v. Ben. renferme toujours de l'hémoglobine. Quand j'eus ouvert le corps de mes femelles stériles et que j'eus étalé le tube musculo-cutané, les lignes latérales apparaissaient vivement colorées en rouge. La bande colorée était subdivisée par une ligne blanche en deux cordons rouges coui-ant parallèlement l'un à l'autre. Tous ces phénomènes de coloration se sont fortement accentués à l'air libre. Us se sont monti*és avec une intensité véritablement étonnante, après 24 heures d'exposition à l'atmosphère. J'avais remarqué déjà antérieurement, et j'ai bien des fois observé depuis, que chez des femelles normalement fécondées il appai'aît une teinte rosée à la suite d'une exposition prolongée à l'air. Mais jamais je n'ai vu cette coloration présenter l'intensité qu'elle montrait dans les deux séries de femelles stériles que j'ai eues sous les yeux. Je puis ajouter encore que chez elles la couche musculaire elle même présentait une légère coloration rouge-brunâtre. Ce ne sont pas seulement les caractères extérieurs qui pennettent de distinguer ces femelles stériles : l'aspect de leui^ organes génitaux, de leur uteiis en particulier, les fait inmiédiatenient reconnaître. Chez ces individus les tubes utérins ne sont jamais gorgés d'œufs, comme c'est constamment le Cils chez des femelles fécondées. Les utérus ne renferment (lu'un nombre relativement peu considérable d'œufs; les parois ne sont pas distendues, mais au contraire affaissées et parfois même mttatiiiées ; au lieu d'èti-e d'un beau blanc mat, uniforme et piu*, les utérus ont une teinte généi*ale opal^cente, tachetée

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 117 de blanc. Ces particularités doivent être attribuées probablement à un défaut d'activité sexuelle chez ces femelles stériles. Elles produisent moins d'œufs; elles n'en forment pas assez pour remplir les utérus. Si Ton examine le contenu de ces organes on constate que les œufs arrivés dans le vagin ont un tout autre aspect qu'à l'état normal : la surface de l'œuf est couverte de papilles coniques, d'une apparence toute particulière, et le vitellus est irrégulièrement fragmenté et tacheté. La couche papillaire siège à l'extérieur d'une série d'enveloppes qui sont fort semblables à celles que l'on observe dans les œufs fécondés. La circonstance que les œufs non fécondés, après un séjour prolongé dans l'utérus, diffèrent des œufs normaux n'a rien qui doive nous étonner. Mais ce qui est fort extraordinaire, ce qu'il m'est impossible de comprendre, c'est que les œufs retirés soit de la portion inférieure de l'ovaire, soit de l'oviducte, présentent constamment, chez des femelles stériles, des particularités que l'on n'observe jamais chez des femelles fécondées. Ainsi donc, avant d'avoir atteint la région de l'organe sexuel où ils seraient fécondés, s'il s'agissait de femelles normales, ces œufs se ressentent déjà de la stérilité de leur mère. Voici ces caractères particuliers que présentent les œufs de ces femelles pendant la période de maturation qui précède normalement le moment de l'imprégnation. Je transcris simplement les notes prises au moment où je fis l'examen de ces femelles. Dans la portion terminale de l'ovaire et dans le quart supérieur de l'oviducte les œufs allongés ont presque tous une forme pyramidale, triangulaire à la coupe (pi. X, fig. 12). La base du triangle présente chez tous des incisures profondes, en nombre variable; il en résulte pour l'ensemble de l'œuf une certaine ressemblance avec une main : les incisures séparent entre elles des prolongements digitiformes. Au fur et à mesure qu'on s'approche de l'oviducte les œufs tendent à prendre de plus en plus complètement une forme ovoïde (pi. X, fig. 16 à 26). L'extrémité effilée de l'œuf, correspon

The text on this page is estimated to be only 20.67% accurate

118 EBODABD VAN BENEIEN. dant à l'insertion de la main, se maintient longtemps sous la forme d'une papille conique, dont la hauteur diminue progressivement (pi. X, fig. 19 à 25). Le grand axe de l'ovoïde est toujours perpendiculaire à l'axe de la papille; les prolongements digitiformes se raccourcissent, les incisures deviennent de moins en moins profondes; elles ne sont bientôt plus que des inégalités superficielles qui régissent suivant la face de l'ovoïde opposée à l'insertion de la papille conique. Il est facile de s'assurer par la compression que ces œufs sont totalement dépourvus de membrane. A partir du moment où la papille conique commence à s'aplatir, son extrémité se montre constituée par un plasma clair et hyalin, strié normalement à la surface. Dans tous les œufs, sans exception, on constate la présence dans la masse protoplasmique hyaline de quelques globules très réfringents, beaucoup plus brillants et plus volumineux que les corpuscules réfringents disséminés dans le reste du vitellus (pi. X, fig. 13, 14, 17, 19 et suivantes); elles font immédiatement reconnaître la papille. Dans la partie inférieure de l'oviducte, et surtout dans la partie supérieure de l'utérus, la papille a perdu son apparence hyaline; elle s'est effacée, l'œuf a pris une forme ovoïde régulière (pi. X, fig. 26). La présence des globules réfringents fait reconnaître immédiatement la place qu'occupait la papille. Tandis qu'avant la maturité le cône se trouvait inséré sur l'une des faces latérales de l'œuf, il se trouve maintenant à l'extrémité du grand axe de l'ovoïde. Dès que l'on comprime légèrement l'œuf le vitellus et tout d'abord les globules réfringents sortent par un point parfaitement circonscrit de la surface : c'est le point qui répond au sommet de la papille. Je n'oserais affirmer qu'il existe maintenant une membrane isolable; mais à coup sûr le sommet de la papille constitue un point de minimum de résistance. Est-ce le micropyle ? La couche corticale de l'œuf est plus claire que la masse médullaire dans laquelle on distingue vaguement la vésicule germinative sous la forme d'une tache claire. La papille paraît être une dépression

The text on this page is estimated to be only 20.87% accurate

L'œuf est SLR LA PI!C0NDAT10IS. !19 de la masse médullaire de l'œuf. La conchie périphérique est beaucoup plus claire du côté où l'ovoïde porte les inciaures. La masse médullaire ne pénètre guère dans les expansions digitiformes qui paraissent être une dépendance de la couche corticale, sinon exclusivement du moins principalement. Il est facile de voir d'après ces notes prises au début de mes recherches qu'au fond les choses se passent ici comme pendant la maturation des œufs destinés à être fécondés. Mais jamais on n'observe dans ces derniers ni les prolongements digitiformes que je viens de décrire, ni les globules réfringents qui se trouvaient ici, d'une façon constante, dans le disque polaire ou dans le protoplasme sous-jacent à ce disque. Il est fort difficile de comprendre comment il se fait que chez les femelles stériles les œufs diffèrent des œufs normaux avant même d'être arrivés dans cette partie du tube sexuel où s'accomplirait la fécondation, si la femelle avait été fécondée. On peut admettre que ces différences dans la constitution des œufs de l'ovaire et de l'oviducte se trouvent sous la dépendance de» particularités qui se montrent dans toute l'organisation des femelles stériles et qui permettent de les reconnaître même extérieurement. Mais ce n'est point là expliquer le fait. Il est tout aussi difficile de comprendre comment l'absence de copulation, le défaut de spermatozoïdes dans l'atmosphère puisse influencer sur tout l'organisme de la femelle. Je me borne donc à signaler cette coïncidence qui concorde pleinement du reste avec des faits que chacun constate journellement. Je veux parler de l'influence bien connue que le mariage exerce sur la plupart des jeunes filles, la transformation, l'épanouissement qu'il détermine dans tout leur habitus, alors même qu'elles ne conçoivent pas. II. — Lk Spermatozoïde dans l'Intérieur. V. Siebold a fait connaître le premier la forme toute particulière qu'affectent les zoospermes chez les nématodes. Le filament mobile qui caractérise le spermatozoïde, chez la plupart

The text on this page is estimated to be only 19.66% accurate

120 EDOUARD VAN BENEDEN. des animaux, fait défaut chez ces vers. La forme ordinaire des zoospermes des ascarides a été comparée à une cloche surmontée d'un suspensor, à une coupe à boire, à un dé à coudi'e, à une poire ou à un coin. Mais on sait depuis longtemps aussi que ces éléments n'affectent pas la même forme dans l'organe générateur du mâle et dans l'appareil sexuel de la femelle. Us continuent leur évolution après leur introduction dans les organes génitaux de la femelle et ce n'est que lorsqu'ils prennent l'apparence companuliforme, sous laquelle on présente habituellement les zoospermes des nématodes. Je ne m'occuperai ici ni de la spermatogénèse, ni de la description des zoospermes tels qu'on les trouve dans le canal ejaculateur du mâle. Je réserve pour un autre travail l'exposé de mes recherches sur cette importante question. Je me borne à décrire ici les oviductes des spermatozoïdes de Tuterus chez les femelles fécondées. Des zoospermes libérés se rencontrent dans toute la longueur de Tuterus: mais c'est surtout dans la portion terminale du tube utérin, à la limite entre Tuterus et Oviducte qu'ils se trouvent accumulés en extrême abondance: chez certaines femelles tout le tube est presque exclusivement rempli sur une longueur de plusieurs millimètres, par des spermatozoïdes: Ils anif, en évitant de Toucher dans Tuterus. sont véritablement noyés dans le sien. C'est là, dans cette portion de l'utérus que Ton peut apercevoir, avec Lenckait, le réceptacle séminal, que se fait la évacuation des produits sexuels. Si l'on examine des spermatozoïdes dans la plus grande partie de Tuterus, on voit que chaque Oviducte entraîne avec lui. non pas seulement le spermatozoïde qui a réussi à se fixer à son pôle d'insertion et qui traversera bientôt l'ovaire à l'intérieur du tube utérin plus ou moins vuide de zoospermes avide de Heiter au avulsi. A sa surface et qui n'adhèrent au via varts U tWuv Utioiu J ai utotitré v. vmmment ces spermatozoïdes.

RECHERCHES SLR LA FÉCONDATION. 121 de cet

épithélium, et anssi à leurs mouvements amœboïdes, ils peuvent remonter l'utérus et regagner la portion terminale de cet organe. Plus on s'approche du vagin, moins on trouve de spermatozoïdes mêlés aux œufs; mais dans toute la longueur du tube on en trouve en abondance entre les cellules de l'épithélium. H est facile de voir, en ouvrant sur porte-objet un fragment excisé de la portion terminale de l'utérus, que les zoospermes sont loin d'affecter tous la même forme, les mêmes dimensions et la même constitution. On pourra se faire une idée de la diversité des aspects sous lesquels se présentent ces éléments, en jetant un coup d'oeil sur les figures 1 à 29 de la planche XI. Tous ces spermatozoïdes ont été dessinés à la chambre claire et sont vus au même grossissement. Ces différences sont dues à deux causes : 1° Les zoospermes introduits dans les organes génitaux de la femelle y subissent une série de modifications successives et l'on peut observer côte à côte tous les stades de l'évolution qu'ils peuvent parcourir dans Tuterus, depuis le moment où ils y sont introduits, jusqu'au moment où ils pénètrent dans l'ovule qu'ils doivent féconder. 2^ Les zoospermes sont capables de mouvements amœboïdes très active. Ant. Schneider a le preïder constaté que les zoospermes des nématodes se meuvent à la façon des amibes, et il n'est pas douteux que cette faculté de changer de forme et de place n'existe pas seulement chez les nématodes libres et chez ceux qui vivent en parasites chez des animaux à sang firoid, mais aussi chez ceux qu'hébergent les mammifères. Je n'ai pas observé directement sur porte-objet de mouvements amœboïdes chez les spermatozoïdes de l'ascaride du cheval; mais la faculté qu'ils possèdent de changer de forme ressort avec évidence de l'examen des formes qu'affectent ces éléments, quand on les observe dans un utérus enlevé à un ascaride vivant et plongé aussitôt après l'ouverture du corps du ver, soit dans l'acide osmique à 1 ‰, soit dans le sublimé, soit dans l'acide nitrique à 3 ‰, soit dans l'acide acétique glacial. Si Ton met en liberté les spermatozoïdes, en ouvrant

The text on this page is estimated to be only 21.64% accurate

BUi" porte-objet un fragment d'nterus traité par Iim rte ces réactiis, on bien encore quand on fait des coupes soit lou^tudinales, soit transversales de la paroi de l'organe, de façon à les voir en place dans les gouttières épitliéliales, on remarque (jue les formes les plus diverses se présentent et cela à raison de cette circonstance que les zoospermes se monlent exactement les uns siff les autres, qu'ils s'appliquent sur les surfaces des corps au contact desquels ils se trouvent et qu'ils retjoivent les empreintes des cellules limitant les espaces qu'ils occupent. Il semble que l'on ait affaire i de petites masses plastiques et que les zoospermes soient capables d'affecter les formes les plus diverses, non pas seulement à raison de leur activité propre, mais aussi parce que toute pression étrangère, s'exei-çant sur un point quelconque de leur surface, détermine en c« point une défoimation, qui disparaîtra dès le moment oii la caose qui l'a fait naitre cessera son action. Le-s figures 22 è. 25 {pi. XI) qui représentent des spermatozoïdes utérins traités par l'acide osmique & 1 "/o, démontrent sulïisamment que cette plasticité n'est pas l'apanage exclusif du corps protoplasmique du zoosperme, mais que cette propriété est, jusqu'à un certain point, partagée par le corps réfringent que renferment la plupart de ces éléments. Toutes les matières colorantes, le picrocannin, le boracique, l'hématoxyline, les matières d'anhiline font ap] raitre dans le corps des zoosperraes, quelque soit lenr foi et leur constitution, un petit corps sphérique, qui se moni vivement coloré, au milieu d'une masse granuleuse déj de toute affinité pour ces matières. Ce corps que je crois êl le noyau de la cellule spermatique est toujours trèa foncé; contour est très net. Quelque soit le réactif employé et quelql soit le grossissement dont ou se sert pour l'observer, on peut y distinguer aucune structure. Ses dimensions variï assez notablement, sans qu'il soit possible de rattacher ces variations à des diflérences d'état de développement. Quelquefois ou obseiTe dans le noyau un petit corpuscule plus foncA que le reste du corps nucléaii-e; mais la prései

The text on this page is estimated to be only 20.52% accurate

UECHERCHES SLiB LA FÉCONDATION. élément
imeléoliforme est louï d'être généi-ale. Ce uoyau Lomogèue pai'aït
exclusivement formé de cliromatine. H n'est nullement nécessaire d'avoir
recours aux réactifs pour déceler la présence du noyau : sur le vivant on le
distingue très nettement sous la forme d'une petite sphère brillante, très
réfringente et d'apparence homogène. Pouï- la facilité de la description je
rattacherai les formes diverses sous lesquelles se présenteut les zuospermes,
dans le réceptacle séminale, à quati'e types principaux, tout en faisant
observer que l'on trouve une foule de formes de transitions d'un type à
l'autre. 1" Type s^ihéroklal (pi. XI, fig. 1, 2 et 13). La forme généiule est
celle d'une sphèi-e plus ou moins irrégulière. Le corps cellulaire est formé
d'une masse granuleuse recouverte d'un côté d'une calotte hémisphérique
plus homogène. La masse granuleuse remplit la concavité ^de la calotte et
constitue à elle seule l'hémisphère dépourvu de la coiffe,.'. Le noyau, de
volume variable, occupe quelquefois le centre de la sphère; plus souvent il
est excentriquement placé et, dans ce cas, il est toujours logé dans
l'hémisphère pourvu de la calotte. Tantôt la masse granuleuse présente la
même apparence autoui' du noyau et à la périphérie; plus souvent l'on
distingue autour du noyau une zone circulaire pins pâle et plus finement
ponctuée. Je donnerai à la zone centrale le nom de cottc/te pérînudéaire. à la
zone périphérique le nom de couche corticale. Les granulations ne sont pas
disséminées ùrégulièreraent : dans la masse granuleuse on distingue
d'habitude une striation radiée, en même temps que des cercles plus ou
moins concentriques au noyau. Cette striation dépend de ce que les
granulations protoplasmiques sont rangées régulièrement suivant les rayons
de la sphère, à des distances égales les unes des autres. Les granules
atignés suivant un même rayon sont réunis entre eux palim filament, dont
ils paraissent être de simples renflements. n semble donc que la masse
giunuleuse soit formée de filaments moniliformes dirigés radiaii'ement.
Comme dans deux

The text on this page is estimated to be only 19.57% accurate

124 EDOVABD VAN BESEDElf. filaments voisins les granules se correspondent il en résultait un alignement des granules de même ordre en cercles concentriques au noyau. Les granules disposés suivant une ligne circulaire paraissent aussi reliés entre eux par des filaments interposés. On distingue ces détails quelque soit la position de la cellule vis-à-vis de l'observateur, ce qui ne peut s'expliquer, qu'en admettant que la masse granuleuse est formée en réalité de fibrilles entrecroisées suivant les trois directions de l'espace; celles-ci se confondent entre elles aux points d'entrecroisement de façon à donner lieu, en ces points, à des nœuds qui ne sont autre chose que les granules. Les filaments entrecroisés doivent donc former les arêtes de petits espaces cuboïdes dont les granules occupent les angles. Les espaces eux même sont occupés par une substance moins résistante que celle qui constitue les filaments entrecroisés. La disposition des granules varie d'un zoosperme à l'autre. Quand on distingue dans le corps protoplasmique une couche périphérique claire et une couche corticale, c'est toujours dans cette dernière que la structure que je viens de décrire se montre plus clairement, à raison des dimensions plus considérables des granules dans cette zone. La calotte hémisphérique paraît formée d'une substance homogène. Elle présente un double contour bien marqué. Le contour externe est plus foncé que l'interne : ce dernier est indiqué par une ligne plus pâle. Entre les deux contours se montre une zone claire fort étroite. Quelquefois on aperçoit aussi des granules dans cette zone. En examinant à sa surface, un zoosperme sphéroïdal vu de profil on distingue très nettement le bord de la calotte sous la forme d'une ligne nette qui paraît diviser en deux le corps cellulaire (fig. 2). Pour des raisons que j'indiquerai plus loin je donnerai dès à présent à l'hémisphère recouvert par la calotte le nom de hémisphère caudal du zoosperme: j'appellerai hémisphère céphalique la demi-sphère suivant la surface de laquelle la masse granuleuse se trouve à nu et est dépourvue de toute membrane. Le zoosperme présente dès ce moment une symétrie non axiale*

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 125 n présente un axe de figure passant à la fois par le centre de la cellule et par le milieu de la calotte hémisphérique. Les extrémités de cet axe constituent les pôles du zoosperme et l'on peut distinguer ici, comme dans l'œuf, un pôle d'imprégnation répondant au milieu de l'hémisphère céphalique et un pôle neutre ou milieu de l'hémisphère caudal. Cette symétrie qui rappelle tout à fait celle de l'œuf devient beaucoup plus évidente dans les types 2, 3 et 4 qui ne sont que des phases ultérieures du développement. 2^e Type pyriforme (pi. XI, fig. 3 à 7). La région médiane de la calotte caudale s'est soulevée en une papille conique dont le sommet répond au pôle neutre du zoosperme. La forme générale rappelle celle d'une poire. La limite de la papille caudale est marquée d'habitude par une ligne circulaire suivant laquelle règne un sillon. Cette ligne ou ce sillon sépare la papille caudale de la portion non soulevée de l'hémisphère caudal. Cette dernière a la forme d'un anneau qui prend peu à peu l'apparence d'une section de cône. Elle est à la papille ce qu'est la coupe d'un verre à vin vis-à-vis du pied du verre. C'est pourquoi je l'appellerai la coupe caudale. Dans la papille comme dans la coupe il y a lieu de distinguer une paroi et un contenu. La paroi est formée par la calotte hémisphérique; le contenu n'est autre chose que cette partie de la couche corticale de la masse granuleuse qui se trouvait renfermée, au stade précédent, dans la concavité de la calotte. Autour du noyau on distingue d'habitude la zone périnucléaire finement ponctuée; mais la couche corticale présente maintenant un aspect différent suivant qu'on l'observe dans l'hémisphère neutre comprenant la papille et la coupe caudale ou dans l'hémisphère d'imprégnation. Dans la coupe et dans la papille elle forme une masse plus sombre, à granules plus tenus. Il est souvent difficile d'y reconnaître une structure régulière; mais dans certains cas on y distingue avec une parfaite netteté deux systèmes de lignes se coupant en angle droit, les unes longitudinales (parallèle à l'axe) les autres transversales. Les points d'entre-croisement sont marqués par

The text on this page is estimated to be only 20.94% accurate

120 KDOIUltD \AN RE^EnE^ de petites nodosités (fig, 7). Dans l'hémisphère céphalique on distingue de plus gros granules disposés suivant des lignes que l'on peut rapporter, comme au stade précédent, à deux systèmes : les lignes sont les unes radiées, les autres concentriques. Cependant il semble que les lignes radiées ne convergent pas vers le noyau, mais plutôt vers l'axe de zoosperme (fig. 5). La couche périnucléaire est tantôt vaguement indiquée, d'autres fois marquée par un contour très net, surtout bien apparent du côté de la queue. Une ligne foncée marque la limite entre la couche périnucléaire et le contenu de la coupe caudale. La paroi de la papille et de la coupe présentent les mêmes caractères que la calotte hémisphérique du stade précédent. Cependant le contour est d'habitude plus irrégulier autour de la papille qu'autour de la coupe (fig. 5, 6 et 7). 3° Type campanuliforme (pi. XI, fig. 10, 11 et 12). La forme générale du zoosperme s'est modifiée par l'allongement de la coupe dont l'évasement est d'habitude plus prononcé. L'hémisphère caudal a pris la forme d'une corne d'abondance plus ou moins évasée dans le voisinage de son bord. La papille n'est que la portion terminale de la corne et l'on ne distingue plus les deux parties constitutives de la queue que par la différence dans la netteté du contour de la coupe d'une part, de la papille de l'autre. Le bord de la coupe se distingue très nettement, quand on examine la surface du zoosperme, sous la forme d'une ligne transversale qui se projette d'habitude sur le noyau. L'hémisphère céphalique présente toujours le même aspect et la même constitution. Autour du noyau se voit la couche périnucléaire finement granulée. Dans la couche corticale l'arrangement des granules en séries radiées et en cercles concentriques apparaît avec une netteté plus ou moins grande, suivant les dimensions, variables d'un zoosperme & l'autre, des granules eux-mêmes. Mais la constitution de l'hémisphère caudal étiré en une queue en forme de corne ou de clochette a subi des modifications remarquables.

The text on this page is estimated to be only 19.53% accurate

ItErHEnCRES Srn la FÉCOTiDATimv. 127 rt/ La lalotte
hémiHphérique qui constitue le revêtement superficiel de la corne caudale,
bien distincte encore dans certains cas, se confond, dans beaucoup de
zoospennes, avec le contenu prot

The text on this page is estimated to be only 25.24% accurate

128 EDOUARD VAN BENEDEN. même le protoplasme de cette partie du zoosperme paraît tout à fait homogène et dans ce cas il est très réfringent et limité par un contour très accusé (fig. 26). Ces différences se rencontrent entre spermatozoïdes d'une même préparation; elles ne dépendent nullement des réactifs employés. D'ordinaire la striation radiale et les lignes concentriques apparaissent avec une grande netteté. Dans quelques cas on ne distingue dans l'épaisseur de la couche corticale que deux rangées concentriques de granulations. Les granules situés dans une même direction radiale, réunis entre eux par une fibrille constituent alors ensemble un couple dont la forme rappelle celle d'une haltère (fig. 17). Ce qui caractérise surtout ce stade c'est l'apparition dans la queue d'un gros corps, formé d'une substance très réfringente, qui se colore en vert dans le picrocarmine. Ce corps occupe presque toute la largeur et s'étend dans toute la longueur de la queue. Tantôt il se confond avec la plaque limite, tantôt on distingue encore bien cette dernière à la base du corps réfringent, inséré alors sur la face convexe de la plaque. D'ailleurs cette dernière, de concave qu'elle était devient plane; tout au plus conserve-t-elle parfois une légère incurvation. Il arrive même que le corps réfringent confondu avec la plaque limite se termine, du côté de l'hémisphère d'impingement, par une surface convexe. La forme du corps réfringent varie d'ailleurs beaucoup d'un spermatozoïde à l'autre, il est tantôt conique, tantôt ovoïde: quelquefois il a la forme d'un saucisson. Dans certains cas, il est élargi dans la région caudale, plus étroit au contraire dans la coupe (fig. 15). La surface est tantôt lisse, tantôt à côtes (fig. 27 et 29), tantôt elle présente des côtes transversales, qui apparaissent sur le fond comme des bandes foncées et s'élargissent à l'extrémité ou examinant la coupe optique d'un corps réfringent, on voit de ces côtes transversales, ce bord dentelé. Mais quand le spermatozoïde est arrivé à son développement ultime, sa surface est très réfringente et l'impingement est très net. Mais quand le spermatozoïde est en voie de

RECHÈRCUËS SUR LA FÉCONDATION. 129 fonoation, sa réfringence est moindre; ses bords sont comme déchiquetés et dans son intérieur, on observe des points granuleux alternant avec des portions homogènes (fig. 15). H semble, si Ton étudie des formes de transition entre le type campanuliforme et le type conoïde que la substance granuleuse de la queue se transforme peu à peu, de Taxe vers la périphérie, en une substance réfringente, homogène, se colorant en vert par le picrocarmin. Le corps réfringent du stade conoïde est homologue au bâtonnet réfringent du stade précédent. Quelque soit son état de développement, le corps réfringent reste toujours entouré d'un revêtement protoplasmique, dont l'épaisseur diminue peu à peu, mais dans lequel on continue à distinguer deux systèmes de stries très fines, les unes longitudinales, les autres transversales. Aux points d'entrecroisement se trouvent de petits renflements nodaux. Le protoplasme reste donc constitué de fibrilles anastomosées et d'une substance interfibrillaire (fig. 29). On reconnaît manifestement à ce stade que la portion caudale du zoosperme, dans toute l'étendue des parties correspondant à la papille et à la coupe des stades précédents, est pourvue d'une membrane. Cette membrane se distingue surtout bien clairement dans des spermatozoïdes comme ceux qui ont été représentés figures 16 et 17. La figure 16 montre le contenu de la queue, formé par le corps réfriugent entouré de son revêtement protoplasmique, incurvé dans l'intérieur de la membrane; celle-ci se trouve détachée, dans la région de la coupe, du protoplasme sous-jacent. Le plus souvent on peut distinguer le bord libre de la membrane sous la forme d'une ligne transversale se projetant sm* le noyau (fig. 1 7). La limite de la portion recouverte d'une membrane répond à la limite de la calotte homogène des stades précédents. Des images comme celles que nous avons représentées (fig. 7. 8, 11 et 25) montrent clairement que l'hémisphère céphalique ou hémisphère d'imprégnation est au contraire dépourvu de membrane, tant au stade conoïde que dans les types 1, 2 et 3. En y regardant de près on remarque que la membrane est 9

130 E. VAN BENEDEÏS. plus mince et le contour -plus pâle dans la partie qui répond à la papille que dans la coupe. Il y a souvent un léger étranglement à la limite entre les deux parties constitutives de la queue. Je dois faire observer aussi que, dans la région de la papille, la membrane se détache très rarement, si même elle se détache jamais, du protoplasme sous-jacent, tandis que ce décollement est fréquent dans la coupe. En ce qui concerne la zone périnucléaire j'ai encore une observation à faire. Tandis qu'aux stades désignés sous les noms de type sphéroïdal, type pyriforme et type campanuliforme, la zone périnucléaire a toujours une forme arrondie et que le noyau occupe toujours son centre, dans les zoospermes conoïdes, par suite de l'applatissage de la plaque limite, la zone périnucléaire devient souvent lenticulaire; elle prend l'apparence d'une lentille biconvexe, plan convexe ou même convexo-concave. La position du noyau est souvent excentrique dans la lentille. Je termine la description des quatre types que j'ai distingués, en signalant l'existence de toutes les formes de transition possibles entre ces types, que je considère comme quatre stades successifs de l'évolution du zoosperme. Le stade sphéroïdal est celui qui se rapproche le plus de la forme qu'affectent les zoospermes dans le canal éjaculateur du mâle. Cependant je n'ai jamais trouvé, chez une femelle, aucun spermatozoïde constitué exactement comme le sont les zoospermes retirés de la portion terminale de l'appareil sexuel mâle. Je dois ajouter encore que si la forme hémisphérique est celle qu'affecte la tête du zoosperme au repos, dans les quatre types que j'ai distingués, la présence d'une foule de spermatozoïdes à têtes irrégulières (pi. XI, fig. 7, 8, 11, 22 à 25, 27) démontre clairement la plasticité de la substance granuleuse de l'hémisphère céphalique; il n'est pas possible de douter que cette substance ne soit capable de changer activement de forme et de se mouvoir comme le font les amibes. Quand, comme c'est le cas dans les zoospermes représentés figures 23 et 25, le corps protoplasmique de la tête se trouve

RECEIERS SUR LA FÉCONDATION. 131 étiré en un on plusieurs prolongements comparables à des pseudopodes, on constate avec toute l'évidence désirable que les prolongements sont formés d'un certain nombre de filaments moniliformes, qui seraient de tous points comparables aux fibrilles constitutives de la substance musculaire striée, s'ils n'étaient réunis transversalement entre eux, à chacun des points nodaux. A la suite des études que j'ai faites, il y a quelques années, avec M. Alexandre Fœttinger, sur la structure des fibres musculaires striées des insectes et des crustacés, nous avons acquis la conviction que les fibrilles musculaires sont des filaments moniliformes, dont l'aspect change d'après l'état de contraction de la fibre. Dans la fibre à l'état d'extension complète chaque fibrille présente, dans les limites de ce que l'on est convenu d'appeler une loge musculaire, une série de nodosités, dont la forme et le volume varient suivant le disque obscur auquel elles correspondent. D'un disque intermédiaire à l'autre on distingue : (pi. XI, fig. 80 a et h). 1^ Un renflement globulaire au niveau du disque intermédiaire; 2^ Une portion non renflée de la fibrille ; 3® Un petit renflement globulaire correspondant au disque accessoire; 4* Une portion non renflée de la fibrille ; 5® Un renflement allongé en un bâtonnet étranglé à son milieu; il présente la forme d'un biscuit, quand le disque médian est visible (disque épais) ; 6<> Comme au 4<> 7« Comme au 3« 8<> Comme au 2<> 9« Comme au 1^, La striation transversale de la fibre musculaire a sa cause dans la forme des fibrilles. Une nodosité fibrillaire est d'autant plus épaisse qu'elle répond à une strie plus nette et plus foncée. Quand la strie est une bande et non une ligne (disque épais) les nodosités correspondantes des fibrilles sont

132 EDOUARD VAN BENEDEN. des tigelles ou des bisquits très allongés dans le sens de la longueur de la fibrille. Il résulte de l'apparence moniliforme des fibrilles qu'un faisceau musculaire strié, ou un fragment de faisceau n'est jamais terminé latéralement, comme on le représente souvent, par une ligne droite, mais toujours par un bord inégal présentant des saillies au niveau des stries obscures, des rentrées entre ces stries. Dans la fibre à l'état de contraction on ne distingue plus que des bandes transversales alternativement claires et obscures. Si l'on décompose en fibrilles on remarque que celles-ci ne présentent plus qu'un genre de renflements nodaux. Les grains sont équidistants ; ils répondent aux bandes obscures; les étranglements qui les séparent entre eux, formés par la fibrille non renflée répondent aux disques clairs. Le disque foncé de la fibre contractée répond par sa position au disque intermédiaire de la fibre à l'état d'extension complète. Quand la contraction a lieu les renflements correspondant aux disques accessoires se rapprochent des nodosités répondant au disque intermédiaire, puis se confondent avec ces dernières. Après cela le bâtonnet (disque épais) s'étrangle à son milieu et se renfle à ses deux bouts; ces bouts se rapprochent des nodosités intermédiaires et à la fin se confondent aussi avec elles. La distance entre deux disques intermédiaires, devenus disques obscurs du stade de contraction, est beaucoup plus petite qu'au stade d'extension. Mais, quelque soit le stade que l'on considère, toujours la fibre est formée de fibrilles moniliformes. Les fibrilles ne peuvent se toucher que par leurs renflements et quand, comme à l'état de complète extension, il existe des grains de largeurs différentes, ces fibrilles ne peuvent se toucher qu'au niveau de leurs grains les plus larges. Partout où ces fibrilles ne se touchent pas, il faut qu'il existe entre elles des espaces occupés par une substance différente des fibrilles. Dans les fibres de beaucoup d'insectes et de crustacés, le disque intermédiaire est le plus visible ; c'est au niveau de ce disque et seulement à ce niveau que les fibrilles adhèrent entre elles.

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 133 La substance musculaire striée est donc constituée d'une substance fibrillaire et d'une substance interfibrillaire. Est-ce que là où les fibrilles se touchent les grains sont simplement juxtaposés, ou bien sont-ils vraiment réunis entre eux transversalement? n'est pas possible de résoudre cette question par l'observation. Ce qui est certain, c'est qu'il faut exercer un certain effort pour séparer les fibrilles les unes des autres et l'isolement est fort difficile à obtenir, quand il s'agit de fibres à l'état de contraction. Ce fait me paraît difficile à concilier avec l'idée d'une simple juxtaposition en un faisceau; il me paraît indiquer au contraire une continuité organique entre les fibrilles, au niveau des disques intermédiaires. Si cette idée est exacte, il en résulterait que la substance musculaire à l'état de contraction renfermerait une infinité de petits espaces prismatiques dont les angles seraient occupés par des grains réfringents, les arêtes latérales formées par des fibrilles et les arêtes basilaires virtuelles par des fibrilles transversales courant dans deux directions opposées. Des images comme celles que j'ai reproduites (pi. XI, fig. 25) semblent indiquer que le protoplasme des zoospermes, chez *Y. Ascaris megalocephala*, est au fond constitué de la même manière. La double striation à la fois longitudinale et transversale était ici tout à fait évidente. La striation longitudinale est due à ce que le protoplasme est formé de fibrilles moniformes courant parallèlement les unes aux autres. La striation transversale à ce que les nodosités et les étranglements des fibrilles voisines se correspondent parfaitement : une strie transversale est formée par une rangée transversale de nodosités. J'ai parfaitement vu qu'ici ces nodosités sont reliées entre elles dans le sens transversal. Les fibrilles se trouvent à une certaine distance les unes des autres, même au niveau des grains. Il existe donc entre elles une substance interfibrillaire. Ici encore les détails observés entraînent inéluctablement cette idée que le protoplasme est formé de filaments s'entrecroisant suivant les trois directions de l'espace.

The text on this page is estimated to be only 22.36% accurate

l'⁴ EDOLAH VAN BEJNEDEN. (le t'm^{on} k circonscrire des lacunes prismatiques ou polyédri(iues. Aux angles sont des nodosités; les côtés sont formés par des filaments interposés entre les nodosités et les reliant entre elles. Les images que j'ai décrites, en ce qui concerne la striature du protoplasme tant de la tête que de la couche (externe de la queue des zoospermes, dans les différents types [m j'ai distingués, se ramènent facilement au schéma que } {) viens de définir*. Dans un même zoosperme les granules protoplasmiques paraissent avoir tous, dans une même couche, les mêmes dimensions ; mais ces granules sont plus petits dans un spermatozoïde, plus volumineux dans un autre; quelquefois même le protoplasme paraît homogène. Ces différences sont-elles en rapport, comme dans la substance musculaire striée, avec l'état de contraction? Je ne suis pas en mesure de répondre à cette question. Je dois encore observer que dans l'un des zoospermes figurés (fig. 25) les stries transversales étaient beaucoup plus rapprochées l'une de l'autre près du corps réfringent que vers l'extrémité du corps céphalique étiré en longueur. Je finis en terminant que le protoplasme des spermatozoïdes et des spermatozoïtes, réunis en spermatogonies, présente une structure semblable à celle des zoospermes utérins. La topographie de l'animal lui-même renferme des granulations d'un volume, équidistantes, rangées en séries linéaires, et reliées entre elles par des fibrilles d'une extrême ténuité. Peut-être ne s'agit-il pas là d'une particularité distinctive seulement des produits sexuels de notre Ascaride, mais d'une caractéristique de tout protoplasme. L'extrême analogie que je constate entre la structure du protoplasme des spermatozoïdes et la composition de la substance musculaire striée permet de le supposer. N

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 185 Je dois attirer maintenant l'attention sur un fait bien remarquable, n'est indifférent pour assurer la fécondité de l'œuf que la copulation entre un œuf et un zoosperme, copulation que nous allons décrire au chapitre suivant, s'opère au stade pyriforme, campanuliforme ou conoïde du zoosperme. Le plus souvent les zoospermes copules avec l'œuf, ceux qui ont pénétré & l'intérieur du vitellus, appartiennent au type conoïde et se reconnaissent immédiatement & la présence dans leur portion caudale du grand corps réfringent que nous avons décrit. Mais fréquemment aussi la fécondation s'accomplit par un spermatozoïde campanuliforme ou même pyriforme et la pénétration s'accomplit de la même manière, quelque soit le stade auquel le zoosperme est arrivé, au moment où il entre en copulation avec l'œuf. (Voir les planches. XI, xnetxm). Chez certaines femelles les zoospermes conoïdes sont beaucoup plus nombreux, dans le réceptacle séminal, que ceux des autres types. Dans d'autres le contraire est vrai : les conoïdes sont rares, les campanuliformes ou les pyriformes dominant. Chez les premières la plupart des zoospermes en copulation renferment un corps réfringent et, après la pénétration, la présence de ce corps fait immédiatement reconnaître ces zoospermes. Dans le second cas la proportion des zoospermes campanuliformes ou pyriformes en copulation est la même que pour les spermatozoïdes libres. La présence ou l'absence du corps réfringent, pas plus que le degré de développement de ce corps, au moment de la copulation des produits sexuels, n'exerce aucune influence sur les phénomènes ultérieurs de maturation ou de développement de l'œuf. Je ne puis dire avec certitude si, dans les cas où le spermatozoïde ne renferme pas de corps réfringent au moment de la pénétration, il peut s'en former un après qu'il s'est introduit dans le vitellus. Meissner, qui a observé les corps réfringents des zoospermes et qui les considérait comme le produit d'une dégénérescence graisseuse des zoospermes, admettait que ces éléments disparaissent à la suite de cette dégénérescence;

130 ÈDOIARI) Wy BENEDEN. ils pensait qu'ils peuvent subir cette dégénérescence, après avoir pénétré dans l'œuf, aussi bien qu'en dehors du vitellus. Il est certain qu'il ne s'agit ici ni de graisse, ni par conséquent de dégénérescence grasseuse et les observations de Meissner sui- les conséquences de l'imprégnation sont si défectueuses que son opinion, dans la question dont il s'agit, ne peut avoir grande autorité. Mais ce qui n'est pas douteux, c'est que le corps réfringent est un élément très accessoire, très peu important, voir même accidentel du zoosperme. Cela ne résulte pas seulement de ce fait que ce corps peut exister ou ne pas exister dans le zoosperme au moment de la copulation, sans qu'il en résulte aucune conséquence pour le développement ultérieur de l'œuf, mais aussi de cette observation facile à contrôler que le corps réfringent commence à diminuer de volume aussitôt que le spermatozoïde a pénétré dans le vitellus, pour disparaître bientôt par résorption, sans laisser aucune trace. Le zoosperme capable de féconder se compose donc essentiellement : !• d'un hémisphère céphalique granuleux comprenant un noyau qui paraît exclusivement formé de chromatine, une couche périnucléaire finement ponctuée et souvent peu distincte, et une couche corticale à structure treillissée; ri»i; *^;.

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 137 droïde, ovoïde ou même fungiforme, & surface ou bien régulière ou bien cannelée. • Si, dans le réceptacle séminal, les premiers stades, répondant aux types sphéroïdal, pyriforme et campanuliforme se rencontrent fréquemment parmi les spermatozoïdes libres, il n'en est pas de même dans le reste de l'utérus, où Ton ne trouve pour ainsi que des zoospermes pourvus de corps réfringents volumineux. Les diverses particularités que j'ai décrites, en faisant connaître la constitution des zoospermes, s'observent aussi bien sur le vivant, qu'après l'action des réactifs employés, soit pour durcir, soit pour colorer ces éléments. Mais les spermatozoïdes s'altèrent assez rapidement sur porte-objet, quelque soit du reste le liquide qui les tient en suspension, que Ton ait employé comme liquide indifférent le sang de l'*Ascaris* ou le sérum artificiel de Kronecker. Souvent, après la mort du zoosperme, l'on voit apparaître autour de l'hémisphère céphalique, à quelque distance de la masse granuleuse, un contour circulaire très pâle, délimitant un espace parfaitement homogène et très clair (pi. XI, fig. 20 et 21). A première vue l'on est tenté de conclure de la présence de ces images à l'existence, autour de l'hémisphère granuleux, d'une membrane très mince qui, appliquée pendant la vie sur la substance granuleuse, se soulèverait après la mort et deviendrait par là plus apparente. Mais, en y regardant de près, on se convaincra sans peine que cette -interprétation des images dont il s'agit n'est nullement justifiée. En vain cherchera-t-on par la compression à amener la rupture de cette soi-disant membrane; jamais l'on ne parvient à distinguer le moindre pli à la surface; il n'est pas rare de voir, quand on cherche à comprimer la substance claire délimitée par ce contour régulier et très apparent, quoique toujours très pâle, cette substance s'étendre et, au moment où la pression venant à diminuer, l'élément tend à reprendre sa forme et ses dimensions primitives, cette substance se décomposer en gouttelettes. La zone pâle est formée par une substance fluide qui ne

138 EDOUARD VAN BENEDEN. se dissout pas dans les liquides indifférents. C'est probablement la substance interôbrillaire du protoplasme gonflée et séparée, après la mort, de la substance fibrillaire. Des phénomènes d'altération semblables à celui que je signale sont trop connus pour que j'aie besoin d'insister. Des gouttelettes homogènes, d'une apparence semblable, se voient fréquemment au pôle d'imprégnation, au moment où l'œuf est prêt à recevoir le zoosperme. Ces gouttelettes affectant des formes diverses se montrent seulement quand les œufs commencent à s'altérer.

CHAPITRE n. De la pénétration du zoosperme dans l'œuf ou de la copulation des produits sexuels. Le phénomène de la pénétration du spermatozoïde doit être bien distingué de la fécondation proprement dite : celle-ci consiste essentiellement dans la formation de la première cellule de rembrj'on aux dépens de deux éléments distincts, le zoosperme et l'œuf. La pénétration du spermatozoïde est un phénomène préalable à la fécondation proprement dite, au même titre que la maturation de l'œuf et celle du zoosperme lui-même. La distinction qu'il y a lieu d'établir à cet égard ressort avec évidence de l'étude que nous avons faite chez l'Ascaride du cheval. En effet, la formation des globules polaires et des couches périvitellines ne commence qu'après l'entrée du spermatozoïde. La genèse de ces globules et de ces couches s'effectue avec une grande lenteur et exige un temps considérable. Tant qu'elle n'est ikis achevée le zoosperme se maintient au milieu du vitellus sans se oonfondre avec lui : et comme il est prouvé, d'autiv pai't, que rêlimiuativm des globules polaires et du liquide pèrivitelliu. quoique s'aocomplissiUit imrtbis après l'impréguatiou, n'est nullement détenuinée par la pénétration de

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 189 l'élément mâle, il n'y a aucune raison de considérer l'œuf comme étant fécondé par le seul fait de la présence d'un zoosperme dans son vitellus. Les rapports entre les deux éléments cellulaires, avant la formation des globules polaires, peuvent être comparés à ceux qui relient le parasite à son hôte. Le résultat de la fécondation, c'est la formation d'une cellule capable de se diviser et de donner naissance à un individu sensible aux progéniteurs. Ce n'est qu'après l'expulsion du second globule polaire et de la seconde couche périvitelline que le spermatozoïde subit les modifications qui annoncent l'imminence de la fécondation, c'est à dire de l'unification des deux cellules sexuelles. Jusqu'à ce moment l'œuf n'a fait que se préparer à la fécondation. L'entrée d'un zoosperme dans un œuf est à certains égards comparable à l'introduction du sperme dans les organes génitaux d'un animal femelle : de part et d'autre il s'agit d'un acte préalable à la fécondation et ayant pour but d'assurer la fécondation; c'est pourquoi j'ai employé le mot " copulation des produits sexuels ", pour désigner l'introduction de l'élément mâle dans le corps de l'organisme ovulaire. Le sens de ce mot est clair et précis : il est de ce chef bien préférable au mot imprégnation[^] qui a reçu des acceptions diverses. Je n'ai pas employé le mot conjugaison pour désigner l'entrée du zoosperme dans l'œuf et voici pour quels motifs. Le mot conjugaison a été employé pour désigner la génération sexuelle des protozoaires et des protophytes. Nous appelons conjugaison la fusion temporaire ou définitive de deux individualités cellulaires libres, ayant pour résultat la revivification ou le rajeunissement. Pendant la conjugaison il y a, autant que nous sachions, continuité entre les corps protoplasmiques des deux organismes. Est-ce que la revivification résulte de cette fusion des corps protoplasmiques ou bien cette fusion est-elle la condition préalable à l'accomplissement de certains phénomènes ultérieurs dont l'essence nous est inconnue? Il n'est pas possible de résoudre actuellement cette question; mais il est bien établi que, dans certains cas du moins, il s'accomplit, pendant la conjugaison, ou consé-

140 EDOUARD VAN BENEDEN. tivement à la conjugaison, des phénomènes qui intéressent particulièrement les noyaux cellulaires. Si l'essence de la revivification résidait dans ces derniers, il est clair que la conjugaison serait une condition de la l'égénération sexuelle, mais ne constituerait pas cette revivification. Elle pourrait être à cette dernière ce que la copulation des produits sexuels est à la fécondation. Cependant il existerait toujours entre la conjugaison et la copulation cette différence, qu'après la conjugaison il y a continuité entre corps protoplasmiques, tandis qu'après la copulation de l'œuf avec le zoosperme, au moins chez l'ascaride du cheval, il n'en est pas ainsi. Le spermatozoïde, entré dans le vitellus reste longtemps distinct du corps protoplasmique de l'œuf. La question de savoir si, chez les nématodes, les zoospermes pénètrent ou non dans le vitellus a donné lieu à de longues et ardentes controverses. Elles ont eu pour point de départ les recherches de Nelson (36) sur la reproduction de *Ascaris Mi/st*

RFXUERCUESS SIR LA FÉCONDATION. 141 que dans les publications plus récentes de Biitschli (1) et de Auerbach (2) aucun renseignement sur ce que devient le zoospennne dans Tœuf. La question de savoir si un ou plusieurs spermatozoïdes pénètrent, est également restée indécise et l'on peut dire que si pendant longtemps l'on s'est adressé de préférence aux nématodes pour élucider les problèmes relatifs à la fécondation, ces recherches ont donné fort peu de résultats utiles et qu'elles n'ont guère servi à faire progresser nos connaissances sur la nature du phénomène. J'ai dit dans mon introduction, comment à la suite des travaux de O. Hertwig, le choix s'est porté de préférence sur les Echinodermes qui, à raison de la transparence de leurs œufs, offrent, à certains égards, des avantages incontestables sur d'autres animaux. Mais ils présentent d'autre part des inconvénients, qui expliquent suffisamment les divergences de vues que j'ai signalées, et le doute qui plane encore sur presque tous les points. Peut-être le présent travail anra-t-il pour résultat de prouver que les nématodes en général, et l'ascaride du cheval en particulier, ne méritaient ni l'abandon, ni le discrédit dont ils ont été l'objet et que si l'on a soin de soumettre leurs œu& à des procédés convenables de préparation, ces vers présentent, pour l'étude de la fécondation, des avantages inappréciables, que l'on chercherait peut-être en vain chez d'autres animaux. La pénétration des zoospermes je l'ai étudiée d'abord sur le frais, soit dans le liquide cavitair de l'ascaiide, soit dans le sérum artificiel de Eronecker. Ces liquides indifférents n'exercent tout d'abord aucune action, ni sur les œu&, ni sor les spermatozoïdes; mais, à la longue, ils amènent quelques altérations, dont l'étude ne laisse pas que de présenter quelqn'intérêt J'ai eu recours aussi aux divers procédés de préparation que Yoid : 1^ Traitement par l'acide osmique à 1 ^/o; après une à deux minutes lavage à l'eau distillée, puis montage dans la glycérine.

The text on this page is estimated to be only 16.01% accurate

' *- :>•• iiiii ->v îE^EDO .:* >.:•> ^nii.iLr k ' _ .rr^ 1 • i :i>>>
^«oailles, lavage; A. ■: ir- Il -n .ir ^-^f.Lii. : h 4 nmart-s: ;àlcool à 70; V.
'''iHi r. y\r '.r Arzin. *'r^-i::ùar ix*.: ^'Mtndoa par le carmin •irtru'iiiTif
z!^^*-!''-!!^ -a bannir. i A^tie iimatte i 5 . i iorri. .\tîorarioa par la
fhch-«in»* 'U le Ter*: ie nt^rii^ie. çy'rrmt? «a ")ainne. •^ Ail':i»'I m "lier*:
:i'«mci"n par le L'armin boraciqae; P>iir l'émde ie la .">pai:ir:«>a te* ?
r>tltiîcs sexuels il importe •i' pérer %'a:">ir? sur p«'rre- bjer. J*ii iniiiiiâe
plus haut les mi!-iiTrïie'i'> {nK ?r**M^are ?a iiêni«N{e ■toi consiste à
traiter par **?*• r4a*:tiîs et l«fs nanèw^ vûi Tiares le tube sexuel tout entier.
C/ianii >Q veut monter lans le baume il est indispensable, iri l'in veun éviter
!a rêmoti«>a in vitellus et la déformation des* œufe. ie pacc?er le Taïox^l
ibs*>ltt dans des mélanges succe:»ife et graiiaés «i'alctx^I et d'essence, et
d'employer un baume rendu très ttuîde par ad«lition d*une notable
proportion d'essence. L'essence de ck»us de râotfes et la thérébentine
conviennent également bien : la créosote rend les œufe par trop
transparents. I. Dans rimmefise ffMJ'yrité des eus S ne pénètre, dans un
mifqu^un seid zo^^spenne, — Je ne pense pas qu*aucun autre matériel
permette une démonstration aussi fiu^Qe, aussi complète, aussi indiscutable
de ce fait capital. Il sufîSt, pour se faire une conviction & cet égard,
d'exciser im segment quelconque de la portion ascendante de Tuterus, de
Touvrir sur porte objet et de traiter les œufe mis en liberté par l'une des
méthodes renseignées plus haut, au 4*^, au 5« ou an 6®. Des milliers
d'œufs, au même état de développement, répandus dans toute l'étendue de la
préparation, montrent tous et chacun soit un spermatozoïde fixé au bouchon
d'imprégnation,

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 143 soit à moitié engagé dans le vitellus, soit complètement plongé dans le corps ovulaire, suivant que le segment que Ton a excisé était plus ou moins rapproché de l'extrémité inférieure de Toviducte. Les dimensions des zoospennes, leur forme si caractéristique, le corps réfringent que la plupart d'entre eux renferment les font reconnaître immédiatement. Un faible grossissement, le 4 de Hartnack par exemple suffit amplement pour cette démonstration. L'on pourra d'un seul coup d'oeil et dans le même champ voir distinctement quarante, cinquante œufs et même davantage montrant tous aussi clairement l'un que l'autre un zoosperme unique engagé dans le vitellus. Entre les œufs se trouvent toujours beaucoup de zoospermes non copules. Mais le doute sur la question de savoir si un zoosperme a bien pénétré dans le vitellus, ou s'il n'est pas simplement accolé à la surface de l'œuf, ce doute n'est pas possible et voici pour quel motif. Dès le moment où un spermatozoïde s'est fixé au bouchon d'imprégnation son corps protoplasmique a acquis des propriétés particulières, qui permettent de distinguer immédiatement un zoosperme copule d'un spermatozoïde libre. Tant qu'il est libre le zoosperme ne montre aucune affinité pour les matières colorantes ; son noyau se colore vivement en rouge par le carmin boracique ou le picocarmin; mais son corps protoplasmique reste parfaitement incolore. Mais à peine s'est-il fixé au bouchon d'imprégnation que tout le zoosperme acquiert la propriété de fixer énergiquement le carmin; nonseulement son noyau, mais tout son hémisphère céphalique et même le revêtement protoplasmique de la queue se colorent vivement en rouge ; seul le corps réfringent reste parfaitement incolore. La papille caudale se colore cependant moins énergiquement et moins rapidement que le reste du protoplasme. J'ai représenté planche XLEI quelques zoospermes en copulation; les figures 1 à 19 et 26 à 29 de la planche XI montrent des zoospermes libres, tels qu'on les trouve entre les œufs sur les mêmes préparations. Quand une fois on a reconnu cette propriété nouvelle

144 EDOUARD VAN BENEDEN. qa'ac4uiert le protoplasme du zoosperme, dès le moment où il entre en conjugaison avec l'œuf, rien n'est plus facile que de s'assurer si un spermatozoïde se trouve à l'intérieur du vitellus ou s'il est simplement accolé à la face externe de l'œuf. Or, sur des milliers d'œufs que j'ai eus sous les yeux je n'en ai trouvé qu'un nombre tout à fait insignifiant, j'en ai noté six, qui renfermassent deux zoospermes. Jamais je n'ai vu un seul œuf renfermant plus de deux éléments spermatiques. Dans l'immense majorité des cas il n'ent*e donc qu'un seul spermatozoïde. Si Ton choisit, pour se faire une conviction sur le point dont il s'agit, un segment de la portion ascendante de rutéms, on n'éprouve aucune difficulté à distinguer le zoosperme de la vésicule geminative. Cependant, dès que le spermatozoïde est complètement entré, la plus grande partie du noyau de l'œuf se transforme en une substance finement ponctuée et flbrillaire; la membi^ne de la vésicule disparaît et l'on ne distingue plus de l'ancien noyau de l'œuf qu'une tache claire et incolore, dans laquelle se détache un élément vivement coloré en rouge et dont la forme et la constitution seront décrits plus loin (pi. XIII, fig. 80 et 81). Tandis que le zoosperme gagne le centre du vitellus^ la vésicule germinative transformée se porte à la surface. Nolson, Meissner et aussi Leuckait ont exprimé l'opinion que plusieurs spermatozoïdes peuvent pénétrer dans le vitello de TiiMif des uématodes. Meissner en a compté jusqu'à huit diius un seul ot mémo œuf à' Ascaris megalocéphala. En parlant de IMs-ciir/s !innhrirot des Louokait s'exprime comme suit : *• Audnr Samenkorihrrcheu liegen in der Tiefe der DoUer* suhUfiu in Jtr sic an Form und Lich&rechangsvermogen eine Xcit lanif noch deatlich crkennbar sifui. « Les artinuations des autours que jo viens de citer résultent de 00 qu'ils oui ooufinidu avoo le zoosiH? rme. les corps réfrînpMits du vitellus, dont les dimousious ot Taspect ne laissent jKis quo de pi>i\^onior uuo oortaino ressemblance avec le corps rtMVîu>rt*ut quo ivnfonwo la quouo de la plupart des zoo

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION 145 spennes. Tous ceux qui examineront les œufs vivants de l'*Ascaris* du cheval s'expliqueront parMtement que cette confusion ait pu s'établir. H n'est pas facile de distinguer le zoosperme à l'intérieur du vitellus frais et il faut se rappeler que les observations de Meissner et de Leuckart ont été faites sans le secours d'aucun réactif et sans l'emploi de matières colorantes. H suffit de monter dans la glycérine des œu& traités par l'alcool au tiers et colorés par le carmin boracique pour reconnaître, avec la dernière évidence, l'erreur commise par Meissner et par Leuckart. Les éléments figurés du vitellus disparaissent dans les œufs traités par cette méthode; tous ceux qui auront à leur disposition un *Ascaris* conservé dans l'alcool, fut-ce depuis plusieurs années, pourront 86 convaincre de ce fait que, sauf de très rares exceptions, il n'entre qu'un seul zopsperme dans chaque œuf. Pour assurer la fécondité d'un œuf un seul zoosperme suffit. Mais qu'arrive-t-il quand deux de ces éléments parviennent à s'introduire? Dans ces conditions l'œuf peut-il se développer normalement? Je ne suis pas en mesure de répond à cette question : l'ascaride du cheval ne se prête pas à l'étude des conséquences qui résultent de la surféGondation. Je mentionnerai cependant ici quelques observations qui me paraissent présenter quelque'intérêt. Il arrive fréquenmient que deux ou même plusieurs spermatozoïdes s^accolent & un même bouchon d'imprégnation. Mais dans l'immense majorité des cas un seul parvient & pénétrer. Il &ut admettre que dans les cas très rares, où Ton trouve dans le vitellus deux zoospermes, les deux éléments ont réussi à se maintenir l'un et l'autre sur le bouchon et qu'ils ont pénétré simultanément. Ce qui plaide en faveur de cette manière de voir, c'est que, dans les six cas que j'ai observés, les deux spermatozoïdes se trouvaient adjacents Tun à l'autre, tête & tête et queue à queue. Dans tous ces cas les deux zoospermes présentaient exactement les mêmes caractères, ils avaient subi les mêmes modifications; mais il n'est pas possible de décider si chacun d'eux eut donné naissance 40

146 EDOUARD YAN BENEDEN. à un pronucleus mâle. La coïgonction se serait-elle opérée dans ces cas entre le pronucleus femelle et un ou deux pronucleus mâles? ou bien l'un se serait-il dissous dans le vitellus? Quelle en eût été la conséquence pour la suite du développement? Les données que l'on possède actuellement sont insuffisantes pour trancher ces questions. Il est bien établi que dans beaucoup de cas un seul zoosperme suffit pour assurer le développement normal de l'œuf. Les meilleures recherches de Fol et de O. Hertwig, confirmées par Selenka et par W. Flemming, ont établi qu'en règle générale il n'y entre, chez les échinodermes, qu'un seul zoosperme. Chez les phanérogames un ovule est fécondé par un seul grain de pollen. La circonstance que l'œuf s'entoure d'une membrane résistante, aussitôt après qu'un premier zoosperme a atteint le vitellus et de façon à empêcher la pénétration de tout autre zoosperme (*Asterias*, *Toxopneustes*), la fermeture du micropyle par le spermatozoïde lui-même, quand la membrane préexiste à la copulation des produits sexuels (*Ascaris megalocephala*, *Pebomijzon*) semblent devoir être interprétés en ce sens que la pénétration de plus d'un zoosperme serait non seulement inutile, mais même nuisible. His (52) le premier a fait cette observation fort intéressante que chez le saumon, le micropyle de l'œuf est si étroit qu'il ne peut livrer passage à plus d'un spermatozoïde à la fois. Hoffmann (57) vient de confirmer et d'étendre cette donnée à une série de Téléostéens marins et il pense que chez *Scorpaena*, *Junco* et *Crenilabris* il ne peut pénétrer qu'un seul plus d'un spermatozoïde ... Dès qu'un zoosperme a gagné le fond du micropyle, les phénomènes que Hoffmann considère comme consécutifs à la fécondation commencent à s'accomplir. Hertwig et Fol ont affirmé que des œufs d'Echinodermes, dans lesquels deux ou plusieurs spermatozoïdes sont entrés, donnent naissance à des monstruosités. Ce serait une observation de la plus haute importance, si elle venait à être confirmée; mais Selenka aussi bien que Schneider sont arrivés à une conclusion contraire : ils ont vu des œufs surfécondés

RECnERCUES SUR LA FÉCONDATION. 147 • se développer normalement. Van Bambeke (37) a décrit les trous vitellins que Ton observe à la surface des œufs pondus de l'Âxolotl et d'autres amphibiens; de chacun d'eux part un canal qui suit vers l'intérieur du vitellus un trajet légèrement sinueux et aboutit à un corps qui n'est probablement qu'une tête de zoosperme. La présence constante de plusieurs trous, dans le corps de l'oeuf^ semble indiquer qu'il y pénéti*e normalement plusieurs zoospermes. Kupffer affirme qu'il entre régulièrement plusieurs filaments spermatiques dans le vitellus, chez le crapaud (38). La pénétration constante dans l'espace périvitellin d'un grand nombre de zoospermes chez les mammifères est facile à constater. Elle a été observée par tous ceux qui, depuis Barry (89) et Bischoff (40), ont étudié la fécondation et les premières phases du développement des mammifères : Meïssner (41), Weil (42) Hensen (43) et moi-même (6). Diaprés Kupffer (44) il en serait de même chez certains poissons osseux : cet auteur a compté jusques 231 spermatozoïdes aoton)* du vitellus dans une seule coupe optique d'un œuf de hareng. Chez le lapin ces nombreux zoospermes que l'on, trouve dans l'espace périvitellin, pendant toute la durée de la segmentation, contre lesquels s'applatisent plus tard les cellules de la vésicule blastodermique, finissent par disparaître. H est probable que les cellules embryonnaires assimilent peu à. peu la substance de ces éléments. H y a plus : j'ai vu souvent, chez le lapin, plusieurs zoospermes fixés par leur tête à la surface du globe vitellin rétracté ; ils y adhéraient si fortement que les manipulations que je fis subir à quelques-uns de ces œufs, après avoir rompu la zone pellucide, pour colorer le globe vitellin libéré et le monter dans la glycérine ou dans le baume, ne déterminèrent pas le décolement des zoospermes. Je ne doute pas que la substance constitutive de la tête de ces zoospermes ne se confonde peu à peu avec le vitellus. Kupffer et Benecke ont vu que, chez les lamproies, un zoosperme unique pénètre dans le vitellus; cependant, il en est d'autres qui réussissent à

148 EDOUARD VAN BENEDEN. traverser en tout ou en partie la membrane de l'œuf ; les premiers arrivent alors dans l'espace périvitellin, les seconds donnent lieu à la formation, à la face interne de la membrane, de vésicules claires pourvues chacune d'un granule brillant. Ces vésicules ne manquent jamais. Aussitôt que la tête d'un zoosperme est arrivée au voisinage du bord interne de la membrane ovulaire, elle envoie un prolongement pseudopodique & travers l'espace qui la sépare encore de l'intérieur de l'œuf. L'extrémité de ce filament se renfle en un bouton et se détache pour constituer l'une des vésicules claires. En même temps il se forme, au pôle supérieur de l'œuf, une papille en forme de massue ; elle est constituée exclusivement de protoplasme hyalin ; elle exécute dans la chambre périvitelline des mouvements divers ; par son extrémité la papille lèche véritablement la face interne de l'enveloppe ovulaire et dès qu'elle vient à toucher l'une ou l'autre des vésicules claires si cette dernière se confond avec la papille. Dans deux cas les auteurs ont vu cette même papille saisir des zoospermes qui avaient réussi à s'introduire dans l'espace périvitellin, et les avaler véritablement ; bientôt ils disparurent dans le vitellus. L'impression de Kupffer et de Benecke est que la papille joue un rôle actif, complémentaire de la fécondation. Des faits du même ordre ont été constatés par Kupffer (38) chez les amphipodes. Après la pénétration de plusieurs zoospermes dans le vit qui ne réussissent pas à entrer

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 149 dans le corps ovulaire sont aussi utilisés pour le développement ultérieur de l'œuf. H est absolument certain que chez le Lapin les zoospermes qui s'accolent à la périphérie du vitellus, si même ils se confondent peu à peu avec lui, n'engendrent pas de pronucleus mâle. Je n'ai jamais trouvé plus d'un pronucleus mâle chez cet animal. H est donc possible que quand plusieurs spermatozoïdes entrent dans l'intérieur du vitellus, comme cela paraît être généralement le cas chez les Amphibiens, exceptionnellement chez les Echinodermes et chez l'Ascaride mégalocephale, l'un seulement d'entre eux donne naissance à un pronucleus mâle, que les autres se dissolvent dans le vitellus, et jouent le même rôle que ceux qui président à la fécondation complémentaire, chez les Lamproies et les Crapauds. Mes recherches sur l'Ascaris du cheval prouvent néanmoins que cette fécondation complémentaire n'est nullement essentielle; chez certaines formes animales elle ne se produit certainement pas. Probablement elle n'a qu'une portée très secondaire et peut-être n'est-elle avantageuse à l'œuf qu'en ce sens qu'elle constitue un apport de matériaux assimilables. L'avenir nous éclairera sur ce point et nous apprendra si, dans le cas d'un développement normal, un œuf est toujours et exclusivement fécondé par un zoosperme unique ou s'il peut être fécondé par plusieurs de ces éléments. H faudra rechercher pour cela si, dans les cas où plusieurs zoospermes pénètrent, chacun d'eux peut, dans certains cas, donner naissance à un pronucleus mâle et si la conjonction du pronucleus femelle peut se faire avec plus d'un pronucleus mâle, sans qu'il en résulte une altération du développement normal. n. Le zoosperme pénètre dans l'œuf par un point déterminé de sa surface. — Ce point répond à l'une des extrémités de l'axe de l'œuf; je l'ai appelé le pôle d'imprégnation. La membrane vitelline présente en ce lieu une large interruption, probablement circulaire, un véritable micropyle. Comme cette membrane résistante existe partout ailleurs, elle empêche l'entrée des zoospermes par tout autre point. La membrane vitelline

150 EDOUARD VAN BENEDEN. se continue, sur le pourtour du micropyle, avec une masse protoplasmique hyaline, à laquelle j'ai donné le nom de hoxuillon d' imprégnation. Celui-ci occupe le milieu du disque polaire. Au niveau du micropyle le protoplasme ovulaire est à peu près n peut même se projeter au dehors en formant une saillie en forme de cône ou de gouttelette que l'on pourrait appeler Vésicule de fixation (pi. XI, fig. 32). C'est toujours et exclusivement au bouchon d'imprégnation que se fixe le spermatozoïde : il entre dans l'œuf par le micropyle. Aussi bien même le fi^s que dans des préparations permanentes j'ai vu proéminer le bouchon par le micropyle et il n'est pas rare de rencontrer des zoospermes unis à. Ténacité de fixation, comme je l'ai représenté planche XI, figures 34, 35 et 36. Parfois aussi on trouve deux ou même plusieurs spermatozoïdes fixés à une même éminence. Il est probable que dans l'immense majorité de ces cas la fixation n'est définitive que pour un seul d'entre eux et qu'il n'arrive que tout à fait exceptionnellement que deux zoospermes réussissent à se maintenir accolés au bouchon, auquel cas ils passent simultanément à travers le micropyle et pénètrent ensemble à l'intérieur de l'œuf. Il est assez difficile de décider la question de savoir si le bouchon se projette régulièrement en dehors du micropyle pour former une éminence de fixation, si, pour me servir d'une expression qui m'explique bien ma pensée, l'œuf fait des avances au spermatozoïde ou si, d'habitude, il se comporte passivement, laissant au zoosperme le soin de venir à lui. Des images comme celles que j'ai représentées figures 32, 34, 35, 36, 39 et 40 sont peu fréquentes. Dans l'immense majorité des œufs mûrs le bouchon ne forme guère éminence (pi. XI, fig. 33). Mais il est possible que cette inactivité apparente du protoplasme ovulaire soit la conséquence de la difficulté qu'il a à observer les œufs parfaitement vivants. L'Ascaride mégalocephale habite un animal à sang chaud; c'est pour cela que l'on ne réussit jamais à voir les mouvements anormaux des zoospermes, dont la tête affecte d'habitude la forme d'une hémisphère. De là peut-être aussi l'inactivité

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 151

apparente du bouchon d'imprégnation et la forme régulièrement ovoïde de la plupart des œufs. Il est difficile d'admettre que des érainences comme celles que j'ai figurées (fig. 34, 35 et 36) soient des productions anormales. Elles ont été dessinées d'après des préparations à l'acide osmique, faites moins d'une heure après la mort du cheval dont provenaient les vers. Il est donc probable qu'il en est des œufs comme des spermatozoïdes, que les œufs perdent rapidement par le refroidissement la faculté de changer activement de forme, que le bouchon cesse de présenter des mouvements amœboïdes et que l'éminence de fixation s'efface. Il est une autre particularité fort intéressante que je dois signaler ici. Au moment où le zoosperme vient de se fixer au bouchon et avant qu'il ait commencé à pénétrer dans l'œuf la membrane vitelline se décolle avec la plus grande facilité de la surface du disque polaire et de la région parapolaire, tandis que partout ailleurs elle reste immédiatement appliquée sur le vitellus. Elle se soulève en formant quelques ondulations et on peut voir alors cette membrane isolée s'insérer sur le pourtour du bouchon et se continuer avec lui. Jamais le trou ne se montre béant. Tantôt l'éminence de fixation se trouve toute entière en dedans du micropyle (fig. 35), tantôt en partie en dehors de cet orifice (fig. 36). Mais dans l'un comme dans l'autre cas la substance claire du bouchon s'élève au-dessus de la surface du vitellus. Il est facile de voir que l'éminence de fixation ne constitue pas tout le bouchon : cette saillie se continue directement, vers l'intérieur de l'œuf, dans cette partie du bouchon qui occupe le milieu du disque polaire. Il semble que la faculté que possède la membrane vitelline de se décoller et de se soulever tout autour du bouchon, au moment où celui-ci reçoit le zoosperme, elle la perd très vite. On n'observe plus jamais ce soulèvement de la membrane, quand le spermatozoïde a pénétré dans l'intérieur de l'œuf. Ce soulèvement de la membrane a pour conséquence la formation entre le disque polaire et la membrane vitelline

152 EDOUARD VAN BENEDEN. décollée d'un espace qui se remplit d'un liquide clair et hyalin. Il est probable que ce liquide vient de l'extérieur. Cette particularité s'observe aussi bien sur le frais que dans les préparations à l'acide osmique. Je ne pense pas cependant qu'il s'agisse là d'un phénomène normal. Dans la plupart des œufs l'on n'observe ni décollement de la membrane, ni formation de l'espace. Mais il n'en est pas moins intéressant de constater que pendant la courte période qui s'écoule entre le moment où le zoosperme est venu se fixer sur l'éminence jusqu'à ce qu'il ait commencé à s'engager dans le vitellus, la vitelline attire le vitellus et la membrane vitelline s'efface un peu plus, sur le pourtour du bouchon, que partout ailleurs. Il s'accomplit dans cette région, au moment de la copulation des produits sexuels, certains phénomènes particuliers, qui, pour être difficiles à analyser, n'en sont pas moins constatables dans leurs manifestations. En tous cas l'on peut affirmer que c'est au pourtour du pôle d'imprégnation, dans les limites de la région parapolaire que la membrane vitelline se sépare le plus facilement du vitellus sous-jacent. Meissner a soutenu l'existence d'un micropyle dans l'œuf des nématodes en général et de *Ascaris megalocephala* en particulier. D'après sa théorie bien connue de l'ovogénèse les œufs ovariens, au moment de se détacher du rachis, seraient pourvus d'une membrane et, au point par lequel ils se trouvaient fixés sur le rachis, il resterait un trou qui servirait à l'entrée des zoospermes. La théorie de Meissner n'a plus besoin d'être réfutée. L'œuf ovarien n'a pas de membrane, au moment où il se détache du rachis, et par conséquent, il ne peut présenter de micropyle. Tous les auteurs qui, après Meissner, ont repris l'étude de la question sont d'accord sur ce point. Meissner a-t-il vu le micropyle que j'ai décrit plus haut? A-t-il vu des zoospermes engagés dans cet orifice? Il est permis d'en douter. La description faite par Meissner ne rappelle en rien la réalité. Il n'a vu ni éminence de fixation

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 153

ni disque polaire, ni bouchon d'imprégnation et cependant ces particularités sont bien autrement faciles à constater que l'existence d'une membrane vitelline et d'un orifice micropylaire, qui n'existent qu'au moment même où la copulation va se produire. Meissner a représenté figure 6 des œufs montrant la pénétration des zoopermes. Mais les œufs figurés sont des œufs ovariens ou des œufs de la partie supérieure de l'oviducte. Leur forme triangulaire le prouve suffisamment. Or, à ce stade de la maturation, il n'existe encore ni membrane vitelline, ni par conséquent de micropyle. Je conclus donc avec Claparède et tous ceux qui ont étudié la question après lui en disant que le micropyle de Meissner n'existe pas. „, Appelons d'autre part que Meissner n'a pas su distinguer les zoospermes entrés dans le vitellus de spermatozoïdes accidentellement accolés à la surface. Il prétend qu'il entre plusieurs spermatozoïdes dans le vitellus et il figure des œufs renfermant (?) plusieurs zoospermes! Pas plus que Claparède et Munk, Schneider, Leuckart et Bfirsch n'ont signalé la différenciation polaire des œufs chez les nématodes et Auerbach lui-même, qui a constaté que les deux extrémités de l'œuf diffèrent entre elles, tant chez *VA^mis nigrovenosa* que chez le *Strongylus auriadaris* n'a rien vu qui rappelle ni le disque polaire, ni le bouchon d'imprégnation, ni l'éminence de fixation, ni le micropyle des œufs de l'*Ascaride* du cheval. La présence d'un micropyle, l'existence dans les enveloppes de l'œuf d'un orifice destiné à livrer passage aux spermatozoïdes a été signalée chez beaucoup d'animaux. Mais on a confondu sous ce nom des formations diverses : l'organe que de la Valette St-Georges (45) a décrit sous ce nom, chez les Amphipodes, n'a rien de commun avec un micropyle ; il ne siège pas dans l'enveloppe de l'œuf et constitue un organe embryonnaire dont la valeur morphologique est encore discutée. Rien ne prouve que le canal que l'on observe dans l'œuf des *Najades*, longtemps avant la ponte, et que Keber (46) a appelé un micropyle, serve réellement à l'entrée des zoosper

154 EDOUARD VAN BENEDEN. mes. En tous cas le corps lenticulaire que renferme ce canal et que Keber a pris pour un spermatozoïde, n'a rien de commun avec un élément spermatique. Il est douteux aussi que le canal que présente la zone pellucide de l'œuf des Holoturies et qui a été signalé pour la première fois par J. Müller (47) soit à la pénétration des zoospermes. Les membranes striées, épaisses et molles, telles qu'on les trouve chez tous les échinodermes et chez beaucoup de vertébrés sont traversées avec la plus grande facilité par les spermatozoïdes et cela en n'importe quel point de la surface de l'œuf. L'on peut même se demander si les orifices que présentent les œufs de beaucoup de poissons sont nécessaires pour permettre l'entrée des zoospermes, depuis que Knipffer et Benecke ont démontré que, chez les Lamproies, où il existe un orifice micropylaire, les filaments spermatiques peuvent traverser la membrane de l'œuf en des points où il n'existe aucune ouverture préformée. Il en est autrement pour les œufs pourvus de membranes épaisses et résistantes telles qu'en présentent les œufs des insectes. Leuckart a démontré irrévocablement la nécessité de ces orifices pour permettre la pénétration des zoospermes et la fécondation des œufs. En ce qui concerne les poissons il est à remarquer que les conclusions de Kuppfer et Benecke ne concordent nullement avec les observations de la plupart des auteurs. Coblentz affirme que chez le *Myxine* Planeri il ne pénètre qu'un spermatozoïde et (lui) c'est toujours et exclusivement par le micropyle que le spermatozoïde traverse la membrane de l'œuf. Ransom (58) a vu plusieurs fois un spermatozoïde pénétrer par le micropyle et aussi chez plusieurs poissons osseux; enfin. Hofmann (57) dans son récent mémoire dit que chez *Scorpaena*, *Jadis* et *Urophycis* un zéro unique s'engage dans le micropyle. Il faut préciser la surface du pôle: il va jusqu'à dire que chez ces poissons il ne peut pas entrer plus d'un spermatozoïde à l'intérieur de l'œuf: - ihm weht mehr als Ein Spermatozoon durch die Membran der Vitelline des Nematoden an.

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 155 tablement pour but de permettre au spermatozoïde de pénétrer à l'intérieur de l'œuf. Partout où la membrane existe, elle oppose un obstacle infranchissable aux zoospermes. C'est ce que l'on peut conclure de ce fait que jamais un spermatozoïde ne pénètre dans l'œuf si ce n'est après s'être fixé, au préalable, au bouchon et avoir passé par l'orifice micropylaire. Ici la nécessité du micropyle résulte de deux circonstances, de la précocité de la formation de la membrane vitelline et du volume du zoosperme. L'opinion que le zoosperme peut pénétrer dans le vitellus par n'importe quel point de sa surface est professée par Hertwig et par Fol, en ce qui concerne les Echinodermes. Ce dernier auteur a décrit sous le nom de " cône d'attraction ", un prolongement du corps protoplasmique de l'œuf qui, s'engageant dans la zone pellucide, va à la rencontre du spermatozoïde; mais il admet que ce cône peut se produire en n'importe quel point de la surface du globe vitellin, que son lieu de formation dépend du point où le spermatozoïde qui doit féconder l'œuf s'est engagé dans la zone pellucide. Je soupçonne que ce cône d'attraction pourrait bien être le même organe ovulaire que j'ai appelé le bouchon d'imprégnation, qu'il se forme en un point déterminé de la surface du vitellus et que ce point, prédestiné à recevoir le zoosperme, répond à l'une des extrémités d'un axe organique qui existerait dans l'œuf des échinodermes, comme dans celui de nos ascarides. Ce qui tend à prouver qu'il en est ainsi c'est une observation importante faite par Selenka. Cet auteur constate qu'il existe chez le *Toxopneustes variegatus*, dès avant la fécondation, un point différencié de la surface du vitellus : il se distingue de tous les autres points par la présence d'une éminence que l'auteur appelle " Dotterhögel ". Ce point répond au lieu de formation du globule polaire. Presque toujours, dit Selenka, c'est dans l'éminence vitelline que s'engage le zoosperme. Il ajoute, il est vrai, que la pénétration peut se faire aussi par d'autres points. Mais l'on peut se demander si, ces derniers zoospermes concourent réellement à la fécondation?

The text on this page is estimated to be only 17.93% accurate

156 ED0114Rn yxy BENEBEH. Flemming a confirmé, chez le Toxopitistes Uvidus, Venstence liu DoUerhiigd signalé par Selenka. Mais il ne s'est pas occupé de la question de savoir si c'est par ce point que le zoosperme pénètre. Si l'un trouve peu de renseignements sur l'existence de l'œuf des invertébrés d'un point différentié, prédestiné & J reeevoii' le zoosperme, il existe, en ce qui concerne les vertébrés, des données positives de la plus haute valeur. Les faits que j'ai signalés chez l'ascaride du cheval présentent avec ceux que Calberla (48) et aussi Aug. MuUer (49), Kupfler et Beuecke (50) ont fait connaître chez les lamproies, les analogies les plus frappantes. D'après Calberla un seul et unique zoosperme pénètre dans le vitellus, chez le Pétrovizyon Planeri; il traverse un canal en forme d'entonnoir creusé dans la membrane de l'œuf, que Calberla appelle le micropyle externe. Cet orifice siège à l'une des extrémités du grand axe de l'ovulaire; il occupe le centre d'une saillie de cette enveloppe, soulevée en forme de verre de montre. La concavité du verre de montre est occupée par un protoplasme clair et hyalin, dépourvu de granulations vitellines, qui s'étend en une mince couche sur tout le pourtour du vitellus et se prolonge d'autre part, vers l'intérieur de l'œuf, en formant un cordon solide à renflé à son extrémité interne. Selenka a signalé l'existence d'une couche semblable chez le Toxopneustes mriegaitvs et il admet aussi qu'au point où le zoosperme pénètre cette (hyaline se continue vers l'intérieur de l'œuf. Calberla a que ce cordon solide et homogène remplit une sorte de creusé dans la substance opaque du vitellus, suivant l'axe de l'œuf. Ce canal Calberla l'appelle le conduit spermatique (Speinagmig), et son orifice externe est désigné sous le nom de micropyle externe. Le zoosperme, après avoir traversé le micropyle externe, pénètre dans le conduit spermatique et sa tête s'y transforme probablement en un pronucleus mâle tandis que sa queue, qui reste engagée dans le micropyle externe bouche cet orifice et barre ainsi le passage à tout autre élément spermatique. Le verre à montre de Calberla

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 157 répond

évidemment à notre région parapolaire; la couche de protoplasme hyalin, qui remplit la concavité du verre à montre, est représentée, chez *V. Ascaride* megàloc^hàla, par le disque polaire et le cordon hyalin du canal spermatique est de tous points comparable à ce que j'ai appelé le bouchon d'imprégnation. De même que nous avons observé qu'au moment où un zoosperme vient se fixer au bouchon la membrane vitelline se détache avec la plus grande facilité du vitellus sous-jacent tout à l'entour du bouchon, qui reste engagé dans le micropyle, de même Calberla a vu que chez la lamproie, au moment où le filament spermatique arrive au contact du protoplasme, dans le fond du micropyle externe, le vitellus se détache de la membrane, tout autour du pôle d'imprégnation, et dans l'espace qui se forme et qui ici s'étend progressivement vers le pôle inférieur de l'œuf, s'accumule un liquide qui n'est autre que de l'eau venue de l'extérieur. Mais ici aussi un amas de protoplasme hyalin, en tous points comparable à notre éminence de fixation reste engagé dans le micropyle, pour conduire le spermatozoïde. Le cordon hyalin reliant le micropyle interne au micropyle externe, Calberla le désigne sous le nom de Samenleidband, Il continue, à travers l'espace périvitellin la masse protoplasmique qui remplit le canal spermatique. H saisit en quelque sorte le zoosperme au moment où ce dernier gagne le fond du micropyle externe et l'entraîne dans le corps de l'œuf. Nous allons voir que le bouchon d'imprégnation remplit, chez l'ascaride, la même fonction et, chez les lamproies comme chez l'*Ascaris* du cheval, la substance du bouchon finit par rentrer dans le vitellus. Calberla a vu que le corps et la pièce moyenife du zoosperme sont seuls entraînés dans le vitellus, que la queue du filament spermatique reste engagée dans le canal micropylaire, de façon à boucher cet orifice et empêcher par là l'entrée d'autres zoospermes. Nous allons voir que chez l'*Ascaris* du cheval, la queue du zoosperme sert, elle anssi[^] à fermer le micropyle.

160 EDOUARD VAN BENEDEN. mâle ne prendrait pas naissance dans la figure claviforme. Van Bambeke lui aussi avait vu la traînée pigmentaire d'origine spermatique ; il l'a décrite avant Hertwig et comme lui il a reconnu l'apparition d'un élément nucléaire à l'extrémité interne de cette traînée. Mais il ne pense pas que cet élément nucléaire intervienne dans la formation du premier noyau de l'embryon. L'hypothèse d'après laquelle cette traînée pigmentaire d'origine spermatique, unique chez les Ophérodites, serait l'équivalent de l'une des nombreuses traînées qui paraissent exister chez l'*Axolotl* et chez le Crabe n'est donc pas écartée; il est possible que le pronucleus mâle qui contribue à la formation du premier noyau embryonnaire ne prend pas naissance à l'extrémité d'une semblable traînée; que les éléments nucléaires qui s'y forment n'ont qu'une existence éphémère et une importance très secondaire, voire même accidentelle, que le zoosperme véritablement actif pénètre par le Keimpunct et que le pronucleus mâle proprement dit se forme dans la figure claviforme. Les observations faites chez les Lamproies d'une part, chez un Nématode de l'autre, tendent à établir que la fécondation de l'œuf est l'œuvre exclusive d'un zoosperme unique qui pénétrerait dans le vitellus par l'extrémité de l'axe organique de l'œuf. Les faits qu'a révélés l'étude de l'œuf des poissons osseux vont encore à l'appui de cette opinion. Sanson a reconnu le premier que le micropyle répond toujours au centre du germe. Hens a confirmé le fait pour le saumon et Hoffmann pour plusieurs autres poissons Téléostéens. Si, comme cela ressort des observations de Sanson et de Hoffmann la fécondation de l'œuf est l'œuvre du zoosperme qui pénètre par le micropyle. il est évident qu'ici aussi il y a prédestination d'un point déterminé de la surface du vitellus pour la réception du zoosperme et ici aussi ce point est l'une des extrémités de l'axe organique. Il est à remarquer que, d'après Hens et Hoffmann. c'est au voisinage de ce point que commence le vitellus et qu'apparaît la chambre péri-vitelline.

The text on this page is estimated to be only 23.58% accurate

HECHERCHES BPH LA PÉCOÏDATION . 181 m. Le spermatozoïde se fixe au bouchon d'implégnation par le milieu de ce que j'ai appelé son liémisplièrè céphalique. J'ai montré plus haut que dans le spermatozoïde, comme dans l'œuf, on peut distmguer un axe organique et physiologique; la symétrie du zoosperme est semblable à celle de l'œuf et tantlis que l'une des extrémités de l'axe répond au milieu de l'hémiaphère céphalique, l'autre extrémité est représentée par la pointe de la queue. J'ai désigné la première sous le nom de pôle d'imprégnation; c'est en effet, par la région avoisinant ce pôle que le zoosperme s'accôle à l'éminence de fixation de l'œuf. Au moment de la copulation des deux éléments sexuels les ases du zoosperme et de l'œuf se placent dans la prolongation l'un de l'autre et l'accolement se fait pai- les pôles désignés sous le même nom. Quand je caractérise de cette fa^jon la position relative de l'œuf et du zoospenne, an moment de la copulation, je n'entends nullement affirmer, que les axes des deux éléments forment toujours ensemble une droite : les déviations accidentelles qui peuvent se présenter sont le résultat inévitable des pressions que subissent les œufe aussi bien que les spermatozoïdes à l'intérieur des organes sexuels. Mais n'étaient ces causes perturbatîces externes, ces deux axes formeraient ensemble une seule et même droite. Je ne puis m'empêcUer d'appeler ici l'attention sur d'autres analt^es bien remarquables entre le zoosperme et l'œuf. L'un et l'autre sont partiellement recouverts par une membrane et leur protoplasme n'est à nu que suivant une région limitée de leur surface. Si le zoospenne se fixe toujours et eiclusivement par son hémisphère céphalique, s'il ne réussit & s'accoler qu'à Téminence de fixation, c'est apparemment parce que la présence de la membrane vitelMne d'une part, de la membrane caudale du zoospenne de l'autre, empêchent l'union des produits sexuels par tout autre point de leur surface. La composition stratifiée que je signalais plus haut dans la constitution de l'œuf se retrouve tout aussi clairement dans le spermati^zoïde, dont la calotte hémisphérique peut être

The text on this page is estimated to be only 23.88% accurate

162 EDOOARD TAN BENEDEN. comparée à la couche corticale de l'œuf. Peut-être ces analogies n'ont-elles aucune portée; il est difficile d'en voir la raison; mais j'ai cm néanmoins devoir les signaler. Quand j'ai appliqué aux spermatozoïdes des nématodes les noms de tête et de qietie je n'ai voulu par là affirmer qu'une chose, c'est que l'hémisphère granuleux du zoosperme des nématodes répond à l'extrémité antérieure des filaments spermatiques des autres animaux, que la papille constitue leor partie postérieure. Ce qui permet de soutenir ce rapprochement, c'est d'abord que lors de la copulation l'hémisphère granuleux se comporte vis-à-vis de l'œuf comme cette partie que l'on désigne sous le nom de tête, quand il s'agit de filaments spermatiques; c'est ensuite que le noyau siège dans l'hémisphère gi-anuleui, de même que dans les filaments spermatiques il se trouve dans la tête. Il est suffisamment établi aujourd'hui que la tête, dans beaucoup de filaments spermatiques, peut-être même chez tous, comprend, indépendamment du noyau du spermatocj-te, un revêtement protoplasmique complet, pour que l'on soit autorisé à comparer l'ensemble d'un zoosperme filamenteux à un spennatozuïde de nématode. Mais je n'entends nullement affirmer que l'hémisphère granuleux de ces derniers est exactement homologue de la tête d'un filament spermatique ordinaire et je n'essaierai d'établir aucun parallèle entre les pai'ties constitutives des uns et des antres, liB lait que les zoospermes des nématodes pénètrent dans le vitellus le gros bout en avant n'est pas nouveau. Meissner, Schneider et Leuckart ont signalé ce fait et il n'est pas douteux que ces derniers auteurs n'aient vu des zoospermes copules. Je n'oserais pas affirmer qu'il en est de même de Nelson. La figure que Schneider a donnée et qui a été récemment reproduite dans le livre de Hensen (56) montre, è. n'en pas douter, un zoosperme physiologiquement fixé à l'œuf et à moitié entré dans l'intérieur du corps ovulaire. Aussitôt que le zoosperme est bien fixé au bouchon, son hémisphère céphalique change de forme : il s'applatit dans

RECHERCHES StR LA fT-v-M'^nA toute la partie de sa surface qui s'-esi a>>!r^ iz V.^vb.'i r* sa forme devient celle d"nn se^ienî dr ijliiîre jL XL fig. 40 et 41). Les figures 33 à 41 m.nnv::: 1^ îlîs-s >:::-v:îr Dans les figures 40 et 41 on Toit la limir rLtr^ l-r z> «^î-erzir et le bouchon marquée par une ligne à i-ra jr^ îr:::^- Les fîBLces latérales de la tête d'abord C'>nvexes en deLir? irrzi.rzr. ensuite les caractères d'une surûure crlindriiiiH. IV. Le bouchon d'imprégnation descieud pri-gressÎT^Tne::: vers Tîntérieur, entraînant avec lui le z^i-i^s^errie qui se trouve fixé à lui par une surface rép^juant à p^u près an diamètre du micropyle. Pendant ce mouvement de «ies-rrute ou de pénétration du bouchon intimement uni au s{*^rmat'> zoïde, le disque polaire, sur tout le p*>urtôur du b>uohon. s'infléchit légèrement, de telle sorte que si, par Timagination. on écarte le spermatozoïde, il reste à la place où il se trouvait fixé une fossette en forme d'assiette, dont le fond constitué par lé bouchon est plan tandis que ses faces latérales, f jrmées par la partie la plus interne du disque pijlaire sont évasées (fig. 41 et 42). A un certain moment, la tête du zoosperme remplit en grande partie cette coupe; elle affecte fréquemment alors la forme que nous avons représentée figure 41: elle est appliquée par une face à peu près plane contre le fond de la coupe, par des &ces latérales obliquement coupées, contre la portion infléchie du disque polaire. La figure 41 montre qu'il règne tout autour de la portion fixée de la tête du zoosperme un sillon circulaire limité en dedans par la portion libre des faces latérales de la tête et en dehors par le disque polaire. L'on ne peut examiner avec attention une série d'œufs montrant le spermatozoïde partiellement engagé dans le vitellus sans acquérir la conviction, qu'au stade que nous considérons, la portion engagée de la tête exécute des mouvements amœboides très actifs. C'est probablement gi^ce à

The text on this page is estimated to be only 21.60% accurate

EDOUARD TIRRELL. I la contractilité de son protoplasme céphalique qu'un zoosperme peut pénétrer dans l'œuf en passant par un micropyle, dont le diamètre est parfois inférieur à celui de la tête elle-même. (pi, Xn, fig. 45 et 46, œufs traités par l'acide osmique, montés dans la glycérine, sans coloration préalable; pi. XI, fig. 35. et 36 acide osmique, picocarmin, glycérine). Aussitôt qu'une partie de la tête a pénétré, elle prend les formes les plus variées; témoin les figures de la planche XII; elle s'insinue entre la membrane vitelline et le drapeau polaire, s'étale à la face interne de cette membrane et soulève les bords de l'orifice micropylaire. Tout l'écoulement céphalique finit par passer à travers le micropyle et, à ce moment, le bord, libre de la membrane vitelline répond à peu près au bord de ce que j'ai appelé plus haut la coupe du zoosperme (fig. 48 et 49, pi. XU). A ce moment la membrane vitelline se met en continuité de substance avec la membrane qui recouvre toute la portion caudale du spermatozoïde; la membrane de l'œuf et la membrane du zoosperme n'en font plus qu'une, l'une venant compléter l'autre; le micropyle est fermé par l'intercalation de la membrane du spermatozoïde dans celle de l'œuf, et l'accès du vitellus est désormais fermé à tout autre élément spermatozoïque. Tandis que le spermatozoïde . paraît encore en dehors de l'œuf par toute sa portion caudale, . en réalité il se trouve déjà tout entier dans la cavité commune circonscrite par les deux membranes confondues en une seule. Cette membrane je propose de l'appeler la membrana . Aussitôt que l'orifice micropylaire s'est fermé la tête du \ zoosperme tend à reprendre sa forme hémisphérique. Les < figures 50 à 55 montrent les phases successives de cette rétraction. Dans l'immense majorité des cas le protoplasme , de la tête du zoosperme se décolle de la membrane ovo-spermatozoïque, de telle sorte qu'un espace à section triangulaire apparaît tout autour de la tête du zoosperme; «l'autre fois le décollement se fait d'un côté seulement. Quelquefois l'espace triangulaire résulte de ce que le zoosperme affecte l'une d

la contractilité de son protoplasme céphalique qu'un zoosperme peut pénétrer dans l'œuf en passant par un micropyle, dont

The text on this page is estimated to be only 22.06% accurate

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 165 figures typiques compliquées que j'ai représentées figures 50 et 51. Mais le plus souvent l'espace dont je viens de signaler l'apparition est limité suivant une de ses faces par le corps protoplasmique du zoosperme, suivant la seconde par le disque polaire, suivant la troisième par la membrane ovospennatique. Telles sont les conclusions d'un grand nombre d'observations faites en partie sur le frais, en partie sur des œufs traités par les divers méthodes indiquées plus haut. Cette description sommaire d'un certain nombre de figures typiques servira à démontrer les faits sur lesquels ces conclusions s'appuient.

Planche Z7. Figure 39. La membrane vitelline est très légèrement soulevée suivant les bords du micropyle, par lequel sort une substance claire, formant l'éminence de fixation; elle est largement et intimement unie à la tête du zoosperme. (Acide osmique, picrocarmin, glycérine, 1/12 Imm. hom. Zeiss; chambre claire.) Figure 40. Les bords du micropyle ne sont pas relevés. Par le micropyle proémine la masse claire du bouchon d'imprégnation qui occupe le milieu du disque polaire. Dans la substance du bouchon et jusque dans l'éminence de fixation se voient des éléments figurés du vitellus. (Acide osmique, picrocarmin, glycérine, 1/12 Imm. hom. Zeiss; chambre claire.) Planche XH. Figure 46a. La moitié antérieure de la masse protoplasmique de la tête est entrée. Un étranglement divise la tête en deux parties. L'intérieure est plus foncée et bien colorée; l'autre qui est encore en dehors de l'œuf est plus pâle et moins colorée. Une ligne transversale très nette au niveau de l'étranglement; elle répond au bord libre de la membrane vitelline; elle est l'indice du micropyle. Une seconde ligne transversale se projetant sur le noyau est le bord de la coupe caudale du zoosperme. Une troisième marque la limite entre la coupe et la papille. (Acide nitrique 3 %; carmin boracique, glycérine, 1/12 Imm. hom, Zeiss; chambre claire.) Figure 45a. Cette figure représente à peu près le même

166 EDOUARD VAN BENEDEN. stade de la pénétration. Les limites de la coape sont beaucoup moins nettes. (Acide nitrique 3 •/©; carmin boracique, glycérine, 1/12 Imm. hom. Zeiss; chambre claire.) Figure 47. La partie de la tête qui est engagée s'est insinuée entre la membrane vitelline et la plaque d'imprégnation. Elle s'est étalée en éventail. On distingue nettement le bord du micropyle et aussi celui de la coupe caudale. Le contour de la coupe est marqué par une ligne plus foncée que celui de la papille. Une partie notable de la tête se trouve encore en dehors du micropyle. (Ac osm. picrocarmin, glycérine, 1/12 Imm. hom. Zeiss; chambre claire.) Figure 48. Tout l'hémisphère céphalique a pénétré; le bord micropylaire se confond avec le bord de la coupe caudale du zoosperme. A raison du diamètre relativement peu considérable du micropyle un étranglement très marqué sépare la tête de la queue du zoosperme. Toute la tête forme éventail : ses faces latérales sont adjacentes à la membrane vitelline. (Ac osm. picrocarmin, glycérine, 1/12 Lnm. hom. Zeiss; chambre claire) Figure 49. Même stade que le précédent. La face profonde de la tête est très irrégulière ; elle se moule au milieu sur une sphère vitelline; sur les côtés sur des gouttelettes homogènes. La limite entre la coupe et la papille est bien visible. (Même mode de préparation et même grossissement que les stades précédents.) Figure 50. Le zoosperme en grande partie engagé a commencé à se décoller de la membrane vitelline, dont le bord est relevé, de façon à former une sorte de cône tronqué. Un espace à section triangulaire, parfaitement homogène, se voit tout autour du spermatozoïde. (Ac. osm., picrocarmin, glycérine; 1/12 Imm. hom. Zeiss; chambre claire.) La figure 51 représente un stade très semblable au précédent : cependant la forme de la tête est toute différente. Sa face profonde s'aplatit au milieu du vitellin, ses faces latérales au-dessus de la plaque d'imprégnation, au milieu du vitellin, la place antérieurement occupée par

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION 167 le bouchon. Cela se voit tout aussi clairement dans la figure 52 qui est intéressante en ce qu'ici, par suite du changement de forme de la tête, nous passons à des stades comme ceux qui ont été représentés dans les figures 42 et 53. Ces figures montrent l'espace clair qui entoure la portion rentrée du zoosperme délimité en dedans par ce dernier, en dehors par la membrane vitelline et en bas par le disque polaire. Si l'on compare entre elles les figures 50, 51 et 52, qui toutes trois montrent très nettement la ligne suivant laquelle s'est faite la soudure entre la membrane vitelline et la membrane de la coupe du zoosperme, il semble que l'on doive admettre une rétraction progressive de la membrane qui entoure la queue du zoosperme, comme si cette membrane était à la fois malléable et élastique. Les figures 51, 52 et 53 sont dessinées comme les précédentes à la chambre claire et toutes au même grossissement (1/12 Imm.hom.Zeiss.), d'après des préparations à l'acide osmique, colorées par le picrocarmin et montées dans la glycérine. Il en est encore de même des figures 54, 55 et 56 qui sont fort instructives. Dans ces trois cas la membrane du zoosperme s'est confondue avec celle de l'œuf, suivant le bord libre de cette dernière, au niveau du micropyle. Le décollement du spermatozoïde s'est fait d'un côté seulement, de sorte qu'un espace périspermatique s'est constitué d'un côté seulement. Dans la figure 56 cet espace paraît encore bien séparé du vitellus et l'on pourrait supposer qu'il est rempli d'un liquide homogène, qui n'a rien de commun avec le corps protoplasmique de l'œuf. Mais la figure 54 et surtout la figure 55 montrent cet espace envahi par le vitellus. Ces images sont des plus intéressantes à un autre point de vue : elles démontrent de la façon la plus évidente la participation de la membrane spermatique à la formation de l'enveloppe, close de toutes parts, qui renferme dès à présent œuf et spermatozoïde. Elles justifient pleinement la dénomination de membrane (n)Hspermatique que j'ai donnée à l'ensemble formé par la membrane vitelline soudée à l'enveloppe du zoosperme. La série des figures 57 & 61 représentent des zoospermes

168 EDOUARD VAN BENEDEN. altérés par un séjour prolongé; sur porte-objet, dans ce semm artificiel de Kronecker. Des images semblables se rencontrent fréquemment aussi, quand on examine des œufs, dans le liquide cavitaire de Pascaride abandonné à la température ordinaire pendant quelques heures, pendant 24 heures par exemple, après la mort du cheval dont il provient. La figure 57 montre un spermatozoïde récemment fixé & Témoin de fixation ou portion externe du bouchon d'imprégnation, n s'est formé par imbibition, dans la substance protoplasmique hyaline du bouchon, de grandes vacuoles. Je considère cette figure comme représentant une altération post mortem d'une image semblable à celle que j'ai représentée figure 39, d'après une préparation Mte en traitant les œufs tout frais par l'acide osmique. La figure 57 a été dessinée à la chambre claire ; obj. 8 de Hartnack. En suivant le même œuf pendant longtemps, j'ai vu les vacuoles représentées dans le bouchon (fig. 57) grandir lentement et le spermatozoïde être progressivement écarté de l'œuf. La figure 58 représente, d'après le frais et peu altéré, un stade de pénétration voisin de celui que j'ai dessiné figure 58, d'après une préparation à l'acide osmique. (Imm. 10 de Hartnack. chambre claire.) Les figures 59. 60 et 61 représentent, profondément altérés, par rimbibition du spermatozoïde, des stades voisins de ceux que j'ai représentés figures 45. 46 et 47 d'après des préparations à l'acide osmique. Il faut tenir compte que le grossissement est différent. Les figures 59, 60 et 61 ont été dessinées à la chambre claire combinée au 10 A immersion de Hartnack. Je considère les images représentées figures 59 et 60 comme montrant les premières phases d'un processus d'altération qui atteint son apogée dans la figure 61. Des semblables altérations se produisent fréquemment sous les yeux de l'observateur. En examinant les figures 46 et 47 de *Thémisphère oéphalique* qui a pénétré dans l'œuf a une toute autre apparence que celle qui se trouve encore

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 169 en dehors du micropyle. La portion de la tête qui n'est pas encore entrée se colore beaucoup moins énergiquement; elle est aussi formée d'un protoplasme moins réfringent. Les limites de ces portions céphaliques sont très nettement marquées d'une part par le contour du micropyle, d'autre part par celui de la coupe caudale du zoosperme. Les figures 59 et 60 montrent aussi très distinctement deux parties constitutives de rhémisphère céphalique; les figures 58 et 59 semblent indiquer que les différences dans l'aspect et les propriétés de ces deux portions de l'hémisphère ne dépendent pas exclusivement de la pénétration ou de la non pénétration. Le noyau du zoosperme se trouve d'ordinaire vers la limite entre la portion pâle que j'appellerai la [^] pièce intermédiaire [^] et la portion foncée que je désignerai sous le nom de [^] pièce terminale [^]; il est cependant plus fortement engagé dans la pièce intermédiaire, quelquefois même complètement logé dans cette partie du zoosperme. Des images comme celles que nous avons représentées figures 59 et 60 montrent que la substance de la pièce intermédiaire a une teneur toute particulière à donner lieu à des phénomènes d'imbibition; le contour externe se soulève sur tout le pourtour de la pièce intermédiaire. Il semble qu'il existe une véritable membrane, se continuant d'une part avec la membrane vitelline, suivant le bord libre de cette membrane, au niveau du micropyle, d'autre part avec la membrane spermatique le long du bord libre de la coupe. Le liquide qui s'accumule dans la couche corticale de la pièce intermédiaire imbibe aussi la substance interfibrillaire de la pièce intermédiaire; car le volume de cette portion de l'hémisph[^] céphalique s'accroît considérablement, et il semble que les nodosités des filaments moniliformes du protoplasme s'écartent les unes des autres, que ces filaments finissent par se rompre et se désagréger. Cela paraît résulter clairement de l'examen d'images très fréquentes comme celle que j'ai représentée figure 61. La pièce intermédiaire s'est gonflée en une immense gouttelette sur l'une des faces latérales de laquelle

170 EDOUARD VAN BENEDEN. se trouve insérée la queue du zoosperme ; la pièce terminale de ce dernier se trouve engagée dans l'orifice micropylaire considérablement distendu. Des granulations protoplasmiques de la pièce intermédiaire les unes, entourant le noyau, sont adjacentes à la pièce terminale, les autres se trouvent à la base de la coupe. Cette grosse gouttelette est-elle délimitée par une membrane circonscrivant un espace rempli de liquide? les images 59 et 60 s'expliquent-elles en ce sens, qu'elles résulteraient d'un soulèvement déjà très accusé d'une membrane dont la pièce intermédiaire serait pourvue? du liquide s'amasse-t-il entre cette membrane et le protoplasme? Je ne le pense pas. Tout le phénomène produit la même impression que s'il s'agissait du gonflement par imbibition d'une substance comparable à de la gomme. Dans mon opinion c'est la substance interfibrillaire du protoplasme qui s'imbibe peu à peu après la mort, gonfle et donne lieu à la formation non d'une vésicule, mais d'une goutte visqueuse. La figure 60 montre que ce n'est pas seulement la pièce intermédiaire qui peut ainsi s'imbiber, mais aussi la pièce terminale. Or, il n'existe pas plus de membrane à la face externe de la pièce terminale que sur les faces latérales de la pièce intermédiaire. Il se produit des phénomènes d'imbibition analogues chez des zoospermes non encore copules. Les figures 20 et 21 (pi. XI) montrent des zoospermes libres, altérés par imbibition. J'ai déjà exprimé plus haut l'opinion que l'on ne peut nullement conclure d'images semblables à l'existence d'une membrane autour de l'hémisphère céphalique des zoospermes. Mais l'on peut je crois légitimement conclure d'images comme celles que j'ai représentées figures 59, 60 et 61 que la substance interfibrillaire du protoplasme du zoosperme constitue en quelque sorte le ciment par lequel se fait la réunion des bords de la membrane vitelline à la coupe spermatique. Les préparations d'œufs traités par l'alcool au tiers, colorés par le carmin boracique et montés dans la glycérine sont de

The text on this page is estimated to be only 26.66% accurate

EECHEACHES Sll Li rCCO>DIT10>. 1«1 la plBs hnte milité en tre qa eDes confirmieit d*iiiie nuinitère édalante qnelqBesHins des conclusioBS iformolêes plus luiuu putiaitièreiiient en ce qui c^^hreroe l'existence de U memtmne qiennadqne et rocclnsion da micrv^pyle par soudure de la Bembrane vitelline avec la membrane siH^nuaiique, Par ractinMi de Fakocd an tiers la membrane spermatique se dêci^le fréquemment du protoplasme sous jacent et la membrane viteOine se détache du disque polaire: en même temps le zoospenne déjà fixé au bouchon est éloigné du vitellus. a>mme s'fl se trooyait entre ces parties une sulistanoe (virtioulière jousBant de la propriété de gonfler énormément par Faction de rakool an tiers. Un espace artificiel, souvent très étendu^ se ocmstitue au pôle d'imprégnation entre le disiiue et la membrane vitelline. Dans les cas où celle-ci se ti*ouvait déjà sondée à la membrane spermatique, cette dernière intenient dans la délimitation de cet espace, dans lequel se voit alors le spermatozoïde plus ou moins écarté de la surface du vitellus. Presque toiyours cependant il reste relié au milieu du distiue polaire par quelques filaments dont il sera question plus loin. Ce n'est qu'exceptionnellement qu'il reste accolé et intimement uni au bouchon. Jamais un semblable soulèvement de la membrane vitelline ne se produit en aucun autre point de la surfivce de l'œu!" et, chose bien remarquable, les phénomènes dont il vient d'être question ne se produisent que pour autant que le zoosperme ne soit pas encore profondément engagé dans le vitellus, C4)uime c'était le cas pour ceux que j'ai représentés figures 71, 72, et 7 (J. A partir du moment où la papille terminale du zoosperme, fait seule encore saillie à la surface de l'œuf, la membrane vitelline a complètement perdu la propriété de se soulever et de donner lieu, autour du pôle d'imprégnation, à la chambre péri8i)ermatique artificielle. Je passe & la description objective de quelques images justificatives. Figure 64. Cette figure nous montre sous un aspect mi peu différent^ résultant de la différence des méthodes employées

The text on this page is estimated to be only 22.12% accurate

172 EDOUARD VAN BENEDEN. le même stade que j'ai représenté figure 35. La tête du zoosperme n'a encore traversé ni en tout, ni en partie, l'orifice micropylaire. Figure 65. La membrane vitelline est restée appliquée sur le vitellus; le zoosperme se trouve légèrement écarté du bouclion; la membrane spermatique a été soulevée. On distingue nettement la partie de la membrane qui se trouvait appliquée sur la coupe de celle qui recouvrait la papille. Il paraît y avoir déjà continuité entre la membrane vitelline et la membrane spermatique, sur le pourtour de la tête fortement aplatie et bouchant exactement l'orifice micropylaire. (Alcoolij au tiers, carmin boracique, glycérine, 1/12. Imm. hom. Zeiss à lumière claire. Mêmes renseignements pour la figure 64 les figures 68, 67, 68, 69, 30, 73. 74, 75 et 76 dont il est question. Toutes ces figures sont dessinées au même grossissement.) Figure 66. Même stade que le précédent; mais ici la membrane vitelline a été soulevée, de même que la membrane spermatique, qui s'est décollée de toute la surface du zoosperme. Les deux sont en continuité l'une avec l'autre et délimitent ensemble un espace périspennatique très étendu, dans lequel se voit le spermatozoïde libre de toute membrane, Figure 67. Le zoosperme est vu obliquement; la membrane spermatique ne s'est pas décollée, tandis que la membrane vitelline délimite extérieurement un espace rempli de liquide Figure 68. Le spermatozoïde se trouve légèrement écarté du vitellus, comme c'est aussi le cas dans les figures 65, 6

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 173 Figure 69. Même stade que le précédent. Mais le zoosperme est resté fixé sur le vitellus, auquel il est intimement uni suivant une surface très étendue. Figure 70. Même stade que ceux qui sont représentés dans les figures 68 et 69; mais l'on constate ici une distension plus considérable de la membrane vitelline. Cette figure montre une particularité assez fréquente dans les préparations à l'alcool : La papille caudale est entourée par une sorte de cornet très délicat, finement granuleux, légèrement strié transversalement, qui reproduit assez bien la forme de la papille. Ce cornet est-il formé par la membrane soulevée et détachée de la papille? Il semble qu'il en est ainsi. Mais je ne pense pas qu'il s'agisse ici d'autre chose que d'une altération accidentelle, car on ne voit jamais rien de semblable ni sur le frais, ni dans les préparations à l'acide osmique, ni dans les préparations à l'acide nitrique. Figure 73. Image très semblable à la précédente, mais qui montre nettement la continuité entre la membrane vitelline et la membrane spermatique décollée. Figure 74 et 75. Le spermatozoïde a été fortement écarté de la surface du vitellus et occupe une chambre périspermatique très étendue. Dans la figure 74 on distingue encore assez bien la partie de la membrane délimitant cette chambre qui vient du zoosperme (membrane de la coupe), de celle qui dérive de l'œuf. Le seul auteur qui ait figuré des altérations de l'œuf, résultant de l'action des réactifs employés, au moment de l'éclosion du zoosperme, rappelant celles que je viens de décrire c'est Fol. Il a représenté planche V, figure 13, 14 et 15 de son grand mémoire, trois phases de la pénétration du zoosperme dans le vitellus et du soulèvement de la première membrane vitelline chez *Toxopneustes*, d'après des œufs coagulés quelques instants après la mise en présence des œufs et du sperme, par l'acide acétique à 2 % et traités ensuite par l'acide osmique à 1 %.

The text on this page is estimated to be only 20.93% accurate

E00r4R0 VA!» BENEDEN. La remarquable analogie que présentent les figures de Fol, surtout sa figure 14, avec celles que je publie donnent une forte présomption en faveur de l'idée que j'ai exprimée plus haut relativement à la différenciation de l'œuf au pôle d'imprégnation et l'existence, dans l'œuf des échinodermes, d'un axe organique et physiologique préalablement à la fécondation. La concordance de mes observations et de celles de Fol avec celles de Aug. Millier, de Calberla, de Kupffer et de Benecke, au sujet des faits qui s'accomplissent normalement au pôle d'imprégnation chez les lamproies mérita d'être signalée encore ici. Je pense en effet, que cette prédisposition que l'on connaît chez nos Ascaris, au soulèvement de la membrane vitelline dans toute la région avoisinant le pôle d'imprégnation, d'où résulte, sous l'influence de certains réactifs, la formation d'une chambre périspermatique artificielle ou d'espaces tels que les ai figurés 35, 36 et 37, doit être interprétée en ce sens qu'il apparaît ici virtuellement un espace péri-utérin dans la région correspondante à celle où, chez les échinodermes, et chez les lamproies, ce même espace apparaît effectivement. Si l'on jette un coup d'œil comparatif sur la figure 14 (pi. V) de Fol, les figures 2, 3, 4, 5 et 7 de Kupffer et Benecke, la figure 5 de Calberla, on reconnaîtra que l'espace périvitellin, tant chez les échinodermes que chez les lamproies, se forme en quelque sorte en deux phases et que cet espace se constitue de deux portions. L'une relativement peu étendue règne tout autour du point par lequel se fait la pénétration; l'autre intéresse le reste de la surface du vitellus. Il semble même que ces deux espaces peuvent avoir, à un moment donné, une existence indépendante (voir la figure 5 de Calberla et la figure 7 de Kupffer et Benecke). Ces figures montrent que le vitellus est encore en continuité avec la membrane vitelline suivant un cercle dont le centre répond au pôle d'imprégnation; en dedans et en dehors de ce cercle le vitellus est déjà en retrait. Je pense que la partie de la surface du vitellus qui se trouve en dedans de ce cercle répond à la région parapolaire ou au disque polaire des nématodes. La membrane vitelline

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 175 vitelline a, chez ces yers^ une grande tendance & se déceler du vitellos, pour les mêmes motifs qui font que chez les lamproies la cavité périvitellinè se forme solvant la région circonscrite par ce même cercle, avant de se former ailleurs. n est remarquable aussi que Oalberla, Kupffer et Benecke ont observé dans cette partie de l'espace périvitellin des fOaments radiés reliant le vitellus à la face interne de la membrane soulevée. Peut-être y aurait-il lieu de rapprocher ces filaments de ceux que j'ai représentés dans un grand nombre de figures telles que 73, 74 et 75. Le groupe médian formé par des cordons plus considérables pourrait peut-être être comparé au SamenleiHand de Calberla, les filaments périphériques plus grêles aux Pirotoplasmafäden du même auteur. Le fait qu'il s'agit certainement dans mes figures d'éléments altérés ne prouve rien contre ce rapprochement. Us existent de la façon la plus évidente dans les préparations à l'alcool ; cela prouve qu'il existe dans Tœuf vivant des dispositions normales qui déterminent les apparences représentés dans les figures 73, 74 et 75. J'y reviendrai d'ailleurs plus loin. Bansom a observé il y a longtemps que chez les poissons osseux la chambre périvitellinè apparaît tout d'abord autour du ceintre du germe, qui répond au pôle d'imprégnation. Hoffmann vient de confirmer ce fait chez plusieurs Téléostéens marins. Avant de quitter ce sujet je veux ajouter encore que je considère l'espace triangulaire que j'ai représenté notamment dans les figures 42, 52, 53, 56 et 58 comme représentant un espace périvitellin rudimentaire, si je puis ainsi m'exprimer. Cet espace n'a ici qu'une existence temporaire et transitoire ; il est bientôt envahi par le vitellus. y. Le spermatozoïde pénètre de plus en plus profondément dans l'intérieur du vitellus; il arrive bientôt un moment où, seule la papille terminale de la queue du zoosperme forme encore un légère saillie à la surfoce externe de l'œuf. Voyez les figures 55, 56, 62, 71, 72, 76, 63, 78. Cette saillie

The text on this page is estimated to be only 29.50% accurate

176 EDOUARD VAN BENEDEIT. devient de moins en moins saillante, elle finit par disparaître à son tour et il ne reste plus alors, dans la membrane, qu'une cicatrice de forme circulaire (fig. 63, 80 et 81). Il semble, si l'on examine des images comme celles que nous avons représentées figure 80 et 81 qu'il y ait encore dans la membrane un trou et que l'extrémité de la queue du zoosperme bouche ce trou. En fait ce trou n'existe pas; la membrane mince et probablement molle qui entourait la papille du zoosperme est tendue en travers du trou et elle se continue par ses bords avec la membrane qui entoure le vitellus. Cette membrane se rétracte progressivement au fur et à mesure que la papille pénètre à la suite du zoosperme; de sorte que le diamètre de la cicatrice diminue progressivement. Il ne reste bientôt plus qu'une petite figure circulaire comme je l'ai représenté figure 80 et 81. Le zoosperme reste fixé pendant longtemps par un petit épalement terminal de l'extrémité de sa queue (fig. 63). Dans certaines préparations soit à Falcool (fig. 71), soit à Tannin (fig. 78), l'on voit à l'extérieur de la cicatrice un petit amas finement granuleux, renfermant quelquefois un globule réfringent; il paraît dépendre de la queue du zoosperme et semble être éliminé. Je ne pourrais affirmer si oui ou non il se produit une élimination quelconque pouvant rappeler le phénomène d'exsudation de Fol. Des images comme celle que j'ai représentée figure 73 démontrent clairement que la membrane de la papille caudale du zoosperme est parfaitement isolable dans la plus grande partie de son étendue. En est-il de même pour l'extrémité bout? je n'ose l'affirmer. VI. La surface protoplasmique du zoosperme acquiert, au moment où il se fixe au vitellus, avant de s'engager dans le vitellus, mais surtout après la pénétration, des propriétés tout à fait particulières: elle acquiert une remarquable affinité pour tout osmoticum. Elle se colore avec les colorants protoplasmiques «relativement aux osmoticum» dans les spermatozoïdes et

The text on this page is estimated to be only 22.52% accurate

RECnEllCnES StTK LA FliCOTOATION . 177 libres, deviennent beaucoup plus petits et, en général, très peu distincts dans les zoospermes copules. Souvent même il devient impossible de les distinguer et le protoplasme devient homogène, au moins eu apparence, plus sombre et plus réfringent; 3" la direction générale des filaments protoplasmiques se modifie. Dans l'immense majorité des zoospennes libres on distingue, dans l'hémisphère céphali^{ue}, deux systèmes de stries : les unes radiaires, les autres concentriques. Dans les zoospermes en copulation les stries sont d'ordinaii-e les unes perpendiculaires è. la sui-face de fixation, les autres parallèles à cette surface (fig. 39, 40, 41, 42, 47, 56, 64, 65, 66, 68, 70, 74, 75). Je vais donner quelques renseignements plus détaillés sur chacun de ces points. Toutes les préparations à l'acide nitrique, k l'acide acétique ou à l'alcool, colorées par le carmin boracique, les matières d'auhyline ou le picrocarmiu, démontrent avec une évidence frappante le changement qui se produit, au moment de la fixation du zoospenne, dans les propriétés du corps protoplasmique de cet élément. Il n'est pas possible de faire une préparation d'œnfe utérins, sans que cette préparation montre, en même t«mps qu'un grand nombre d'œufa imprégnés, des quantités de spei'matozoïdes libres. Tantlis que le corps protoplasmique de ces derniers ne renferme pas trace de matière colorante, l'hémisphèi-e céplialique et le revêtement protoplasmique de la queue de tout spennatozoïde copule, qu'il ait ou non pénétré dans l'œuf, se montrent colorés en rose, en bleu ou en violet, a matière colorante employée. Cependant la papille a moins d'affinité pour le carmin que la tête et la coupe, tant qu'elle fait saillie à la suiface de l'œuf (fig. 73, 74 et 75); mais dès que l'éminence papillaire a disparu la papille se colore comme le reste (fig. 76, 80 et B1). Il laut donc bien admettre qu'il se produit au moment de la copulation du zoosperme et de l'œuf un cliangement chimique du corps protoplaïimîque du spermatozoïde, changement qui atteint son apogée quand il est complètement entré. la

178 EDOUARD VAN BENEDEN. Les figures 45 et 46 sont très instructives en ce qu'elles montrent bien la différence qui se manifeste dans la structure du protoplasme au moment de la pénétration. J'ai cherché à rendre aussi exactement que possible, dans les dessins b et c, l'aspect de deux spermatozoïdes libres se trouvant à côté du spermatozoïde copule représenté figure 45a, et en 46b, un spermatozoïde libre placé à côté du spermatozoïde copule 46a. Toutes ces figures 45 a, b, c et 46 a et b sont dessinées au même grossissement (Lnm. hom. 1/12 de Zeiss, chambre claire) d'après une même préparation. Les œufs et les zoospermes ont été traités sur porte objet par l'acide osmique à 1 % et montés dans la glycérine sans coloration préalable. D'habitude les préparations au baume sont encore plus démonstratives à cet égard. Les dessins 43 et 44 représentent des zoospermes copules, montés dans le baume, après éclaircissement par la créosote. Des zoospermes libres de la même préparation montraient plus clairement encore que ceux que j'ai dessinés figures 18, 19, 27, 28 et 29, les fibrilles moniliformes vieillissées de l'hémisphère céphalique. La netteté des granulations dans les zoospermes copules dépend cependant, jusqu'à un certain point, de la méthode employée. Si l'on colore par le picrocarmin, après une action très passagère de l'acide osmique, la différence entre les spermatozoïdes libres et copules, d'une même préparation, est beaucoup moins apparente qu'en employant n'importe quelle autre méthode. Je dois signaler que cette différence se constate aussi très bien sur le vivant. La plupart des méthodes auxquelles j'ai eu recours accusent d'autre part une différence manifeste, au point de vue qui nous occupe, entre la pièce terminale et la pièce intermédiaire de la tête du zoosperme. Cette différence est surtout très évidente dans les préparations à l'alcool : la plaque terminale est beaucoup plus homogène que la pièce intermédiaire (fig. 65, 66, 68, 69, 70, 71, 73, 74 et 75). Cette différence se marque davantage après la pénétration du spermatozoïde- Elle se

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 179 remarque aussi dans des préparations faites par d'autres méthodes (fig. 45 et 46) et même sur le frais (fig. 58 et 59) En ce qui concerne l'arrangement particulier des granules ou renflements nodaux des fibrilles treillissées du protoplasme, au moment de la copulation, j'ai à ajouter seulement qu'il se produit dans la direction des fibrilles des modifications qui sont en rapport avec la forme générale de la tête du zoosperme.. C'est ce que montrent bien les figures 47, 48, 49, 50 et 51 ; la tête est ici développée en un éventail et les rangées de points nodaux sont alors dirigées radiairement. Vn. Le noyau du zoosperme subit, au moment de la copulation, une modification très apparente, surtout sur le vivant et dans les préparations non colorées : U devient beaucoup moins réfringent au moment où le spermatozoïde se fixe. Dans les zoospermes libres il apparaît distinctement sous la forme d'un globule très-brillant; immédiatement après il devient pâle et il est alors beaucoup plus difficile à voir. (Comparez dans les figures 45 et surtout 46 les zoospermes libres aux spermatozoïdes copules.) On remarque en outre dans les préparations colorées que le noyau apparaît beaucoup moins distinctement après la copulation qu'avant; il se charge moins fortement de matières colorantes. N'y a-t-il pas lieu de rapprocher ce fait de celui que je signalais plus haut en ce qui concerne le changement qui se produit dans l'affinité du protoplasme pour le carmin et les matières d'aniline? Est-ce que l'un des phénomènes n'est pas la cause de l'autre? Les deux phénomènes sont concomittants : au moment où le noyau devient moins réfringent et qu'il perd en partie son affinité pour les matières colorantes, le protoplasme du zoosperme acquiert lui la faculté de fixer ces matières colorantes, faculté qu'il ne possédait pas auparavant. Il semble qu'une partie de la substance chromatique du noyau se dissout dans le protoplasme cellulaire et la circonstance que le noyau perd

The text on this page is estimated to be only 20.77% accurate

180 EDOOARU VAN BE?^{EDF},[^]. en même temps, du moins en partie, mu pouvoir chromatique indique clairement que cet élément nucléaire ne se constitue pas exclusivement de chromatine, mais que le petit nucléole est formé d'une substance achromophile combinée à une substance chromophile. Le protoplasme du zoosperme copule se constitue lui aussi d'une substance achromophile (le protoplasme primitif) uni à une certaine quantité de substance chromophile ; celle-ci est probablement d'origine nucléaire. D'y a lieu dès lors de se poser la question de savoir si la substance nucléaire achromophile diffère essentiellement du protoplasme cellulaire. La portée du fait que je signale ici, au point de vue de la théorie de la cellule, et notamment les rapports organiques qui existent entre le corps de la cellule et son nucléole n'échappera à personne. Il y a lieu de faire remarquer aussi que la dissémination de la substance chromophile dans le protoplasme cellulaire se fait avec une remarquable rapidité : jamais je n'ai vu un seul zoosperme où l'intensité de la coloration fût décroissante du centre vers la périphérie. Lors de la dissémination de la chromatine dans le protoplasme, les granules et les fibrilles treillissées ne deviennent pas distinctes, au contraire. Cela semble indiquer que la chromatine se répand, non pas dans les éléments figurés du protoplasme, mais au contraire dans la substance interfibrillaire. Elle paraît soluble dans cette substance. Vm. Des changements se produisent dans la forme générale : ! du zoosperme pendant la pénétration, ces changements résultent très probablement des mouvements amœboïdes qu'exécutent les zoospermes aussitôt après la fécondation. J'ai signalé * déjà, plus haut une série de faits que je ne puis expliquer autrement (comparer les fig. 33, 35 et 36, aux fig. 39, 40, 41 et suivantes). J'ajoute seulement ici que des formes comme celles que présentent les spermatozoïdes représentés figures 68, 69, 70 ne se rencontrent jamais chez des zoospermes libres. Ces changements de forme qui paraissent surtout consister 1

The text on this page is estimated to be only 23.05% accurate

RECHERCHES SDR LA FÉCONDATION. dans un raccourcissement de l'axe des zoospermes et dans un élargissement simultané de toute la partie engagée retentissent sur la forme du corps réfringent. Il semble qu'une fois engagé par sa tête, la soudure de la membrane vitelline avec la membrane spennatique s'étant accomplie, le zoosperme se raccourcit, qu'il se ramasse en quelque sorte sous la membrane, pour prendre ensuite un point d'appui sur elle. Des contractions comme celles qui ont amené les formes représentées figures 68, 69 et 70 entraînent nécessairement l'aplatissement progressif de la coupe et par conséquent de la membrane j adhérente. Des contractions semblables amènent probablement plus tard l'appiatissement de l'éminence papillaire et la transformation du cône membraneux de la papille en un disque qui a pour centre la cicatrice plane représentée figures 63, 80 et 81. Ces changements dans la forme générale du corps du zoosperme semblent indiquer une participation active du spermatozoïde à l'acte de la pénétration. Dès qu'il est complètement entré, le zoosperme s'allonge de nouveau; il reprend la forme qu'il avait avant la pénétration (fig. 76, 78, 80 et 81). Jamais on ne trouve, chez des zoospermes complètement engagés, par suite de l'effacement de l'éminence papillaire, des formes ramassées comme celles que j'ai représentées dans les figures 68, 69 et 70. IX. Aussitôt après son entrée le zoosperme (direction. Son axe principal d'ordinaire normal à la surface de l'œuf pendant la pénétration se place bientôt obliquement à cette surface. Le spermatozoïde reste fixé à la cicatrice par l'extrémité de sa queue; mais son axe s'incurve bientôt et dans l'immense majorité des œufs, la tête du spermatozoïde se rapproche notablement de la surface du vitellus (pi. XTIII, fig. 80, pi. XV, fig. 9, 10, 14, 15). Il reste entouré par une portion différenciée du vitellus, qui forme autour de lui un disque circulaire plus ou moins distinct; mais il n'est plus possible de distinguer, ni bouchon d'imprégnation, ni disque polaire.

The text on this page is estimated to be only 29.92% accurate

182 EDOUARD VAN BENEDËN. X. Il ressort avec assez d'évidence de Pexamen comparatif de mes dessins que des spermatozoïdes campanuliformes aussi bien que des spermatozoïdes conoïdes peuvent entrer en copulation, qu'il est indifférent qu'il existe un corps réfringent ou que celui-ci fasse défaut, que la constitution et le développement de ce corps soient plus ou moins compliqués, pour que je n'ai pas besoin d'insister. La forme du zoosperme paraît être tout-à-fait indifférente; le corps réfringent ne présente certainement aucune importance ni au point de vue du développement ultérieur de Tœuf, ni pour le mécanisme de la pénétration. Dans certaines femelles les zoospermes, qu'ils soient libres ou copules, présentent presque tous des corps réfringents volumineux. Dans d'autres individus presque tous les spermatozoïdes libres et copules en sont dépourvus. Cette différence dépend probablement de l'âge de la femelle. Les z(X)spermes conoïdes et pourvus d'un corps réfringent sont très probablement plus âgés que les autres. XL Le bouchon d'imprégnation et le disque polaire présentent, pendant la copulation, des particularités de structure plus inimitables, qui indiquent que si, pendant la pénétration, le zoosperme déploie une certaine activité, Tœuf de son côté est loin de jouer un rôle purement passif. D'après la observation des figures 34, 35, 36, 37, 38 avec les suivantes 41. 42 et suivantes montre clairement que le bouchon ivre (nni A i>eu et qu'il se rapproche graduellement de l'activité de Tœuf. I /on 0 Wrvo tukiement dans des préparations faites par divoies nu^thiHtes, après emploi de l'acide osmique (fig. 37, •II. i'J, 'W Ài\ . :^l^ mais surtout après l'action de Talcool an tioi^, Vil^« (U, (is« 7;U. que le bouchon montre des stries dirigées |HM*pendionlaignent & la surface de fixation du zoosperme. iVs stries, qui sont dues à la présence de filaments inottiliforment^s ou de tuitu^^ oovions striés en travers (fig. 73), on jH^ui Kv< suiviv A une épaisseur variable vers l'intérieur du vul\

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 188 Le nombre de ces filaments est en général peu considérable ; leur épaisseur est très variable. Les cordons striés en travers ne sont, je pense, que des faisceaux de filaments dans lesquels, comme dans les fibres musculaires striées, les renflements nodaux se correspondent. Dans un certain nombre de ces cordons on peut voir en effet, si Ton se sert du 1/18 à immersion homogène de Zeiss, une striation à la fois longitudinale et transversale. Les lignes transversales se décomposent en trois ou quatre petits points rangés les uns à côté des autres, dans une direction perpendiculaire à celle de la striation longitudinale. Ces petits points semblent être des renflements de fibrilles, dont la présence détermine les stries longitudinales. Parfois aussi Ton voit, dans les préparations à l'acide osmique, des stries partir du zoosperme et se porter obliquement, soit en ligne droite, soit en décrivant de légères courbes, dans le disque polaire (fig. 41 et 42). Dans les préparations d'œufs traités par l'alcool au tiers, quand le zoosperme a été écarté du vitellus, l'on peut voir très distinctement des filaments ou de petits cordons, que l'on peut parfois poursuivre jusques dans l'intérieur du bouchon, traversant l'espace qui sépare ce dernier du spermatozoïde et s'insérer à lui (fig. 68, 70, 73). Us atteignent parfois une longueur remarquable, dans les cas où l'espace périspermatique a pris une grande extension et où le zoosperme se trouve fortement écarté de la surface du vitellus (fig. 74 et 75). Us sont alors soit rectilignes, soit incurvés, voire même sinueux. Leur épaisseur est variable. Tantôt on ne distingue au 1/18 à immersion homogène qu'une rangée unique de granulations; tantôt les filaments présentent tous les caractères des petits cordons décrits plus haut (fig. 75). Ces filaments et ces cordons sont tout à fait incolores, ce qui démontre qu'ils ne dépendent nullement du corps plotoplasmique du zoosperme. Le contour de ce dernier est d'ailleurs toujours très net et l'on reconnaît sans peine que ces filaments s'insèrent au spermatozoïde, souvent par un petit renflement terminal.

The text on this page is estimated to be only 20.46% accurate

184 EDOUARD TAN BENEN. Si l'on examine avec soin le contour du zoosperme on remarque l'existence fréquente, aux points d'insertion des filaments, d'une petite saillie du corps protoplasmique. Ces saillies sont colorées en rose par le carmin; le plus souvent elles donnent au contour du spermatozoïde un caractère anguleux ou denticulé (fig. 73, 75 et 67). Dans certains cas la saillie devient assez proéminente pour constituer un véritable prolongement en forme de pédicule, qui, étant une dépendance de la pièce terminale du zoosperme, présente l'homogénéité apparente de cette dernière. Ces pédicules sont teintés en rose. Tantôt il n'existe qu'un pédicule semblable, tantôt il y en a plusieurs. Ces pédicules ont d'ordinaire une forme conoïde; ils se terminent en pointe et à l'extrémité du pédicule s'insère un filament ou un cordon ovulaire; d'autres fois les pédicules sont cylindriques ou même légèrement renflés à leur extrémité libre (fig. 65 et 66). La figure 65 montre qu'ils s'avancent parfois jusqu'à la surface du vitellus, tandis qu'à côté d'eux on voit des filaments incolores du protoplasme ovulaire s'insérer directement au zoosperme. L'existence des petites saillies, dont les pédicules ne sont que l'exagération, démontre clairement que les filaments ou cordons du protoplasme ovulaire exercent sur le corps du zoosperme une traction suffisante pour déterminer la déformation de la tête du spermatozoïde. Us ne peuvent donc être un produit de coagulation et la circonstance qu'on voit ces filaments se prolonger dans le bouchon, aussi bien dans les préparations à l'acide osmique que dans les œufs traités par l'alcool, prouve bien qu'il s'agit là d'éléments irréformés. Ce n'est pas d'ailleurs dans le bouchon d'imprégnation seulement que l'on voit les fibrilles moniliformes qui constituent les filaments et les cordons dont il s'agit : on les distingue partout dans le vitellus et, comme je l'ai dit plus haut, les lames protoplasmiques réticulées du vitellus sont exclusivement formées de semblables fibrilles réunies entre elles par une substance interposée entre les fibrilles (fig. 65, 66, 70, 71). L'apparence radiaire de l'œuf paraît dépendre

RECHERCHES SDR LA FÉCONDATION. 185 de ce que ça et là on peut poursuivre ces fibrilles sur une grande longueur et que la plupart d'entre eux sont dirigés vers le centre de figure de l'œuf (fig. 79). Je crois ne pas me tromper en considérant les filaments et les cordons (faisceaux de fibrilles) du bouchon comme n'étant que des fibrilles protoplasmiques de l'œuf dirigées plus ou moins normalement à la surface de fixation du zoosperme et en général parallèlement les unes aux autres. Elles se perdent inférieurement dans le réticulum protoplasmique de l'œuf. Quand par l'action de l'alcool une chambre périspermatique artificielle tend à se former et se constitue en effet, que le zoosperme est sollicité à s'écarter du vitellus, les filaments fixés au spermatozoïde sont entraînés avec lui; ils sont comme tirés en dehors du bouchon; mais leur résistance est assez grande pour qu'aux points où ils se fixent à la tête du zoosperme le protoplasme de ce dernier soit lui-même étiré en saillies, en dentelures, voici même en pédicules de longueur et d'épaisseur variable. Il est difficile d'écarter l'idée que ces filaments interviennent dans la pénétration du zoosperme, qu'ils sont comparables à des fibrilles musculaires, dont leur structure les rapproche d'ailleurs et qu'ils sont les agents véritables de la contractilité du protoplasme de l'œuf. CHAPITRE ni. De la seconde période de la maturation de l'œuf et des changements que subit le zoosperme pendant cette période. li'cm. sait que la formation des globules polaires est de tous l^ phénomènes qui se rattachent à la maturation de l'œuf le plus apparent et probablement aussi le plus important. Il n'est plus guère possible de douter de sa généralité depuis que les découvertes de Strasburger(59) ont démontré que l'élément de l'œuf des conifères, connu sous le nom de KanaUeUe

156 EDOUARD VAN RENEDEN. est équivalent des globules polaires des animaux et que des formations similaires sont fort répandues dans le règne végétal. Si la présence des globules polaires n'a pas été constatée jusqu'ici chez tous les animaux, chez lesquels les premières phases du développement embryonnaire ont été étudiées, cela tient probablement à différentes causes : à l'insuffisance des recherches dont ils ont été l'objet, & la circonstance que ces éléments affectent des apparences diverses et que le moment de leur expulsion est loin d'être constant.

L'histoire de la découverte des globules directeurs chez les Echinides est fort instructive à cet égard. Dans son premier mémoire sur la fécondation et la maturation de l'œuf chez le *Toxojmeudes lividus*, (9) O. Hertwig émettait des doutes sur la présence des globules polaires chez cet Echinide. J'ai combattu cette manière de voir (10); j'avais constaté que chez *V Astciacanthium y-uhois*, il se forme successivement deux globules polaires; il paraissait fort improbable a priori que des éléments qui se rencontrent chez des animaux appartenant aux types les plus divers, qui se forment chez une étoile de mer feraient défaut chez les Echinides. Les recherches ultérieures entreprises par divers auteurs par Fol (12), par Selenka (13) et par O. Hertwig (11) lui-même ont établi que non-seulement l'élimination des globules polaires s'observe chez le *Toxojmeudes lividus* comme chez *Asteracanthion mihens*, mais en outre que les phénomènes qui accompagnent leur genèse sont les mêmes de part et d'autre. Mais tandis que chez l'étoile de mer l'expulsion a lieu après la ponte, elle se fait chez l'OutSia, alors que l'œuf se trouve encore dans l'ovaire : au moment où l'œuf est pondu les globules ont déjà disparu. D'après Calberk (24) la disparition de la vésicule germinative, entraînant la formation du pronucleus femelle et celle des globules polaires, coïnciderait, chez le *Petromyzon Planeri*, avec la métamorphose de l'Ammocète. Elle précéderait donc de beaucoup le moment de la maturation complète des œufs. Si l'élimination des globules polaires peut se faire avant le

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 187 moment où l'œuf atteint sa maturité, l'on comprend qu'il soit difficile, dans certains cas, de constater la présence de ces éléments. L'on sait depuis longtemps que chez les Ascidies la vésicule germinative disparaît longtemps avant la ponte. Cette circonstance, jointe à la présence des cellules du test, à l'intérieur de l'œuf de ces animaux, expliquent comment il se fait que jusqu'à présent les globules polaires n'aient pas encore été observés chez ces Tuniciers. Il semble d'ailleurs que chez beaucoup de vertébrés les éléments que l'œuf expulse n'affectent pas la forme de globules. Cellacher (60), Van Bambeke (55) et O. Hertvig (61) ont fait connaître l'apparence toute particulière qu'affectent, chez la truite et chez certains amphibiens, les résidus que l'on doit considérer comme équivalents aux globules polaires des autres animaux. La formation des globules polaires précède, dans l'immense majorité des cas la copulation des produits sexuels. Mais parfois aussi elle est consécutive à la pénétration des zoospermes. Bütschli (3) a montré qu'il en est ainsi chez les Nématodes ; Hoffmann (57) pense qu'il en est de même chez plusieurs poissons osseux : il affirme même que chez eux aussi l'élimination des globules ne s'effectue qu'après qu'un zoosperme a gagné le fond du micropyle. D'après le savant embryologiste Hollandais le ou les globules polaires seraient rejetés par le micropyle, ils obstrueraient cet orifice et constitueraient un obstacle à la pénétration de plus d'un zoosperme. Fol (12) dans ses belles recherches, a démontré que chez une même étoile de mer le rejet des globules polaires peut se faire indifféremment avant ou après la copulation des produits sexuels. Tout cela démontre clairement que la genèse des globules est indépendante de la fécondation, qu'elle se rattache à la maturation de l'œuf et ne peut pas être considérée comme un phénomène de développement de l'embryon. Je ne ferai point ici un exposé complet de l'histoire de nos connaissances sur la disparition de la vésicule germinative.

18B EDOIARI) VAIS BEISEDEN. Ce serait consacrer inutilement de la place et du temps à reproduire un historique que Ton peut trouver tout au long dans plusieurs publications récentes. Je me bornerai à exposer l'état actuel des idées sur la genèse des globules polaires. La formation des globules polaires est généralement considérée aujourd'hui comme consistant essentiellement dans une division cellulaire. Une figure fusiforme, dont la découverte est encore due aux consciencieuses recherches de Biitschli(3), et qui a reçu de cet éminent observateur le nom de fuseau de direction " Bichtungsspindel „ se forme aux dépens de la vésicule germinative. L'on a identifié ce fuseau à celui qui apparaît au moment où un noyau de cellule se divise; ses extrémités deviennent les centres de formation de deux étoiles; l'ensemble de la figure a reçu de Fol le nom d'am- .«fZ-fîS'^ 2)hiaster de rebut Le premier globule polaire n'est en réalité qu'une petite cellule, formée par division aux dépens de la cellule œuf et l'amphiaster intervient dans la formation de cette cellule au même titre et de la même manière que le fuseau qui prend naissance chaque fois qu'une cellule ordinaire se divise. Cette première cellule polaire, comme l'appelle Criard (62), peut se diviser et les recherches récentes de Trinchese (63) et de Blochmann (64) ont montré que quand cette division se produit c'est après que la moitié externe de l'amphiaster de rebut, éliminée dans le globule polaire, s'est complétée au préalable et a donné lieu à un fuseau coqplet qui, alop-s seulement, se divise à son tour comme s'est divisé l'amphiaster dont il provient. La partie de l'amphiaster restée dans l'œuf se complète aussitôt après la formation du premier globule polaire et donne lieu à un second amphiaster de rebut. Celui-ci se divise à son tour et donne lieu à un second globule polaire : une seconde cellule de rebut se forme par voie de division. La moitié intime du second amphiaster, celle qui est restée à l'intérieur du vitellus, donne naissance à un élément nucléaire, le pronucleus femelle. C'est avant tout aux travaux de Oscar Hertwig (11 et 61)

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 189 et de Fol (12) que l'on est redevable de la connaissance de ces faits. Bûtschli pensait que le " fuseau de direction „ est éliminé tout entier. Oscar Hertwig et Fol ont reconnu qu'il n'en est pas ainsi, et que non seulement les globules polaires, mais aussi le pronucleus femelle dérivent du fuseau de direction, & la suite de deux divisions successives. Les phénomènes qui caractérisent la formation des globules polaires ont été rapprochés de ceux qui se produisent chaque fois qu'une cellule se divise et c'est avant tout à la suite des recherches de Oscar Hertwig et de Fol que la notion d'après laquelle la genèse de ces éléments serait une division cellulaire s'est introduite dans la science. Les recherches de Trinchese, de Mark, de Blochmann, de Hoffmann et de plusieurs autres auteurs n'ont fait que confirmer cette conclusion fondamentale des observations de Hertwig et de Fol. S'il ne reste plus aucun doute aujourd'hui sur l'existence d'un lien génétique entre la vésicule germinative pourvue de son nucléole et le fuseau de direction, l'on est bien loin d'être édifié sur le mode de formation du fuseau et sur la filiation des diverses parties dont se constitue l'amphiasse de rebut. L'on est généralement d'accord pour affirmer que la membrane de la vésicule germinative, vers le moment de l'apparition du fuseau, se rétracte et se dissout. Mais où et comment se forme le fuseau? La distinction qu'il y a lieu d'établir entre les éléments chromatiques et achromatiques des figures karyokynétiques n'a été bien précisée qu'à la suite des travaux récents de Flemming (65) et de Strasburger (66). Pour Bûtschli, comme pour Fol le fuseau est une formation unique et les ^ granules de Bûtschli „ sont de simples renflements des ^ filaments bipolaires „. A en croire Fol, les filaments bipolaires constitutifs du fuseau ne seraient pas essentiellement différents des filaments unipolaires ou rayons des asters tenninaux. Chez *Asterias glacialis* le premier amphiasse de rebut prend naissance au bord des demi-restes de la vésicule

^■^** EDOIARI) VA\ BENEDEN. germinative, du CA)té
 périphérique. Fol n'a pas déterminé la part que les restes de la tache
 germinative peuvent prendre à la t"formation de l'amphiaster, mais il incline
 à croire que cette part est nulle. Chez Pterotrachœa l'amphiaster de rebut
 se forme excentriquement, après la ponte, dans la vésicule germinative et
 l'enveloppe de la vésicule ne disparaît qu'après la formation complète de
 l'amphiaster. Mais la substance qui constitue les amas centraux des asters et
 les filaments polaires qui en partent dérivent-ils du protoplasme cellulaire
 ou de la substance de la vésicule? Fol n'a pas pu trancher cette question.
 D'après O. Hertwig (Hæmopsis et Nephelis) la vésicule germinative subit
 une sorte de dégénérescence ; la tache germinative, conformément à ce que
 j'ai été le premier à signaler, à la suite de mes observations sur
 Asteromyithiofi rribensj se divise en fragments. Ces fragments donnent
 naissance à un amphiaster; mais l'auteur ne peut préciser comment s'opère
 cette transformation : s'il soutient encore que les résidus de la tache de
 Wagner sont les éléments formateurs du fuseau, c'est apparemment parce
 qu'il est encore sous l'influence de l'idée

UECrrERCHES SUR LA FÉCONDATION. 191 vésicule, avant l'apparition de l'amphiasse ne se prononce pas sur l'origine des éléments achromatiques de la figure karyokinétique. Je ne connais le travail de Wolfson (67) sur le développement du Limnaea stagnalis que par les extraits qui en ont été donnés (68). Au moment de la ponte l'œuf renferme un amphiasse dont les rayons bipolaires entourent les restes du noyau. L'auteur a observé l'origine de l'amphiasse pendant les premiers stades du fractionnement; mais comme il résulte de mes observations que l'amphiasse de rebut ne peut être identifiée à un amphiasse de division, je crois inutile de reproduire ici le compte rendu, difficile à comprendre des observations de Wolfson sur cette question. On sait donc positivement que le premier amphiasse de rebut se forme, au moins en partie, aux dépens de la vésicule germinative; mais on est loin d'être d'accord sur la question de savoir si toute la vésicule ou une partie seulement de cet élément interviennent dans la formation de ce fuseau. D'après Blochmann et Trinchese les éléments chromatiques du fuseau de direction, les granules de Biitschli, dérivent du nucléole de l'œuf; mais on ignore la genèse des éléments achromatiques de la figure. La formation des globules polaires peut-elle bien être assimilée à une division cellulaire? Si l'on se fonde sur les données que l'on possède aujourd'hui, il est incontestable qu'il existe des analogies frappantes entre la formation de ces globules et les phénomènes de la division indirecte, tels qu'ils se montrent lors de la segmentation de l'œuf, et tels qu'ils ont été décrits par la plupart des auteurs. Les études approfondies qu'il a faites sur la multiplication des cellules constitutives des tissus de la Salamandre et d'autres animaux ont conduit Flemming (17) à formuler un schéma de la division indirecte. Le noyau maternel passe par une série de phases successives bien définies, qui se reproduisent constamment dans le même ordre, et avec le même caractère.

germinant
part que
à la forme
cette part
se forme
germinant
la forme
constitue
qui en
la solution
question

D'après
germinant
minutier
à la solution
divise
simples
cette
la
c'est
l'indication
les points
l'indication
qu'il
l'indication
alors
indication
l'indication

que
du
des
chaque
lui-même
germinant
qui conste

The text on this page is estimated to be only 22.04% accurate

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 193 conditions que l'opposition signalée par Strasburger n'est nullement fondée et que la division de l'œuf et des globes de fécondation suit exactement, dans tous ses traits essentiels, le schéma qui exprime la karyokinese des cellules constitutives des tissus animaux et végétaux. Mais tandis que dans les cellules des tissus les figures chromatiques présentent l'importance dominante, à raison du volume et du nombre, les éléments chromatiques, dans l'œuf et dans les blastomères, l'élément achromatique l'emporte de beaucoup en étendue sur les éléments chromatiques. Voilà pourquoi les fibres achromatiques et le fuseau qu'elles forment ensemble ont échappé à l'attention dans les cellules ordinaires en voie de division, tandis qu'au contraire dans l'étude de la division de l'œuf on n'a pas attaché, aux éléments chromatiques, considérés à tort comme des éléments constitutifs du fuseau achromatique, l'importance qui leur revient. Il y a lieu de se poser maintenant la question de savoir si les phases caractéristiques de la karyokinese se présentent, si elles se succèdent dans le même ordre, en d'autres termes s'il s'agit d'une division cellulaire indirecte, telle qu'on peut aujourd'hui la caractériser; s'il s'agit d'un autre procédé de multiplication cellulaire ou s'il y a lieu de douter que les globules polaires soient réellement des cellules. La longue et minutieuse étude que j'ai faite des transformations que subit la Vésicule germinative, de la formation du fuseau de direction et de la genèse des globules polaires chez *V. Ascaris megalocephala* a pour but de résoudre les diverses questions que je viens d'indiquer. Les œufs de ce nématode constituent un matériel incomparable et que je ne puis assez recommander à ceux qui voudront s'éclairer par eux-mêmes sur les questions qui se rattachent à la fécondation. La uniformité merveilleuse dans les dessins par laquelle la plupart des auteurs récents représentent le fuseau est aussi bien que dans la manière dont ils décrivent la participation de ce fuseau et du protoplasme ovulaire

The text on this page is estimated to be only 19.17% accurate

EDOUARD VAI4 BENBDER. ts globules polaires. Mais il n'est pas nioijis étonnant que jusqu'à présent l'on a cherché en vain, chez les vertébrés, des images rappelant de près ou de loin l'amphibiaster de Rebut. Si la foi-me globulaire des globules polaires de beaucoup d'invertébrés et même de quelques vertébrés (les mammifères) permet de les comparer à des cellules, il est bien difficile d'attribuer cette signification aux formations homologues des Amphibiens et des Sauropsides. Il ne semble pas que l'élimination de ces produits puisse être comparée, en ce qui concerne ces vertébrés, à une division cellulaire. HoUmaan est le seul autem', à ma connaissance, qui ait trouvé dans un œuf de vertébré en voie de maturation un véritable amphibiaster. J'ai en vain cherché rien de comparable chez les mammifères et il me reste des doutes sur la question de savoir si l'amphibiaster, tel qu'on le décrit, se montre bien chez tous les animaux; il ne m'était nullement prouvé, quand j'ai commencé mes recherches sur l'Ascaride mégaJocéphaJe, que la genèse des globules polaires consiste essentiellement dans une division cellulaire indirecte. Il se forme successivement chez ce Nématode, comme chez la plupart, si pas chez tous les animaux, deux globules polaires. La genèse de ces éléments s'accomplit avec une grande lenteur : la vésicule germinative qui a déjà subi des modifications importantes avant le moment où s'accomplit la copulation des éléments sexuels[^] (Joue naissance, aussitôt après l'entrée du zoosperme, à l'ébauche du premier fuseau de direction. Ce n'est que dans la partie tout à fait inférieure de l'utérus que le second globule polaire se trouve constitué. La genèse de ces éléments pour s'accomplir exige tout le temps que met l'œuf à traverser la longueur de l'utérus. Quel est ce temps? Nous ne pouvons rien affirmer à cet égard; mais si l'œuf tient compte de la longueur considérable de l'utérus, de l'étroitesse de la vulve comparée à la largeur considérable de l'utérus, de la circonstance que l'on ne rencontre d'habituellement dans l'oviducte qu'un nombre relativement peu considérable d'œufs. que souvent même l'oviducte est vide même une I

The text on this page is estimated to be only 23.14% accurate

BECHEHCBES SFB !.A FÉCONDATION. 1115 assez grande partie de sa longueur, qu'il y a lieu de supposer dès lors que l'ovogeuèse s'accomplit lentement, il devieut probable que les œufe mettent im temps considérable à pai-courir toute la longueur de l'utérus, qu'ils y séjoui-neut pendant longtemps. L'évaluation numérique de ce temps ne présente d'ailleui's aucune importance dans la question dont il s'agit. Aussi peu U importe de savoir si un œuf met quelques heures ou quelques jours à produire ses globules polaires, autant il est important de constater que dans une même portion de l'utérus tous les œuis se trouvent au même stade de développement et que ce stade est le même cliez tous les individus. Pour suivre les phases successives de la genèse des globules polaires, pour voir les modifications successives que subit l'œuf d'une part, le zoosperme engagé dans le vitellua de l'autre, il suffit de prendre des œufs utérins dans des points de plus en plus écai'tés de la poche copulatiîce. En prenant chez diverses femelles des œufs dans une même région de l'uteras on est certain de trouvei- ces œufs au même stade de développement. Bien n'est donc plus facile que d'avoir sur un même porte objet des milliers d'œufs qui se trouvent tous exactement au même stade de développement et d'obtenir des séries complètes (le prépai-ations montrant toute la suite des modifications que je vais décrire. Avec quelque expérience on peut en cinq minutes faire une préparation permettant l'étude de tel ou tel phénomène se rattachant soit k la maturation, soit à la fécondation. 11 suffit pour cela de prendre das œufe dans une région connue à l'avance d'un utérus coloré au préalable. Je diviserai la description que je vais foire des modifications qui s'accomplissent dans l'œuf depuis le moment de la pénétration du zoosperme jusqu'au moment de la formation des pronucleus en deux parties. La première comprendia l'étude de la genèse du premier globule polaire; j'y rattacherai l'ensemble des changements qui s'accomplissent dans l'œuf et dans le zoospeiine jusqu'au moment de l'expulsion dn premier globule.

196 EDOUARD VAN BENEDEN. La seconde comprendra l'exposé de la formation du second globule polaire et des changements concomitants dans l'œuf et dans le zoosperme. § I. DE LA FORMATION DU PREMIER GLOBULE POLAIRE ET DES PHÉNOMÈMES CONCOMITANTS. Je décrirai successivement : .1. La formation de ce que Ton a appelé le premier fuseau de direction (Bûtschli) ou le premier amphiaster de rebut (Fol). Je propose, à raison du caractère particulier des images, chez *rAscaride* du cheval, de substituer à ces dénominations celle de figure Ypsiliforme. Ce nom ne pr^uge rien. II. La formation du premier globule polaire aux dépens de la figure Ypsiliforme. m. Les modifications que subit le vitellus pendant cette période. rv. La formation de la première couche périvitelline. y. Les changements que subit le zoosperme pendant cette période. I. — La figure Ypsiliforme et sa genèse. A, — Description de la figure Ypsiliforme. (Planche XV. 3, 4, 5, 6.) Avant de faire connaître le mode de formation de la figure, je la décrirai telle qu'elle se présente dans des préparations à l'acide nitrique, colorées soit par le carmin boracique, soit par la fuchsine et montées dans la glycérine. Comme le nom l'indique, la figure a trois branches; elle rappelle dans son ensemble la forme d'un Y. On remarque tout d'abord qu'elle se constitue d'éléments très divers : d'abord d'un nombre peu considérable de corpuscules ou de globules très réfringents, se colorant vivement par les matières colorantes, ensuite d'éléments incolores, tels que filaments

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 107

amas de granulations, gouttelettes volumineuses d'une substance claire. Les globules situés à la rencontre des trois branches de VY sont, avec le spermatozoïde que Ton distingue immédiatement et qui n'a guère encore changé de forme, les seules parties de Pœuf qui retiennent énergiquement les matières colorantes. Je les désignerai sous le nom de corpuscules chromatiques. Tous les autres éléments qui entrent dans la composition de la âgure sont achromatiques, telles sont les fibrilles, les amas de granulations, les gouttelettes claires. Je commence par la description des trois branches de la figure. Ces branches sont formées par des faisceaux de fibrilles d'une parfaite netteté. L'on peut, en se servant du douzième à immersion homogène de Zeiss, et en s'aidant de l'appareil d'éclairage de Abbe, suivre facilement le trajet de chacune des fibrilles et se convaincre qu'elles sont loin de présenter toutes les mêmes caractères. Des trois branches deux présentent des caractères similaires; elles ont incontestablement la même valeur; elles se réunissent entre elles sous un angle obtus. L/i troisième a une tout autre constitution; elle est aux deux premières ce qu'est la branche verticale d'un Y relativement aux deux branches divergentes de la lettre. C'est assez dire que l'ensemble de la figure présente une symétrie bilatérale évidente : le plan de symétrie passe par la branche verticale de la figure. Cette symétrie n'est cependant jamais parfaite : il n'y a là rien qui ressemble à mie symétrie mathématique, ce qui n'empêche pas que, dans son ensemble, l'image présente d'une façon évidente le caractère que je viens de définir. Chacune des branches divergentes de TY prend naissance dans un amas de granulations assez volumineuses et parfois Ton trouve vers le centre de chaque amas un ou quelques globules plus volumineux. Ces amas ne sont pas sphériques, mais chacun d'eux représente plutôt un ensemble hémisphérique. De chacun d'eux partent quelques rayons de granulationSy de sorte que l'aspect général de l'amas rappelle celui

The text on this page is estimated to be only 16.30% accurate

d'une étoile ou d'un aster. Ces rayons divergents font partie du réseau protoplasmique que l'on observe dans toute l'étendue du vitellus et je ne pourrais dire si ces rayons sont des lames rayonnantes ou des filaments radiaires. Le nombre des rayons est toujours fort restreint et il arrive même que le réseau protoplasmique n'affecte autour des amas granuleux aucune disposition radiaire. Les fibrilles de la figure j-psiliforme prennent leur origine dans les amas granuleux, non pas en un point unique, mais suivant la surface de section de l'hémisphère. La plupart de ces fibrilles sont formées d'une substance homogène; elles ont l'apparence de simples lignes d'épaisseur variable. On en voit cependant aussi çà et là qui présentent des varicosités; il en est même qui sont moniliformes : elles paraissent formées de fines granulations reliées entre elles. Parmi elles il s'en trouve deux ou trois dans chaque branche qui se distinguent des autres : elles sont rectilignes, plus épaisses que les autres surtout au voisinage de leurs extrémités internes; elles paraissent s'insérer aux corpuscules chromatiques, converger vers l'autre de dedans en dehors et le plus souvent elles semblent occuper l'axe de la branche. Plus la figure est jeune, plus facilement elles se distinguent au milieu du faisceau fibrillaire dont la branche se constitue. Les autres fibrilles sont loin de présenter toutes la même direction : elles s'écartent en divergeant des amas qu'elles regardent vers le pied de l'Y (pf. XV, fig. 3 et 4). Non seulement elles décrivent des courbes mais souvent elles se brisent dans leur longueur en changeant brusquement de direction. C'est ce qui s'observe régulièrement aux points où elles arrivent au contact d'un corps clair au milieu duquel se voient les globules chromatiques (pi. XIV, fig. 17). Elles ne pénètrent pas dans ces corps, mais le contournent en suivant pendant un instant sa surface (> ou eu st> plaçant tangentiellement à elle. Il n'en est pas de même des fibrilles I

d'une étoile ou d'un aster. Ces rayons divergents font partie
du réseau protoplasmique que l'on observe dans toute l'étendue

The text on this page is estimated to be only 23.66% accurate

nciiERcuËs sir la fécondation. lOfi axiales qui pénètrent dans la substance du corps clair poui- se. terminer dans les grannles cliomatiqués (pi. XIV, flg. 17). Il est à remaripier cependant que tandis que dans !a figure jeune on n'observe de fibrilles, abstraction faite des fibrilles axi&les, qu'à la surface du corps clair dont les limites sont toujours bien distinctes, dans les figures plus âgées on ne constate plus aussi nettement ces rapports de position. Quand le coi-ps clair est bien visible on distingue dans cliaque branche deux portions bien nettement séparées (pi. XIV, fig. 17): l'une terminale s'étend depuis l'amas granuleux jusqu'au corps clair; l'autre médiane dans les limites de laquelle les fibrilles s'épanouissent en nu éventail à la smface du corps clair. Les fibrilles, des brandies droite et gauche, en se rapprochant du plan médian de la figure, finissent par se rencontrer. Elles s'entrecroisent fréquemment dans ce plan; mais toujours sous des angles très aigus, de sorte qu'elles cheminent tout près du plan équatoi-ial du corps clair. Seules les fibrilles qui se dirigent vers le pied de l'Y peuvent se poursuivre sur une assez grande longueur et la branche médiane de la figure se constitue exclusivement d'un faisceau ou plutôt d'une lame de fibrilles entrecroisées qui ont leur origine dans les amas granuleux terminaux des branches divergentes (pi. XIV, fig. 17) L'examen des figures 3 et 4 (pi. XV) et de la figure 17. (pi. XIV) feront bien comprendre les particularités dont il s'agit. Je dois revenir un instant encore à la branche verticale de l'Y. Il ressort de ce qui vient d'être dit que cette branche n'est que la coupe optique d'une lame formée de fibrilles divergentes à partir de deux centres et s'entrecroiaant entre elles dans un plan dont la direction est perpendiculaire à une droite qui unissait entre eux les deux centres que nous appelons les pôles de la figure. Il est donc clair que si la droite réunissant les pôles entre eux se trouve dans un plan perpendiculaire à l'axe visuel de l'observateur, le plan dans lequel se développe la branche médiane de l'Y se trouve dans le plan de l'axe visuel. C'est pourquoi une partie de la lame.

The text on this page is estimated to be only 19.84% accurate

snn EDOL'AKf) V4N BENEDEK. comprenant l'ensemble des fibrilles qui courent vei"» l'observAtenr montre ces fibrilles en coupes optiques : on ne distingue dans ces partions de la lame qu'une bande ou- uue li^e, dans laquelle les fibrilles rues eu coupe apparaissent sous la forme de points. Je dois faire remarquer encore que la lame se développe sui-tont dans une direction, c'est celle qui répond h la branche verticale de l'Y. L'épaisseur de cette lame qua ■ j'appelle lame équv/itoriale varie beaucoup d'un œuf à l'autre. ■ Peut-être son épaisseur ^t-elle en rapport avec l'âge de la I figure; pent-être aussi y a-t-il des variations individuelles; mais il est probable que la raison principale des différences que l'on constate réside dans la position de la figure par rapport à l'observateur. Comme le montre nettement la figure 3 (pi. XV) la lame équatoriale est plus mince vers son mjllea; elle s'épaissit progi^essivement en se continuant dans les bran- , clies^ transversales de l'Y, et aussi à son extrémité, où s'observe < un fflia^eïrënient inextricable qui donne lien à la formation \ d'un corps d'apparence granuleuse. Ce corps se voit asses nettement dans la figure 4. Un certain nombre de filaments j d'habitude très' grêles et raoniliformes se rend dii-ectement & ce corps que j'appelle " corps pHieiu:,,, parce qu'il occupa, i le pied de l'Y. Parmi ces derniers filaments les uns snivent une direction rectiligne, les autres décrivent une courbe & ^ convexité dirigée soit en dehors s'ils sont plac^s^ au^yojsinage] de la lame, soit en dedans s'ils en sont fort écartés (fig. 4). ' Ces filaments partent soit directement des amas polaires, soil \ des faisceaux fibrillaii-es qui en proviennent, pour constJtoer i ce que nous avons appelé les branches divergentes de la figure j ypsilitbrme. Je dois revenir un instant encore sur la comparaison que j'ai faite entre la figure que j'ai décrite et un Y. Un Y i une figure plane ; la figure dont il s'agit ne peut donc loi] être comparée que pai'ce qu'elle se présente toujours en coupe optique dans les préparations. En réalité les branches diver» j geutes de la figure sont escavées de faç^m à se nîourer sur lô corps clair 'pourvu des globules chromatiques. Ces branches tonnent donc ensemble une sorte de côiip'e dans laquelle se

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 201 trouve logée une masse sphérique hyaline pourvue de corpuscules colorés (fig. 3). Si la branche verticale de TY, au lieu d'être une lame était une tige, ce qui paraît être le cas, quand on représente la figure en projection, la forme générale de la figure pourrait être comparée à un bilboquet pourvu de sa boule. Le corps clair paraît dépourvu de toute structure : il est constitué d'une masse homogène et hyaline, dans la

208 EDOUARD VAN BENEDEN. régulières, et reliés entre eux de façon à constituer des fibrilles. Comme le montre la figure 10 et surtout la figure 12 ces filaments sont groupés en deux éventails concaves d'un côté convexes de l'autre, qui se moulent sur la masse hyaline du protliyalosome. L'examen minutieux de la préparation représentée figure 12, au 1/18 homogène de Zeiss, ne m'a pas permis de décider si les deux éventails sont indépendants l'un de l'autre, ou si les filaments des deux groupes se continuent les uns avec les autres au dessus des disques chropiatiques. Mais en examinant au moyen du même objectif d'autres ovules et particulièrement celui que j'ai représenté, faiblement grossi figure 10, j'ai acquis la conviction qu'il y a continuité entre les deux systèmes qui, en réalité, n'en forment qu'un. Les filaments semblables à des méridiens convergent vers deux pôles (fig. 12).. Les filaments disposés en éventail, que j'ai représentés figure 12, étaient constitués de granules reliés les uns aux autres. Dans tous les filaments les granules de même ordre se trouvaient à égale distance de l'équateur de la figure, de façon à former ensemble une série de granules dirigés parallèlement à l'équateur; delà une striation transversale manifeste. Les granules d'une même rangée transversale présentaient tous le même caractère; mais, tandis que tous ceux de certaines rangées étaient punctiformes, ceux d'une rangée voisine se montraient allongés dans le sens de la longueur des filaments. Je ne puis m'empêcher de faire remarquer que des images comme celles que je viens de décrire, fort semblables d'ailleurs à celles que présente le protoplasme du zoosperme et même celui du vitellus de l'œuf, rappellent singulièrement la structure du tissu musculaire strié. H 8u£Bt d'examiner attentivement au 1/18 la constitution du protoplasme ovulaire, dans un œuf devenu transparent (fig. 17, pi. XIV, fig. 1, 3, 4 de la pi. XV.), soit en mettant au point sur la couche superficielle continue qui tapisse intérieurement la membrane de l'œuf, soit sur une lame protoplasmique vue de face ou même de profil, dès qu'elle est suffisamment

s.- t. RECHERCHES SI K LA FEr.ONDATIO.N. 20

The text on this page is estimated to be only 20.47% accurate

210 EDOOABO TAN BENEDEN. amas centraux grannleus, alors que la portion accessoire 6 la vésicule germinative, réduite à une simple lame tram versalement diiigée et projetée sur le prothyalosome, parfufcl encore totalement homogène. La membrane dn prothyalosome.'l semblait exister encore et l'on distinguait, à l'intérieur da cette portion, les fibrilles axiales parfaitement reconnaissables. Les âgores 0 et 17 montrent que les amas centraux des-J asters, d'aboi-d adjacents au prothyalosome, s'en écartent pro*É gressivement. Dans la figure 9 ces amas renferment encoraJ des globules réfringents du vitellus, ce qui démontre bien! leur origine protoplasmique. Les fibrilles axiales sont d^&l très visibles ; elles se distinguent nettement des antres fibrille, ' que j'appelle périphériques, à raison de leur position relativement à, l'hyalosome. La plupart de ces dernières ne sont déjà plus moniliformes : il semble que les grains en a'aliongeant se sont confondus entre eux, d'où résulte que les filaments appai'aissent maintenant comme de simples lignes. Si l'on compare les figures 9, 16 et 17 (pi. XIV) à la figure 12 il devient évident que les fibrilles périphériques proviennent en partie des éléments constitutive des éventail';, en partie des antres rayons des deux astera, en partie des résidus de la portion accessoire de la vésicule germinative (fig. 16, pi. XTV et fig. 1 et 2, pi. XV). "^.J^j^ Que des filaments du protoplasme œllulaire ammant pen- ' vent venir s'nsérer aux fibrilles périphériques de la figure ypsiliforme et qu'il est impossible de distinguer exactement les éléments qui entrent dans la composition de cette figure de ceux du protoplasme, cela résulte clairement d'un coap d'œil jeté sur les figures 17 (pi. XIV), et 1, 3 et 4 (pi. XV). Dans la figui-e 17 la lame équatoriale se prolonge jusqu'à la périphérie de l'œuf et l'on distingue fort bien des filamenlâ reetilignes qui relient l'un des asters au spermatozoïde. A côté de ces filaments reetilignes il en est qui ne paraissent pas tendu.s, qui sont sinueux (fig. 17). Je dois faire remarquer encore qu'à mesure que les rayons des astei-a (lui interviennent dans la formation de la figure

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 211 ypsilifonne et deviennent des fibrilles périphériques de cette figure se développent, ceux qui sont dirigés vers l'extérieur diminuent d'importance et probablement même peuvent disparaître. (Comparez les fig. 9 et 17 à la fig. 12.) Dans les figures 9 et 17 (pi. XIV) comme dans les figures 3 et 4 planche XV un contour circulaire marque encore la place que la vésicule germinative occupait dans le vitellus avant de se rattacher. Des gouttelettes hyalines, d'origine vitelline, sont venues occuper cette place (fig. 2, 6 6 et c, 4 et 10 pi. XIV). Elles forment ce que nous avons appelé plus haut la masse sphéroidale, dans la description que nous avons faite de la figure ypsilifonne. Il résulte clairement de l'exposé que je viens de faire que les résidus de la vésicule germinative et notamment sa membrane, transformée en une substance granulo-fibrillaire, interviennent, concurremment avec le protoplasme ambiant, dans la constitution de la portion fibrillaire de la figure ypsiforme. Cette transformation de la substance granulo-fibrillaire du noyau et du protoplasme cellulaire en fibrilles homogènes se fait à la suite de l'apparition de deux centres d'attraction au contact du prothylasome. Les fibrilles axiales, qui existent d'abord avant que ces centres aient donné lieu à la formation de deux asters, deviennent de plus en plus apparentes et forment ensemble un fuseau achromatique, qui se rattache aux disques chromatiques adjacents que renferme l'hyalosome. Le groupement particulier qu'affecte le système des fibrilles périphériques de la figure ypsiforme a sa raison d'être dans le processus du rattachement de la vésicule germinative. Cette déformation de la vésicule se fait de telle manière que les résidus du noyau de l'œuf forment par leur ensemble une figure qui rappelle un bilboquet dont la coupe renferme l'hyalosome. J'ai dit plus haut que la substance chromatique de la vésicule germinative se retrouve dans les corpuscules chromatiques de la figure ypsiforme : ceux-ci dérivent directement du corpuscule germinatif.

?*■'

The text on this page is estimated to be only 22.53% accurate

ElOrAHn VAN BENEDEN. La substance achromatique du noyau de Toenf se retrouve en partie dans la matière claire du prothylosome, en partie dans les fibrilles axiales, en partie dans les fibrilles périphériques. Une partie s'est perdue dans le vitellus au moment du rattachement. Il me reste à dire un mot de ce que deviennent les pseudonucléoles de la vésicule germinative et de l'origine du corps pédonculaire. Les pseudonucléoles très distincts dans la vésicule germinative, tant que celle-ci est pourvue de sa membrane, disparaissent avec cette dernière. On les voit nettement dans les figures 1, 2, 4, 5, 10 (pi. XTV), parce qu'ils présentent une certaine affinité pour le carmin. Ils ont disparu aux stades représentés figures 12, 13, 14 et suivants. Je ne pourrais dire ni ce qu'ils deviennent, ni comment ils disparaissent. Mais il n'est pas douteux pour moi qu'ils ne se rattachent à la catégorie des substances achromatiques de la vésicule germinative. Je n'ai pas non plus de données précises sur l'origine du corps pédonculaire; par sa position il répond bien certainement à l'élargissement que présente la poignée du bilboquet à son extrémité inférieure (pi. XTV, fig. 10). Peut-être les pseudonucléoles jouent-ils un rôle dans sa formation. Un mot encore sur un autre point. Grâce à l'apparition des filaments en éventails dans cette partie épaissie de la paroi de la vésicule germinative, qui répond au prothylosome, des fibrilles périphériques se développent tout autour de ce corps clair. Il est même probable que quelques rayons protoplasmiques des asters intègrent, avec les filaments en éventail, dans la formation des fibrilles périphériques qui forment ensemble une sorte de cône à la base du bilboquet (pi. XV, fig. 2). Il en résulte que la figure fibrillaire a plutôt son début l'apparence d'un T. Elle ne devient ypsiliforme que parce que les branches horizontales du T deviennent obliques et divergentes par rapport à la branche verticale de la lettre. Ce changement dans la direction des branches divergentes s'accompagne de l'ouverture du couvercle primitif, ce

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION 213 qui résulte simplement de ce que les fibrilles périphériques du couvercle se groupent en quatre faisceaux qui s'écartent progressivement l'un de l'autre. Chaque éventail se divise par son milieu. La masse hyaline du prothyalosome fait hernie par la fente ainsi produite (pi. XV, fig. 3). II. — Formation du premier globe polaire aux dépens de la figure YpsiUforme. Je décrirai successivement les changements de position de la figure dans le vitellus et les modifications qui se produisent dans sa constitution. A, — Changements de position. Pendant la première période de la maturation de l'œuf la vésicule germinative est logée au milieu du vitellus qui l'entoure de toutes parts. Il en est de même, au début, de la figure ypsiUforme qui, nous l'avons vu, se développe en grande partie aux dépens de cette vésicule. Mais elle n'occupe jamais le centre du vitellus; elle est toujours excentriquement placée et s'approche progressivement de la périphérie. Les figures 5, 15, 16, 22 de la planche XV démontrent qu'il en est bien ainsi. Pendant la première période de sa maturation l'œuf présente un axe et deux pôles et toute sa structure témoigne de cette polarité. Le micropyle et le bouchon d'imprégnation répondent à l'une des extrémités de l'axe ovulaire, que nous avons appelée, pour ce motif, le pôle d'imprégnation. De plus, à certains stades, l'œuf présente une symétrie bilatérale manifeste. Il suffit de considérer avec attention la figure 4 de la planche X pour voir qu'il n'existe qu'un seul plan capable de diviser l'œuf en deux moitiés symétriques, c'est un plan passant d'une part par l'axe organique de l'œuf, d'autre part

214 EDOUARD VAN BENEDEN. par le grand axe de l'ovoïde irrégulier qui constitue la tête de la massue ovulaire. Malheureusement, quand Tœuf a atteint sa maturité, sa forme est devenue celle d'un ovoïde : la papille répondant à la poignée de la massue et qui portait à son extrémité le bouchon d'imprégnation, cette papille a disparu et il faut y regarder de près pour reconnaître encore le pôle d'imprégnation. Au moment où un zoosperme vient se fixer à l'éminence de fixation, le pôle d'imprégnation, et par conséquent l'axe de l'œuf, restent facilement reconnaissables ; il en est de même tant que le zoosperme reste uni à l'enveloppe ovulaire, fut-ce par l'extrémité de sa papille caudale. Mais il arrive un moment où le spermatozoïde devient libre dans le vitellus. Rien ne peut plus faire reconnaître dès lors l'emplacement du micropyle et il est impossible de se rendre compte du trajet que suit le zoosperme avant d'atteindre le centre du vitellus. Je me suis beaucoup préoccupé de la question de savoir si la figure ypsiliforme se dirige vers un point déterminé de la surface du vitellus et, dans le cas où il en serait ainsi, quelle est la position de ce point relativement à l'axe primitif de l'œuf. Il faudrait pouvoir, pour résoudre ces problèmes, rapporter la position de la vésicule germinative, en voie de transformation, à un point fixe dont la position serait connue relativement à la direction de l'axe ovulaire. Tant que le zoosperme reste fixé à la place qu'occupait le micropyle ce point fixe existe; mais il cesse d'être reconnaissable dès le moment où le zoosperme se détache de l'enveloppe de l'œuf. Or, le plus souvent il se libère bien avant que la figure ypsiliforme ait gagné la surface de l'œuf. La position relative des deux éléments, à un même stade de développement, paraît éminemment variable. Tantôt ils semblent situés tout près l'un de l'autre, tantôt on les trouve aux pôles opposés de l'œuf. J'ai représenté figure 13 (pi. XIV) un œuf où le spermatozoïde, encore fixé à la membrane, occupait l'un des pôles, et où la figure ypsiliforme, déjà superficielle, se trouvait au pôle opposé. Il en était de même dans l'œuf

REGIHERGIES SUR LA FÉCONDATION. 215 représenté figure 9, en ce sens que là ligne reliant la figure ypsiliforme au point de la surface le plus voisin aboutissait à peu près au pôle opposé à celui qu'occupe le zoosperme encore fixé. Mais il n'en est pas toujours ainsi, tant s'en faut, et je ne puis rien affirmer, quant à la position du point d'affleurement de la vésicule germinative, par rapport au pôle d'imprégnation et par conséquent à l'axe organique de l'œuf primitif. Ce qui ressort clairement de l'examen d'un grand nombre d'œufs et particulièrement de celui que j'ai représenté figure 13, c'est que, dans certains œufs tout au moins, la vésicule ne tend pas à se rapprocher du pôle d'imprégnation, mais que, bien au contraire, elle gagne plutôt le pôle opposé. Est-ce toujours ainsi? Il est permis d'en douter. Je ferai observer que dans les œufs qui ont conservé leur forme ovoïde dans les préparations, presque toujours la figure ypsiliforme et les globules polaires qui en dérivent se trouvent au voisinage de l'une des extrémités du grand axe de l'ovoïde. (Pl. XV, fig. 8, 9, 16, 17, 18, 20, 21, 22. Pl. XVI, fig. 2 et 4. Pl. XVm, fig. 4. Pl. XIX, fig. 7, 8, 10.) Quand l'œuf est mur U affecte aussi d'ordinaire une forme ovoïde et le micropyle répond approximativement à l'une des extrémités de l'axe de figure de l'œuf. En se fondant sur des images comme celle que j'ai représentée planche XTV, figure 13, et où le zoosperme était certainement fixé encore par l'extrémité de sa queue, on peut donc supposer que le point d'affleurement de la figure ypsiliforme répond à ce que j'ai appelé le pôle neutre de l'œuf. Mais ce fait est-il constant? c'est là encore, à l'heure qu'il est, une hypothèse. Si j'ai insisté sur ce point, c'est que la question me paraît avoir une réelle importance. La présence de la figure ypsiliforme à la surface de l'œuf, au moment où le zoosperme a gagné le centre du vitellus, montre qu'après comme avant la copulation l'œuf présente une polarité manifeste et le caractère de symétrie de la figure ypsiliforme semble indiquer que l'œuf lui-même est à symétrie bilatérale. Le plan de symétrie serait le plan équatorial

The text on this page is estimated to be only 21.95% accurate

2H5 KDO rARI) \m DC."

périvitelline. La portion principale de la figure ypsiliforme est pour ainsi dire éliminée (pi. XV, fig. 16 et 22). L'observation de Bûtschli, qui a décrit et figuré chez le *Oiundlanus* des figures qui se rapportent fort bien à celles que nous faisons connaître, se trouve donc pleinement confirmée chez *T. ascaride* du cheval. Le fuseau éliminé de Bûtschli (pi. m, fig. 11 et 12 de son mémoire) n'est autre chose que la portion principale, devenue superficielle de la figure ypsiliforme. Il est à noter cependant que Bûtschli représente dans cette position le second fuseau de direction ; car il figure & une des extrémités de celui-ci une petite vésicule qui ne peut être que le premier globule polaire. D'habitude, les deux pôles de la figure n'atteignent pas en même temps la surface; l'un y arrive un peu plus tôt que l'autre : dans les figures 17, 19 et 20 de la pi. XV, tandis que l'un des amas polaires se continuait manifestement avec la surface du vitellus, l'autre était encore à quelque distance de cette surface. Il était facile de s'assurer, en changeant progressivement le foyer, que l'autre pôle de la figure se trouvait entouré de toutes parts par la substance vitelline. Au contraire, dans les figures 18, 21 et 23, non-seulement les amas polaires, mais le fuseau tout entier étaient superficiels. Les fuseaux, v.a.(ne se trouvant pas dans la coupe optique de l'œuf, la ligne réunissant les pôles ne se confondant pas avec cette coupe optique, Us paraissent plongés dans le vitellus. Mais cela dépend uniquement de l'orientation de l'œuf relativement à l'observateur. Comment la figure ypsiliforme est-elle amenée & la surface de l'œuf? Tant que la figure est plongée dans le vitellus on voit dans la plupart des œufs des filaments protoplasmiques se porter de divers points de la figure, plus particulièrement des amas polaires, vers la surface de l'œuf. Ces filaments n'ont aucun caractère spécial, si ce n'est leur direction ; leur constitution paraît être la même que celle des autres filaments réticulés du vitellus. Voir les figures 1, 3, 4, 6, et 7 de la planche XV. Que tous ces filaments sont doués de contractilité, cela

218 EDOUARD VAN BENEDEN. résulte clairement de ce fait que, dans tous les points où de semblables filaments ou faisceaux de filaments s'insèrent à un zoosperme, le corps protoplasmique de ce dernier se soulève en une éminence conique ou arrondie, tandis que, entre ces points d'insertion, l'on observe au contraire des dépressions, (fig. 3 de la pi. XV et fig. 17 de la pi. XIV). Comme ce sont les amas polaires qui sont attirés les premiers vers la surface, c'est d'habitude de ces amas que partent le plus grand nombre de filaments. Us forment souvent des sortes de pinceaux ou d'éventails. Souvent la partie de la surface du vitellus dans les limites de laquelle s'insèrent ces filaments est circonscrite par un contour circulaire bien marqué, et au centre de ce contour se voit un petit corpuscule réfringent, à prolongements radiés, simulant une sorte de couronne d'un petit nombre de rayons, (fig. 8, 9 et 18, pi. XV). Il semble que c'est à ces petites étoiles qu'aboutissent les amas polaires (fig. 18). La présence de ces petites étoiles est loin d'être constante. On en observe aussi quelquefois dans l'intérieur du vitellus, au point de convergence de plusieurs filaments réticulés, ou bien aussi en d'autres points de la surface et notamment au point où l'hyalosome de la figure ypsiliforme semble devoir apparaître (fig. 8 de la pi. XV). B. — Changements dans la constitution de la figure YPSILIFORME. Le contour des amas polaires, d'abord très irrégulier et vaguement indiqué, se régularise et se marque de plus en plus nettement. Ces amas se transforment en un corps hémisphérique bien circonscrit, qui s'applatit de plus en plus et finit par devenir discoïde (pi. XVI, fig. 8, 9, 10, 11, 12 puis fig. 13 et 7 de la même planche, et la série des fig. 15 à 23 de la planche XV). La substance constitutive des amas, formée d'abord de granules assez volumineux, devient de plus en plus homogène et donne lieu à la formation d'un disque brillant et fort réfringent.

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 219 Les fibrilles axiales et périphériques de la figure ypsiliforme peuvent s'unir transversalement les unes aux autres et, en se soudant entre elles, donner lieu à la formation de cordons plus ou moins épais d'une substance très réfringente et d'apparence homogène. Ce sont surtout les fibrilles de la lame équatoriale qui manifestent une tendance marquée à la formation de semblables cordons, dans lesquels on ne distingue plus même aucune trace de striation. (Voir pi. XVI, fig. 9, 11 et 13 et aussi pi. XV, fig. 7, 15, 19 et 21.) Mais les faisceaux de fibrilles qui constituent les branches divergentes de l'Y tendent à devenir aussi de plus en plus homogènes et de plus en plus réfringents. Dans beaucoup de cas, surtout dans les préparations d'œufs traités par l'alcool, il devient fort difficile de distinguer aucune striation : (fig. 21 de la pi. XV.) On observe sous ce rapport des différences d'un œuf à l'autre et, dans les préparations d'œufs traités par l'acide nitrique la composition fibrillaire persiste plus longtemps. Mais cependant on remarque d'une manière constante que la netteté des contours de la figure ypsiliforme, résultant de ce que toute la figure devient plus sombre et plus homogène, augmente avec l'âge. En même temps toute la figure se rapetisse. • \.vx,h>» va*v La lame équatoriale présente au début son plus grand développement vers la profondeur, de façon à constituer la branche verticale de l'Y (fig. 3, 4, 5, 7 etc. de la pi. XV). Cette branche on peut souvent la poursuivre sur une gi'ande longueur. Quand le zoosperme est arrivé au centre ou dans le voisinage du centre de l'œuf^ l'on peut voii* souvent les filaments de la branche verticale de l'Y s'insérer sur le spermatozoïde. Les filaments périphériques de la figure, en partant des amas polaires droit et gauche^ convergent vers un point ou plutôt vers un corps granuleux, vaguement délimité, que j'ai appelé le corps pédieux. Au delà du corps pédieux les fibrilles divergent de nouveau, de façon à donner lieu à un figure conique dont les fibrilles représenteraient autant de génératrices (fig. 5, 6 et 7 de la pi. XV). La cavité du

The text on this page is estimated to be only 19.55% accurate

zaU EDOUARD VAN BEREDEN. cōiie paraît occupée, dans beaucoup de cas, par une partie j ilitférentiée du viteilus, de forme sphéroïdale et de volome 1 variable, que j'appelle le corps intermédiaire (iig. 9 et 16^' lie la planche XV). Des filaments périphériijues partant des I amas polaii'es se rendent directement, les uns au corps- 1 pédieuï, les autres au corps intermédiaire, qui lui même paraît I se rattacher au spermatozoïde par des filaments convergente' \ (fig. 9, 18 et 22). A un certain stade les fibrilles périphériquei les pins externes, celles qui marquent la limite externe dS'l la niasse sphéroïdale sont extrêmement nettes (fig. 6, 7 et fi Pins tard ces fibrilles ne sont plus guère visibles : distingue plus de la figure ypsiliforme que les trois brancha principales : les branches divergentes et la lame éqñatorialB.II Le corps intermédiaireh-e aussi bien que le corps pédieoXV avec les fibrilles qui y aboutissent et qui en partent se ratt*-n ehent à h branche verticale de la figure ypsiliforme, quoiqu'ils ne soient très probablement, par leur origme, que des portions différenciéea du corps protoplasmique de l'œuf. Tous ces éléments se ti-ouvent dans la prolongation de la poignée du bilboquet et se rattachent les uns aux autres. Dans la plupart des œufs, peut être dans tous, ils constituent ensemble une chaine continue, qui rattache le zoosperme devenu central^ aux restes tiansformés de la vésicule germinative deveni superficielle (fig. 16 et 18). A une certaine période du développement le viteilus est U à Hait clair; on n'y distingue plus rien autre chose qu'a beau reticulum protoplasmique, totalement dépouï'vn de toatfl granulation autre que les fines ponctuations qui entrent à la composition du protoplasme lui même (pi, XV. flg. 1). Mais bientôt des globules apparaissent tout autour zoosperme devenu central (fig. 5) et ce dépôt granuleiu s'étend progressivement et rapidement vers la périphérien concentriquement au spermatozoïde. Le réseau protoplasmîqui qui s'étendait dans toute l'étendue du viteilus ne s'obsen bientôt plus qu'à la périphérie (fig. 7 et 23). La couche cortiJ

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 221
calé réticulé
devient de moins en moins épaisse et, au moment de la formation du
premier globe polaire, tout le corps de l'œuf est devenu granuleux (pi.
XVI, fig. 3, 5 et 6.) Pour suivre ces changements progressifs dans la
constitution du vitellus il faut avoir recours à une série de préparations faites
aux dépens d'un seul et même individu, par une seule et même méthode.
C'est en se servant à cet effet d'un œuf traité par l'acide nitrique à 3

222 EDOUARD VAN BENEDEN. bientôt superficielle, tandis que la partie profonde de la tige du bilboquet plonge dans la masse granuleuse. Parfois celle-ci s'élève alors en une sorte de cratère et la limite entre les deux portions de la figure se marque par une ligne transversale très nette. L'œuf représenté planche XV, figure 8 montrait admirablement cette particularité. Quand la portion principale de la figure ypsiliforme est devenue superficielle, que l'angle ouvert en dehors que les branches divergentes formaient entre elles s'est efflué, quand la figure a pris l'apparence que j'ai représentée (fig. 22, pi. 15) on ne distingue plus de la tige du bilboquet que quelques traces dirigées suivant l'axe de l'œuf. Ce qui reste encore de l'ancienne figure ypsiliforme affecte l'apparence d'un fuseau, dont l'axe est dirigé parallèlement à la surface de l'œuf et, comme le fuseau est tout à fait superficiel, l'on pourrait croire qu'il a été expulsé en dehors du vitellus. Mais il n'en est rien; nous verrons plus loin ce qu'il advient du fuseau. Examiné non plus en coupe optique, mais à la surface du vitellus, le fuseau montre deux branches collatérales dirigées perpendiculairement à son axe. De là une figure cruciale. Nous avons représenté figures 17, 20, 21 et 23 de semblables images. Les branches collatérales de la croix sont de longueur variable; tantôt semblables entre elles (fig. 20), d'autre fois elles sont très dissemblables (fig. 17 et 21). Elles ne sont que des faisceaux de fibrilles périphériques agglutinées dans le plan équatorial de la figure et dirigées suivant deux directions opposées. Quand les deux branches se trouvent dans un même alignement leur direction commune est perpendiculaire à la direction primitive de la tige du bilboquet: celle-ci répondait à un rayon de l'œuf, celle-là est parallèle à la surface de l'œuf ou à peu près. Le fuseau, formant la branche verticale de la croix, et les deux branches collatérales se trouvent dans un même plan. C'est pourquoi on ne voit pas ces dernières dans un œuf orienté comme celui que nous avons représenté figure 22. Les quatre branches de la croix rayonnent autour d'un centre

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 223

commencé par les éléments chromatiques de l'ancienne vésicule germinative. De ce même centre on voit naître d'autres filaments d'épaisseur variable; leur direction est souvent incurvée. Les quatre branches de la croix, aussi bien que les rayons secondaires que l'on distingue entre ces branches, forment ensemble un disque circulaire (pi. XV, fig. 23) dont le contour répond à la surface du vitellus. La comparaison entre des figures comme celle que nous avons représentée figure 23 et l'image figure 20, où l'on distingue déjà vaguement une radiation formée par des stries de ponctuations, tend à montrer que les rayons secondaires se forment à nouveau dans le protoplasme. On en est de même, je pense, de l'une des branches collatérales de la croix, (pi. XVI, fig. 7 et 11), tandis que l'autre résulte de ce que la substance constitutive de la tige du bilboquet se déplace progressivement dans le plan équatorial, de façon & ce que, après avoir formé un faisceau radiaire, elle finit par constituer, dans le même plan, un faisceau tangentiel. Cependant la trace de la tige du bilboquet persiste dans le vitellus où l'on distingue toujours des traînées de granulations reliant le centre de la figure cruciale au spermatozoïde. Je pourrais encore exprimer l'opinion que j'émetts, sur l'origine de la figure cruciale, en disant que la figure ypsiliforme décrit autour de l'axe reliant ses deux pôles une rotation équivalente à un angle de 90° . En même temps la figure tend à devenir symétrique, et à se compléter par la formation, au côté du fuseau opposé au point d'insertion de la tige du bilboquet, une branche nouvelle dirigée comme la première dans le plan équatorial de la figure. A un certain stade du développement la tige du bilboquet, formée par un faisceau de fibrilles agglutinées en un cordon homogène, cesse d'être rectiligne; elle décrit des ondulations, comme si après avoir été d'abord tendue, grâce aux cordons qui s'inséraient & son extrémité, elle cessait tout à coup d'être sollicitée par la traction de ces éléments (pi. XVI, fig. 9). Les branches collatérales de la croix sont formées l'une et

224 EDOUARD VAN BENEDEN. l'aatre non par an, mais par
denx faisseaos de fibrilles périphériques agglutinées (pi. XV, fig. 23). Ces
deux faisseaos d'abord confondus dans la tige du bilboquet se séparent
progressivement l'un de l'autre et se disposent parallèlement l'un à l'autre.
Cette division s'étend dans toute l'étendue du plan équatorial; non seulement
elle se montre dans les deux branches collatérales de la croix, mais aussi à
la surface de , l'hyalosome, comme si toute la figure cruciale se fendait v, ^-
^^ en deux. La subdivision commence toujours d'abord dans la tige du
bilboquet et s'étend delà, de proche en proche dans la branche opposée (pi.
XV, fig. 15, 17, 19, 21, 28 et aussi pL XVI, fig. 13). Cette division qui
s'opère dans tout le système des fibrilles périphériques , dans un plan
normal à la surface du vitellus, tout autour de la masse claire qui renferme
les corpuscules chromatiques, a pour conséquence la subdivision de la
figure achromatique et la mise à nu de la sphère du bilboquet. A ce moment
il n'est plus possible de distinguer les fibres achromatiques axiales. La
division en deux lames de la plaque équatoriale paraît jouer un rôle
important dans la libération du premier globule polaire. J'ai dit plus haut
que la figure cruciale, dont j'ai indiqué la constitution et le mode de
formation, forme dans son ensemble un disque circulaire. La division de la
plaque équatoriale en deux lames intéresse naturellement le disque tout
entier, qui se décompose en deux moitiés (fig. 23). Je considère le plan
suivant lequel se fait la division, c'est-à-dire le plan équatorial de la figure
ypsiforme, comme le plan médian de l'œuf. Tandis que les deux moitiés
du fuseau sont symétriques, ce qui paraît résulter de la genèse de toute la
figure ypsiforme, il n'en est pas de même des deux branches collatérales
de la croix. Celles-ci ne sont pas équivalentes, pour autant que l'on puisse
en juger par leur mode de formation ; et de fait elles sont encore
dissemblables au moment où la figure a atteint son complet développement
(fig. 23). De sorte qu'un plan passant d'une part par le centre de l'œuf, de
l'autre par les branches coUa

The text on this page is estimated to be only 22.16% accurate

HECOEHCHES SDR Lt FÉCONDAT10>. 225 térales, c'est-à-dire le plan éiuiatorial de la figure ypsilifomie est le seul qui divise l'œuf en deux moitiés symétriques. D'après cela l'œuf présenterait à ce moment non pas seulement on ase organique et deus pôles d'inégale valeur, mais aussi un plan de symétrie unique; il aurait une structure bilatérale. Dans quelques œufe j'ai obsei-vé deux paires de branches divergentes dans la figure ypsiliforme. Je ne sais si cela est constant (pi. XV, fig. 9). Je ferai remarquer aussi que daus la période qui précède immédiatement l'achèvement de la figure cruciale les deux moitiés du fuseau (branches divergentes de la figure ypsiliforme) sont souvent très dissemblables, l'une devenant extrêmement volumineuse et montrant très-nettement sa composition fibrillaire, l'autre beaucoup plus réduit* est aussi plus homogène, figure 13 (pi. XVI). Peu de temps après que le disque, avec sa figure cruciale, se sont constitués il devient impossible de tUstingaer le fuseau. H Jy. ^ m'a paru qu'il se raccourcit de plus en plus et qu'il se confond progressivement avec les autres filaments radiaires du disque. Ceux-ci deviennent aussi de moins en moins distincts et tous les éléments constitutifs du disque se réduisent en une substance finement ponctée. Au début les limites du disque restent parfaitement apparentes : son contoni' circulaire se voit avec une grande netteté à la surface du vitellus. Épais vers son milieu, où il renferme le corps claii' pourvu des corpuscules chromatiques, il s'amincit vers ses bords, qui se continuent avec le contour externe du vitellus (pi. XVI, flg. 4 et 15). Dans les œuis qui n'ont subi de la part des réactifs employés pour les durch- aucune rétraction, ou remarque que le disque se termine extérieurement par une surface à peine convexe qui se mbutè" exactement sur la face inteiTie de la couche périvitelline (pi. XVI, fig. 4). La région médiane du disque proémine fortement dans le vitellus. Mais quand le vitellus s'est un peu réti-acté, le milieu du disque se soulève en un tubercule qui fait saillie à la surface de l'œuf. Dans ces œufe

The text on this page is estimated to be only 21.49% accurate

226 le contour du disque est presque toujours incliné par un léger sillon circulaire. Peu à peu la substance du disque devient de plus en plus semblable au reste du vitellus et il arrive un moment où il devient très difficile de la distinguer. De toute la figure ypsiliforme il ne reste plus qu'un seul élément bien reconnaissable : c'est le prothyalosome avec ses corpuscules chromatiques (pl. XVI, fig. 5). Néanmoins il persiste toujours quelques traces de la figure ypsiliforme. L'axe organique de l'œuf, suivant lequel la figure devenue superficielle se trouvait reliée au zoosperme par une série d'éléments tels que la tige du bilboquet, le corps pédieux, le corps intermédiaire et les filaments qui s'y rattachent, cet axe reste indiqué par des traces peu distinctes, mais dans lesquelles je crois reconnaître encore, dans certains cas, le corps pédieux et le corps intermédiaire (pl. XVI, fig. 5). Autour du pôle occupé par l'hyalosome pourvu de ses corpuscules chromatiques se voient des cercles concentriques; d'habitude on en distingue trois. Le plus interne marque probablement l'ancienne limite du disque; le plus externe la limite que nous avons signalée plus haut entre la portion du vitellus qui se rattache au zoosperme et celle qui se développe autour de la portion profonde de la figure ypsiliforme; l'intermédiaire provient je pense de l'extension, vers la surface du vitellus, de la ligne qui sépare la portion superficielle de la figure ypsiliforme de la partie profonde engagée dans le vitellus granuleux (voir fig. 7 et 8 de la pl. XV). Les figures 16 et 22 de la planche XV sont instructives pour l'étude de l'origine de ces cercles concentriques. Tant que le disque reste distinct on retrouve des indications manifestes de sa division en deux moitiés, suivant le plan équatorial de l'ancienne figure (pl. XVI, fig. 3); sur tout le pourtour du corps clair une fente assez large se montre et il semble que suivant cette fente le corps clair soit en train d'être expulsé; mais avant de décrire ce phénomène nous devons revenir un instant sur ce point. Il n'a été ques-

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 227

tion jusqu'ici que des modifications que subit la portion achromatique périphérique de la figure ypsiliforme. Nous ayons vu qu'au moment où la figure vient de se constituer aux dépens des restes de la vésicule germinative, la coupe du bilboquet renferme une sphère claire et que dans cette sphère il existe deux disques chromatiques généralement formés chacun de quatre corpuscules agglutinés. Ce corps n'est que le prothyalosome de la vésicule germinative et les éléments chromatiques qu'elle renferme ne sont autre chose que le corpuscule germinatif dédoublé. Avant la copulation de l'œuf et du zoosperme le nucléole se montrait déjà constitué de deux disques adjacents (pi. XTV, fig. 8) et si Ton compare la figure 13 de la planche XVI aux figures 10, 11, 12, 13 et 9 de la planche XTV ou même à la figure 8 de la même planche on verra que la figure chromatique ne subit guère de modifications dans le cours des métamorphoses de la vésicule germinative. C'est ce que montre encore bien une comparaison entre les figures 3 et 4 de la planche XVI et les figures 16 et 17 de la planche XIV qui représentent la même figure chromatique différemment orientée. L'image de la figure chromatique dans la figure 1 (pi. XVI) qui montre les deux disques superposés vus obliquement est très semblable aux images que nous avons représentées planche XTV, figures 14 et 15. Les éléments chromatiques se maintiennent sans subir aucun changement depuis le moment où la vésicule germinative disparaît, jusqu'au moment où le globule polaire va être expulsé. D'habitude l'on voit quatre corpuscules dans chaque disque chromatique; quelquefois cependant leur nombre est manifestement plus considérable. A tous les stades du développement la figure chromatique se trouve entourée d'une substance claire, comme c'est déjà le cas dans la vésicule germinative avant sa transformation. Cependant le volume du prothyalosome de la vésicule germinative est plus considérable que celui du corps clair qui renferme la figure chromatique au moment où le globule

The text on this page is estimated to be only 17.75% accurate

EDOUARD TAN BEITEDEN. polaire est siu- le point de se
fonner. Je ue suis pas en mesure de dire comment se fait cette réduction.
Des images comme celle que j'ai représentée planche XVI, figure 9
semblent indiquer une expulsion d'une partie de la masse claire
préalablement à la fonnation de l'une des branches transversales de la figure
cruciale. A voir des images comme celle que j'ai représentée planche XIV,
figiire 16 l'on serait porté k croire que la partie centrale de la masse claire se
diffl'érencie à un moment donné; peut-être la zone corticale est elle ensuite
éliminée, (pi. XVI, fig. 9, pi. XV, fig. 3, 6, 7 et s). Peutêtre aussi la
réduction se fait-elle par exosraose. Mais ce qui n'est pas douteux, c'est
qu'une partie de la masse claire se maintient, à tous les stades du
développement autour de la figure chromatique. Le premier globule polaire
se forme aux dépens du protkyalosome réduit et aux dipms des éléments
chromatiques qu'û renferme. Chacun des deux disçpies chromatiques
fournit au globule polaire la moitié de sa substance et le prothyalosome se
divise tangentidletn⁢ ce n'est pas l'un des pôles du fuseau qvii est
éliminé; mais dans le plan éqitatorial que se fait V Éliminaïion. Le corps
clair est encore indivis dans les figures 3, 4 et 21 de la planche XVI. On y
distingue les deux disques chromatiques se regai'dant par leurs faces. Dans
la figure 2 (pi. XVT) les deux disques chromatiques se sont allongés dans le
sens du rayon de l'oBuf et le corps claii* montre un commencement
d'étranglement. Cet étranglement est beaucoup pins marqué dans la figure
15 de la même planche; cette figure montre une ligne transversale très nette
eutre les deux moitiés de la masse claire et les figures 16, 17, IS et 20 de la
même planche montrent la moitié externe de la ma-sse claire complètement
séparée par étranglement progressif de la moitié interne; la première semble
sortir pai- la fente qui sépare le disque en deux moitié-s. La figui'e
du'omalique e^t bien recomiaïssable daas les

The text on this page is estimated to be only 22.76% accurate

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 339 figures 15, 16, 17, 18 et 20. Il ressort clairement de l'examen comparatif de ces figures que chaque disque chromatique, après s'être transformé en un bâtonnet renflé à ses deux bouts, fortement étranglé à son milieu, se divise en deux parties dont l'une reste dans la moitié externe, l'autre dans la portion interne du corps clair en voie de se dédoubler. Que la constriction qui amène la séparation complète des deux moitiés du corps clair agit sur les bâtonnets de façon à les rapprocher l'un de l'autre au niveau de leur portion étranglée en un filament, c'est ce qui me paraît résulter d'images comme celle que nous avons représentée figure 20, où les deux filaments fortement étirés en longueur relient encore l'un à l'autre les deux renflements terminaux. On distingue parfois un petit bouton vers le milieu du filament (fig. 20). Il semble même que par suite de la constriction de plus en plus prononcée les filaments peuvent se rapprocher au point de se toucher et même de se confondre. Je ne puis m'expliquer autrement des images comme celle de la figure 16 où les portions externes des deux disques chromatiques sont réunies entre elles par leur bout effilé. Ce qui est moins douteux encore c'est qu'à un moment donné la continuité entre les renflements terminaux externes et internes des bâtonnets s'interrompt, par suite de la rupture des filaments qui les réunissaient entre eux (fig. 18). La moitié externe du prothyalosome avec ses deux éléments chromatiques, constitue certainement la plus grande partie du globule polaire. Constitue-t-elle à elle seule ce corpuscule? Une ligne très nette dirigée perpendiculairement aux bâtonnets chromatiques apparaît dans l'épaisseur du disque achromatique et divise la substance de ce dernier en deux portions inégales dont l'une se rattache au globule polaire soulevé au dessus de la surface du vitellus, et dont l'autre renferme le corps clair interne que je propose de désigner sous le nom de deuthyalosome. Cette ligne apparaît au niveau de l'étranglement qui amène la division du prothyalosome en deux moitiés. L'on pourrait croire que c'est suivant

230 EDOUARD VA> BE>EDE>. cette ligne que se fait la séparation du globule polaire. Le globule se constituerait dans ce cas du corps clair externe pour l'un de ses deux éléments chromatiques et de la portion externe du disque achromatique. (Voir les fig. 16, 17, 18 et 20 de la planche XVI.) Mais je ne suis nullement convaincu de l'intervention d'une portion quelconque du disque dans la constitution du globule polaire et des images comme celles que j'ai représentées planche XVII, figures 1 et 3 sont de nature à justifier mes doutes à cet égard. Les figures 19 et 20 de la planche XVI montrent une véritable expulsion du globule polaire par une sorte d'orifice, par une déchirure circulaire du centre du disque. S'il en est ainsi dans la constitution du globule polaire, autre chose que la masse claire dérivée du prothylasome et les deux éléments chromatiques qui descendent directement du corpuscule germinatif de l'œuf, ce ne peut être qu'un très mince revêtement superficiel, dont l'origine doit être cherchée dans les éléments constitutifs du disque achromatique. Aussitôt libéré le premier globule polaire s'applatit à la face interne de la première couche périvitelline et, aux stades suivants, on le trouve toujours adjacent à la face interne de cette zone. Dans les préparations à l'acide nitrique il se présente d'habitude sous la forme d'un petit disque très réfringent souvent un peu irrégulier. L'alcool détermine un léger gonflement du disque; souvent il devient irrégulier, bosselé à sa face interne et montre constamment un certain nombre de corpuscules vivement colorés. Leur nombre et leur forme varient d'un œuf à l'autre. Parfois on observe des indices de fragmentation (pi. XVIII, fig. 2); mais c'est là un fait très accidentel et je n'ai jamais vu le corpuscule complètement dédoublé. Cependant la substance chromatique du globule forme fréquemment deux amas qui eux même sont composés chacun de deux éléments accolés. Ce qui paraît ressortir de ce long exposé difficile à compiler et relatant une série de détails dont je ne puis saisir la portée, c'est que le premier globule polaire est principalement et peut être même exclusivement formé d'éléments

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 231 dérivés de la vésicule germinative de l'œuf. Ces éléments sont en partie chromatiques, en partie achromatiques. Les globules chromatiques constituent dans le globule polaire deux amas distincts; ceux-ci dérivent de la subdivision en deux moitiés de chacun des deux disques chromatiques qui formaient le corpuscule germinatif (nucléole de l'œuf). La substance achromatique du globule polaire est une partie du corps clair ou prothyalosome de l'œuf. 2^ La seconde moitié du prothyalosome, avec les deux amas chromatiques qu'elle renferme, reste dans l'intérieur de l'œuf. Cette partie qui reste dans l'œuf est de tous points semblable au globule polaire éliminé. Je l'appelle deuthyalosome. 3<> La division du prothyalosome ne se fait pas perpendiculairement à l'axe du fuseau de direction, mais suivant l'axe réunissant les pôles de la figure. Les deux disques chromatiques, que l'on serait tenté de comparer aux deux moitiés chromatiques d'un noyau en voie de division, ne peuvent être comparés aux deux moitiés d'une plaque équatoriale divisée; l'un ne passe pas dans le globule polaire, l'autre dans le deuthyalosome, auquel cas la formation du globule polaire pourrait être comparée à une division cellulaire; chacun des disques chromatiques se segmente, 4^ de la formation de ce globule, suivant un plan passant par l'axe du fuseau. L'on ne peut donc pas comparer la genèse du premier globule polaire à une division cellulaire indirecte. Il ne s'accomplit d'ailleurs ici rien qui rappelle les transformations bien connues des filaments chromatiques d'un noyau de cellule au moment de la division et le corps protoplasmique de l'œuf paraît n'intervenir en rien dans la constitution du globule polaire. L'apparition, au voisinage du prothyalosome, lorsque la vésicule germinative commence la série de ses métamorphoses, de deux centres d'attraction, certaines analogies entre la figure ypsiliforme et un fuseau achromatique pourraient faire songer à une division karyokinétique. Mais il n'en est rien. La raison d'être des détails de structure que révèle l'étude de la figure

The text on this page is estimated to be only 20.37% accurate

EDOCAED TAN BEHEDEN. ypsiliforme, les changements multiples et compliqués qui se produisent dans sa constitution sont inexplicables à l'heure qu'il est. Mais en tous cas Us semblent bien plutôt avoir pour but de donner au vitellus une structure appropriée à la fonction que l'œuf doit accomplir, le dédoublement du prothyalosome et l'expulsion d'une de ses moitiés, que de former le globule. Le soit disant fuseau de direction s'est déjà confondu avec le protoplasme de l'œuf au moment où le globule se constitua et les fibrilles achromatiques n'interviennent nullement dans la composition de cet élément. III. — De la modification du vitellus pendant la période de formation du premier globule polaire. Dans la description que j'ai faite de l'œuf tel qu'il est constitué avant l'imprégnation j'ai dit que le vitellus se constitue : 1° de sphères hyalines se colorant en rose dans le picrocarmin, après l'action de l'acide osmique; 2° de gouttelettes homogènes claires et transparentes difficiles à distinguer si on les fait des sphères hyalines, mais que l'on ne peut confondre avec ces dernières dans les préparations au picrocarmin; 3° d'un réseau protoplasmique comprenant une mince couche superficielle ininterrompue, d'une couche enveloppant la vésicule germinative et d'un système de lames réticulées remplissant tous les espaces, d'ailleurs très réduits, laissent entre elles les sphères et les gouttelettes; pouscules réfringents disséminés dans la substance protoplasmique. Suivant la méthode que l'on emploie pour durcir et pour colorer les œufs, suivant que l'on monte dans la glycérine ou dans le baume, tantôt certains éléments deviennent plus apparents, tantôt ces mêmes éléments deviennent peu distinct et d'autres se montrent avec une parfaite netteté. Dans les préparations d'œufs traités par l'alcool et coloré par le carmin boracique les corpuscules réfringents disparaissent, les sphères hyalines se confondent avec les gouttelettes homogènes et le réticulum protoplasmique devient très apparent.

The text on this page is estimated to be only 22.62% accurate

RECDERCnES SUR LA FÉCONDATIOⁿ. 283 rent. Dans les préparations à l'acide nitrique au contraire les Mrpiiicules réfring'eats eonsereent tous les caractères qu'ils présentent sur le vivant; il en est de même des gouttelettes homogènes et des sphères hyalines, et le réseau protoplaamique est bien distinct. L'acide oemique et le iicrocarrain rendent de gi'ands services, quand il s'agit d'étudier les éléments formés du vitellus; mais le réseau protoplasmique est difficile à voii- dans des œufs traités paj- cette méthode. Si elle mérite d'être recommandée poui' l'examen de l'œuf avant l'imprégnation et même pour l'étude de la pénétration du zoosperme, elle doit être écartée pour l'analyse des changements consécutifs à la copulation de l'œuf avec le spermatozoïde et cela pour cette raison qu'aussitôt que la zone périvitelline a commencé à se former, il n'est plus possible de faire pénétrer le carmin : tout l'œuf prend une couleur jaune uniforme. Or, comme cette méthode est la seule qui permette de distinguer les sphères hyalines, il est difficile de se rendre compte de ce que deviennent ces éléments. Cependant j'ai réussi à résoudre partiellement cette question en recourant à. des préparations d'œufs traités par l'acide osmique. Les sphères hyalines disparaissent ti'ès probablement sans laisser de traces, peu après l'entrée du zoosperme et les gouttelettes homogènes prennent au contraire une importance croissante; elles deviennent plus nombreuses et surtout plus volumineuses. C'est exclusivement k leur présence que le vitellus est redevable de son apparence réticulée, peu après la copulation. Je renvoie pour l'exposé des faits relatifs à. la disparition des sphères hyalines à l'exposé que j'en ai fait dans le premier chapitre de ce mémoire. Comme l'aspect que présente le vitellus varie, suivant la méthode que l'on emploie, il est nécessaire, si l'on veut étudier les modifications successives du corps ovulaire, pendant la seconde période de sa maturation, de recourir à des séries d'œufs préparés en suivant nne seule et même méthode. Je recommande tout particnlièrement, pour l'étude de ces changements, l'emploi de l'acide nitrique à 3 "jo. L'utenis traité en entier par la solution acide

234 EDOUARD VAN BENEDEN. est placé dans l'alcool au tiers, puis dans l'alcool à 70, coloré par le carmin boracique ou la fuchsine et les œufs sont montés dans la glycérine. L'étude de séries d'œufs traités par l'alcool colorés par le carmin boracique et montés dans la glycérine rend aussi de bons services. Il est nécessaire de contrôler sur le vivant les résultats de l'examen des œufs traités par les méthodes que je viens d'indiquer. Pendant la copulation des produits sexuels, tant que le zoosperme proémine à l'extérieur de l'œuf, et que la vésicule germinative conserve encore ses caractères de vésicule, de nombreux corpuscules réfringents, disséminés dans le protoplasme, se voient distinctement dans toute l'étendue du vitellus (pi. XTIII, fig. 77 et 78). Mais à peine la trace du micropyle a-t-elle disparu, le spermatozoïde se trouve-t-il engagé dans l'intérieur de l'œuf, la figure ypsiliforme est-elle en voie de formation, que les corpuscules réfringents se concentrent dans la couche superficielle du vitellus d'une part, autour de la vésicule en voie de transformation et particulièrement autour des amas polaires de la figure ypsiliforme de l'autre. Bientôt il ne s'en montre plus un seul dans le réticulum protoplasmique qui s'étend dans la plus grande partie du corps ovulaire (pi. XIV, fig. 9). Les corpuscules fort nombreux dans la couche superficielle et aussi au voisinage de la figure ypsiliforme en voie de formation présentent les mêmes caractères que précédemment : ils sont de volume et de forme très variables; ils sont très réfringents et si on les examine, en se servant de forts grossissements, ils se montrent constitués de granules agglomérés, comme s'ils n'étaient autre chose que des grumeaux de petits éléments réfringents agglutinés entre eux. Au fur et à mesure que la zone périvitelline s'épaissit le nombre des corpuscules réfringents diminue dans la couche superficielle du vitellus et aussi autour de la figure ypsiliforme. Il arrive bientôt un moment où toute trace de ces corpuscules a disparu et où l'on ne distingue plus, dans le vitellus, que des gouttelettes

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 285 homogènes remplissant complètement les mailles fort inégales d'ailleurs d'un réseau formé par le protoplasme de l'œuf. Tout l'œuf est alors d'une transparence parfaite et le protoplasme qui forme le reticulum est devenu notablement plus abondant. Ce fait joint à la constance que le contour des corpuscules réfringents devient de moins en moins foncé me fait croire que les corpuscules réfringents ne sont pas résorbés, mais que la substance ponctuée qui les constitue se confond peu à peu avec le protoplasme et contribue directement à augmenter la masse protoplasmique réticulée. Les figures 17 de la planche XIV, 1, 3 et 4 de la planche XV représentent l'aspect du vitellus au stade que nous considérons. La structure radiaire du vitellus si apparente avant l'imprégnation n'est plus guère visible maintenant. A ce moment le zoosperme et la figure ypsiliforme changent de place : le spermatozoïde qui était resté pendant un certain temps adhérent à la membrane de l'œuf par l'extrémité de sa queue et qui, dans beaucoup si non dans tous les œufs, s'était, si je puis ainsi m'exprimer, couché sous la membrane, son axe étant dirigé non pas normalement, mais plutôt tangentiellement à la surface du vitellus (pi. XIV, fig. 9, 10, 14, 15), se rapproche progressivement du centre de l'œuf. La figure ypsiliforme au contraire qui occupait d'abord une position plutôt centrale gagne peu à peu la surface. Il semble même que le déplacement centrifuge de cette dernière commence avant le mouvement centripète du zoosperme. A peine ces changements de position se sont-ils accomplis que l'aspect du vitellus se modifie au contact du zoosperme d'une part, de la figure ypsiliforme de l'autre. Tout autour du zoosperme le vitellus devient granuleux et partant il perd de sa transparence; les gouttelettes homogènes disparaissent et la place qu'elles occupaient est envahie par une masse granuleuse. Les granulations vitellines prennent naissance, non pas dans les gouttelettes, mais dans les trabécules protoplasmiques qui augmentent rapidement de volume et cela aux dépens des

The text on this page is estimated to be only 21.00% accurate

286 EnOfARn VAP) BENEDEN. gouttelettes qui fini^{aoïi} par être complètement résorbées. Cette même transformAtion du vitellus s'opère aatonr de Is portion profonde de la figure ypailiforme (pi. XV, fig. ") et fi), De là la formation dans l'œuf de deux amas granuleux beaucoup plus considérable, renferme à son iutérieur I sperme, l'autre excentriquament placé se rattache à la ypsiliforme. On distingue alors dans le vitellus deux partit l'une granuleuse et plus sombre, l'autre réticulée et tran»[^] parente. Les deux amas gi-anuleux primitivement distincts s'étendent aux dépens de la partie réticulée et bientôt confondent en un senl. H semble, à première vue, comme le Zûosperme occupe le centre de cet amas, que celui-ci s'est fonné exclusivement autour du zoosperme; mais en y regaiv dant de près on distingue d'habitude l'existence d'une ligne dflT. séparation entre les deux portions d'origine distijicte qui, eu sa" juxtaposant, ont donné lieu à une masse en apparence unique, qui occupe tonte la partie médiane de l'œuf {pi. XV, fig. 7). On distingue parfois vaguement, dans la masse granuleuse, une striation radiaire autour du zoosperme comme centre. La marche du phénomène et l'aspect de l'œuf semblent indiquer que le zoosperme d'une part, la figure ypsiliforme de l'autre attîrenl à eux une partie du vitellus et se partagent en quelque soi le corps ovnlair, dans lequel ils sont plongés l'un et l'autre[^] Les préparations d'œufs traités par l'alcool sont au moiï aussi instructives à. cet égard que ceux qui ont été durcîj par l'acide nitrique, et les radiations que l'on observe autoi du zoosperme y sont même plus apparentes (pi. XIV, flg. pi. XV, fig. 2 et 15). La couche périphérique réticulée bien distincte sur tous l(œufs quelque soit le traitement auquel ils ont été soumis, qu'on les observe frais, dans la glycérine ou dans le baume, diminue peu à peu d'épaisseur. Elle se transforme peu à peu en substance granuleuse sombre et, au moment de la formation du premier globule polaire, elle a disparu. Tout le vitellus est granuleux. Qd. XVI, fig. 3, ac. nitr. fig. 5 et 6 alcool). On distingue néanmoins encore dans ces œufs une zone.

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 237 corticale et une masse médullaire; Taxe organique de Tœuf reste distinct et sur le pourtour du pôle, où se forme le globule polaire, on distingue divers cercles concentriques. J'ai donné dans le paragraphe précédent l'explication de ces particularités, en rendant compte de leur origine. J'ai représenté (pi. XVI, fig. 19) divers détails de structure que j'ai observés sur plusieurs œu&. Le globule polaire est entièrement constitué. Les éléments chromatiques qui restent dans le vitellus se sont déjà dédoublés ; ils reposent sur un corps drcolaire. Au milieu de cet espace se trouve un autre élément circulaire renfermant un corpuscule d'où partent des radiations. Plus profondément se voit un autre corps arrondi; de ce corps partent des lignes l'une axiale, les autres obliques. Ces dernières aboutissent à des sillons circulaires qui régnerent à la surface du vitellus. La figure montre d'autres détails de structure dont j'ignore aussi la signification, mais que j'ai figurés tels que je les ai vus, parce qu'ils indiquent d'une manière évidente la symétrie de l'œuf. HT. — Formation de la première couche périvitelline. J'ai fiût plus haut l'histoire de la membrane vitelline ; elle se forme peu à peu aux dépens de la couche superficielle du protoplasme ovulaire pendant la première période de la maturation de l'œuf. Au moment où l'œuf est prêt à recevoir le zoosperme, cette membrane peut être isolée. Elle présente à ce moment une solution de continuité au pôle d'imprégnation et, an moment de la copulation, la membrane du zoosperme Tient se mettre en continuité par son bord libre avec le bord libre de la membrane vitelline. H en résulte la formation d'une membrane unique qui s'étend d'une part sur tout le pourtour du vitellus, abstraction faite du bouchon d'imprégnation, et d'autre part autour de la partie du zoosperme qui s'élève, sous la forme d'une papille conique, au dessus de la surfiEU» de l'œuf. Cette membrane unique je l'ai appelée la membrane ovo-spermatique. Dès le moment où cette

The text on this page is estimated to be only 17.89% accurate

quand on se sert du 1/18 k immersion homogène de Zaisa (pi. XV, fig- 16). En traitant par l'acide acétique faible on produit aussi le soulèvement de la membrane ovo-spermatique. Il ne peut donc y avoir de doute sur l'origine de la substance qui forme la zone périvitelline ; cette substance vient du vitellus de l'œuf. Des mensurations exactes du globe vitellin viennent confirmer cette conclusion; le globe vitellin diminue de volume au fur et à mesure que la zone s'épaissit. Il se fait donc pendant cette période de la maturation de l'œuf qui se caractérise par la série des phénomènes préalables & l'expulsion du premier globule polaire, un dépôt progressif de substance hyaline à la face interne de la membrane ovospermatique. Le corps protoplasmique de l'œuf est l'agent formateur de cette substance qui est peu à peu éliminée par le vitellus, pendant que la vésicule germinative, qui a donné lieu à la formation de la figure yisiforme, se prépare elle-même à rejeter sans la forme de globule polaire, une partie de sa < Je propose de désigner ce dépôt hyalin sous le nom de première coquille ou de première zona périvitelline, afin d'indiquer par là le rapprochement que je crois pouvoir établir entre cette substance et le liquide périvitellin qui, chez une foule d'animaux, est expulsé par le corps ovulaire, lors du retrait du vitellus. L'on trouvera plus loin la justification de cette manière de voir. V. — Changements que subit le zoosperme pendant la formation du premier globule polaire. Au moment où il vient de pénétrer dans le vitellus le zoosperme présente encore la même forme et a peu près la même constitution que le zoosperme libre (pi. XIV, fig. 9, 10) f 13, 14, 16, pi. XV, fig. 1). Les différences que l'on constate entre l'œuf d'un même stade dépendent de ce que, au moment a

RECHERCHES SDR LA FÉCONDATION. 241 de la copulation, les zoospennes n'ont pas tous la même forme ni la même constitution : tantôt ils renferment un corps réfringent, tantôt ils en sont dépourvus; la forme et les dimensions du corps réfringent sont éminemment variables; bref les zoospermes affectent indifféremment les formes que nous avons décrites plus haut sous les noms de type pyriforme, type campanuliforme et type conoïde. Mais tout spermatozoïde dès qu'il a pénétré dans le vitellus diffère d'un spermatozoïde libre par les caractères suivants : 1[^] Son corps protoplasmique se colore tout entier en rose sous Faction du picrocarmiu ou du carmin boracique, tandis que les zoospermes libres traités de la même manière et que l'on trouve entre les œu&, sur les mêmes préparations, sont absolument incolores. 2[^] Tandis que dans les zoospermes libres le protoplasme de l'hémisphère céphalique se constitue de grosses granulations régulièrement espacées et reliées entre elles par des filaments grêles, que l'on y distingue des systèmes de lignes régulières les unes radiaires, les autres concentriques, dans le 2soospermé, après son entrée, l'hémisphère céplialique paraît formé d'une substance homogène ou finement ponctuée. L'on y distingue plus nettement que dans le zoosperme libre une zone périnucléaire très pâle et ime masse corticale plus foncée. Cette dernière est d'ordinaire fortement épaissie en un bourrelet entourant la zone périnucléaire, amincie, au contraire, au voisinage du pôle d'imprégnation du zoosperme. H en résulte qu'à la coupe optique on distingue d'habitude trois lobes dans l'hémisphère céphalique : un lobe médian principalement formé par la zone périnucléaire et deux lobes latéraux constitués par la substance corticale seule (pi. XIY, fig. 13 et 17). 3® Le contour de la queue n'est pas marqué par une ligne régulière, mais au contraire inégal et comme denticulé. Les stries transversales de la queue, résultant de la stnicture du protoplasme, sont souvent plus apparentes que dans le zoosperme libre; elles sont formées par des séries régulières de granulations assez volumineuses et qui font saillie à la siuface. i «

242 EDOUARD VAN BENEDEN. 4<> Le corps réfringent de la queue commence à diminuer de volume^ aussitôt après la pénétration et, par contre, son revêtement protoplasmique s'épaissit d'autant (fig. 10, 13 et 14 de la pi. XIV, fig. 1 de la pi. XV). Les changements ultérieurs que subit le zoosperme peuvent être énumérés en peu de mots. Le corps réfringent diminue rapidement de volume : il perd sa forme conoïde, et devient globulaire. Sa réfringence reste la même. Le globule devient de plus en plus petit et, parfois^ il finit par se fondre complètement. Les derniers vestiges du corps réfringent ne disparaissent d'habitude que lorsque le zoosperme est déjà devenu central. Cette circonstance est très précieuse en ce qu'elle permet de reconnaître, avec une parfaite évidence, que l'élément coloré qui occupe le centre de l'œuf n'est pas la vésicule germinative, qui occupait cette place avant l'imprégnation, mais bien le zoosperme. D'habitude toute trace de corps réfringent a déjà disparu bien avant la formation du disque achromatique qui se constitue aux dépens des éléments de la figure ypsidiforme. Mais il n'en est pas toujours ainsi. L'on retrouve parfois le résidu du corps réfringent sous la forme d'un globule réfringent arrondi au moment de la formation du premier globule polaire et même encore après. Ces différences dépendent probablement de ce que le volume du corps réfringent des zoospermes est éminemment variable au moment de l'imprégnation. Le contour du corps réfringent, quelque soit sa réduction, reste toujours très net et bien régulier, de sorte que l'on pourrait croire à une dissolution progressive de sa substance. Mais je ne pense pas qu'il s'agisse là d'un phénomène de (Usorption ou de résorption : au fur et à mesure que le corps réfringent diminue de volume la queue du zoosperme se remplit d'une substance claire et finement granulée qui présente une apparence de protoplasme. Je pense que cette substance est un produit de transformation du corps réfringent. L'on constate dans les œufs de certaines femelles une persistance remarquable du corps réfringent. Chez l'une d'entre

RECHERCHES SUR LA FECONDATION. 243

elles, j'ai retrouvé le résidu de ce corps, dans presque tous les œufs, alors que le second globule polaire était déjà, éliminé. Ces œufs occupaient la portion tout à fait inférieure de Tuterus. Ce qui est bien remarquable, c'est que dans tous ces œufs, ce résidu, sous la forme d'un corpuscule arrondi, de volume variable, mais toujours bien reconnaissable à sa réfringence particulière, se trouvait non plus dans le zoosperme, mais au contraire librement suspendu dans le corps vitellin de l'œuf. Il avait été expulsé par le zoosperme. Dans les œufs, qui avaient déjà éliminé leur second globule polaire, le corpuscule réfringent se trouvait invariablement tout près de la surface du vitellus, souvent, mais non toujours, dans le voisinage du globule polaire. Dans les œufs pourvus de deux pronucleus le corpuscule avait été rejeté par le vitellus et se trouvait dans le liquide périvitellin. En examinant des œufs de moins en moins avancés dans leur développement, j'ai vu le corpuscule réfringent de plus en plus rapproché du zoosperme et enfin logé dans le corps de cet élément. Il n'y a pas le moindre doute ni sur l'origine ni sur le rejet définitif de ce corpuscule par le vitellus en voie de rétraction. Après qu'il est arrivé dans le liquide périvitellin il se dissout et disparaît. Certains éléments qui entrent dans la composition du spermatozoïde peuvent donc, pendant la maturation de l'œuf être éliminés d'abord par le zoosperme puis par le corps protoplasmique de l'œuf lui-même. Mais, dans la plupart des œufs, on n'observe rien de semblable : l'élément expulsé dans certains cas, subit des changements dans ses propriétés qui font qu'il se soustrait à la vue. Il semble extraordinaire qu'un phénomène semblable puisse se présenter chez certaines femelles et faire défaut chez d'autres. Je pense que ces différences dépendent uniquement du volume que présente, au moment de la copulation, le corps réfringent du zoosperme. J'ai dit plus haut que chez certaines femelles presque tous les zoospermes, aussi bien ceux qui sont libres que ceux que l'on observe soit en copulation, soit après leur entrée dans le vitellus, sont dépourvus de corps réfringent.

244 EDOUARD VAN BENEDEN. tandis, que chez d'autres, presque tous affectent le type conoïde; d'autre part le volume moyen du corps réfringent varie beaucoup d'une femelle à l'autre. Il est probable que ce n'est que dans les cas où ce corps est exceptionnellement développé que sa résolution ne se fait qu'incomplètement. Dans ces cas là seulement l'élimination peut-être observée. Peut-être l'expulsion se fait-elle dans tous les cas ; mais la substance expulsée, n'affectant pas la forme d'un corps visible, échappe-t-elle à l'observation. De même que les corpuscules réfringents du vitellus disparaissent peu à peu et se transforment en protoplasme ovulaire, de même le corps réfringent du zoosperme contribue à augmenter la matière protoplasmique du spermatozoïde. Dans l'œuf comme dans le zoosperme cette résolution des éléments réfringents commence aussitôt après la copulation des produits sexuels. A certains points de vue le corps réfringent du zoosperme peut être comparé aux corpuscules dentoplasmiques du vitellus. Les uns et les autres ont une raison d'être d'ordre physiologique; mais ils n'ont aucune importance morphologique. La forme générale du spermatozoïde change; elle est éminemment variable d'un œuf à l'autre ; mais on peut dire cependant qu'en règle générale cette forme tend à devenir irrégulièrement globuleuse. En même temps le contour du zoosperme devient de moins en moins distinct et, n'étaient les matières colorantes, il serait fort difficile de le retrouver au milieu du vitellus. Souvent le reste du corps réfringent se retrouve dans la portion terminale de la queue qui tend à se séparer par un étranglement du reste du spermatozoïde, (pi. XV, fig. 14, 8 et 9). Mais il n'en est pas toujours ainsi : (pi. XV, fig. 12 et 13). Le protoplasme de la queue perd peu à peu son affinité pour les matières colorantes et, de toutes les parties du zoosperme, celle qui perd le plus vite et le plus complètement cette affinité, c'est la portion du corps protoplasmique qui héberge le reste du corps réfringent (pi. XV, fig. 8 et 9). La

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 245

plus grande partie de la queue se résout en une substance granuleuse qui devient très difficile à distinguer du protoplasme ovulaire avec lequel elle paraît se confondre. La masse corticale du protoplasme céphalique conseille au contraire, en tout ou en partie, son affinité pour le carmin ; elle se concentre autour de la masse claire périnucléaire, à laquelle elle constitue une auréole formée de gros globules chromophiles, dont les dimensions sont parfois très considérables (pi. XVI, fig. 3). Cette auréole a un contour très irrégulier et son apparence est éminemment variable. Je ne pense pas que toute la substance corticale de l'hémisphère céphalique soit employée à la formation de cette auréole colorée; mais le protoplasme de la queue intervient lui aussi dans sa genèse. L'examen d'un grand nombre de préparations m'a donné la conviction que le protoplasme du zoosperme, abstraction faite de la masse périnucléaire qui conserve pendant toute cette période les mêmes caractères, se divise en deux parties : une portion chromophile qui se concentre autour de la masse périnucléaire pour lui former son auréole de globules réfringents et colorés, et une portion achromophile qui occupe, relativement à la première, une position périphérique. La limite de cette dernière, formant le contour du spermatozoïde, est souvent difficile à distinguer. La substance de l'auréole est beaucoup plus avide de carmin que la substance protoplasmique du zoosperme primitif; elle se colore vivement en rouge dans les préparations au carmin boracique et à la fuchsine et souvent même cette coloration est si intense, qu'il est difficile de distinguer le noyau chromatique, logé dans la masse périnucléaire, de l'un des gros granules constitutifs de l'auréole. Le noyau ne subit guère de changements; il n'augmente probablement pas de volume; les différences que l'on constate à cet égard d'un œuf à l'autre peuvent être attribuées à ce que les zoospermes libres présentent, au point de vue des dimensions de leur noyau, des différences individuelles con

24(> EDOUARD VAN BENEDEN. sidémbles. Tantôt le noyau, pendant la période que nous considérons, affecte une forme sphiéroïdale et il est indivis; d'autres fois il paraît bosselé à sa surface, ou bien encore il ressemble à une petite rosace; souvent l'on voit de sa surface partir des filaments d'épaisseur variable, dont la direction est d'ordinaire radiaire. J'ai trouvé des noyaux fragmentés. Dans un noyau exceptionnellement volumineux j'ai observé des granules plus vivement colorés, reliés entre eux par une substance plus claire; il semblait que ces granules étaient situés aux extrémités de tractus ou de boudins formés par une substance plus pâle. Le noyau de ce zoosperme ressemblait beaucoup à la figure chromatique de la figure ypsiliforme (pi. XVI, fig. 1). Peut-être ces différences d'aspect sont-elles dues à ce que la substance nucléaire est capable de mouvements amœboïdes; car je n'ai jamais pu trouver une relation entre la forme du noyau et le degré de développement de l'œuf. La masse périnucléaire est d'ordinaire sphiéroïdale. Son contour est marqué par une ligne bien régulière; son volume est très variable d'un œuf à l'autre. Ce qui ressort clairement de ce qui précède, c'est que le zoosperme ne paraît pas subir pendant la période que nous venons de considérer de changements bien importants : il ne se confond pas avec le vitellus ; dans certains cas ses limites deviennent difficiles à voir; mais il n'est pas douteux qu'entour de son noyau chromatique, logé dans sa zone périnucléaire claire, il reste une couche protoplasmique d'origine spermatique. Non seulement au moment de la copulation il ne se produit aucune fusion comparable à celle qui s'opère lorsque deux ou plusieurs cellules se confondent pour donner naissance à un syncytium ; mais, au moment où le premier globule polaire est expulsé, le spermatozoïde parfaitement reconnaissable, dans toutes ses parties, est encore distinct du corps vitellin qui l'enveloppe de toutes parts. Il semble cependant, d'après les indices signalés plus haut, que le zoosperme expulse certains éléments qui dépendent

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 247 de son corps protoplasmique, qu'il les transmet au vitellus et que celui-ci les rejette à son tour dans le liquide péri-vitellin. L'on peut constater d'autre part que les éléments chromophiles du protoplasme spermatique se concentrent peu à peu autour de la zone périnucléaire, de façon à lui former une auréole colorée, tandis que la portion aciliomorphe du protoplasme se porte vers la périphérie, où elle devient difficile à distinguer du vitellus ambiant. § n. De LA FORMATION DU SECOND GLOBULE POLAIRE ET DES CHANGEMENTS CONCOMITANTS DE L'ŒUF. Comme je l'ai fait dans le chapitre précédent je décrirai successivement : 1° la formation du second globule polaire; 2° les changements que subit le vitellus pendant cette période et la formation de la seconde couche périvitelline; 3° les modifications que subit le zoosperme pendant cette période. I. — Formation du second globule polaire. Aussitôt après l'élimination du premier globule polaire il apparaît dans le vitellus, au voisinage immédiat de sa surface, une nouvelle figure très compliquée qui, dans son ensemble, représente bien certainement le second fuseau de direction ou le second amphiasse de rebout. Des éléments de trois catégories distinctes interviennent dans la genèse de la figure : 1° la masse claire du deuteryalosome; 2° les éléments chromatiques qui dérivent du corpuscule germinatif; 3° le protoplasme ambiant. La première question qui se présente est celle-ci : où se forme le second fuseau de direction? Est-ce au pôle organique de l'œuf, où siégeait, aux stades précédents, la figure ypsiliforme? Est-ce en un autre point de la surface du vitellus?

The text on this page is estimated to be only 19.65% accurate

248 EUOrARD VAN BENEDEN. lus? Ce. lieu de fonnation est-il toujours le même ou bien est-il indifférent? Au moment de la formation du premier globule polaire l'axe organique de l'œuf était facile à reconnaître; il n'en est pas ainsi plus tard. Cependant si l'on admet, ce qui me paraît fort plausible, que le globule polaire accolé à la face interne de la première couche périvitelline ne change pas de place ce globule devient un point de repaire, qui permet de distinguer le point des enveloppes ovulaires par où passait l'axe de l'œuf au moment de l'expulsion du globule. Or, il se fait que dans beaucoup de cas le globule est situé à une assez grande distance du second fuseau de direction;] parfois même ils se trouvent écartés l'un de l'autre d'un quart de grand cercle (pi. XVn, fig. 19). Est-ce à dire que le second fuseau ne se forme pas dans l'axe organique de l'œuf? Évidemment non; le globe vitellin, grâce à des mouvements amoéboïdes qui paraissent très actifs au moment de l'expulsion du premier globule, peut se déplacer à l'intérieur de ses enveloppes et y exécuter une rotation. Ce qui tend à prouver qu'il en est bien ainsi, c'est que dans la plupart des œufs qui montrent le fuseau à son début, celui-ci se trouve immédiatement adjacent au premier globule polaire et son axe se confond avec l'axe organique de l'œuf (pi. XVII, fig. 1). De plus chaque fois que le vitellus laisse apercevoir encore les traces, soit de différenciations axiales, soit des cercles circonpolaires prudemment décrits, l'on peut constater que le centre de la périphérie du fuseau répond au centre de figure des cercles (pi. XVII, fig. 9). Il est donc probable qu'après la formation du premier globule polaire, le vitellus exécute une rotation et que l'axe organique de l'œuf fusionne avec l'axe passant par le premier globule polaire un sens dont la valeur varie; à l'origine il peut devenir presque droit (fig. 19), mais semble cependant qu'après s'être écarté de sa position primitive l'axe du vitellus revient à sa direction première et peu près; car dans la plupart des œufs le second globule

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 251

rences, pas plus que je ne m'explique comment il se fait que le nombre des fragments varie beaucoup d'un œuf à l'autre (voir fig. 1 à 14 de la pi. XVII). Mais ce (lui ressort clairement de l'examen d'un grand nombre d'œufs durcis par l'acide nitrique, c'est que les fragments des deux éléments chromatiques primitifs, quelque soit d'ailleurs leur nombre, se groupent en deux disques adjacents, dans des plans perpendiculaires à l'axe du fuseau, au voisinage de son équateur (pi. XVn, fig. 10, 12 et G). Dès que le deuteryalosome a atteint un certain volume, souvent même avant la fragmentation des éléments chromatiques, il apparaît, en deux points opposés de sa surface, des étoiles. Dans chacune d'elles on distingue un amas central formé par une agglomération de granules et un grand nombre de radiations qui paraissent formées par des fibrilles moniliformes. Les amas centraux aussi bien que les rayons qui en partent résultent de l'arrangement régulier des éléments constitutifs du protoplasme ambiant. Au début tous les rayons ont même longueur dans une même étoile. Des deux étoiles l'une est périphérique, l'autre centrale; leurs centres se trouvent situés l'un et l'autre suivant un même rayon de l'œuf, comme le montre clairement la figure 1 de la planche XVII. Ici le doute n'est pas possible, les éléments chromatiques du globule polaire et ceux du deuteryalosome se trouvent encore reliés entre eux et l'amas central de l'étoile périphérique s'est formé tout autour des filaments convergents vers le centre de l'étoile. Aussitôt après la libération complète du globule polaire la rotation du vitellus commence et alors les rapports changent. «J'ai dit plus haut que les deux asters se forment aux dépens du protoplasme. Il ne faut pas oublier cependant que les éléments constitutifs de l'ancienne figure jT) siliforme, qui dérivent, tout au moins en partie, de la substance achromatique de la vésicule germinative, ont été amenés au pôle de l'œuf où s'est formé le globule polaire. Il est donc possible qu'ils interviennent dans la formation du second fuseau de direction; mais il n'est pas permis de rien affirmer à cet égard. Je ne

The text on this page is estimated to be only 17.77% accurate

sais pas davantage si les éléments différenciés du vitellus, tels que je les ai reitréseutéa notamment flgare 19 (p). XVI) ont un rôle quelconque à jouer dans la genèse du second fuseaa de direction. J'ai cru observer que les deux asters ne naissent pas simultanément, mais successivement. Les deux astres d« J sont pas non plus parfaitement semblables : cela résulta de c«l que l'amas central de l'étoile périphénque se forme à lai surface même du vit«llua, tandis que l'amas central de Tautral étoile, siégeant au milieu dn vitellus. peut s'entourer de rajonaf de tons côtés. L'étoile centrale a la fonue d'une sphère, tandj que rétoile périphérique est tout au pliK hémisphérique. En installant le foyer de façon à voir la surface du vitellui on distingue bien la forme de l'étoile périphérique {pi. XVti fig. 9). Son contour n'est pas circulaire, mais bien plutôt qoa-] drilatère : elle se constitue de quatre lobes bien sépan Les rayons des asters, d'abord tous semblables entre eux, " présentent bientôt des diffl'éreuees importantes. Les rayons immédiatement adjacents au deuthyalosome et même ceoi qai avoisinent de moins près le corps clair deviennent homogèoe» J et plus apparents; ils s'allongent considérablement et i même temps ils s'incurvent de façon à décrii-e des courbes i concavité dirigée en dehors. En même temps tons les aatr rayons des asters deviennent moins visibles et notablemenfj plus conita. H en résuit* qu'à la coupe optique on distingi quatre faisceaux de fibrilles formant ensemble, vtt âg quadrilatère (pi. XVII, fig. 2) en forme de hsm^TLa d thyalosome occupe le milieu de la figure; les amas centraux des asters répondent aux angles obtus du losange; aux angle aigus se produirait un enti-ecroisement de fibrilles, n'éta que les rayons des asters en s'approchant du plan équatori de la figure tendent à fuir parallèlement à l'équateor. Cepeil'j dant, aux stades suivants, l'entrecroisement se produit manifeS' J tement (pi. XVn, fig. 5, 6, 7, U et 12). Le^ fibrilles d'aborf | moniliformes sont devenues homogènes. Les figures 3 et 4 I représentent en relief le même stade que j'ai représenté t coupe figure 2. La figure 3 montre l'image de profil, la figure 4

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 253 obliquement.

Les figures 5, 6, 7, 8, 10, 11 et 12 représentent des stades ultérieurs du développement du second fuseau de direction, d'après des œufs traités par Tacide nitrique. On remarque que les amas centraux des asters deviennent tout à fait clairs, homogènes et transparents, et qu'en même temps il se constitue, à la périphérie des amas, des plaques incurvées $\wedge I \wedge \wedge \vee$ fp d'où partent les faisceaux de filaments. Ces plaques sont formées d'une substance très réfringente, se colorant légèrement en rouge par le carmin boracique et la fuchsine; elles sont constituées de corpuscules adjacents qui paraissent en continuité de substance avec les fibrilles. Ces plaques sont concaves suivant leur face dirigée vers le centre de l'étoile (pi. XVn, fig. 8, 10, 11 et 12). Je ne sais si ces plaques se constituent aux dépens des granules qui remplissent d'abord les espaces centraux[^] où si elles résultent d'une confluence des fibrilles. Les quatre faisceaux de fibrilles périphériques principales (nous donnons ce nom aux rayons des asters adjacents au deuteryalosome) sont parfois très nettement délimités (pi. XVEE, fig. 11). Us sont surtout bien distincts au voisinage des plaques stellaires, beaucoup moins apparentes au contraire près de Péquateur de la figure ; dans certains cas il est même impossible de les poursuivre au delà d'une certaine distance des pôles où elles paraissent s'arrêter toutes suivant une ligne concave vers le pôle correspondant de la figure (pi. XVII, fig. 8). Cependant les angles aigus du losange sont toujours bien dessinés et ils se prolongent dans le plan équatorial par une traînée granuleuse qui s'étend parfois jusqu'à la surface du vitellus (pi. XVII, fig. 8). Mais il s'est formé maintenant aux angles aigus du losange, probablement aux depuis des entrecroisements de fibrilles, des amas de granulations de forme triangulaire et dans lesquels apparaît parfois un corpuscule central d'où partent des filaments radiés. Les rayons périphériques accessoires sont encore visibles ; mais souvent peu distincts. Dans quelques œufs, j'ai vu les rayons accessoires de l'aster interne nettement divisés en trois

254 EDOUARD VAN BENEDEN. faisceaux, un médian et deux latéraux. Le faisceau médian enveloppait partiellement mi corps clair, adjacent au spermatozoïde et qui n'est peut être que le corps intermédiaire de la figure ypsiliforme (pi. XVII, fig. 10). Les deux faisceaux latéraux étaient en rapport avec deux amas sphéroïdaux de substance claire, au milieu de chacun desquels se voyait une figure stellaire bien manifeste (pi. XVII, fig. 10). L'ensemble de la figure compliquée que je viens de décrire et qui répond à ce que Ton a appelé le second fuseau de direction est d'abord bien symétrique. Mais bientôt les caractères primitifs de l'image se modifient profondément : la figure s'applatit d'un côté, comme si les éléments constitutifs de l'une des moitiés du losange étaient résorbés (pi. XVn, fig. 13). La forme générale devient alors triangulaire : deux des angles du triangle répondent aux angles obtus du losange primitif, ou, si l'on veut, aux pôles du fuseau; le troisième, qui dérive de l'un des angles aigus du losange, aboutit à une formation sphéroïdale particulière : son centre occupé par un corpuscule assez volumineux est entouré de radiations. Nous avons vu apparaître cette formation au stade précédent (pi. XVII, fig. 10). On ne distingue plus du second angle aigu du losange que des vestiges peu apparents (pi. XVII, fig. 13). L'image que présente à ce moment le fuseau de direction n'est pas sans analogie avec certains stades de la figure ypsiliforme (voir pi. XVI, fig. 7). L'un des pôles est toujours dirigé vers la surface, l'autre vers la profondeur de l'œuf. Néanmoins on constate une tendance manifeste à un changement dans la direction de l'axe du faisceau. Au stade suivant (pi. XVII, fig. 14) l'axe du faisceau s'est brisé et les deux moitiés, au lieu de se retrouver sur la prolongation l'une de l'autre, forment ensemble un V ouvert vers la surface du vitellin. Des deux pôles du fuseau l'un est immédiatement adjacent à la surface, l'autre voisin de cette surface. Sur une préparation montrant des centaines d'œufs au stade que nous avons représenté figure 14 (pi. XVII), on en trouve d'autres dans lesquels les plaques stellaires, qui répondent

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 255

aux deux pôles de la figure[^] sont Tune et l'autre adjacentes à la surface du vîtellus. Ils donnent lieu à des images que Ton pourrait confondre avec celles que nous avons l'eprésentées (pi. XV, flg. 15). H en résulte que les deux pôles du second fuseau de direction se tournent l'un et l'autre vers l'extérieur, qu'ils deviennent tous deux superficiels, préalablement à la formation du second globule polaire, tout comme nous l'avons vu se produire, lorsqu'il s'agissait de la genèse du premier de ces éléments. Le second globule, pas plus que le premier, ne se forme aux dépens de l'un des pôles du fuseau, mais bien aux dépens de l'hyalosome par l'expulsion de ses éléments chromatiques et, comme nous allons le voir, l'expulsion se fait dans le plan équatorial du fuseau et non pas par une de ses extrémités. Toute la description qui précède est fondée sur la considération des images que présentent les œufs durcis par l'acide nitrique. Les œufs durcis par l'alcool et colorés par le cannin boracique fournissent de fort belles préparations ; mais les images sont assez différentes dans les deux cas, comme on peut s'en assurer en comparant la série des figures 15 à 19 de la planche XVII, 1 à 8 de la planche XVIII, 1 à 6 de la planche XYUIbis, 1 à 3 de la planche XIX, aux figures 1 à 14 de la planche XVII. Ce qui frappe tout d'abord ce sont les différences considérables dans le volume, la forme et la disposition des éléments chromatiques dans les deux séries de préparations. Je ne puis me rendre compte de ces différences et, comme il n'est pas possible de distinguer sur le vivant les détails de structure dont il s'agit, je ne pourrais dire si les préparations à l'alcool ou bien les préparations à l'acide nitrique expriment plus exactement la constitution réelle du fuseau. Mais, avant d'aborder l'examen des faits que révèle l'étude des préparations alcooliques, je ferai remarquer combien les images que présente le second fuseau de direction diffèrent de celles que nous avons décrites en les rattachant à ce que nous avons appelé la figure ypsiliforme. Les figures 7, 8, D, 15 à 23

The text on this page is estimated to be only 19.99% accurate

de la planche XV, 1 à 6 de la planche XVI et les figures 15* & 18 de la planche XVII, 1 à 8 de la planche XVIII ont été toutes dessinées au même grossissement (Obj. D de Zeiss. Chambre claire), d'après dtis préparations traitées exactement de la même manière. Il en résulte clairement que les phéno- J mènes préalables à la formation du premier globule polaire ne peuvent être complètement identifiés à ceux qui précèdent l'élimination du second de ces éléments et l'on pourrait supposer d'après cela que les deux globules polaires n'ont pas exactement la même valeur. Le second fuseau de direction présente, dans les préparations à l'alcool, une telle complication qu'il est extrêmement difficile, malgré la netteté des images, d'interpréter tous les détails de structure que l'on distingue. Il est aussi difficile de se rendre un compte exact de la succession des phénomènes. J'ai représenté aussi exactement que possible les principales figures que j'ai observées, et je me bornerai à donner sur chacune d'elles quelques mots d'explication. Figure 15. Les deux amas centraux des asters sont fort étendus et il en est de même des plaques stellaires qui les délimitent. Celles-ci sont très apparentes et assez fortement teintées en rose dans toutes ces préparations. L'on distingue assez bien les limites de l'hyalosome, qui renferme deux paires de plaques chromatiques situées tout près du plan équatorial de la figure et, en apparence, soudées deux à deux en une plaque unique. Le volume des deux plaques n'est pas le même. L'hyalosome paraît divisé, suivant l'axe de la figure, (deux moitiés ; chacun d'elles renferme un groupe chromatique ! Dans le plan équatorial, à la place répondant à l'un des angles aigus du losange, se voit une formation claire arrondie, à laquelle se distingue une petite étoile achromatique, peu élevée (Agnée de la surface du vitellus, et que je désigne sous le nom de) micrasler. L'axe de l'ensemble de la figure est nettement indiqué par une ligne brisée, divisant l'ensemble de la figure en deux moitiés à peu près semblables. Cette figure est semblable à celles que j'ai représentées planche XIX, figure 1 et 2.

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 257 (Obj. 1/18 à Imm. hom. de Zeiss, chambre claire). Les différences proviennent probablement en grande partie de ce que l'orientation n'est pas la même : dans ces figures l'image n'est pas vue exactement en coupe : l'aster externe, qui n'est en définitive qu'un hémiasier, ne se trouve pas exactement dans la coupe optique de l'œuf. Les amas centraux des asters, les plaques stellaires et les deux systèmes de radiations sont très apparents. Il y a, dans chacune de ces figures, deux groupes d'éléments chromatiques, répondant aux deux plaques de la figure 15 (pl. XVII). Dans chacun d'eux on distingue quatre éléments (fig. 2); mais ils sont autrement groupés que dans les plaques décrites plus haut n'y en avait quatre aussi dans les objets représentés figures 1 et 3 ; mais ils ne se trouvaient pas dans un même plan. Les deux groupes d'éléments chromatiques sont assez éloignés de l'axe de la figure. L'hyalosome est subdivisé en deux moitiés, renfermant chacune un groupe d'éléments chromatiques. Les figures 1 et 3 montrent chacune deux micrasiers équatoriaux. L'un des deux, dans la figure 1, est beaucoup plus rapproché de la surface du vitellus que l'autre. Us siègent dans des masses sphéroïdales claires, auxquelles aboutissent des groupes de filaments périphériques. Les trois figures montrent une tendance manifeste à la subdivision de l'ensemble de l'image en deux moitiés. Cette division est déjà accomplie, en tout ou en partie, dans les systèmes de radiations, dans les plaques stellaires et dans le deuthyalosome. La figure 16 (planche XYU) est surtout remarquable par l'obliquité de l'axe de fuseau, qui tend à se placer parallèlement à la surface du vitellus, après avoir été, au début, normal à cette surface (fig. 15). La plaque stellaire interne est complètement subdivisée. Chaque groupe chromatique se constitue de deux petites plaques adjacentes, renfermant chacune 4 globules chromatiques. Dans le plan équatorial se voit distinctement un micrasier; il occupe le centre d'une zone claire délimitée par un cercle de granulations. L'œuf représenté figure 17, montre que la plaque stellaire i7

The text on this page is estimated to be only 20.54% accurate

25fi iiteiue peut s'étendre considérablement en surface et devenir presque plane. Dans ce cas, l'amas polaire moulé sur la plaque, f est lui-même fort applati, La figure 19 montre le dédoublement complet du fuseau primitif en deux fuseaux secondaires. T>i\as chacun de ceuz-eij l'on distingue deux groupes d'éléments chromatiques, l'un &| droite, l'autre à gauche de l'axe du fuseau. Chaque groupe se constitue de deux plaques chromatiques et chacune de celles-ci comprend au moins deux globules. La figure 1 de la planche XVin représente encore les deux fuseaux jumeaux, mais dans une position différente. Les plaques stellaires BS sont divisées en deux sous-plaques, dont l'une donne insertion aux filaments périphériques accessoires. Les axes des deux fuseaux dérivés sont encore à peu près parallèles l'un à l'autre et normaux à la surface du vitellus. Les figures 2, 3, 4, 5, 6 et 7 montrent la réduction progressive des éléments fibrillaires des fuseaux. Pendant cette réduction la position relative des deux fuseaux change; après avoir été complètement séparés l'un de l'autre, les deux fuseaux tendent à se confondre de nouveau; cependant les deux moitiés du deuteryalosome restent constamment bien distinctes; il arrive un moment où la droite qui réunit les deux corps clairs, pourvus de leurs éléments chromatiques ou, ce qui revient au même, le plan équatorial du fuseau primitif, se trouve dirigé normalement à la surface du vitellus (fig. 6 et T). L'axe du fuseau de la figure a subi une rotation de 90° et les figures 6 et 7 de la planche XVIH, comparées aux figures précédentes, ne peuvent laisser aucune doute sur la réalité de cette rotation. Des deux corps clairs, l'un est maintenant dirigé vers l'extérieur, l'autre vers le centre de l'oeuf et l'on voit, entre eux, une plaque formée par les résidus des éléments fibrillaires et des plaques stellaires des fuseaux. Le corps clair externe, avec les éléments chromatiques qu'il recouvre, va être éliminé pour donner naissance au second globule polaire; le corps clair interne reste dans le vitellus (pi. XVUI, fig. s),

The text on this page is estimated to be only 23.50% accurate

BECHERCQES SCR LA FECONDATION. 59 De tout le fuseau de direction il ne reste, au moment de l'expulsion du second globule, que les éléments que nous ayons représentés planche XVIU, figure S. Trois faits importants se dégagent de l'exposé qui précède : 1° Le deuteryalosome pourvu, au moment de sa naissance, de deux éléments chromatiques se divise en deux parties, dont l'une est expulsée pour constituer le second globule polaire, tandis que l'autre reste dans le vitellus. 2° A peine le deuteryalosome a-t-il pris naissance, qu'il se forme autour de lui, aux dépens du protoplasme ambiant, une figure très compliquée qui rappelle, à certains égards, les figures karyokinétiques. Elle paraît avoir pour point de départ l'apparition, en deux points opposés du deuteryalosome, situés l'un et l'autre dans un rayon de l'œuf, de deux centres d'attraction. Des asters se forment autour de ces points comme centres. L'externe est adjacent à la surface du vitellus. Mais les éléments qui entrent dans la constitution de cette figure complexe ne sont pas employés à fonder le globule polaire : ils ont en grande partie disparu au moment de l'expulsion du globule. 3° La figure exécute, dans le vitellus, une rotation de 90° et le plan de séparation entre les deux moitiés du deuteryalosome ne répond pas à l'équateur du fuseau de direction, mais à l'axe du fuseau. A la suite de sa rotation, l'axe du fuseau, qui se confondait au début avec l'axe de l'œuf, est venu se placer perpendiculairement à cette direction radiaire. La raison d'être et la signification des détails de structure que j'ai figurés et partiellement décrits nous échappent totalement pour le moment. Les phénomènes préalables à l'élimination du second globule polaire diffèrent, en beaucoup de points, de ceux qui préparent la genèse du premier globule. Mais les trois conclusions que je viens de formuler s'appliquent aussi bien à la formation du premier globule qu'à celle du second. S'agit-il dans l'un ou dans l'autre cas d'une division cellulaire? les globules polaires sont-ils des cellules nées par voie

The text on this page is estimated to be only 20.13% accurate

EDOCABD VAN BENEDEN. de division aux dépens de la cellule œuf? Je ne le pense pas : les phénomènes préalables à l'expulsion des globules ne laissent pas que de présenter une certaine analogie avec les figures karyokinétiques; mais, dans toute division cellulaire indirecte, les extrémités du fuseau achromatique sont les lieux de formation des noyaux dérivés; les éléments chromatiques. ! du noyau en voie de division se portent vers ces centres. Les globules polaires, au contraire, ne se forment non aux pôles de la figure dicentrique; ils ne répondent pas aux centres des asters : l'expulsion se fait dans le plan équatorial qui, primitivement tangentiel, devient plus tard radiaire, tandis que la ligne des pôles, qui était d'abord normale à la surface, devient secondairement tangentielle. Depuis l'époque où les lignes précédentes ont été écrites et où la planche XVIII a été exécutée j'ai réussi à obtenir d'excellentes préparations colorées qui m'ont permis de pousser beaucoup plus loin l'étude de la constitution et de la conjugaison des pronucleus. Les résultats auxquels je suis arrivé. m'ont engagé à reprendre l'étude de la formation du pronucleus femelle, à laquelle se lie intimement celle du second globule polaire. J'ai donné dans la planche XVIII quelques figures complémentaires relatives à ces phénomènes.. Elles confirment pleinement les conclusions formulées ci-dessus; mais elles me permettent de préciser davantage quelques détails. Ces préparations ont été obtenues traitant par le carmin boracique les utérus de femelles Jetées vivantes dans de l'alcool à 40° et préparées après six mois de séjour dans ce liquide. Les œufs de la partie inférieure des utérus ont continué à vivre et se sont normalement développés dans l'alcool. L'alcool ne traverse qu'avec une extrême lenteur les enveloppes ovulaires et il n'arrive en contact avec le vitellus qu'après des semaines. Pendant ce temps le vitellus se segmente, l'embryon se forme peu à peu et l'on trouve, en remontant l'utérus à partir de son embouchure, tous les stades du développement de l'embryon depuis la formation du second globule polaire. 4 4

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 261 La figure 1 (pi. XVUJL&w) représente à peu près le stade que j'ai dessiné planche XVni, fig. 4. L'ensemble de Timage, qui répond au second fuseau de direction, au second amphiaster de rebut des auteurs, ne peut pas être assimilé au fuseau qui prend naissance quand un noyau se divise. On peut en dire autant de la figure ypsiliforme, qui précède la formation du premier globule polaire. Cependant, et c'est là certes l'un des caractères les plus apparents de l'une et l'autre image, lors de la formation des globules polaires aux dépens des résidus de la vésicule germinative, comme lors de la division/ d'une cellule par voie indirecte, il apparaît, dans le protoplasme cellulaire, au contact de l'élément nucléaire, et cela en deux points opposés pris comme centres, des images stellaires que l'on ne peut interpréter qu'en admettant qu'ils révèlent l'existence de deux centres d'attraction. De là une certaine analogie d'aspect entre les images qui caractérisent une division cellulaire indirecte ou karyokinétique et celles qui apparaissent dans l'œuf lors de la formation des globules polaires. Les noms employés tant par Biitschli que par Fol, pour désigner ces dernières images, reposent sur le rapprochement que ces auteurs ont cru pouvoir faire entre les phénomènes préalables à la formation des globules polaires et ceux qui caractérisent une vraie division cellulaire. D'après mes observations ce rapprochement ne repose que sur des apparences trompeuses. C'est pourquoi je propose de substituer aux dénominations de fuseaux de direction et d'amphiaster de rebut le nom de "figui-es pseudokaryokinétiques. „ Chez rascaride du cheval la première figure pseudokaryokinétique est ypsiliforme; la seconde, celle qui donne naissance au second globule polaire a une tout autre forme. La figure 1(pl.XVill6w) est à peu près symétrique; elle est divisée par une véritable plaque médiane, réunissant entre eux les deux pôles, c'est-à-dire les amas centraux des deux asters. Cette plaque, qui répond à l'axe de la figure, est radiairement dirigée. L'amas central de l'aster externe confine à la surfa^ du vitellus, où il donne lieu à une légère saillie. Il repose sur

The text on this page is estimated to be only 20.68% accurate

EDOUARD VAN BEHEDEN. la plaque stellaire externe, contournée en demi cercle. De celle-ci partent les rayons divergents de l'étoile. La plaque stellaire interne est brisée, de façon à former un V ouvert en dedans. Le sommet du V se continue dans la plaque médiane, comme c'était aussi le cas dans les œufs que nous avons représentés planche XVUI, fig. 4, 5 et 7. Dans chaque moitié de la figure, à une certaine distance de la plaque médiane, se trouve un corps clair, arrondi, dans lequel s'observent deux plaques chromatiques formées chacune de quatre globules allongés, très avides de carmin, réunis entre eux par une substance moins chromophile. Ces globules sont groupés deux par deux. Cette composition des éléments chromatiques de la figure, à ce stade et à tous les stades subséquents, est très constante; seulement les globules sont plus ou moins nettement séparés les uns des autres : dans certains cas les quatre globules d'une même plaque chromatique paraissent soudés en un seul; d'autres fois la plaque semble constituée de deux parties; et alors on reconnaît nettement, dans certains cas, que chacune de ces dernières est manifestement composée de deux globules. La figure 2 ne diffère de la précédente que par l'orientation de la plaque médiane de la figure pseudokaryokinétique. Au lieu d'être dirigée radiairement, c'est-à-dire normale à la surface de l'œuf, la plaque médiane est oblique. L'amas central de l'aster externe est moins distinct; il ne fait plus guère saillie à la surface. Les plaques stellaires tendent à se confondre avec la plaque médiane. Un faisceau de fibrilles rattache à la surface l'un des deux corps clairs. Le point vers lequel converge le faisceau se trouve au centre

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 263 foncée. Celle-ci est fixée à la surface en un point qui répond au centre de l'ancien aster externe, dont on ne distingue plus les rayons. A son extrémité profonde la plaque se divise en deux branches divergentes, comme aux stades précédents. La bifurcation répond à l'aster interne de la figure pseudokaryokinétique primitive. La plaque règne suivant la ligne des pôles de cette figure; mais de radiaire qu'elle était, elle est devenue à peu près tangentielle. La saillie périglobulaire est moins considérable; la plaque médiane se trouve dans un plan mené par le sillon périglobulaire. En même temps la position des corps clairs pourvus de leurs éléments chromatiques a complètement changé. L'un des deux est devenu externe; il confine à la surface du vitellus; il se trouve toujours à quelque distance de la plaque médiane; mais cette distance est beaucoup moins grande que dans la figure 1. Complètement plongé dans le vitellus aux stades précédente, il n'est plus maintenant entouré par le corps vitellin que sur les côtés et suivant sa face profonde. Le corps clair interne se trouve à la face interne de la plaque médiane. Il a notablement augmenté de volume et se montre constitué de deux portions, pourvues l'une et l'autre d'une masse chromatique, dans laquelle on distingue tantôt deux, tantôt quatre parties. Je crois qu'il y en a toujours quatre; mais j'ai déjà dit plus haut que les quatre éléments sont intimement unis deux à deux, au moyen d'une substance unissante moins chromophile que la matière qui constitue les globules proprement dite. Le corps clair interne n'est autre chose que le pronucleus femelle. Toujours il se constitue, au moment de sa formation, de deux moitiés adjacentes, parfois même complètement séparées et écartées l'une de l'autre. Chaque moitié a sa plaque chromatique propre. L'on remarque que la zone claire qui entoure les éléments chromatiques et qui dérive du deuteryalosome est maintenant délimitée par une ligne de granules punctiformes. De semblables granules se voient aussi dans l'épaisseur de la zone claire; ils sont souvent rangés en lignes régulières,

The text on this page is estimated to be only 20.59% accurate

EDOCARD VAN BENBLOE. It. parmi lesquelles quelques-unes, radiairement dirigée*, relie les éléments chromatiques au contour du pronucleus. Ces granules punctiformes paraissent reliés entre eux par des fibrilles d'une extrême ténuité. Granules et fibrilles sont parfaitement achromatiques. Le corps clair externe est le second globule polaire; Mj aussi renferme deux plaques chromatiques formées chacune de quatre globules groupés deux par deux. Les éléments chromatiques sont adjacents au contour du globule, du côté externe. Chacun d'eux se prolonge en un filament achromatique très distinct, qui se dirige vers la plaque médiane. De semblables filaments, également achromatiques, relient à la plaque médiane les éléments chromatiques du pronucleus, qui eux aussi sont souvent marginalement placés (pi. XVTU&is, fig. 5) | La figure 4 montre un stade un peu plus avancé : le globule polaire et le pronucleus se trouvent l'un et l'autre dans un même rayon de l'œuf, tandis que la plaque médiane, fort réduite, est dirigée perpendiculairement à ce rayon. Cette plaque, qui se confond avec le plan limite de la saillie périglobulaire, se reconnaît encore, à mi distance, entre les deux corps clairs. Le globule polaire est à nu suivant une grande partie de sa surface. Il fait plus fortement saillie. L'éminence périglobulaire est plus réduite. Les fibrilles achromatiques, qui relient le globule polaire et le pronucleus à la plaque médiane, sont bien visibles. La figure 5 représente un stade plus avancé. Le globule polaire est complètement à nu par suite de la disparition de la saillie périglobulaire. Je pense que la substance de l'éminence rentre dans le vitellus. Le globule polaire se trouve appliqué par une assez large surface contre le vitellus, au fond d'une légère dépression, suivant laquelle on distingue encore très nettement la plaque médiane décolorée. Mais tandis qu'aux stades précédents le corps clair était écarté de la plaque, (fig. 1, 2, 3) il est maintenant adjacent à cet élément. Les fibrilles achromatiques qui relient à la plaque médiane les éléments chromatiques marginaux du globule polaire et du

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 205

présentent, à ce stade, leur plus grande netteté. Je pense que ces fibrilles ne sont autre chose que les fibrilles axiales qui, lors de la formation de la seconde figure pseudokaryokinetique rattachaient les éléments chromatiques aux pôles de la figure. Ces pôles confondus dans la plaque médiane se trouvent par suite de la réduction progressive de cette plaque, interposés entre les deux corps clairs et occupent par conséquent le milieu de la figure pseudokaryokinetique transformée. L'identité de composition et l'équivalence du globule polaire et du pronucleus femelle sautent aux yeux dans la figure 5. Les seules différences que Ton puisse signaler sont les suivantes : le pronucleus est un peu plus volumineux que le globule polaire. Tandis que le contour du globule polaire est marqué par une ligne très nette, continue et brillante, le contour du pronucleus est punctué. Le pronucleus n'est pas immédiatement adjacent à la plaque médiane; la position interne des filaments achromatiques est donc en partie intranucléaire, en partie extranucléaire. Il n'en est pas ainsi pour le globule polaire. La figure 6 montre une réduction plus complète de la plaque médiane. Les fibrilles achromatiques, qui se dirigent vers cette plaque et s'y insèrent, parallèles entre elles au stade précédent, convergent maintenant vers le point de la surface du vitellus où siège le dernier vestige de la plaque médiane. Le globule polaire est toujours intimement uni au vitellus par toute sa surface profonde aplatie. Il présente d'ailleurs la même composition qu'au stade précédent. Le pronucleus femelle est d'ailleurs plus éloigné de la plaque médiane; le faisceau de fibrilles achromatiques qui le relie à cette plaque s'est allongé. Le pronucleus se constitue manifestement de deux lobes; il montre un contour punctué et une zone corticale claire et achromatique; les éléments chromatiques ont augmenté de volume; ils sont moins homogènes qu'au stade précédent. La figure 1 de la planche XIXbis montre le pronucleus libellé encore relié au globule polaire par un cordon

homo

The text on this page is estimated to be only 20.12% accurate

EnorAfiU VAN BENEDEN. gène, qui n'est autre chose que le faisceau des fibrilles achrtK^ matiquea agglutinées euti-e elles. D aboutit à un point de !& 1 surface du vit«llus qui répond à l'ancienne plaque niédiane..r L'on voit le cordon homogène se prolonger au delà de cfl-l l)oînt et se continuer, à travers le globule polaire, jusques e les éléments chromatiques de ce globule. Du côté du pronu-i cleus, composé de deux moitiés semblables, il s'insère (. |;n^.(W*v l'échancrure qui délimite ces deux moitiés ; mais on ne peut \aM poursuivre h. l'intérieu- de l'élément nucléaire. C'ast ce mêmel cordon que j'avais déjà aperçu antérieurement à mes demiéree'V observations et que j'ai représenté planche XVIII, figure ft C et planche XIX, figure 4, 5 et C. Bientôt toute trace de ixà cordon disparaît et le pronucleus femelle cesse d'être relié at J globule polaire. Les conclusions formulés plus haut, en ce qui concerne i«^ genèse du second globule polaire, se trouvent donc pleinement confirmées par mes observations plus récentes, qui m'ont permis de préciser plus exactement la mai'che du phénomène. Que le globule polaire est l'équivalent du pronucleus femelle et qu'on ne peut lui attribuer la valeui' d'une cellule, cela ressort clairement, non seulement de l'étude du mode de fonnatioa^ des deux éléments, mais aussi de la similitude de leur com tution, au moment rte l'exiulsion du globule. Le second globt polaire se constitue, comme le pronucleus femelle à son d d'une masse daire, qui n'est autie chose que l'une des m du deuthyalosome ; il est délimitée par un contour achrom tique, auquel on ne peut attribuer la valeur d'une couche c laire. H ressort clairement de l'examen des figures 3, 4 (pi. XVmJîi) qu'il se produit dans le protoplasme de l'ém nence périglobulaire une véritable solution de continuité. 1 globule polau'e présente déjà sou contour net, avant d'êtr expulsé par ce ti-ou. Les fig. 3 et 4 (pi. XVLLT&is) sont t fait démonstratives à cet égard, et l'identité de constitntioi du globule polaire et du pronu

RECUERCUËS Sili LA FÉCONDAT10^ 207 tiques marginaux et
 externes, comme le pronucleus femelle. Chacnn de ces amas. se constitue
 de deux petits masses cliromatiques, se colorant vivement en rouge par le
 carmin, reliées entre elles par un cordon de substance moins chi^omophile.
 Les deux masses sont manifestement formées, dans certains cas, de deux
 globules distincts plus ou moins intimement unis l'un à l'autre. H n'est pas
 douteux qu'ils n'existent dans tous les cas; mais parfois ils ne sont pas
 reconnaissables. La constitution du premier globule polaire, que Ton trouve
 dans tous les œufs, applati à la ÛLce interne de la première couche
 périvitelline, est la même. L'on peut s'en assurer facilement quand les
 globules sont vus, non pas de profil, à la coupe optique de l'œuf, mais de
 face; ils se projettent alors sur le vitellus et comme tous les éléments
 chromatiques se trouvent à peu près dans un même plan, il est beaucoup
 plus aisé de les compter et d'analyser leur groupement Tandis que le
 pi*emier globule polaire se détache du vitellus et se fixe à la face interne de
 la première couche périvitelline, aussitôt après sa formation, le second reste
 adhérent au vitellus où on le i*etrouve à tous les stades subséquents. II. Des
 changements que subit le vitellus pendant cette période; formation de la
 seconde couche périvitelline. Au moment de la formation du premier
 globule polaire le vitellus remplit complètement la cavité délimitée par la
 couche périvitelline. Les espaces plus ou moins étendus que l'on observe
 entre cette couche et la surface du vitellus, que j'ai représentés sur un grand
 nombre d'œufe, sont un produit artificiel résultant de ce que les réactifs
 employés déterminent une rétraction du corps ovulaire. Ce retrait ne
 s'observe jamais sur les œufs vivants. Cette remarque s'applique également
 aux stades ultérieurs du développement. Un retrait physiologique du vitellus
 ne commence qu'api-ès l'achèvement de la seconde couche périvitelline et
 après l'expulsion du second globule polaire (Voir pi. XIX, fig. 10).

268 EDOUARD VAN BEINEDEN. J'ai dit pins haut qu'au moment de rélimination du premier globule polaire tout le vitellus devient obscur et granuleux; les gouttelettes hyalines et les réticulations du protoplasme ont disparu (pi. XVII, flg. 3, 5 et 6). Cependant, indépendamment des cercles concentriques que l'on observe autour du pôle et des particularités de structure, qui permettent d'affirmer qu'il existe à ce moment un axe de structure et des indices évidents d'une symétrie bilatérale de l'œuf, on constate que la couche corticale du vitellus a un autre aspect que celle qui entouie le spermatozoïde (pi. XVI, flg. 6 et 6). Dès que la seconde figure pseudokaryokinétique s'est constituée, toute la partie corticale du vitellus redevient claire (pi. XVJLL flg. 15). L'emploi de forts grossissements permet de reconnaître que cette couche corticale plus transparente reprend une stinicture réticulée bien manifeste (pi. XVII, fig. 5 et 7). On remarque bientôt l'apparition, dans la couche corticale claire, d'un contour circulaire vaguement indiqué, divisaat cette couche périvitelline en une zone interne qui passe insensiblement à la masse granuleuse du vitellus (pL XVJLL, fig. 16, 17, 18, pi. XVIU, fig. 1, 3, 6 et 7). Ce contour devient de plus en plus net, et, au moment de l'expulsion du second globule polaii'e, la zone externe s'est complètement séparée de la zone interne. Celle-là a donné lieu à la formation d'une membrane épaisse, la seconde couche ou zone périvitelline; celle-ci est devenue la couche périphérique du globe vitellin. Le globule polaire se forme à la limite entre les d^iz zones. Dans le^ préparations à l'alcool, la seconde couche périvitelline en voie de formation, alors qu'elle commence seulement à se séparer du vitellus, montre déjà des stries irrégulièrenient concentriques (pi. XVII, fig. 16, pi. XVHI, fig. 1); elle est rarement homogène; au contraire, dans les préparations à l'acide nitrique ou à l'acide acétique glacial, elle ne montre pas ces lignes concentriques, elle paraît parfaitement homogène et hyaline, au moment où elle devient isolable (pi. XVm, fig. 8). Sur le vivant elle est partout accolée à la &ce interne de la première couche vitelline; mais sous l'action des acides 1

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 269 les deux couches se décolent par places et s'écartent plus ou moins Tune de Tantre (pi. XVni, fig. 8). Quand cette couche a atteint son complet développement elle présente, sur le frais, on aspect bien particullei* : il semble qu'elle soit composée de fibrilles s'entrecroisant entre elles et fortement enchevêtrées ; - ■ l'on peut même y distinguer deux assises, l'une externe plus granuleuse, l'autre interne d'apparence fibrillaire. J'ai essayé de représenter planche XIX, figure 10, l'apparence que présente cette couche sur le frais. Ije premier globule polaii^e se trouve toujours interposé entre les deux couches périvitellines. Le second globule n'est éliminé qu'après la formation de la seconde couche. Aussitôt après l'achèvement de la seconde couche périvitelline et la formation du second globule polaire, le vitellus commence à se rétracter : il prend invariablement une forme sphéroïdale; une espace périvitellin apparaît entre les couches périvitellines et le vitellus et le second globule polaire suit le corps ovulaire dans son retrait : il reste appliqué contre le globe vitellin rétracté. En cela le second globule paraît, à première vue, se comporter tout autrement que le premier : celui-ci reste adliérent à la face intenie de la première couche périvitelline : on le trouve invariablement placé, au stade (lue nous considérons, entre les deux couches (pi. XIX, fig. 7, 8 et 10). Les caractères de la seconde couche périvitelline ne s'observât bien que sur les œufs frais. Si l'on soumet à l'action de Palcool des œufs comme celui que j'ai représenté, d'après le vivant, planche XIX, figure 10, les membmnes ovulaires opposent pendant des semaines entières un obstacle infranchissable à l'alcool. Mais il anive un moment où l'œuf meurt, et où l'alcool pénètre. Il se produit aussitôt des altérations profondes dans les caractères de la seconde couche périvitelline; le feutrage fïbiillaii-e si particulier et si caractéristique de cette couche dispai*ait; il devient impossible de distinguer la seconde couche périvitellme; elle se confond avec le liquide qui occupe l'espace périvitellin proprement dit.

The text on this page is estimated to be only 18.77% accurate

270 EDOUARD VAN BENEDEN. Il semble que la seconde couche périvitelline se liquéfie complètement; car dans beaucoup d'œufs le globe vitellin rétracté et durci se montre immédiatement adjacent au contour interne de la première couche périvitelline; celle-ci ne subit aucune altération. Dans beaucoup d'œufs traités par l'alcool et montés dans la glycérine, tout l'espace qui s'étend entre la première couche périvitelline et le vitellus se montre strié radialement*. Les stries, très nettes sont tantôt droites, tantôt incurvées toutes dans le même sens (pi. XIXbis, fig. 1); mais en tous cas une même strie peut se poursuivre aisément dans toute son étendue : elle semble s'insérer d'une part à la face interne de la première couche périvitelline, d'autre part au vitellus. Plus la moindre trace de la seconde couche si distincte, pendant la vie, du liquide périvitellin. Il semble donc que la substance constitutive de la seconde couche périvitelline ait des propriétés fort semblables à celles du liquide périvitellin et, à mon avis, il faut considérer la seconde couche périvitelline et le liquide vitellin comme une seule et même formation bien distinctement différenciée dans sa portion externe. Mais quoiqu'il en soit de cette manière de voir, il ressort de ce qui précède, que le vitellus se débarrasse, pendant seconde période de sa maturation, d'une partie notable de substance; cette élimination se fait en deux poussées; la première précède l'expulsion du premier globule polaire, qui se rattache à la première couche périvitelline; la seconde prélude au rejet second globule polaire et se continue après la formation de cet élément. Les couches périvitellines sont-elles le produit de transformation de la couche superficielle du corps ou bien sont-elles un produit de sécrétion rejeté par le vitellus? Si l'on va au fond des choses l'on reconnaîtra que ces questions n'ont aucune portée, en ce sens, qu'une sécrétion accomplissant uniformément suivant toute l'étendue de la surface d'un élément cellulaire ne peut être distinguée d'une transformation superficielle. Tout ce que l'on peut constater par l'observation c'est que les matériaux qui doivent servir l'élaboration des couches périvitellines s'amassent à la périphérie.

REGHERCQES SUR LA FÉCONDATION. 271

phérie du vitellus où ils forment une couche continue. Au début il n'est pas possible de décider la question de savoir s'il faut voir dans le contour externe ou dans le contour interne de la couche la limite du globe vitellin; couche périvitelline et vitellus ne font qu'un; mais plus tard il devient évident que le contour interne de la couche répond à la surface du vitellus; les deux choses sont bien séparées. La question de savoir s'il faut donner à ce phénomène de genèse le nom de transformation ou de sécrétion est oiseuse. Il en est de ces couches périvitellines de l'œuf comme des substances intercellulaires en général. Elles sont engendrées par le protoplasme cellulaire à la périphérie de la cellule. Pendant la seconde période de la maturation ovulaire, il se dépose, à l'extérieur de chaque œuf, à la face externe de la membrane vitelline, une couche granuleuse qui se colore vivement en rouge par le carmin, en bleu foncé par l'hématoxyline, alors même que l'œuf est encore parfaitement vivant et que les enveloppes ovulaires proprement dites s'opposent au passage de la moindre trace de matières colorantes. Si on examine cette couche granuleuse avec des grossissements suffisants, on remarque qu'elle se constitue de petits corpuscules ou de bâtonnets, allongés dans le sens du rayon de l'œuf, rangés les uns à côté des autres. Us donnent à la couche une apparence striée, les stries étant toutes radiairement dirigées. Au début les corpuscules sont plutôt arrondis, comme je l'ai représenté pi. XIX, fig. 3. Les œufs utérins sont agglutinés les uns aux autres au moyen d'une substance visqueuse, homogène ou granulée, qui gonfle beaucoup sous l'action de l'acide acétique; elle se coagule par l'alcool et se teinte en rose par les matières carminées. Cette substance est probablement un produit de sécrétion de l'épithélium de l'utérus. Je pense que la couche de bâtonnets, qui revêt les œufs utérins, est un produit de différenciation de cette substance : par l'acide acétique les bâtonnets gonflent, s'allongent considérablement et tendent à se confondre avec la substance agglutinative interovulaire.

272 EDOUARD VAN BENEDEN. Les œufs renfermés dans la partie inférieure de l'utérus présentent donc de dehors en dedans les enveloppes suivantes : 1

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 273 Ces

particularités ne s'observent pas dans les œufs traités par Talcool et si Ton distingue chez eux une couche corticale et une niasse médullaire, ces couches présentent d'autres caractères que dans les œufs traités par l'acide nitrique. Le spermatozoïde et le pronucleus mâle qui en provient sont entourés d'une masse médullaire plus claire; puis vient une zone intermédiaire chargée de globules arrondis, enfin la péricirphérie du vitellus est dépourvue de ces globules. (Voir pi. XVm et XYmhis). Après la formation des pronucleus, quand les deux éléments nucléaires se sont rapprochés l'un de l'autre, le vitellus montre une striation radiaire manifeste. Elle s'observe bien sur le vivant (pi. XIX, flg. 10) et mieux encore dans les œufs traités par l'acide acétique glacial (pi. XIX, flg. 9). m. —

CShangements que subit le zoosperme pendant la seconde période de la maturation de Tœuf. Le spermatozoïde, modifié conmie je l'ai exposé plus haut, occupe pendant toute la période qui se termine par l'expulsion du second globule polaire et la libération de la seconde couche péricirvelline le centre géométrique de l'œuf. Dans toutes les préparations bien colorées l'on distingue nettement son noyau chromatique au milieu d'un corps sphéroïdal faiblement teinté en rose et entouré lui-même, soit totalement soit partiellement, d'une auréole formée de gros globules chromophiles. L'amas coloré qui se constitue de ces divers éléments occupe le milieu d'une portion claire et peu granuleuse du vitellus. (Préparations alcooliques pi. XVil, fig. 15 à 18, pi. XVin, flg. 1 à 7.) La forme, le volume et la constitution du noyau varient d'un œuf à l'autre; mais les difiérences individuelles que l'on constate sont de même ordre que celles que nous avons constatées pendant la période qui précède l'expulsion du premier globule; ils ne sont nullement en rapport avec le degré de maturation de l'ovule. Le noyau chromatique se montre parfois constitué, comme au début, de granules plus avides 18

274 EDOUARD VAN BENEDEN. de matières colorantes, reliés entre eux par une substance moins cliromophile. Ces globules paraissent pouvoir s'écarter ou se rapprocher plus ou moins les uns des autres, peut-être même s'étendre en prolongements. H semble même qu'une vacuole claire peut se montrer dans la substance nucléaire (pi. XVn, flg. 1 5). Mais il s'agit là de changements éphémères qui n'indiquent nullement une évolution du noyau du zoosperme. Ce petit nucleus chromatique présente encore, vers le moment de l'expulsion du second globule polaire les mêmes caractères que dans les zoospermes non copules et les variations que l'on constate dans son aspect ne dépassent pas les limites de celles que l'on observe chez les spermatozoïdes libres. Le corps ou, si l'on veut, la couche périnucléaire est formé d'une substance claire, présentant peu d'afBnité pour les matières colorantes. La forme de ce corps est toigours arrondie; ses dimensions varient légèrement d'un œuf à l'autre. Il est habituellement délimité par un contour bien net; parfois même on distingue manifestement un double contour dans les préparations à l'acide nitrique; la ligne externe est alors plus foncée et bien régulière; l'interne est plus pâle et sinueuse (pi. XYU, flg. 11). Mais il n'est pas toujours possible, tant s'en faut, de distinguer ce double contour (pi. 'KYUIbis, préparations à l'alcool). L'auréole est constituée connue précédemment d'éléments globuleux très réfringents, parfois très volumineux et fort avides de matières colorantes (pi. XVII, fig. 11). Le contour externe de l'aui'éole est tout à fait irrégulier. Tantôt elle paraît entourer de toutes pai*ts la couche périnucléaire, tantôt elle semble foimer une calotte unilatérale, dont l'extension est variable. Je crois qu'il existe sous ce rapport des différences réelles entre les œufs. Mais il est possible aussi que si, dans certains cas, l'enveloppement du corps sphéroïdal paraît complet, il ne l'est pas en réalité, et que cette apparence dépende seulement de l'orientation de l'objet par rapport à l'observateur. L'aspect de l'aui^éole vaîe autant que son étendue; la masse

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 275 réfringente et chromophile qui la constitue est formée le plus souvent de globules dont le volume et le nombre varient considérablement d'un œuf à l'autre. Cette substance paraît douée d'une propriété commune à tous les liquides : quand deux gouttelettes se touchent elles peuvent se confondre en une seule. La limite de l'auréole, assez nettement marquée dans certains œufs (pi. XVn, fig. 11), est tout à fait indécise dans l'immense majorité des cas; les globules constitutifs de l'auréole passent insensiblement alors au vitellus ambiant. J'ai montré au chapitre précédent qu'une partie du corps du zoosperme, comprenant l'ensemble des éléments achromophiles du protoplasme, se sépare des éléments chromophiles du protoplasme et tandis que ceux-ci se concentrent autour du corps périnucléaire pour donner naissance à l'auréole, ceux-là tendent à se confondre avec le vitellus ambiant. Cependant cette fusion n'est probablement pas encore complète aux stades que nous avons décrits : car dans certains œufs, montrant la seconde figure pseudokaryokinétique déjà constituée, voire même au moment de l'expulsion du second globule polaire, j'ai cru observer encore le contour vaguement indiqué de la portion achromatique du zoosperme (pi. XVil, fig. 10, 11, 16, pi. XVm, fig. 4, 5, 7 et 8). Pendant la période de formation du second globule polaire on distingue tout autour du zoosperme, au milieu de la masse granuleuse du vitellus, une zone plus pâle, dans laquelle on observe parfois une disposition radiaire (pi. XVII, fig. 16 et 19, pi. XVIil, fig. 6). Ces radiations siègent aussi bien dans le protoplasme d'origine zoospermique (pi. XVII, fig. 11, pi. XVIiii, fig. 5) que dans le protoplasme ovulaire qui entoure le zoosperme transformé. Dans certaines femelles presque tous les œufs montrent encore, à ce moment de leur évolution, un résidu du corps réfringent du zoosperme, soit à la périphérie du vitellus, (pi. XVJJLLftw, fig. 3 et 6) soit rejeté dans l'espace périvitellin (même planche, fig. 5).

The text on this page is estimated to be only 21.93% accurate

EDOCARD VAS BE>EDEN. CHAPITRE IV. De la formation des pronucleus mâle et femelle, de la fécondation et de la division de la première cellule de l'embryon. k Jusqu'ici nous avons vu l'œuf et le zoosperme en présence l'un de l'autre à l'intérieur de la membrane vitelline. L'œuf] a subi des changements importants, qui consistent essentiellement dans l'expulsion successive des deux globules polaires et dans la diminution de volume du vitellus, par suite de réabsorption d'une partie de sa substance. Cette élimination s'accomplit en deux phases; l'on peut dire qu'elle est le résultat de deux poussées successives : c'est d'abord la première, puis la seconde couche périvitelline qui se séparent. La formation de la première couche précède l'expulsion du premier globule polaire ; celui-ci reste adhérent à la face* interne de la couche et s'aplatit contre elle. Nous avons vu que la seconde couche prend naissance pendant la genèse du second globule. Le liquide périvitellin proprement dit se rattache à cette seconde couche, avec laquelle il se confond partiellement : l'on doit considérer la seconde couche périvitelline comme une simple différenciation de la portion corticale du liquide périvitellin. Les fibrilles entrecroisées que l'on observe dans la seconde couche périvitelline disparaissent sous l'action de l'alcool et aussitôt toute trace de séparation entre la couche et le liquide sous-jacent disparaît. Le second globule polaire qui reste appliqué à la surface du globule vitellin rétracté affecte, par rapport au liquide périvitellin, on, si l'on veut, avec la substance constitutive de la seconde formation périvitelline, les mêmes rapports de position que ceux qui rattachent le premier globule polaire à la première couche périvitelline. Le globe vitellin rétracté affecte toujours une forme sphéroïdale régulière, quelle que soit d'ailleurs la forme extérieure de l'œuf, qu'il soit sphérique ou ovoïde (pi. XIX, fig. 10).

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 277 La genèse des globales polaires et le retrait du vitellus s'accomplissent chez beaucoup d'animaux avant rentrée du zoosperme et par conséquent indépendamment de toute influence du mâle. Chez le Lapin, un premier globule polaire se forme normalement dans l'ovaire; une membrane, dont j'ai démontré l'existence et que j'ai désignée sous le nom de membrane vitelline, se constitue aux dépens de la couche corticale du vitellus. Pour des raisons qui seront développées dans un prochain travail, je crois devoir considérer cette membrane qui se forme au moment où l'œuf subit les phénomènes de maturation, comme une première couche périvitelline, comparable à la formation que j'ai décrite sous ce nom chez l'ascaride du cheval. Après la rupture du follicule de de Graaf et la chute de l'œuf, se produit un second globule polaire et le phénomène du retrait, résultant de l'expulsion du liquide périvitellin, accompagne la genèse de ce second globule. Tous ces phénomènes sont absolument indépendants de l'action des spermatozoïdes; ils s'accomplissent de la même manière et au bout du même temps chez des femelles chez lesquelles on a fait la ligature des oviductes. Voici comment il feut opérer. L'on fait couvrir une femelle et aussitôt après on lie les deux oviductes, près de leur extrémité utérine. On referme la plaie avec soin et l'on sacrifie la femelle un certain nombre d'heures après. L'on réussit aussi, sans aucune difficulté, à faire piquer des femelles en chaleur chez lesquelles on vient de pratiquer l'opération et cela immédiatement après la fermeture de la cavité abdominale. Je me suis assuré de cette manière que la rupture des follicules de de Graaf s'accomplit invariablement chez les femelles en chaleur de 8 à 11 heures après le coït et que les zoospermes n'interviennent en rien dans cette rupture, ni directement, ni indirectement. C'est l'excitation des organes sexuels lors du coït qui détermine par voie réflexe la congestion des ovaires et la chute des ovules; il n'est pas nécessaire que les zoospermes soient introduits, ni dans l'oviducte, ni dans la matrice, pour que la

278 EDOUARD VAN BENEDEN. rupture des follicules se produise. Je publierai prochainement le détail des expériences que j'ai faites pour établir ce point important. Je me borne à dire ici, qu'à la suite de la rupture des follicules les œufs tombés dans les oviductes produisent leur second globule polaire et subissent le phénomène du retrait, alors même qu'aucun zoosperme n'a pu arriver jusqu'à eux. Si l'on sacrifie les lapines de 12 à 24 heures après la ligature on trouve invariablement les deux globules polaires expulsés et le vitellus rétracté dans la zone pellucide. Celle-ci est déjà débarrassée, quelques heures après la chute, des cellules granuleuses qui, au moment de la chute recouvraient sa surface. L'on sait d'ailleurs aujourd'hui que chez les Echinides les globules polaires sont éliminés longtemps avant que l'œuf quitte l'ovaire et tout récemment Fol a fait connaître les recherches qu'il a entreprises pour établir, qu'à ce point de vue, les Ascidiens se comportent comme les Echinides. Fol et Hertwig ont montré d'autre part que chez les étoiles de mer la genèse des globules polaires peut indifféremment précéder ou suivre la pénétration du zoosperme. S'il en est ainsi chez les Mammifères, les Echinides et les Ascidiens, pour ne citer que ces animaux, si l'expulsion des globules polaires et celle du liquide périvitellin précèdent chez eux la pénétration du zoosperme, l'on ne peut douter que la série des phénomènes que je viens de décrire, comme s'accomplissant chez l'ascaride du cheval, postérieurement à la copulation des produits sexuels, ne soient aussi des phénomènes de maturation, n s'écoule, chez ce nématode, après l'entrée du zoosperme dans l'œuf, une longue période pendant laquelle l'œuf et le zoosperme restent en présence l'un de l'autre, sans se confondre; l'œuf mûrit comme si le spermatozoïde n'avait pas pénétré; tant que cette maturation n'est pas accomplie il n'est pas apte à s'unifier avec l'élément spermatique. Le zoosperme subit bien pendant cette période quelques modifications; mais les seules parties qui se modifient sont celles qui paraissent

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 279 n'avoir aucun rôle & jouer dans la fécondation : celles qui interviennent essentiellement dans la formation de la première cellule embryonnaire restent invariables pendant cette période. Que parmi les parties du zoosperme qui se modifient pendant la seconde période de maturation de l'œuf, il en est qui n'ont aucun rôle & jouer dans la genèse de l'embryon unicellulaire, le corps réfringent par exemple, c'est ce qui résulte de ce fait que chez certaines femelles les résidus de ce corps sont éliminés et rejetés dans le liquide périvitellin (pi. XVmbis). Toutes les parties constitutives du spermatozoïde sont encore bien reconnaissables dans l'œuf que j'ai représenté planche XVm, figure 7 ; et cependant cet œuf est bien près d'expulser son second globule polaire. Le corps protoplasmique du zoosperme s'est, il est vrai, notablement modifié ; il y a des raisons de croire qu'une partie du protoplasme se détache et s'éloigne du reste du zoosperme, emportant avec elle le résidu du corps réfringent, qui peut être rejeté dans le liquide périvitellin (voyez pi. XV, fig. 14 et pi. XVlllfrw, fig. 5). Une autre partie du corps protoplasmique du zoosperme reste autour du noyau chromatique de l'élément : elle forme d'une part la couche périnudéaire, d'autre part l'auréole. Quand au noyau du zoosperme et à la couche claire, achromatique ou tout au moins peu chromophile qui l'entoure, ils sont encore, au moment où le second globule polaire va être expulsé, ce qu'ils étaient dans le zoosperme libre : pendant toute la seconde période de la maturation il ne se produit dans le zoosperme aucun changement que l'on puisse considérer comme un acheminement vers la genèse du pronucleus mâle. Mais à peine cette expulsion a-t-elle eu lieu que tout à coup le tableau change : le zoosperme subit brusquement une transformation complète : l'activité a succédé à un long repos et le moment où la scène change et où le zoosperme commence à jouer son rôle coïncide avec l'élimination du second globule. Tout se passe donc comme si l'œuf, avant l'éclosion

280 EDOUARD VAN BENEDEN. tion des globules polaires et la formation des conches périviteUines était incapable d'influencer le zoosperme, de le fiûre entrer en activité, comme si le vitellus constituait pour le zoosperme un milieu indifférent, comme si le caractère sexuel de l'œuf, son aptitude à être fécondé, prenait naissance seulement au moment de la maturation achevée. Jusqu'à ce moment Tœuf était incapable de déterminer la métamorphose de ces parties du zoosperme qui interviennent dans la genèse du pronucleus mâle et le zoospeime n'empêchait nullement par sa présence dans le vitellus le cours normal des phénomènes de maturation tels qu'ils s'accomplissent dans un œuf non fécondé. Il ressort clairement delà que l'œuf n'est pas fécondé dès le moment où le zoosperme a pénétré dans le vitellus; cette pénétration n'est pas la fécondation, mais un phénomène préalable à la fécondation au même titre que les phénomènes de maturation. C'est pourquoi nous avons distingué la copulation des éléments sexuels de l'unification de ces éléments. C'est cette unification qui constitue la fécondation proprement dite; c'est-à-dire la genèse de la cellule, capable de division, qui représente virtuellement le nouvel individu. La formation des pronucleus, le rapprochement de ces deux éléments, leur participation à la formation de la première figure karyokinétique, tels sont les phénomènes essentiels de la fécondation et ses conséquences immédiates. Ce sont ces phénomènes que nous allons exposer. I. - Formation du pronadeas femelle. La genèse du pronucleus femelle marche parallèlement avec celle du second globule polaire. H ressort clairement des faits exposés dans le chapitre précédent, que le pronucleus femeUe et le second globule polaire sont deux éléments équivalents, ayant même origine et même constitution morphologique. L'un et l'autre sont foimés de deux parties essentielles : une masse claii-e, délimitée par un contour ordinairement très net, et des éléments chromatiques. La masse claire provient de la sub

RECHERCnES SLR LA FÉCONDATION. 281 stance hjralliie du
 denthyalosome; le contour ordinairement marqué par mie ligne nette, mais
 très pâle et simple, même aux plos forts grossissements, apparaît double
 dans beaucoup d'œu& que l'on a réussi à tuer par un séjour prolongé dans
 l'adde acétique glacial ou dans Tacide nitrique et que l'on a ensuite montés
 dans la glycérine. Je n'ai réussi à Mie pénétrer ces addes qu'en laissant agir
 ces réacti& pendant plusieurs jours & basse température. Des œufs
 maintenus dans l'acide acétique glacial pendant trois jours et placés ensuite
 dans de l'alcool & 40* ont continué à vivre et à se développer. Mais j'ai
 réussi & fiEÛre pénétrer les acides et à tuer les œufs en laissant agir l'acide
 acétique glacial ou l'acide nitrique à 3 */o pendant huit & dix jours au
 moins. Si l'on opère pendant l'hiver et si on laisse agir les réactifs dans des
 appartements non chauffés, Ton réussit à obtenir la coagulation du vitellus
 par les acides, avant que la segmentation ait commencé à se produire.
 Pendant l'été au contraire le développement progresse notablement pendant
 cette même période de huit à dix jours. Si l'on monte ensuite dans la
 glycérine, on obtient des préparations analogues à celles qui m'ont permis
 de constater les particularités que j'ai représentées (pi. XIX, fig. 4 à 9). A
 l'époque où j'ai envoyé à l'exécution la planche XIX et où j'ai commencé à
 imprimer le présent mémoire je n'avais pas réussi à obtenir de bonnes
 préparations colorées des stades dont je m'occupe en ce moment. J'avais en
 vain essayé de feire pénétrer les matières colorantes dans des œufs arrivés à
 cet état de développement. D'autre part, comme j'avais constamment eu
 recours à des vers frais^ aussi frais que possible, je n'avais pas réussi à
 observer la conjugaison des pronucleus ni & plus forte raison les
 phénomènes ultérieures du développement. Jamais, dans une femelle
 vivante, on ne trouve dans le vagin autre chose que des œufs pourvus de
 deux pronucleus et le temps m'avait manqué pour chercher à faire des
 cultures d'œuâ que je supposais alors devoir présenter certaines difficultés.
 Les préparations qui m'ont servi à faire le9 dessins repré

282 EDOUARD VAN BENEDEN. sentes planche XIX, toat en donnant des résultats importants en ce qui concerne la genèse des pronucleus, ne permettaient pas de trancher bien des questions relatives à la constitution de ces éléments; l'équivalence du pronucleus femelle et du second globule polaire ressort clairement d'images comme celles que j'ai représentées planches XVn, XVm, XTX et particulièrement des figures 8 (pi. XVni), et 4 (pi. XIX). Mais quelle est la part qui revient aux éléments chromatiques d'une part aux éléments achromatiques de l'autre dans réédification des pronucleus tels que nous les avons représentés planche XIX, figures 8 et 9? Quelle est la constitution réelle de ces éléments? H était impossible de trancher ces questions sans recourir aux matières coloiantes. H y a deux mois environ, à la fin d'octobre 1883 j'ai constaté que les femelles jetées vivantes dans de l'alcool feible (40° à 50°) et conservées dans ce liquide pendant des mois, fournissent un matériel admirable pour l'étude des problèmes dont il me reste à m'occuper pour terminer ce mémoire. Les œufs continuent à se développer pendant quelques temps dans l'alcool; ils se segmentent et si l'on examine le contenu du vagin ou de la partie inférieure des utérus l'on trouve côte à côte des milliers d'œufs[^] montrant tons les stades du développement depuis la formation du second globule polaire, jusques bien avant dans la segmentation. Après un temps dont la durée parait varier d'un œuf à l'autre, l'alcool finit par traverser les couches périvitellines; il arrive au contact du vitellus; le développement est arrêté et le vitellus se coagule. Ces œu& se colorent admirablement alors par le carmin boracique et, à la condition de décolorer convenablement, on obtient dans la glycérine diluée des préparations admirables, qui permettent d'étudier à fond chacun des phénomènes que je vais décrire. L'étude de semblables préparations m'a permis de donner quelques renseignements complémentaires sur la foimation du second globule polaire (voir page 476). Voici ce qu'elles m'ont appris sm* la constitution du pronucleus femelle au moment de sa naissance.

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION 283

Le pronucleus femelle est tout d'abord formé, comme les globules polaires, d'une portion achromatique et d'éléments chromatiques. Éléments chromatiques. Us apparaissent dans les œufs traités par les acides et montés dans la glycérine sans coloration préalable sous forme de corpuscules très réfringents (pi. XVm, flg. 8. pi. XIX, fig. 4, 5 et 6). Mais, comme je Tai dit plus haut, ces préparations se prêtent mal à l'analyse de la constitution du pronucleus. Bien au contraire les œufs tués par l'alcool, colorés par le carmin boracique et montés dans la glycérine diluée, après décoloration préalable, montrent les éléments chromatiques vivement colorés en rouge dans le reste du corps nucléaire totalement dépourvu de toute trace de matière colorante. On peut constater avec certitude que le contour du pronucleus, très pâle quoique bien net, ne présente au début aucune coloration, toute membrane chromatique fût certainement défaut. La substance chromatique du pronucleus se trouve condensée dans les deux amas que je vais décrire (pi. XVUl^{bis}, fig. 2 à 6, pi. XIX&w, flg. 1 à 4). Dans les préparations à l'acide acétique et à l'acide nitrique le pronucleus est délimité par un double contour, qui a l'apparence d'une membrane formée d'une substance assez réfringente (pi. XIX, fig. 4, 5 et 6); n'étaient les préparations hiessi colorées l'on serait en droit de supposer que ce double contour assez brillant est dû à l'existence autour du pronucleus d'une enveloppe chromatique. Il existe invariablement, dans le pronucleus récemment constitué, deux amas chromatiques bien délimités, logés dans un corps achromatique arrondi (pi. XIXJ^{bis}, flg. 1 à 4). Au début ces deux amas sont marginaux; ils adhèrent au contour externe de l'élément nucléaire du côté de sa fEice profonde (pi. XVmbis, flg. 5). Les deux amas sont assez écartés l'un de l'autre. Leur forme apparente varie considérablement; souvent ils sont allongés en bandelettes (pi. XJX^{bis}, flg. 1 et 3); d'autres fois ils ont une apparence polygonale irrégulière. Ces différences

The text on this page is estimated to be only 21.83% accurate

EDODARD VAN BENEDEN. dépendent probablement de l'orientation de l'œuf par rapport à l'observateur". Le contour est toujours anguleux; mais souvent les angles saillants de la masse chromatique sont arrondis. Dans certains œufs, surtout quand les amas chromatiques affectent une forme polygonale (pi. XIXbis, fig. 2) l'aspect de ces amas est relativement homogène et très sombre. Au contraire, quand ils se présentent sous la forme de bandelettes, on reconnaît manifestement qu'ils se constituent de deux substances, l'une beaucoup plus fortement chromophile que l'autre. La substance la plus vivement colorée occupe principalement les extrémités des bandelettes, la moins chromophile se trouve au milieu. Chacune des masses terminales vivement colorées se décompose encore, dans beaucoup de et probablement dans tous, en deux petits bâtonnets & près adjacents (pi. XIXi/s, fig. 3), composés eux-mêmes d'un nombre variable de granules arrondis, de volume variable, agglutinés entre eux (pi. XIXbis, fig. 1 et 3). La substance moins chromophile qui réunit entre eux les boutons terminaux est aussi constituée de granules, et l'on remarque, si l'on se sert des objectifs homogènes, que ces granules sont réunis entre eux par des fibrilles très ténues. Ces fibrilles courent parallèlement entre elles ou à peu près (pi. XIXtis, fig. 1). Il est impossible de trancher la question de savoir si les fibrilles et les granules de la substance moins chromophile sont chromatiques, au même titre que les globules des extrémités de la bandelette, dont ils ne diffèrent que par leurs moindres dimensions; mais il me paraît qu'il en est ainsi chaque masse chromatique semble formée dans toutes ses parties de deux substances, l'une affectant la forme de globules, de granules et de fibrilles, l'autre interposée entre ces éléments. Cette dernière me paraît aussi posséder une certaine affinité pour le carmin; mais bien certainement à un bien moindre degré que la substance qui constitue les globules, les granules et les fibrilles. Cette constitution des amas chromatiques du pronucleus l'explique.

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 285

femelle se retrouve à tous les stades de la maturation de l'œuf, dans ce que j'ai appelé les plaques chromatiques et jusques dans le corpuscule germinatif dont elles proviennent. J'ai signalé fréquemment plus haut, aussi bien dans le nucléole de l'œuf que dans les plaques chromatiques des figures pseudokaryokinétiques l'existence de deux substances l'une plus avide de carmin, l'autre moins chromophile. La substance qui se colore le plus vivement occupe toujours dans les éléments chromatiques une position corticale. Dans le corpuscule germinatif il existe deux plaques formées chacune de quatre éléments très avides de carmin, agglutinés entre eux par une substance qui se colore en rose. Souvent celle-ci constitue des sortes de boudins roses portant à leurs extrémités des globules d'un rouge vif. Dans les éléments constitutifs des plaques chromatiques, soit de la figure ypsiliforme, soit de la seconde figure pseudokaryokinétique on constate, si Ton se sert ^{de} forts grossissements, l'existence de granules très vivement colorés, réunis entre eux par une substance rose. Les granules régissent surtout à la périphérie (pi. XIX, fig. 1 et 3). Quelle est la source de la substance chromatique que nous trouvons sous la forme de deux amas distincts dans le pronucleus femelle? Il n'y a pas de doute sur ce point : elle dérive en dernière analyse du corpuscule germinatif de l'œuf, de cet élément chromatique de la vésicule germinative que Ton appelle d'ordinaire le nucléole de l'œuf ovaïen. Nous avons vu que, déjà avant la pénétration du zoosperme, ce nucléole se montre constitué de deux plaques ou disques chromatiques, composés l'un et l'autre de quatre éléments très avides de carmin, agglutinés au moyen d'un ciment moins chromophile. Dans la figure ypsiliforme ces deux disques se disposent symétriquement par rapport à l'équateur et lors de la formation du premier globule polaire ils participent l'un et l'autre à la formation de ce globule. Une partie de chacun des disques est éliminée (pi. XVI, fig. 15 à 18). Une autre partie de chacun de ces disques reste dans le deuteryalosome. Dans

286 EDOUARD VAN BENEDEN. ce dernier élément on trouve les deux amas chromatiques, d'abord juxtaposés entre eux dans le plan équatorial de la seconde figure pseudokaryokinétique (pi. XVI, fig. 15 à 20, pi. XVn, fig. 2), puis superposés entre eux, c'est-à-dire situés l'un d'un côté, l'autre de l'autre côté de l'équateur, dans la direction d'un rayon de l'œuf, répondant à l'axe de la figure (pi. XVn, fig. 4). A tous les stades subséquents Ton trouve chaque amas fragmenté en deux ou plusieurs portions plus ou moins bien alignées dans deux plans parallèles à l'équateur (pi. XVn, fig. 5 à 14 d'après des préparations à l'acide nitrique). Si nous appelons a et 6 les deux amas chromatiques primitifs du deuthyalosome tels qu'ils sont représentés, juxtaposés entre eux dans les figures 15 à 18 de la planche XVI et dans la figure 2 de la planche XVII, a et V les deux éléments chromatiques superposés de la figure 4 (pi. XVH) nous devons nous poser la question de savoir si $a = a'$ et si $h = h'$ ou bien si $a = \frac{1}{2} a + \frac{1}{2} 6$ auquel cas h' serait égal aussi à $\frac{1}{2} a + \frac{1}{2} 6$. Je ne puis pas résoudre la question d'une manière certaine; mais des images comme celle que j'ai représentée planche XVI, figure 6, où les deux amas chromatiques occupent une position intermédiaire, semblent plaider en faveur d'un changement de position dans le deuthyalosome et par conséquent en faveur de la première hypothèse, d'après laquelle a serait égal à a' et 6 égal à h'. L'analogie avec la figure ypsiliforme tend encore à confirmer cette conclusion. Si l'hypothèse est exacte, les deux amas chromatiques, symétriquement placés par rapport à l'équateur, dans la seconde figure pseudokaryokinétique, seraient dérivés l'un de l'un des disques chromatiques du nucléole de l'œuf, l'autre du second de ces disques. J'ai montré d'autre part, que les deux amas parallèles de la seconde figure pseudokaryokinétique se divisent, suivant l'axe de la figure, et cela en même temps que le corps du deuthyalosome, en deux moitiés collatérales, dont l'une répond au second globule polaire, l'autre au pronucleus femelle (pi. XVn, fig. 15 à 18, XVni et ^YIWm).

REGUERCIIES SUR LA FÉCONDATION. 287 En partant de l'hypothèse très plausible $a \rightarrow a$ et $j \rightarrow ft$ (pi. XVn, fig. 2 et 4) et tenant compte de l'ensemble des faits établis par l'étude des phases ultérieures du développement, nous arrivons donc à cette conclusion que des deux amas chromatiques du second globule polaire l'un dérive de l'un des disques du nucléole de l'œuf, l'autre de l'autre disque et qu'il en est de même pour les amas chromatiques du pronucleus femelle. Ces disques auraient subi un premier dédoublement lors de la formation du premier globule polaire, un second dédoublement dans la seconde figure pseudokaiyokinétique ; sans jamais se confondre ces disques fournissent chacun une portion de leur substance à chacun des globules polaires et ils se retrouvent, réduits au quart, dans les amas chromatiques du pronucleus femelle. Je ne puis pas négliger de faire observer cependant que la quantité de substance chromatique paraît augmenter pendant la période d'évolution de l'œuf que nous avons considérée ; la source de cet accroissement ne peut se trouver que dans le protoplasme ambiant. Le même fait s'observe dans la multiplication cellulaire. Le but de l'élimination qui se fait dans les globules polaires ne peut donc pas être de diminuer la quantité de substance chromatique du nucléole de l'œuf ; cette expulsion ne peut être conçue que comme une épuration. Je veux encore attirer l'attention sur la composition numérique, si je puis ainsi m'exprimer, des éléments chromatiques de l'œuf aux moments successifs de l'histoire de sa maturation. A tous les stades du développement nous trouvons la masse chromatique du noyau ovulaire divisée en deux portions, composées chacune de quatre éléments. Parfois ces derniers sont agglutinés deux à deux. Dans le corpuscule germinatif il existe deux plaques nucléolaires composées chacune de quatre globules chromatiques. Il en est de même dans la figure ypsiliforme. Dans le premier globule polaire nous trouvons deux corps chromatiques, composés chacun de deux et peut être de quatre parties plus ou moins nettement séparées.

288 EDOUARD VAN BENEDEN. Dans le deuthyalosome nous trouvons deux résidus chromatiques qui se décomposent en 2 groupes d'éléments (pL XVII, fig. 18, pi. XIX, fig. 2 et 3). Dans le second globule polaire il existe deux corps chromatiques, composés chacun de deux parties et chacune de celles-ci se constitue encore de deux éléments agglutinés. Dans le pronucleus femelle il y a deux amas chromatiques. Chacun d'eux se constitue de deux petites masses plus chromatiques composées Tune et l'autre de deux bâtonnets vivement colorés (pi. XIX 6/S, fig. 3). Dans beaucoup d'œufs, à raison de l'orientation par rapport & l'observateur, la numération des éléments est difficile et parfois même impossible ; d'autre part il se produit fréquemment des soudures que je ne puis m'expliquer qu'en admettant que le réactif que l'on emploie pour coaguler les œufs agit tantôt plus rapidement, tantôt plus lentement. A certains stades d'ailleurs il paraît se produire des soudures normales, au moment de la formation des globules polaires par exemple; mais à presque tous les stades du développement un grand nombre d'œufs se présentent de façon à montrer clairement les éléments chromatiques assez écartés les uns des autres pour permettre une numération exacte, et il n'y a pas de doute que les chiffres que je viens d'indiquer ne soient bien réels. Si un grand nombre de mes dessins ne représentent pas le nombre voulu d'éléments chromatiques, c'est que si tous ont été faits à la chambre claire, ils représentent toujours des coupes optiques réelles, que j'ai évité, autant que possible d'interpréter en confondant en une seule figure les images fournies par différents œufs et que j'ai eu souvent en vue de représenter autre chose que les détails relatifs à la composition des éléments chromatiques. Ce n'est d'ailleurs que dans ces derniers temps que mon attention a été plus particulièrement attirée sur cette numération. J'ai revu toute la série de mes préparations et j'ai pu m'assurer de la façon la plus positive que la constitution des disques nucléolaires se retrouve à tous les stades du développement, non-seulement dans la

RECnERGHEES SUR LA FÉCONDATION 289 figure

ypsiliforme et dans la seconde figure pseudokaryokinétique, mais dans chacun des globules polaires et jusques dans le pronucleus femelle. Les deux disques restent constamment distincts Tun de l'autre, sans jamais se confondre et l'épuration des disques, par la formation des globules polaires, semble intéresser chacun des éléments qui entrent dans la composition de chacun d'eux. Chaque disque se constitue de deux éléments de premier ordre, composés chacun de deux éléments de second ordre et peut être ceux-ci sont ils encore décomposables chacun en deux éléments de 3^e ordre. L'union entre les éléments est d'autant plus intime que ces éléments appartiennent à un ordre plus élevé, en ce sens que si les éléments de premier ordre sont presque toujours bien distincts, à tous les stades du développement, il est souvent difficile de distinguer l'un de l'autre deux éléments de second ordre et plus encore de reconnaître la composition dualistique de ces derniers. Parfois tous les éléments d'un même disque paraissent confondus. Mais tout porte à croire que cette confusion n'est qu'apparente. Corps achromatique du pronucleus. — Le corps achromatique du pronucleus, au moment de la formation de cet élément nucléaire, se montre manifestement constitué, comme la partie chromatique, de deux portions distinctes. Les deux portions sont d'habitude non-seulement adjacentes, mais en partie confondues entre elles (pi. XIXbis, fig. 1 à 4). Une échancrure plus ou moins marquée, qui règne sur tout le pourtour du pronucleus, marque la limite des deux portions. Parfois il est impossible de voir, à la coupe optique de l'élément, une ligne de séparation dans la prolongation du sommet de l'échancrure (pi. XIXbis, fig. 2); mais le plus souvent l'on peut observer très nettement qu'il existe, entre les deux portions, une véritable cloison de séparation, qui présente la même apparence que le contour externe du noyau (même pi., fig. 3 et 4, pi. XYUlbis, fig. 3). Dans un certain nombre de cas les deux parties sont complètement séparées l'une de l'autre ; 49

290 EDOUARD VAN BENEDEN. entre elles règne une couche de protoplasme ; chacune d'elles renferme une masse chromatique et il semble qu'il existe deux pronucleus femelles; mais il est évident qu'il ne s'agit, dans ces cas, que de deux demi pronucleus. Quand les masses chromatiques se présentent sous la forme de bandelettes ou de biscuits, le contour externe de chaque demi pronucleus reproduit parfois cette forme et il semble alors que ce noyau se constitue de quatre lobes (pi. XIXfcw, fig. 1); mais il n'en est pas toujours ainsi (même pi., fig. 3). La ligne de contour du pronucleus, toujours très pâle, mais cependant très nette, est achromatique, au moment de la naissance du pronucleus. Ce contour est marqué, aux stades représentés (pi. XIXfcw, fig. 1 à 4), par une rangée de granules punctiformes très pâles, probablement réunis entre eux par des fibrilles très ténues. J'ai vu parfois très nettement ces fibrilles, en me servant du 1/18* homogène de Zeiss et de l'appareil d'éclairage de Abbe. Les granules achromatiques, formant ensemble ce que je considère comme la membrane achromatique du pronucleus, deviennent plus distincts et paraissent augmenter de volume en même temps que le noyau croît (voir pi. XIXbis, fig. 2, 3 et 4). Entre la membrane et la masse chromatique se trouve une substance claire, totalement achromatique, qui est manifestement ponctuée. Si l'on examine avec soin, en se servant du 1/18* homogène, on constate que ces punctuations, très semblables à celles de la membrane achromatique, mais plus petites, sont réunies entre elles au moyen de fibrilles très fines, de façon à constituer avec ces dernières des filaments moniliformes. Les plus apparents de ces filaments ont une direction inégalement radiaire ; ils relient la membrane du pronucleus à la masse chromatique. Il paraît exister un rapport entre le volume d'un semblable filament et le volume des éléments, soit chromatiques, soit achromatiques, auxquels il aboutit. Là où la masse chromatique montre une saillie vivement colorée, formée par un globule plus considérable, s'insère presque toujours un filament achromatique plus apparent, et

RECUERGHES SUR LA FÉCONDATION. 291 celui-ci aboutit, à la membrane, à un granule achromatique plus volumineux. Parfois même ce filament et le granule périphérique auquel il aboutit sont beaucoup plus foncés que tous les autres et Ton peut se trouver dans le doute sur la question de savoir s'ils sont formés d'une substance incolore ou d'une matière chromatique (pi. XIX, fig. 3). Si les filaments les plus apparents ont d'habitude une direction radiaire, il n'en est cependant pas toujours ainsi et ^ et là on voit des lignes s'insérer obliquement sur le contour externe du pronucleus. Qà et là on voit deux, trois ou un plus grand nombre de filaments peu écartés les uns des autres couvrir parallèlement les uns aux autres et présenter leurs renflements moniliformes régulièrement juxtaposés (pi. XIX, fig. 3). Les grains de ces filaments sont certainement réunis entre eux, aussi bien transversalement que longitudinalement. De là des lignes plus ou moins régulièrement concentriques au contour externe et l'apparence treillissée de la substance achromatique. Cette substance est certainement constituée, à la façon du protoplasme ovulaire et du protoplasme des zoospermes (voir plus haut) de fibrilles moniliformes anastomosées entre elles au niveau de leurs renflements et d'une substance interfibrillaire hyaline. Le treillis qui en résulte est à mailles irrégulières et les filaments treillissés sont plus ou moins volumineux; non seulement les grains, mais aussi les parties des fibrilles qui réunissent ces grains entre eux sont d'épaisseur variable. Je n'ai figuré sur la planche XIX, figures 1 à 4 que les fibrilles les plus apparentes et j'ai cherché à les reproduire une à une, telles que je les voyais. A raison des inégalités que présente le treillis, dans la direction et le volume des fibrilles, les mailles du treillis sont très inégales; de forme régulière quand les fibrilles courent parallèlement les uns aux autres, elles sont alors prismatiques, elles sont irrégulières quand ce parallélisme fait défaut. Le treillis nucléaire achromatique met en continuité de substance la masse chromatique et la membrane achromatique du pronucleus.

292 EDOUARD VAN BENEDEN. J'ai vu dans un grand nombre de cas les granules constitutifs de cette membrane donner insertion à des fibrilles moniliformes du protoplasme et se continuer, d'une part avec ces dernières, d'autre part avec des fibrilles intranucléaires. Il semble bien que le protoplasme et la substance achromatique du pronucleus sont des parties d'une seule et même formation et que le treillage nucléaire se continue dans le treillage protoplasmique. Le contour achromatique du pronucleus résulte de ce que, suivant une direction déterminée, suivant une surface incurvée, dont les amas chromatiques occupent le centre, règne une couche de granules moniliformes plus volumineux, très rapprochés les uns des autres et intimement unis entre eux transversalement. Plusieurs figures de la planche XIXJbù représentent ces fibrilles extranucléaires en continuité avec la membrane du pronucleus. J'ai constaté qu'il en est pour les fibrilles protoplasmiques comme pour les fibrilles nucléaires : elles sont plus ou moins volumineuses et leur volume est en rapport direct avec les dimensions du granule de la membrane auquel ils aboutissent (pi. XIXfris, fig. 3). Quelle est l'origine de la portion achromatique du pronucleus femelle ? Il ressort de toute l'étude que j'ai faite de la genèse des globules polaires, telle que je l'ai exposée dans le chapitre m du présent mémoire, que la partie claire du pronucleus femelle dérive, au même titre que la partie achromatique de ces globules, du prothyalosome de la vésicule germinative de l'œuf. Ce corps clair qui n'est qu'une partie de la substance achromatique du noyau de l'œuf se dédouble, lors de la formation du premier globule polaire; la partie de ce corps qui reste dans le vitellus devient le deuthyalosome. Celui-ci finit par se diviser à son tour et nous avons vu l'une de ses moitiés être expulsée avec les éléments chromatiques qu'elle renferme, tandis que l'autre reste dans le vitellus pour devenir le pronucleus femelle. L'existence d'une couche claire bien

REGIERGUES SLR LA FECONDATION. 293 délimitée, autour des amas chromatiques du pronucleus, bien avant l'expulsion du second globule polaire et, alors que la seconde figure pseudokaryokinétique est encore bien reconnaissable, ressort clairement des figures que j'ai représentées planche XVHI et XVINW[^]. Au moment de l'élimination du globule polaire le contour du pronucleus est marqué par une ligne très nette comme celui du globule polaire. Mais, de même qu'aux stades plus reculés ce contour est plus pâle, il devient aussi moins apparent aux phases subséquentes. Il semble en être des membranes achromatiques comme des filaments constitutif du protoplasme. J'ai signalé plusieurs fois, dans le cours de ce travail, la transformation de fibrilles moniliformes en fibrilles homogènes également épaisses dans tous les points de leur longueur (voir l'histoire de la figure ypsiliforme et de la seconde figure pseudokaryokinétique). Je pense que de même une couche treillissée composée de grains réunis entre eux par des fibrilles peut se transformer en une membrane achromatique, partout également épaisse et montrant, à la coupe, même aux plus forts grossissements, l'apparence d'une ligne régulière et continue, (pi. XVliiftw, fig. 5). Le contraire peut aussi se produire. Nous avons vu la membrane de la vésicule germinative se transformer en une substance granuleuse formée de grains réunis entre eux par des fibrilles très ténues. Le même effet se présente quand le pronucleus femelle, d'abord petit, (pi. XVniôw, fig. 5) commence à s'accroître (pi. XIXJis, fig. 1 à 4). La résolution d'une membrane homogène en granules réunis entre eux par des fibrilles diminue la netteté de son contour qui, au lieu d'une ligne continue, ne montre plus qu'une série de points juxtaposés. Tandis que le globule polaire conserve dans son contour ses caractères primitifs, le pronucleus femelle se modifie : sa membrane homogène se résout en granules reliés entre eux par des fibrilles. Je dois à la vérité de faire observer que dans les œufs qui montrent la figure ypsiliforme, aussi bien que dans ceux dans lesquels la seconde figure pseudokaryokinétique est constituée.

294 EDOUARD VAN BENEDEN. a n'est pas toujours possible de distinguer nettement le contour de Thyalosome. Ce contour, toujours très net dans l'hyalosome non divisé, toujours parfaitement marqué au moment de Télimentation du globule polaire, devient souvent très peu distinct dans les figures pseudokaryokinétiques complètement constituées. Néanmoins Ton trouve sans difficulté des œufs, à n'importe quel stade de l'évolution, qui montrent manifestement rhyalosome. De sorte que la persistance, autour des éléments chromatiques, d'une substance claire dérivée du prothyalosome de la vésicule germinative ne peut être douteuse. Ce que j'ai dit, en ce qui concerne les variations qui se présentent dans la constitution de la membrane des hyalosomes et de leurs dérivés, s'applique tout aussi bien à la substance achromatique interne de ces corps. Cette substance paraît homogène jusqu'au moment où le pronucleus femelle commence à grandir et où sa membrane achromatique devient granuleuse : mais à ce moment le contenu est lui-même formé de fibrilles. Dans les globules polaires elle reste homogène, ou tout au moins n'y distingue-t-on pas la structure treillissée si apparente dans le pronucleus. Le faisceau fibrillaire qui réunit le pronucleus femelle au second globule polaire persiste pendant quelque temps sous la forme d'un cordon qui, à de faibles grossissements, paraît homogène et assez brillant, tandis que, à de forts grossissements, on reconnaît qu'il est formé de fibrilles courant parallèlement les unes aux autres (pi. XXb fig. 1 à 4). n s'insère toujours au pronucleus entre les deux lobes dont il se constitue, parfois suivant une surface arrondie qui intéresse à la fois les deux lobes (pi. XIb, fig. 4). La substance fibrillaire de ce faisceau finit probablement par se confondre avec le protoplasme. Je n'ai pas pu suivre les phases successives de sa résolution. Au début les fibrilles constitutives du cordon dont il vient d'être question s'étendent manifestement à travers la substance claire du pronucleus jusqu'aux éléments chromatiques (pi. XYJbis, fig. 5 et 6). Il est donc éminemment probable

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 295

que la portion intranucléaire de ces fibrilles intervient dans la formation du treillis achromatique du pronucleus, tandis que la portion extranucléaire des mêmes fibrilles devient protoplasme ovulaire. C'est une preuve de plus de l'identité fondamentale de la substance protoplasmique et de la substance nucléaire achromatique. Je passe maintenant à l'exposé des modifications que subit le pronucleus femelle jusqu'au moment de son complet développement. On pourrait donner à l'ensemble de ces changements le nom de maturation du pronucleus femelle. n est assez difficile de déterminer à quel moment le pronucleus femelle est arrivé à son complet développement et Ton peut en dire autant pour le pronucleus mâle, dont il sera question plus loin. Dès que ces éléments ont atteint leur maximum de volume, variable du reste d'un œuf à l'autre, ils deviennent l'un et l'autre le siège d'une série nouvelle de changements, de tous points comparables à ceux qui s'accomplissent, dans un noyau de cellule, au moment où celle-ci se prépare à se diviser. Dans la plupart des cas ces transformations s'opèrent dans les pronucleus, alors qu'ils sont encore éloignés l'un de l'autre. C'est ce qu'établira suffisamment un coup d'œil jeté sur les figures de la planche XIXWs. Il ressort clairement de l'étude que j'ai faite de la division du globe vitellin et de la formation des deux premiers blastomères, que ces derniers changements se rattachent à la première segmentation et que, pour amener cette première division cellulaire, les deux pronucleus se conduisent, tout comme le fait un noyau unique, dans le cas d'une division cellulaire ordinaire. Les deux pronucleus quoiqu'entièrement indépendants l'un de l'autre se comportent comme s'ils n'en formaient qu'un et ils interviennent concurremment, au même titre et de la même manière, dans la genèse de la première figure karyokinétique. Je rattacherai donc à la division de la première cellule embryonnaire la série des changements qui préludent à la division et qui débutent par la formation de

pelotomisés dans chacun des pronuclens (pi. XIXbis fig. 9 et suivantes). Je considère comme arrivés à complète maturité, les pronuclens dans lesquels la substance chromatique a atteint la périphérie des éléments nucléaires, d'où résulte, pour chacun d'eux, la formation d'une membrane chromatique (pi. XIXbis, fig. 8 et pi. XIX, fig. 8 et 9). Les phases successives de la maturation du pronucleus, je les ai représentées par la série des figures 4 à 8 de la planche XIXbis. Deux phénomènes semblent caractériser essentiellement la maturation du pronucleus femelle : 1[^] C'est d'une part le gonflement progressif des amas chromatiques, si je puis ainsi m'exprimer : ils augmentent rapidement de volume, au point de remplir bientôt tout l'espace délimité par la membrane achromatique primitive. Pendant cette expansion de la masse chromatique, que l'on pourrait comparer au gonflement d'une éponge au moment où elle s'imbibe de liquide, le corps achromatique lui aussi s'étend peu à peu et tout le pronucleus s'accroît. La substance chromatique qui, au début, siègeait au milieu du pronucleus, se rapproche peu à peu de la périphérie et finit par délaisser à peu près complètement l'intérieur du pronucleus. 2[^] Pendant ce boursoufflement les amas chromatiques se résolvent en granules très avides de carmin, qui se répandent dans une substance de moins en moins chromophile au fur et à mesure que le pronucleus grandit. A tous les stades ils forment à la périphérie de l'amas chromatique, en voie d'expansion, une couche corticale à peu près continue; mais on en trouve aussi à l'intérieur de la substance chromophile groupés en grumeaux, alignés de façon à constituer des cordons noueux à direction variable, ou bien encore isolés et disséminés le long d'autres filaments très tenus et moniliformes, dont il est difficile de dire, s'ils sont chromatiques ou achromatiques (pi. XIXbis, fig. 5, 6 et 7). Dans la figure 4 l'on voit le commencement de cette résolution des deux amas chromatiques en granules très avides de

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 297 carmin, réunis entre eux par un ciment moins coloré. Le contour achromatique du noyau[^] la cloison de séparation entre les deux portions du pronucleus, les fibrilles achromatiques, tous ces détails sont très nets. Les masses achromatiques du pronucleus sont moins sombres, moins homogènes, moins réfringentes, mais plus granuleuses qu'aux stades précédents et le contour du pronucleus est devenu beaucoup plus apparent. Dans la figure 5, les deux masses chromatiques, considérablement agrandies, ont pris un tout autre aspect. La dualité primitive du pronucleus se reconnaît encore, non-seulement dans sa forme extérieure, qui montre des indices bien évidents de réchancrure circulaire, mais aussi dans la portion chromatique, formée de deux amas distincts, quoique adjacents. La plus grande partie de l'espace délimité par le contour chromatique primitif se trouve envahie par les amas distendus et il ne reste plus de cet espace qu'une étroite bande marginale. Une substance claire paraît s'être accumulée entre les deux amas chromatiques et avoir refoulé ces derniers, de façon à en former deux croissants se regardant par leur concavité. L'espace ovalaire délimité par les concavités des deux croissants est occupé par cette substance plus claire. Le pronucleus est divisé, suivant l'ancienne cloison, par une double rangée de globules chromatiques. Il semble donc que le croissant est fermé suivant cette cloison et que chaque masse chromatique renferme une vacuole, aplatie d'un côté, et excentriquement placée. Les deux vacuoles réunies forment ensemble l'espace ovalaire clair que je signalais plus haut. Suivant le contour externe de chaque masse chromatique règne une rangée de globules vivement colorés et une semblable couche délimite de toutes parts les vacuoles. Ces globules ont des dimensions fort inégales. Des rangées de granules alignés relient la couche chromatique corticale à celle qui délimite la vacuole. La substance qui remplit la vacuole est finement ponctuée et peut-être fibrillaire. Il existe une grande analogie entre la figure 5 et la suivante ; mais ici nous voyons tout l'espace délimité par l'ancien

298 EDOUARD VAN BENEDEN. contour achromatique envahi par les amas chromatiques; ceux-ci se sont confondus en un seul et c'est à peine si l'on distingue encore une trace de l'échancrure circulaire primitive. Mais l'existence de deux vacuoles et des indices manifestes de l'ancienne cloison révèlent encore la dualité primitive du pronucleus. Il n'est plus possible de distinguer l'ancienne membrane achromatique du pronucleus ; le contour du noyau est marqué par une membrane chromatique très nette, constituée de globules, surtout saillants vers l'intérieur du noyau, tandis que la surface externe paraît beaucoup moins irrégulière. Les vacuoles sont aussi délimitées par un cercle de globules chromatiques ; mais ces éléments sont beaucoup plus petits qu'au stade précédent et ça et là la couche chromatique paraît interrompue, en ce sens, que les globules ne sont plus adjacents, tant s'en faut; ils sont reliés entre eux par des fibrilles d'une grande ténuité, sur le trajet desquelles s'observent de petits renflements, dont on ne peut dire s'ils sont chromatiques ou non. Entre les deux vacuoles la cloison est formée d'une rangée discontinue de globules chromatiques; cette rangée paraît simple et formée de globules plus volumineux vers la périphérie. Les filaments qui traversent le corps du pronucleus présentent les mêmes caractères que la couche qui délimite les vacuoles : ils présentent sur leur trajet des nodosités qui, suivant leur volume, paraissent chromatiques ou achromatiques. Dans les vacuoles se voient aussi de très fins filaments réticulés. Figure 7. Les deux vacuoles paraissent s'être confondues en une seule. La discontinuité dans les éléments chromatiques est encore plus marquée ; l'on voit ça et là un globule chromatique isolé ou une série de globules colorés sur le trajet de filaments incolores. La substance interfibrillaire est encore légèrement chromophile dans la couche corticale du pronucleus, moins cependant qu'au stade représenté figure 5. La substance de la vacuole est tout à fait incolore. La membrane chromatique du pronucleus est constituée comme au stade précédent ; mais elle paraît plus épaisse. Cette épaisseur varie

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 299 d'un point à l'autre avec le volume des globules constitutifs de la couche. Plus de trace de la cloison ; mais une légère J, ou échancrure encore visible à l'insertion du cordon de réunion. Au stade suivant (fig. 8) le pronucleus montre la vacuole centrale unique considérablement étendue. Il n'existe plus de substance chromatique qu'à la périphérie. La couche chromatique marginale, que j'ai appelée plus haut la membrane chromatique, s'est amincie; elle est encore formée de points colorés adjacents; mais, sauf en quelques rares points, ces globules ont considérablement diminué de volume. Sous la membrane, dans la couche corticale du pronucleus, se voient quelques amas de globules chromatiques volumineux et, en un point, un filament noueux brisé, formé de semblables globules alignés et réunis entre eux. Indépendamment de ces groupes formés de gros globules chromatiques on distingue, dans cette même couche corticale, qui présente encore une teinte rosée, mais plus pâle que dans les stades précédents, des filaments moniliformes d'épaisseur variable, anastomosés entre eux. Il est difficile de dire s'ils sont ou non chromatiques; les uns le sont certainement, les autres pas; d'autres sont douteux. L'espace central clair, que nous avons appelé la vacuole, est traversé par des filaments beaucoup plus fins, anastomosés entre eux en un réticulum à mailles polygonales. L'on ne distingue plus aucun indice de la dualité primitive du pronucleus; mais l'on ne pourrait affirmer cependant, si l'on tient compte des stades subséquents, que l'unification du pronucleus soit complète. Nous devons examiner maintenant la question de savoir à quoi sont dus ces changements successifs que subit le pronucleus, ce que devient la substance achromatique et aux dépens de quels éléments se constituent les diverses parties que Ton distingue dans le pronucleus arrivé à maturité. Et tout d'abord, aux dépens de quoi se fait l'accroissement des masses chromatiques primitives? L'on constate qu'au fur et à mesure que ces masses augmentent de volume le corps achromatique du noyau diminue et, qu'en peu de temps, tout ^i

300 EDOUARD VAN BENEDEN. l'espace délimité par la membrane acliromatique primitive se trouve envahi par les masses chromatiques distendues et en même temps modifiées dans leur constitution. Ces masses s'éclaircissent, comme si elles s'imbibaient d'une substance acliromophile ; en même temps elles subissent la désagrégation que j'ai caractérisée plus haut. Il semble naturel d'admettre que la substance achromatique, d'abord bien nettement séjyarée de la substance chromatique, s'imit peu à peu à cette dernière, qu'elle pénètre les masses chromatiques et intervient, en même temps que ces dernières, dans la formation du pronudens. Mais comment concevoir cette pénétration? Dans le corps achromatique du pronucleus primitif il faut distinguer une charpente treillissée, formée par des fibrilles achromatiques moniliformes, et une substance interfibrillaire probablement liquide. Je pense que le liquide pénètre dans la masse chromatique, de façon à s'interposer entre les granules et les fibrilles unissantes dont celle-ci se constitue; en s'accumulant enti-e ces éléments elles les écarte les uns des autres. La substance unissante des éléments chromatiques était elle même chromophile. La substance interfibrillaire achromatique s'unit à cette dernière qui devient de moins en moins apte à fixer les matières colorantes. Mais il se prodjiit en un point de chacune des masses, du côté de la doison, une accumulation plus abondante de liquide achi*omatique ; il en résulte la formation d'une tâche claire que nous avons appelée la vacuole. Les fibrilles étirées considérablement en longueur deviennent, dans les limites de cet espace, excessivement minces et les mailles du treillis, considérablement distendues, deviennent polyédriques. A la périphérie de la masse chromatique l'imbibition se fait plus lentement. Mais que devient la charpente treillissée du corps achromatique du pronucleus primitif? Que devient la membrane aclu'omatique? J'ai dit plus haut qu'il n'existe aucun doute quant à l'existence d'une continuité entre les fibrilles monilifoimes de la substance achromatique et les éléments chroma

RECnERCnES SUR LA FÉCONDATION. 301 tiques du pronucleiis. Des fibrilles achromatiques, la plupart radiairement dirigées, s'insèrent aux globules chromatiques marginaux. J'ai acquis la conviction, par toutes les recherches dont les résultats sont consignés dans le présent travail, et notamment par l'examen minutieux du pronucleus, qu'il n'existe pas une différence essentielle entre les fibrilles achromatiques et les éléments chromatiques d'un noyau et que, comme l'a affirmé Pfitzner, comme le pensent aussi Flemming et Strasburger, dans un filament chromatique il existe un substratum achromatique et, en outre, une substance avide de carmin. Un filament chromatique peut perdre sa substance chromatique lorsque celle-ci, qui était à un moment donné répandue dans tout le filament, se concentre en un point pour donner lieu en ce point à la formation d'un globule chromatique, il reste alors de ce filament un résidu achromatique présentant sur son trajet un globule coloré. Le contraire peut se produire ; la substance constitutive d'un globule peut se répandre le long d'un filament achromatique, ou même imprégner les fibrilles constitutives d'une portion plus ou moins étendue du treillis. Suivant le degré d'imprégnation d'une fibrille achromatique, suivant son volume, elle apparaîtra plus ou moins colorée. Ce qui peut se produire pour les fibrilles achromatiques peut avoir lieu pour une membrane achromatique, qui d'ailleurs est constituée au début, à la façon des fibrilles, de granules réunies entre eux par des filaments très tenus et très courts. Elle peut s'imprégner de substance chromatique et d'achromatique qu'elle était devenir chromatique. Telle est à mon avis la seule manière de voir qui puisse rendre compte des phénomènes de structure et de coloration que révèle l'étude des pronucleus, des noyaux renfermés dans les sphères de segmentation et des faits relatifs à la karyokinèse. Sous quelle forme la substance chromatique existe-t-elle dans son substratum incolore ? Est-ce à l'état de granules extrêmement tenus pouvant cheminer dans une substance amorphe ? Est-ce sous la forme d'une substance chimique

304 EDOUARD VAN BENEDEN. ses globules polaires et des substances périvitellines il constitue pour le zoosperme un milieu indifférent; le caractère sexuel de l'œuf n'apparaît qu'après cette expulsion. Toujours est-il que le changement intervenu dans la constitution du globe vitellin, à la suite de ces éliminations, retentit immédiatement sur le zoosperme qui, aussitôt, se prépare à donner lui aussi naissance à un pronucleus. Les faits sur lesquels s'appuie la conclusion que je viens de formuler ressortent clairement de Texamen des planches XVm, XYinbis, XIX et XIXbis. Le pronucleus mâle ne se développe pas seulement aux dépens du noyau du zoosperme, mais aussi de la couche périnucléaire qui l'entoure. L'auréole, qui n'est qu'un résidu du corps protoplasmique du zoosperme, ne participe pas à la formation du pronucleus; cet élément nucléaire, qui prend naissance dans la concavité de l'auréole, se débarrasse de son auréole comme d'un vêtement; on la retrouve pendant quelque temps, dans le corps vitellin, à côté du pronucleus, sous la forme d'une masse réfringente irrégulière, excavée d'un côté. Elle se trouve d'abord appliquée par sa concavité sur le pronucleus en voie de formation; mais bientôt les deux parties se séparent l'une de l'autre. C'est ce que montrent, avec une parfaite netteté, les œufs traités, soit par l'acide acétique, soit par l'acide nitrique et montés dans la glycérine (pi. XVII, fig. 11, pi. XIX, fig. 4, 5, 6, 7, 8 et 9). Dans certains cas l'on trouve encore à ce moment des indices manifestes, non pas seulement de la substance chromophile du protoplasme spermatique, condensée dans l'auréole, mais aussi de la portion achromophile du zoosperme (pi. XIX^ fig. 6 et 9). Les préparations alcooliques permettent de constater aussi le fait important du rejet, par le pronucleus, du revêtement protoplasmique qui l'entourait jusqu'ici; mais elles donnent à cet égard des images moins nettes que les œufs traités par les acides, ce qui dépend probablement de ce que la substance de l'auréole n'y présente pas, tant s'en faut, la même réfringence,

RECHERCHES SUR LA FECONDATION. ^05 et de ce qu'elle a perdu en grande partie, au stade que nous considérons, son affinité pour les matières colorantes. Peut-être l'auréole subit-elle à la fin la dégénérescence graisseuse et la différence entre les deux genres de préparations dépend-elle de ce que Talcool dissout en grande partie Tauréole dégénérée. L'on peut se demander si le corps protoplasmique du zoosperme intervient, à titre essentiel, dans la fécondation. n n'est pas possible de résoudre positivement la question; je n'ai pu observer ni ce que devient l'auréole, ni comment elle disparaît.- Ce que Ton peut affirmer c'est que le protoplasme de l'œuf et celui du zoosperme ne se comportent nullement l'un vis-à-vis de l'autre comme les corps de deux cellules, s'unifiant pour donner naissance à un syncytium. Le corps protoplasmique du zoosperme se modifie peu à peu, sans se confondre avec celui de l'œuf; certaines parties du corps spermatique sont rejetées dans le liquide périvitellin, et il semble, que si la substance de l'auréole participe à la formation du corps cellulaire de l'ovule fécondé, ce ne soit qu'à la suite d'une sorte de digestion. Le protoplasme du zoosperme semble subii- une dégénérescence et personne ne méconnaîtra que l'apparence de la substance constitutive de l'auréole ne soit bien diiFérente de celle d'un protoplasme vivant. H y a donc des raisons de croire que, de toutes les parties constitutives du zoosperme, la seule qui joue un rôle actif dans la fécondation de l'œuf, c'est le petit noyau chromatique entouré de sa couche claire périnucléaire. C'est là, en effet, la seule partie du zoosperme qui, après l'expulsion du second globule polaire, subit des changements que nous pouvons considérer comme une évolution ascendante ou progressive. Les modifications que le zoosperme subit, dans son corps protoplasmique, sont antérieures au moment où le pronucleus mâle se constitue. Elles précèdent par conséquent le moment où l'œuf, arrivé à maturité complète et revêtu de son cai-actère sexuel, détermine dans le zoosperme les changements qui au

306 EDOUARD VAN BENEDEN. amènent la formation du pronucleus mâle. Les changements que subit le corps protoplasmique du zoosperme marchent parallèlement avec la maturation de l'œuf; tandis que la genèse du pronucleus mâle coïncide avec celle du pronucleus femelle. Il y a des raisons de croire que les changements que subit le zoosperme, jusqu'au moment où il engendre son pronucleus mâle, constituent eux aussi des phénomènes de maturation et que le rôle qui revient au spermatozoïde, dans la fécondation, se réduit à la genèse du pronucleus mâle. Le mode de formation du pronucleus mâle est si semblable à celui du pronucleus femelle que presque tous les détails qui s'observent dans la genèse de l'un de ces éléments se voient aussi dans l'autre. Pour décrire la série des modifications que subit cet élément nucléaire, depuis le moment de sa naissance jusqu'à son complet développement, il faudrait reproduire, à peu près textuellement, ce que j'ai écrit plus haut au sujet de la maturation du pronucleus femelle. Je me bornerai, afin d'éviter une semblable répétition, à quelques remarques. Dans les images reproduites planche XIX la constitution du pronucleus mâle était identique à celle du pronucleus femelle. Dans tous les œufs tués par les acides les deux éléments nucléaires présentent l'un et l'autre un contour brillant et double, qui pourrait faire croire à la présence d'une membrane chromatique. Une semblable membrane fait cependant défaut au début de l'évolution de l'un et l'autre élément : on peut s'en assurer par l'examen de préparations alcooliques colorées par le carmin boracique. Les figures 2 et 4 (pi. XIXbis) montrent le pronucleus mâle constitué comme le pronucleus femelle d'une masse chromatique tantôt simple (fig. 2), tantôt double, et d'une couche périphérique achromatique (fig. 4). Je ne pourrais dire si, en ce qui concerne l'élément mâle, la masse chromatique du zoosperme, au moment de la naissance du pronucleus se constitue constamment de deux portions; mais il est certain que dans beaucoup de cas il exista des indices plus ou moins

RECUERCUS SUR LA FÉCONDATION. 307 évidents d'une semblable dualité (pi. XIX, fig. 6, pi. XIXbis, fig. 1 et 4). La masse chromatique, qu'elle soit simple ou double n'est autre chose que le corpuscule chromatique du zoosperme; nous l'avons constamment désigné dans ce travail, sous le nom de noyau du spermatozoïde. De même que dans le zoosperme, aussi bien avant qu'après la pénétration, et même pendant toute la durée de la maturation de l'œuf, le petit noyau est entouré d'une couche périnucléaire claire et d'apparence homogène, de même, dans le pronucleus, au moment de sa naissance, on distingue autour de la masse chromatique une couche claire, granulée, délimitée par un contour pointillé et qui se fait remarquer par son caractère achromatique. Sa constitution est identique à celle de la couche qui enveloppe les masses chromatiques dans le pronucleus femelle. J'ai suivi avec le plus grand soin l'origine de cette couche et il ne me reste aucune doute sur son identité avec la couche périnucléaire du zoosperme. Ce n'est donc pas seulement le noyau chromatique du zoosperme qui intervient dans la formation du pronucleus mâle, mais aussi une couche achromatique différenciée, que nous avons rattachée avec doute au corps protoplasmique du spermatozoïde. Il resterait pour être bien édifié sur la valeur et l'origine de cette couche périnucléaire à faire l'étude de la spermatogénèse. Il y a longtemps que j'ai entrepris des recherches sur cet objet; mais je ne suis encore arrivé à aucun résultat quant à la question de l'origine de la couche périnucléaire. Quelle que soit du reste sa valeur il est tout à fait certain que le zoosperme fournit au pronucleus mâle autre chose encore que des éléments chromatiques. L'analogie avec ce qui passe dans l'œuf nous porte à supposer que, en ce qui concerne le pronucleus mâle, les éléments achromatiques qui forment une couche bien délimitée autour de la masse chromatique ont, comme ceux du pronucleus femelle, une origine nucléaire. Quant aux phénomènes de maturation du pronucleus mâle, ils sont identiques à ceux que j'ai décrits, en ce qui concerne le pronucleus femelle : quand ils sont arrivés à leur complet

The text on this page is estimated to be only 19.69% accurate

308 ED0T1AHD VAN BENEDEN. développement les deux éléments sont constitués de la même manière (voir pi. XIXiis, fig. 1 à 8). Dans les stades les plus avancés l'on observe aussi, dans le pronucleus mâle, un espace central clair qui s'agrandit peu à peu (fig. 6 à 8). Le pronucleus mâle est souvent un peu plus petit que l'autre; mais on observe aussi parfois une égalité parfaite dans les dimensions des deux éléments. Rarement le pronucleus mâle est plus grand que le femelle. La position relative des deux pronucleus n'est pas constante. Au début le pronucleus mâle se trouve le plus souvent dans l'hémisphère inférieur et parfois même il est assez voisin du pôle inférieur de l'œuf. Puis les deux pronucleus se rapprochent l'un de l'autre vers le centre de l'œuf. Pour se rejoindre le pronucleus femelle, qui prend toujours naissance au voisinage du pôle supérieur de l'œuf, parcourt un chemin beaucoup plus long que le pronucleus mâle; celui-ci se déplace relativement peu. III, — Conjugaison des pronucleus et de la première cellule embryonnaire. La plupart des auteurs ont admis que les deux pronucleus, après s'être accolés l'un à l'autre, se fondent en un noyau unique, auquel O. Hertwig a donné le nom de *Fertilisationskern*. Chez le lapin l'on peut voir ces éléments se rapprocher graduellement et puis s'accoler intimement l'un à l'autre. Le pronucleus femelle se moule sur le pronucleus mâle; tandis que ce dernier conserve sa forme sphéroïdale, le premier se creuse de façon à affecter à la coupe l'apparence d'un croissant. Mais quoique j'aie observé un nombre considérable d'œufs de mammifères pourvus de deux pronucleus, jamais je n'ai vu les deux éléments nucléaires se confondre. Dans un œuf en voie de division, que j'ai eu l'occasion d'observer, le *Titellus* avait conservé sa forme sphéroïdale; une étoile manifeste s'étendait dans chaque hémisphère, entourée d'une zone centrale claire. A mi distance entre les deux étoiles se

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 309 voyaient encore les deux pronucleus, intimement unis entre eux, mais bien distincts. Fol et Mark n'ont pas réussi mieux que moi, en examinant des œufs à grands pronucleus (Mollusques, Sagitta), à constater le stade de fusion complète des deux éléments nucléaires. Au contraire, chez les Echinodermes, chez lesquels les deux pronucleus sont de dimensions fort inégales, la fusion paraît se produire ; elle a été décrite avec assez de détails par Flemming. Cette fusion des deux pronucleus en un noyau embryonnaire unique et indivis se produit-elle chez l'Ascaride du cheval? Je crois devoir répondre négativement à cette question. Je m'explique. L'on rencontre dans un certain nombre d'œufs un véritable accollement des deux pronucleus, qui se déforment et s'aplatissent suivant la portion de leur surface par laquelle ils se touchent. Il s'agit toujours aloi-s de pronucleus arrivés à maturité et présentant la constitution que j'ai décrite et représentée planche XIX&is, figm-e 8. Ces éléments se moulent partiellement l'un sur l'autre; mais sans jamais se confondre en un noyau unique et indivis. Ces cas d'accolement sont relativement rares; sur une centaine d'œufs, montrant les pronucleus complètement développés, on en trouve deux ou trois à peine dans lesquels l'accolement s'est produit. Dans l'immense majorité des cas les deux pronucleus restent distincts et indépendants l'un de l'autre et toute la série des changements que je vais décrire, qui préludent à la division cellulaire et constituent les premières phases de ce phénomène, s'accomplissent dans les pronucleus encore écartés l'un de l'autre. Ces mêmes changements peuvent se produire après accollement préalable; mais il est certain que cette union est purement accidentelle : elle n'entraîne pas une fusion; on ne peut donc lui accorder aucune valeur principielle : les deux pronucleus ne se confondent jamais. La segmentation de l'œuf s'accomplit par voie indirecte; les deux pronucleus, sans se confondre, interviennent l'un et l'autre dans la formation d'une seule et même figure dicen

The text on this page is estimated to be only 5.60% accurate

31»» FiMii \iii» \ \> pr.>F.r»EN. tri'in»'- l-'nn tî Tannv <:: iv=""
sinuiltanrment.="" et="" alors="" qu="">..nT tn""re i<:irûîrmrj-!i!
.l:s:i:î.T<. lr-.=""> mêmes changements ^iiii >r- i>r«Mlui>r-u! .î.\î> îî!! îî-
yau A»- »>'lhile ••l'i.linaire en voie 'It' .livisi-n kaîv kinrîi^ir. «'hi.jui'
l'r'uuoleus fûurait deux ausr^ à l'rt'il'.' ' hr îîi.r.i îîi-- «lu tlisiik' t^-iaai<>>rial:
rétoîle st' r.îi>ti!ae *r -l^-ux a:i-.;i ^r- «livis'-. .laîi< l^* sens Je sii
longueur, vi\ ilt'iix m"iti"< ilnt Tune mâles rt îViiîfi!^>. Si tant e>t que cette
o<>>nfu■êta^îi^v ianiaîs. n-l'.e r*^ i>ru! s'aoc.«mplir que dans les n.'vaiLx
«îr^ «IruX piriuirves sjîières «le segmentation. LVî"îf v'hr«'mati.inr.' -le la
ila^iiiT- ^fà.i:..-riaîr'. f.'Oniie eu partie p;\i- le pî'nU'.ÎHUs iriivlle. rii j-
artie par le pi-^nuoleus nuîle, tpl. XIX' >. ri:r. !•* rt s:iiva!i>r i •:i>:itar le
quatre anses ohr •iiiati.iiiçrs. Si les rt-iles chr-in.iri-iiirs -{xir Von "rserve.
lors de leur divisi -n. dans Irs 'leiix pîvuiif i> Mast»*'mères représentr-rir
un n-'vair en v.ïe dr- dîNisi-n. il faut -.lire aussi que la preuiière rt- ile.
celle .;iii se drvrl«;pe aux dépens des pr=':u-->ii< e>: r-îii.v.ile:ît d'ir.i !i
«yairi cellulaire unique. M.ii< «rrre r.iaîiêrv W s'exprimer t^tair t ut aussi
bien apjliarl-^ aîx ^raî-is aîrrriKu-s, i: us s:::mrs ainsi conduits à •
:">:Lvr-r le< l-ux p:-' r.:icleu<. .="" l="" de="" r:="" sriaros.="" ::=""
repr="" ensemble="" un="" n="" va:="" i-r="" rwilr="" iv.v.iw-:="" ..=""
pr="" es:="" lv="" v="" ierii="" yau.="" mais="">:te o nolusi-.: ne d>it
pas nous :^:r-r :.■ 'ier n":.' ne se produit, ni avant, ni jvntlant la k^y kiL--e.
:vn;nn- îîisi-n. t.'u: an n; -ins en ce qui c.>ncerne lr< r'.rni-n's
•.:rrnati. |ues drs pr-.'nu./ens. Lr'i nzni^s 17 à -j . .Ir h plan.'he XIX' .> er 2
de la j'.Ân:'nr XIX':^ -enien: à m •nti'er que -a sn'* <:an..e ack=""
leux="" pr-nn-leu-="" ne="" se="" cv-nt-nl="" pas="" n.-n="" plus=""
en="" une="" masse="" uniiue:="" f-rei.="" que="" si="" les="" deux=""
prinucleas="" comln..rt="" comme="" s="" c="">nstituiient ensemble un
n-.yau unique.

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 311 à l'ancêtre des
 premiers stades de la division ils ne cessent d'être distincts. Une
 conjugaison des deux pronucleus en un noyau embryonnaire
 morphologiquement unique ne se produit pas. Avant d'aborder la
 description des phénomènes qui amènent la division de l'œuf dans les deux
 premiers blastomères, nous devons nous demander à quel moment l'œuf
 doit être considéré comme fécondé et en quoi consiste essentiellement la
 fécondation. Il ressort clairement des faits que je viens de résumer et qui
 seront décrits plus loin avec détails, que l'œuf, pourvu de ses deux
 pronucleus, se comporte comme une cellule unique et que la somme des
 deux éléments nucléaires qu'il renferme équivaut à un noyau simple. La
 première cellule de l'embryon se trouve donc constituée dès le moment où
 les deux pronucleus sont formés ; la fécondation coïncide donc avec la
 genèse de ces pronucleus. J'ai montré plus haut que, tant que le second
 globule polaire n'est pas éliminé, les éléments du zoosperme qui doivent
 donner naissance au pronucleus mâle ne subissent aucun changement. Mais,
 dès le moment où l'œuf s'est débarrassé de son second globule polaire et de
 sa seconde couche périvitelline, le zoosperme engendre le pronucleus, et à
 ce même moment le pronucleus femelle se constitue. Il semble donc que
 l'œuf n'exerce son influence sur le spermatozoïde, qu'il ne le détermine à
 jouer son rôle qui consiste dans la formation d'un demi noyau cellulaire
 (pronucleus mâle), qu'après qu'il s'est débarrassé de ces produits. Alors
 seulement son caractère sexuel se dessine ; de la cellule-œuf primitive il ne
 reste qu'un vitellus réduit, pourvu d'un demi noyau cellulaire. Le
 pronucleus mâle vient compléter cette cellule réduite que j'appelle le
 gonocyte femelle et en faire une nouvelle cellule complète; la fécondation
 paraît consister essentiellement dans cette reconstitution de la première
 cellule embryonnaire, cellule revivifiée et pourvue de toute l'énergie
 nécessaire pour se transformer, en passant par une série de stades de plus en
 plus complexes, en un individu semblable au parent.

The text on this page is estimated to be only 21.98% accurate

312 EDOUARD VAN BENEDICT. Ce phénomène si particulier de la genèse d'une cellule aux dépens de deux éléments différents paraît intimement lié au rejet, par la cellule œuf d'une part, par le spermatocyte de l'autre, de certains produits : de globules polaires et de cytophories périvitellines, quand il s'agit de l'œuf, de portions cytophorales pour le spermatocyte. Chez l'ascaride du cheval, à chaque spermatogonie donne naissance, par divisions successives, à deux spennatogemmes composés chacun de quatre cellules-filles et chacune de ces dernières ne devient un spermatozoïde qu'après avoir expulsé une partie de sa substance. Ce résidu affecte la forme d'un globule que j'appelle, avec Jeosen, la portion cytophorale du spermatocyte (il, XTXfer, fig. 18, 19 et 20). Je n'ai pas pu élucider jusqu'ici la question de savoir ce que sont ces globules cytophoraux, s'ils dérivent du corps protoplasmique de la cellule, du noyau du spermatocyte ou des deux à la fois. Des cytophores sont connus dans l'histoire de la spermatogénèse d'une foule d'animaux. Rien n'est plus facile que de constater, chez l'ascaride du cheval, que chaque spermatoocyte intervient dans la genèse du cytophore : celui-ci se constitue, pour chaque groupe de quatre spermatocytes, de quatre portions cytophorales. De même que l'œuf, pendant sa maturation, le spermatocyte, dans l'histoire de (son évolution, élimine une partie de son organisme cellulaire. En cela la cellule-œuf et le spermatocyte se distinguent de toute autre cellule et, de même que l'œuf pourvu de son pronucleus femelle n'est plus qu'une portion de cellule que j'appelle un gonocyte femelle, de même le spermatozoïde est une cellule réduite, un spermatocyte moins une portion cytophorale; je l'appelle un gonocyte mâle. Il me paraît difficile de ne pas rattacher les uns aux autres ces phénomènes de réduction ou d'élimination et de reconstitution ou de fécondation, de ne pas voir dans ce dernier phénomène un remplacement ou une substitution. L'hypothèse d'après laquelle la fécondation consisterait dans le remplacement par certains éléments dérivés du gonocyte mâle des parties éliminées par l'œuf lors de la formation

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 313 des globules polaires et des couches périvitellines, je l'ai conçue en 1876, tout au début de mes études sur la fécondation et le développement embryonnaire du lapin; elle n'avait encore été formulée ni par Balfour, ni par Minot quand, en février 1876, j'ai proposé à la classe des sciences de l'Académie royale de Belgique de mettre au concours la question suivante : " La vésicule germinative se comporte-t-elle dans les œufs qui se développent sans fécondation préalable (par parthénogenèse) comme dans les œufs fécondés ? „ Quoique certains faits paraissent difficilement conciliables avec elle, cette hypothèse me paraît-être encore aujourd'hui la plus plausible de toutes celles qui ont été émises sur la signification des globules polaires et sur la nature de la fécondation. Elle entraîne comme conséquence la notion de la sexualité mâle des globules polaires, de la sexualité femelle du cytophore, de l'hermaphrodisme des cellules constitutives de nos tissus. Les faits que je vais faire connaître, en ce qui concerne la division cellulaire, viennent donner un nouvel appui à cette hypothèse, en établissant que dans les noyaux des deux premières sphères de segmentation existent à la fois et en égal nombre des éléments chromatiques dérivés du pronucleus mâle, par conséquent du zoosperme, et des éléments dérivés du pronucleus femelle, par conséquent de l'œuf. Ces éléments restent certainement distincts jusqu'au moment de la formation des noyaux des deux premiers blastomères et il y a des raisons de croire que même dans ces noyaux ils ne se confondent point. S'ils restent distincts dans les deux premières sphères de segmentation, il est probable qu'il en est de même dans toutes les cellules qui en dérivent. Au reste, cette notion de l'hermaphrodisme cellulaire, si étrange qu'elle puisse paraître à première vue, perd beaucoup de son invraisemblance, lorsqu'on se rappelle que la plupart des protozoaires et des protophytes sont manifestement sexués. Personne ne doute plus que les phénomènes de conjugaison ne soient essentiellement identiques à ceux qui caractérisent la fécondation sexuelle.

314 EDOUARD VAN BENEDEN. Chez les Vorticellines les macrospores et les microspores nous apparaissent, les premières comme des gonocytes femelles, les secondes comme des gonocytes mâles. Mais ayant de se diviser en une macrospore et une microspore la vorticelline était hermaphrodite; elle le redevient après la fusion des deux. D'un autre côté la plupart des infusoires se conduisent manifestement, lors de la conjugaison, comme de vrais hermaphrodites.

DE LA DIVISION DE LA PREMIÈRE CELLULE EMBRYONNAIRE. J'ai défini plus haut ce qu'il faut entendre par la première cellule embryonnaire. Cette cellule, qui comprend le globe vitellin, pourvu de ses deux pronucleus, est arrivée à son complet développement au stade représenté planche XIX, figure 8. La division de cette cellule s'accomplit suivant le processus connu de la division indirecte ou karyokinétique. Il y a seulement cette différence entre la première cellule embryonnaire et une cellule ordinaire, que dans les cellules des blastomères, comme dans celles qui constituent les feuillettes et les tissus, la substance nucléaire se trouve concentrée en un corps unique, le noyau, tandis que, dans le cas de la première cellule embryonnaire, la substance nucléaire se trouve répartie dans deux corps distincts, dans deux demi-noyaux, indépendants l'un de l'autre, que nous appelons les pronucleus. La constitution des deux pronucleus est la même et ne se distingue en rien d'essentielle de celle d'un noyau de cellule ordinaire. Nous savons aussi, par l'étude de leur origine, que l'un des pronucleus dérive du zoosperme, qu'il faut lui attribuer par conséquent un caractère sexuel mâle, tandis que l'autre est femelle. Dans l'histoire de la division de la première cellule embryonnaire les deux pronucleus se comportent exactement comme s'ils étaient réunis en un seul; dans

RECHERCUES SUR LA FÉCONDATION. 315 chacan d'eux l'on voit s'accomplir la série des changements qui s'accomplissent dans an noyau, au moment de la division, et ces changements marchent parallèlement dans les deux pronucleus. 1>« PHASE. - Gommenoement de la division ; formation des filaments chromatiques pelotonnés. (Knaaelstadium de Flemming). La substance chromatique qui, dans le pronucleus mur, formait la membrane nucléaire et des amas de globules disséminés dans la couche corticale du pronucleus, s'est localisée dans des filaments noueux, fragmentaires, réunis entre eux par des filaments achromatiques réticulés. Ces filaments décrivent des courbes et des angles; ils ont des tngets très irréguliers. Leur épaisseur, tantôt se maintient identique sur une certaine longueur, tantôt change brusquement, de telle manière que deux fragments épais se trouvent rattachés l'un à Tautre par une commissure beaucoup plus mince. L'on trouve toutes les transitions possibles entre un gros filament manifestement chromatique et un filament très fin dans lequel on ne peut distinguer aucune coloration. Ça et là, sur le treyet de semblables filaments très tenus, on trouve un ou quelques globules chromatiques isolés. Tous ces filaments siègent exclusivement à la périphérie du pronucleus, dont le contour est encore bien visible ; mais il est formé, en grande partie, de granules achromatiques. Dans la plus grande partie de leur longueur les filaments chromatiques sont acljacentes à la membrane achromatique ou bien ils sont intercalés dans cette membrane : ils en font encore partie. Non seulement on voit les filaments chromatiques se continuer à leurs exti^émités dans des filaments peu colorés ou tout à fait incolores, mais aux bords des filaments rouges viennent s'insérer des filaments achromatiques. Tous ces filaments, qu'ils soient on non colorés sont moniliformes. Les plus forts sont formés de gros globules chromatiques adjacents les uns aux autres ; les plus fins de nœuds punctiformes, réunis

The text on this page is estimated to be only 19.91% accurate

SIS EDO^rAHO VAN BENEDEN. entre eux par des fibrilles d'une grande ténuité. Il résulte de l'étude que j'ai faite de la genèse de ce stade, que Von ne peut admettre une distinction essentielle entre les filaments chromatiques et les filaments achromatiques du pronucleus : il n'existe en réalité dans les pronucleus, tels que je les ai représentés dans la figure 9, qu'un seul réticulum. Je n'ai représenté que les éléments les plus apparents de ce réseau, auquel il faut rattacher la membrane nucléaire. C'est exclusivement à la périphérie du pronucleus qu'apparaissent ces filaments plus épais, les uns colorés, les autres incolores. Entre ceux-ci se trouvent encore des fibrilles réticulées plus pâles et plus minces que je n'ai pas figurées. De semblables fibrilles se voyaient aussi à l'intérieur des pronucleus. Je pense que toute la substance chromatique des pronucleus se s'est concentrée dans certains filaments de la couche corticale du pronucleus, de façon à n'imprégner plus que ces éléments. La substance chromatique, régulièrement minée, aux stades antérieurs, dans toute l'étendue de membrane cellulaire, laisse derrière elle, quand s'opère la concentration, un stroma achromatique; la membrane achromatique et le réticulum incolore des pronucleus sont des parties de ce seul et unique stroma chromatique, dont les filaments chromatiques font eux mêmes partie. Au stade représenté figure 10 l'on voit courir, à la surface de chaque pronucleus, un filament chromatique moins irrégulier et peu ou point interrompu. L'on n'observe plus de changements brusques de direction, plus d'angles, mais seulement des courbes : le trajet est plus régulièrement flexueux. Peut-être n'y a-t-il, dans cha

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 317 le pronucleus

Ton voit encore des filaments achromatiques rétlealés, les uns plus épals^ d'autres plus tenus. Je n'ai pas figuré ces derniers détails. Dans les figures 11, 12, 13 et 14, j'ai représenté diverses formes qu'affecte le cordon chromatique, après qu'il a subi des raccourcissements successif. En même temps qu'il se raccourcit le cordon proémine davantage dans l'intérieur des pronucleus; ceux-ci se rapprochent et s'aplatissent l'un contre l'autre; il devient évident qu'il n'existe, à ce moment, qu'un cordon unique dans chaque pronucleus. Ce cordon se raccourcit de plus en plus et décrit une ligne dont le trajet est souvent indéfinissable; ordinairement il forme une courbe ouverte; rarement elle est fermée. L'on observe des variations considérables d'un point à un autre d'un même cordon, en ce qui concerne le volume des globules chromatiques. Mais c'est toujours aux extrémités du cordon que se voient les plus gros grains. Quand leur volume atteint certaines limites on distingue manifestement dans le cordon une couche corticale plus chromatique et un axe médullaire moins chromatique (fig. 13 et 14). Tantôt les globules sont adjacents les uns aux autres, d'autres fois écartés les uns des autres et, dans ce cas, ils sont réunis par des commissures un peu moins chromatiques que les globules eux mêmes. La charpente achromatique du pronucleus reste toujours bien visible. L'on voit presque dans chaque œuf, non-seulement les bouts libres des cordons colorés se continuer dans des filaments achromatiques bien apparents, mais aussi des filaments collatéraux s'insérer aux globules constitutifs de ces cordons. Parmi les granules achromatiques que l'on distingue, tant dans le contour achromatique des pronucleus, que sur le trajet des filaments achromatiques les plus volumineux, il en est qui sont beaucoup plus gros que ceux que l'on pouvait distinguer aux stades précédents. Fréquemment on voit les pronucleus, pourvus chacun d'un

318 EDOUARD VAN BENEDEN. L'os cordon nucléaire contourné, gagner le pôle inférieur de Tœuf, c'est-à-dire le point de la surface du vitellus le plus éloigné de celui qui porte le second globule polaire (pi. XIXbis, fig. 13 et 14). Vers la fin de la période que nous considérons, tantôt un peu plus tôt, tantôt un peu plus tard, le cordon nucléaire, dans chacun des pronucleus, se coupe en deux vers le milieu de sa longueur*. L'un de ces cordons est déjà divisé dans la figure 12 et Ton voit que la rupture s'est faite du côté de la périphérie du pronucleus. Le point où s'opérera la rupture semble déjà indiqué, dans le second cordon, par deux globules chromatiques beaucoup plus volumineux que tous les autres. La figure 15 montre aussi la rupture opérée dans l'un des cordons, annoncée dans le second. C'est là le phénomène découvert par Flemming et désigné par lui sous le nom de segmentation. Il se constitue ainsi, par segmentation transversale du cordon, dans chaque pronucleus, deux anses chromatiques (pi. XIXbis, fig. 19), dont les bouts libres sont toujours dirigés vers la périphérie. J'ai pu m'assurer, par l'examen d'un grand nombre d'œufs, que la rupture du cordon ne se fait pas comme s'il était sectionné au moyen d'un instrument tranchant et ne se figurer l'interruption qui se produit dans le cordon, comme résultant bien plutôt d'un afflux de la substance chromatique vers les deux extrémités du cordon, d'où résulte un amincissement médian et une décoloration progressive de cette partie amincie. Cette partie médiane du cordon devient achromatique et l'on voit alors les bouts libres des deux anses chromatiques reliés entre eux par une commissure en grande partie achromatique. La figure 15 montre bien cette continuation des bouts libres des anses chromatiques dans un filament achromatique, moniliforme et très épais. Je ne possède pas d'images qui prouvent d'une façon plus incontestable l'existence d'un stroma achromatique dans les filaments chromatiques des noyaux en voie de division.

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 819 J'ai vu souvent aussi, à ce stade, les granules achromatiques, parfois très volumineux de l'ancienne membrane du pronucleus se continuer avec des fibrilles moniliformes du protoplasme vitellin, comme je l'ai représenté (pi. XLKbis, fig. 15). Je n'ai jamais vu apparaître, pendant la série des stades que je viens de décrire, aucune trace de fuseau achromatique, ni de pôles d'attraction. Pour autant que l'on puisse se fonder sur des caractères négatifs je crois pouvoir exprimer l'opinion que ces pôles ne s'accusent qu'au stade suivant, répondant à la phase étoilée de Flemming. Je suis loin de vouloir émettre le moindre doute sur les données si précises de Flemming en ce qui concerne le moment où la disposition dicentrique se manifeste dans les cellules qu'il a si bien étudiées; j'ai moi même observé dans un œuf de lapin, en voie de segmentation, l'existence manifeste de deux centres d'attraction, entourés chacun d'une belle étoile protoplasmique, aux deux côtés d'une masse nucléaire globuleuse, dans laquelle se voyaient encore très distinctement les deux pronucleus. Ceux-ci n'avaient subi encore aucune altération. Peut-être n'y a-t-il aucune liaison de cause à effet entre l'apparition de la figure dicentrique dans le protoplasme et la formation des cordons pelotonnés dans le noyau. L'indépendance des deux phénomènes semble résulter de ce fait que, lors de la formation de cordons pelotonnés dans le noyau, on ne distingue, dans cet élément, aucune particularité que l'on puisse rapporter à l'apparition, dans le protoplasme, de deux centres d'attraction; et, s'il en est ainsi, il n'y aurait rien d'étonnant à ce que l'on constate, entre cellules différentes, des variations quant au moment de l'apparition de la figure dicentrique. J'ai le premier signalé le fait important qu'il se produit, pendant la division karyokinétique des noyaux, des changements dans la constitution physique et chimique du protoplasme cellulaire. Ces modifications se manifestent notamment par le fait que le corps cellulaire d'une cellule en voie de division présente, pour le carmin, une affinité beaucoup plus

The text on this page is estimated to be only 22.85% accurate

320 EDÔCIRD VAN BENEDEN. grande qu'à l'état de repos. Dans les feuillets embryonnaires 1 du lapin, constitués à la façon d'un épithélium pavimenteux simple, le fait saute aux yeux. Dès que l'on a coloré on de ces épithéliums les cellules en voie de division apparaissent, comme des tâches colorées, au milieu du fond uniformément plus pâle formé par les autres cellules. Si l'on examine ces membranes, sans coloration préalable, ces mêmes cellules se font remarquer par une plus grande réfringence de la substance qui les constitue, Flemming a pleinement confirmé ces faits par l'étude qu'il a faite de la division indirecte, dans les épithéliums de l'ectoderme de la salamandre; il exprime l'opinion que les changements dont il s'agit dépendent de ce que le corps de la cellule se divise en deux conciles, l'une corticale plus dense et l'autre interne plus claire et probablement plus fluide. J'ai constaté, en ce qui concerne les œufs de l'ascarie à cheval, que le même fait se reproduit. Vers la fin du stade caractérisé par le pelotonnement, au moment où les aui se constituent, le corps viteUin change d'aspect : il devient plus petit, plus réfringent et il acquiert une plus grande affinité pour les matières colorantes. Je n'ai pas observé la division signalée par Flemming en une couche corticale plus réfringente et une couche interne plus claire. Ces propriétés nouvelles qu'acquiert le vitellus deviennent plus apparentes encore au stade étoile et se maintiennent jusqu'au moment où la division en deux blastomères complètement achevée. Une fois les noyaux filles constitués le vitellus reprend une apparence grossièrement granuleuse et il perd son affinité pour le carmin. Le changement qui se produit dans les propriétés du vitellus pendant la division n'apparaît pas simultanément dans toute l'étendue du corps cellulaire. C'est d'abord au pôle qui porte le second globule polaire que le vitellus devient plus dense et plus apte à fixer la matière colorante ; il subit soit en même temps, soit un peu après, une modification semblable à l'autre pôle, au pôle des pionneus. A un moment donné (

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 321 distingue une zone équatoriale plus granuleuse et moins colorée, comme je Tai représenté (pi. 'KlXbis, fig. 14). Au pôle supérieur se voit un croissant plus dense dont les conies se perdent inférieurement dans le contour du globe vitellin. Peut-être, lors de rapprochement des pronucleus vers le centre du vitellus, la calotte plus colorée s'étend-elle sur tout le pourtour du corps vitellin et constitue-t-elle alors la couche marginale de Flemming. Mon attention n'a pas été particulièrement fixée sur ce point. Peut-être les variations que l'on constate dans la position du second globule polaire relativement à l'axe de la future figure dicentrique dépendent-elles de cet enveloppement progressif de rhémisphère inférieur du vitellus par la calotte plus dense et plus colorée qui apparaît d'abord au pôle supérieur. 8* STADE. -- Plume stellée ou étoilée de la fibre chromatique. — Formation des sphères attractives et des asters. — Division de la plaque équatoriale chromatique. Les contours achromatiques des deux pronucleus deviennent de moins en moins distincts; ces corps accolés l'un à l'autre forment maintenant ensemble une masse claire qui, vue dans certaines directions, paraît indivise (pi. KlXbis, fig. 16, 20 et suivantes); mais, que cette disparition des limites des deux pronucleus n'est qu'apparente, cela résulte clairement d'images comme celle que j'ai représentée planche KlXter, figure 2, où le contour de chacun des pronucleus pouvait encore être distingué. De semblables images sont fréquentes. L'amas clair formé par les deux pronucleus, réunis en un corps unique en apparence, semble augmenter de volume; il gagne le centre du globe vitellin (pi. KlXfe>-). Le contour de la masse achromatique des anciens pronucleus est toujours indiqué par un pointillé dont les gros points pâles sont les derniers vestiges des granules achromatiques des phases précédentes. Dans l'intérieur de la masse se voient encore des traînées de granules semblables, anastomosées entre "21

322 EDOUARD VAN BENEDEN. elles; les plus apparentes de ces traînées se montrent tr)UJours dans la prolungation des filaments chromatiques (pi. XIX^{ter}, fig. 2). La masse achromatique renferme quatre anses chromatiques ; elles en arrivent à se trouver placées dans un seul et même plan, le plan équatorial de la cellule en voie de division. Ce n'est que peu à peu que les quatre anses viennent occuper cette position; mais elles se trouvent alors si bien dans un plan unique, à mi-distance entre les centres polaires, qui ont fait leur apparition à ce moment, que si l'on fait rouler sur le porte-objet un œuf montrant d'abord Tune des images représentées figure 20 à 25, on parvient toujours à ramener dans une position telle que le disque équatorial, vu en coupe, apparaît au milieu de l'œuf sous la forme d'un bâtonnet transversal sombre (pi. XIX^{er}, fig. 3 et 4). Si l'on en juge par la fréquence d'images semblables à celles que j'ai représentées planche XIX^{er}, figures 19 à 25 et planche XIX^{er}, figure 1 à 4, le stade que nous décrivons doit être le plus persistant de tous ceux de l'évolution karyokinétique. Il semble qu'il faut un temps relativement considérable pour amener les anses dans la position qu'elles doivent occuper pour l'accomplissement des phénomènes ultérieurs de la division. La disposition des anses, dans le plan équatorial, est d'ailleurs éminemment variable, comme le montre bien la série des figures 19 à 25. Mais les figures 20, 21, 23, 24 et 25 ont ceci de commun que les anses ne se coupent pas; elles ne sont nulle part ni superposées, ni entrecroisées. Il n'en est pas de même dans les figures 16, 17, 18, 19 et 22. Je considère ces dernières formes comme moins avancées que celles dans lesquelles les anses se trouvent toutes juxtaposées dans un seul et même plan équatorial. Les phénomènes ultérieurs de la division ne peuvent s'accomplir sans cette juxtaposition. Les anses en arrivent-elles toujours à se poser comme elles le sont dans la figure 24, où chacune d'elles à sa convexité dirigée vers le centre de la figure, ses extrémités tournées vers la périphérie?

REGUERCIIES SIR LA FÉCOINDATION. 323 se forme t-il, dans toas les cas, une étoile proprement dite, une figure comparable à une roue de voiture? ou bien des disques équatoriaux comme ceux que j'ai figurés (pi. 'XIXhis, fig. 20, 21, 22 et 25) peuvent ils, sans passer par la phase étoilée proprement dite (fig. 24), donner lieu directement aux stades ultérieurs du développement? Je ne puis pas résoudre cette question, qui me paraît d'ailleurs présenter une médiocre importance. Le nombre des anses est constant : on en trouve régulièrement quatre ; elles sont approximativement de même longueur. H ressort avec la dernière évidence de Tétude des stades antériem*s du développement que deux de ces anses proviennent du pronucleus mâle, les deux autres du pronucleus femelle. Parmi des centaines d'œufs montrant distinctement la figure à quati-e anses, je n'en ai trouvé qu'un seul qui, au point de vue du nombre des filaments chromatiques, fit exception. C'est celui que j'ai représenté planche XIKbis, figure 23. Indépendamment des quatre anses ordinaires il y avait dans la plaque équatoriale de cet œuf un cinquième filament beaucoup plus long que les auti^es. Sa longueur était environ double de celle des autres. Peut-être s'agissait-il là d'un œuf dans lequel deux zoospermes avaient réussi à pénétrer. A en juger par la constance qui se montre, non-seulement dans le nombre, mais aussi dans la longueur moyenne des anses ordinaires, il semble qu'il s'agissait bien dans cet œuf d'un élément surajouté. Je pense que ce cinquième filament provient d'un second pronucleus mâle. Il est probable qu'il se serait segmenté ultérieui-ement en deux moitiés et qu'il aui-ait donné lieu à deux anses supplémentaires. A part cette particularité, cet œuf ne présentait aucun caractère exceptionnel. Flemmîng a compté, chez la salamanke, le nombre des anses de la figure stellaire. Dans quatre cellules épithéliales, où il lui fiit possible de déteiminer avec certitude le nombre de ces éléments, il en trouva constamment 24. Retzius ti-ouve que, chez le Triton, le nombre de ces anses est en moyenne de 12 à 16; mais ces nombres sont sujets à variations.

326 EDOUARD VAN BENEDEN. par où position aux cordons chromatiques équatoriaux ou primaires. Un cordon primaire donne donc naissance à deux cordons secondaires et à une substance chromopliile interposée entre ces cordons. Une anse primaire se dédouble en deux anses secondaires et les huit anses secondaires se trouvent groupées, quatre par quatre, dans deux plans subéquatoriaux parallèles à l'équateur (pi. XIXbis, fig. 25, vue de face, pi. XIXter, fig. 4, 5 et 6, phases successives d'écartement des deux plans subéquatoriaux, vue de profil). Je dois faire observer ici que si Ton examine avec soin les extrémités des cordons primaires, au moment où ils sont déjà transformés en bandelettes, l'on y voit fréquemment les bordures chromatiques se continuer l'une dans l'autre (pi. XIXter, fig. 16). De même aussi, après le dédoublement, l'on voit souvent les anses secondaires, assez éloignées Tune de l'autre vers leur milieu, tandis qu'à leurs extrémités elles sont encore en continuité Tune avec l'autre (pi. XIXbis, fig. 25). Le même fait s'observe dans les figures 1 et 3 de la planche XIXter. Cependant Ton constate de légères variations dans la manière dont les cordons secondaires se comportent l'un vis-à-vis de l'autre aux extrémités des bandelettes primaires. Dans la figure 1 par exemple (pi. XIXbis) l'on voit l'une des bandelettes coupée, à son extrémité, par une section nette; chaque bordure marginale se termine par un globule chromatique assez volumineux et il peut y avoir doute sur la question de savoir si ces deux globules terminaux sont encore en continuité l'un avec l'autre, autrement que par l'intermédiaire de la substance moins chromopliile de la bandelette. Dans la plupart des cas, au contraire les bouts sont arrondis et ils sont régulièrement bordés par le cordon chromatique marginal. D'après cela la niptui*e paraît pouvoir se faire soit un peu plus tôt, soit un peu plus tard. Mais c'est un fait général que la continuité entre les deux cordons secondaires se maintient plus longtemps aux extrémités de ces cordons et que leur écartement progresse plus rapidement vers le milieu de leur longueur (pi. XIXter, fig. 7).

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 327 Avant d'aller plus loin, nous devons nous poser cette question : Comment s'accomplit le dédoublement des cordons primaires? Il est à remarquer que, dans ce phénomène du dédoublement, un cordon équatorial ou primaire ne donne pas seulement naissance à deux cordons secondaires ou subéquatoriaux, mais aussi à une lame interposée entre ces derniers; cette lame est moins chromatique, mais cependant manifestement avide de carmin; je l'appellerai la " lame intermédiaire ", et la substance qui la constitue je la désignerai sous le nom de " substance intermédiaire ". En même temps que le cordon primaire s'aplatit, la substance chromatique se porte à la périphérie, la substance intermédiaire s'accumule dans la cavité virtuelle délimitée par la couche chromatique corticale. Cette couche chromatique marginale se forme-t-elle au début suivant toute la surface du cordon primaire, auquel cas il faudrait admettre un stade tubulaire, ou s'amasse-t-elle directement le long des bords de la bandelette? Je ne puis pas résoudre cette question; mais je pense cependant qu'au stade figuré planche XⁱKbis, figure 16, ce stade tubulaire se présente, tout au moins pour les extrémités renflées des cordons. C'est ce qui paraît résulter de l'examen de ces extrémités vues en raccourci. Si pendant quelques instants le cordon prend cette forme, en tout cas le stade tubulaire est de très courte durée : la couche corticale, plus épaisse dès le début suivant les bords de la bandelette, s'interrompt suivant ses faces, et là la substance intermédiaire est mise à nu. La concentration de plus en plus complète, vers les bords, de la couche marginale chromatique, amène la formation de globules arrondis, aux dépens de lames incurvées, telles que nous les avons représentées (pi. XIX^{fer}, fig. 4). Dès lors les cordons secondaires se trouvent constitués. Les gros globules primaires se sont dédoublés en deux globules secondaires moins volumineux; et chaque cordon secondaire reproduit, en moindre épaisseur, la forme exacte du cordon primaire dont il provient. De là l'identité de constitution des deux anses jumelles.

328 EDOUARD VAN BENEDEN. Nous allons voir qu'au stade suivant les anses secondaires de l'un des plans subéquatoriaux se rendent vers l'un des pôles de la figure, que celles de l'autre se portent graduellement vers l'autre pôle et que chacun des noyaux des deux premiers blastomères va se former, au moins en partie, aux dépens des quatre anses secondaires du plan subéquatorial correspondant. Tel est manifestement la raison d'être du dédoublement des cordons primaires. Chaque cordon fournit une moitié de sa substance à chacun des noyaux filles. Si nous nous rappelons que des quatre anses constitutives du disque équatorial deux proviennent du pronucleus mâle, tandis que les deux autres dérivent du pronucleus femelle, nous en arrivons à cette conclusion que chaque noyau fille reçoit la moitié de sa substance chromatique du zoosperme, l'autre de l'œuf. Si les pronucleos ont un caractère sexuel, si l'un est mâle, l'autre femelle, il est clair que les noyaux des deux premiers blastomères sont hermaphrodites. La raison du dédoublement des cordons chromatiques, lors de la division des noyaux, a été soupçonnée par Flemming : il s'est demandé si chaque anse primaire ne fournit pas une anse secondaire à chacun des noyaux filles. Quelque probable que lui paraissait cette hypothèse, qui était de nature à faire comprendre le pourquoi du dédoublement, il ne pouvait l'appuyer sur aucun fait d'observation; le nombre considérable des anses que l'on observe dans les noyaux de la salamandre ne permet pas de suivre chacune des anses et de voir ce qu'elle devient. Une semblable difficulté ne se présente pas dans les figures typiques de l'œuf et aussi des blastomères de l'ascaride du cheval. C'est cette simplicité relative qui m'a permis de trancher positivement ce point si important pour l'histoire de la division indirecte des cellules et d'établir la filiation de la substance chromatique des noyaux cellulaires jusque dans les gonocytes mâle et femelle, le spermatozoïde d'une part, l'œuf mûr de l'autre. Je dois à ce sujet, appeler encore l'attention sur un rapport

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 329 qui peut n'être qu'accidentel, auquel cas il ne faudrait lui attribuer aucune importance, mais qui peut-être aussi tout autre chose qu'une simple coïncidence; il acquerrait alors une haute signification. L'étude minutieuse de Tovogenèse et de la division cellulaire dans les tissus de l'ascaride du cheval serait nécessaire pour trancher la question. J'ai dit que le pronucleus mâle comme le pronucleus femelle fournissent régulièrement deux anses, ni plus ni moins, au disque équatorial. Or, j'ai montré plus haut la dualité constante du pronucleus femelle et j'ai fait voir que quelques indices permettent de soupçonner que cette même dualité de composition se trouve aussi dans le pronucleus mâle. Dans le pronucleus femelle et peut-être aussi dans le pronucleus mâle il existe, au début, deux masses chromatiques. Cette identité dans le nombre des anses chromatiques qui se forment aux dépens d'un pronucleus et des masses chromatiques qui existent dans le pronucleus, au moment de sa naissance, est remarquable. Y a-t-il là simplement coïncidence ou y a-t-il un rapport de cause à effet entre la constitution de l'ébauche du pronucleus et les produits de son évolution ? C'est là certes une question qui mériterait d'être étudiée. Si l'on se rappelle,, d'autre part, que dans le nucléole de l'œuf il existe deux disques chromatiques, que nous trouvons ces mêmes disques dans la première et dans la seconde figure pseudokaiyokinétiques, que ces disques paraissent subii* deux réductions successives lors de la formation du premier et du second globule polaires, qu'on les retrouve encore dans les deux masses chromatiques du pronucleus femelle, l'on peut se demander si la raison pour laquelle il ne se forme dans le pronucleus femelle que deux anses chromatiques ne se trouve pas déjà dans la constitution du nucléole de l'œuf. Je me borne à soulever cette question. Il faudrait rechercher dans l'histoire de l'œuf l'explication de la dualité de ce nucléole ovulaire. Il y a là toute une série de recherches nouvelles à faire et peut-être ces études conduiraient-elles à des résultats importants.

330 EDOUARD VAN BENEDEN. Dans la formation du noyau de chacun des deux premiers blastomères interviennent deux anses chromatiques mâles et deux anses femelles. Lorsque ces blastomères se divisent chaque noyau donne à son tour naissance à quatre anses (pi. XIXfer, fig. 14) et il en est de même lors de la division des quatre premières blastomères. Je n'ai pas pu poursuivre la segmentation plus loin; mais si le même fait se reproduit indéfiniment, ce qui n'a rien d'invraisemblable, il y aurait dans tout noyau de cellule de l'ascaride du cheval l'équivalent de quatre anses chromatiques. Puisque dans les noyaux des deux premiers blastomères se trouve, en fait de substance chromatique, l'équivalent de deux anses mâles et de deux anses femelles, il est éminemment probable qu'il en est de même pour les cellules subséquentes. La circonstance que, lors de la division de deux en quatre et de quatre en huit, il existe dans chaque disque équatorial quatre anses chromatiques, permet de supposer que deux d'entre elles sont mâles et deux autres femelles. La ressemblance parfaite que Ton constate entre le disque équatorial d'un blastomère en voie de division et le disque équatorial de l'œuf constitué de deux anses mâles et deux anses femelles, justifie cette supposition. /H est probable, dès lors, que les deux substances chromatiques l'une mâle, l'autre femelle se réunissent dans le noyau, / mais qu'elles ne se confondent pas et, qu'au moment de la ■ division, elles se localisent en deux anses mâles d'un part et en deux anses femelles de l'autre. Cela paraît résulter de ce fait / que le disque équatorial renferme constamment quatre anses ni plus, ni moins. Si telle est la constitution des noyaux, dans les cellules des tissus de l'ascaride du cheval, il est probable qu'il doit en être de même pour les œufs et pour les spermatogonies. Dans l'œuf ovarien toute la substance chromatique se concentre dans l'élément que l'on appelle le nucléole ovulaire; certes cet élément n'est pas l'équivalent de ce que Flemming et Retzius appellent des nucléoles dans les cellules des tissus. Tout le réticulum chromatique, y compris les nucléoles, paraît

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 331 s'être condensé dans le corpuscule germinatif. Or, cet élément se constitue de deux disques distincts. Il est permis de supposer que chaque disque est l'équivalent d'une anse mâle et d'une anse femelle, et que, lors de la formation des globules polaires, chaque disque rejetterait, en deux poussées successives, l'anse mâle qu'il renferme. La cellule œuf deviendrait, par cette élimination, un gonocyte exclusivement femelle. Une spermatogonie donne naissance, chez l'ascaride mégalocephale, à deux spermatogonies composées chacune de quatre spermatocytes; et chacun de ceux-ci se dédouble en un zoospore et en une portion cytophorale (pi. XIX, fig. 19 et 20). Y a-t-il réellement entre les rapports numériques que je signale ici une raison d'être conforme à l'idée que je viens d'exprimer? Je ne puis à cet égard émettre qu'une hypothèse; je n'attache à ce rapprochement aucune autre valeur; mais peut-être l'idée, quelque hypothétique qu'en soit le caractère, provoquera-t-elle de nouvelles recherches. C'est là le but unique que je poursuis en l'émettant. C'est au stade stellaire qu'apparaissent, dans le protoplasme ovulaire, les pôles et les différenciations polaires de la figure karyokinétique. L'on a décrit depuis longtemps, dans les œufs en voie de division, un fuseau achromatique. Mayzel a révélé son existence dans les cellules animales constitutives des tissus. Les fibrilles achromatiques du fuseau partent en rayonnant des espaces clairs qui occupent, dans les blastomères en voie de division, les extrémités du fuseau. Autour de ces espaces clairs rayonnent des traînées de granulations vitellines; Flemming les appelle Radiarstrahlen; Fol a donné aux espaces clairs et aux rayons qui en partent, le nom d'asters. Les deux asters, avec le fuseau qui réunit entre eux les centres des deux étoiles constituent ce que Fol a appelé un amphiaster. J'ai le premier signalé l'existence dans certaines cellules (œufs des Dicyémides en segmentation), au centre de chaque étoile, d'un petit corpuscule et je lui ai donné le nom de " corpuscule polaire. „ Cet élément a été trouvé depuis dans d'autres cellules et le nom de corpuscule polaire a été

The text on this page is estimated to be only 28.40% accurate

•-Î2 F.Lh)1\RD \o be>ede>. ^.f.t'lfX^ fiJîr Fl^^-mmin? et par plusieurs autres histologistes. J'ai aa--i r^-".i>nria iiae •lan-> Ir.s oellulef? en «livision de rectoderme l'iri lapin Ton «observe les mêmes asters tenninanx que Ton ne r:onnai.->/iir k cetttf éi>«"lar. que «lans les œufs en segmentation. Plerriminsr a retrouvé ces asters dans les cellules des tissus de la .ralamandre. Ces c>:ntres d'attraction de la figure il les voit se révéler dès le début du stade de pelotonnement. U me fiarait r^ne rlans Tœuf de l'ascaride du cheval Tapparition de la figure dicentrique est plus tardive. C'est au stade Htellaire que se montrent les premiers indices de cette formation, et que deux centres d'attraction se manifestent dans le corfis protoplasmique de l'œuf Cpl. XIXW.*, fig. 16, pi. XIXfer, fig. 2j. Il apparaît à chacune des extrémités d'un axe perpendiculaire au plan éfiuatoriaL dans lequel siège l'étoile formée par les anses chromatiques, un corps clair délimité par un cercle de granules achromatiques. Ce corps sphéroïdal est formé d^one substance plus homogène que le \itellus ambiant; il présente en outre une affinité plus grande pour le carmin. H s'agit donc d'une formation morphologique distincte et je propose de désigner ces coi*ps sous le nom de sjilwres attrticUves, Au centre de chacune des sphères se voit un globule ou nn groupe de globules différenciés auxquels je conserve le nom de " Corpuscules polaires, y. De chaque corpuscule central partent radiairement, dans toutes les di'ections, des lignes très fines (lui paraissent rattacher au corpuscule polaire les grains achromatiques du contour de la sphère attractive. Mais ces lignes se prolongent au delà des limites de la sphère jusques dans le protoplasme vitelliu, auquel elles donnent une si ructuri; radiaire. Tantôt tous les myons divergents de Tétoile sont également pâles dans les limites de la sphère attractive (pi. XIXter, fig. 2); mais parfois quelques rayons dirigés vc.rs le disque équatorial sont plus apparents que les autres. Ils fonnent alors avec le corpuscule polaire, vers lequel ils convergent, une figure en éventail (pi. XIXfer, fig. 3). 31 n'tîst pjw toiyonrs possible, tant s'en faut, de suivre jusqu'au dis

RECnERCnES SUR LA FÉCONDATION. 333 leurs

invariablement interrompus à la limite de la sphère attractive : ils s'y fixent à des granules achromatiques assez volumineux. Mais parfois on peut les voir se prolonger au delà, et s'étendre dans la substance achromatique des anciens pronucleus, jusqu'au disque équatorial ou aux disques subéquatoriaux (pi. XIX/er, fig. 4, 6, 7 et 8). Ils paraissent se fixer aux anses chromatiques primaires ou secondaires ; mais je n'ai jamais pu m'assurer qu'ils reliassent entre eux les pôles de la figure dicentrique. Il me paraît bien plutôt, à en juger par des images comme celles que j'ai représentées figures 6 et 7 (pi. XIX^), que les filaments achromatiques ne dépassent pas les disques subéquatoriaux et qu'ils ne forment jamais k eux seuls un fuseau achromatique complet. Conformément k l'opinion de Fol les fibrilles achromatiques du soi-disant fuseau ne sont que des rayons plus accentués de l'étoile attractive. Ces éléments se fixent aux anses chromatiques secondaires. Je n'ai pas de données bien précises sur l'origine des divers éléments dont je viens de parler. Dès le moment où j'aperçois une sphère attractive je la trouve constituée comme je viens de le dire. Mes observations ne peuvent donc pas servir à élucider la question controversée entre Strasburger et Flemming de l'origine des fibrilles achromatiques du fuseau. Mais il me paraît incontestable que, de même que toute la sphère attractive, la portion de ces fibrilles qui siège dans la sphère, est d'origine protoplasmique et probable que la portion qui se trouve entre la sphère et le disque équatorial se forme aux dépens des fibrilles achromatiques des pronucleus. Cette manière de voir est certes hypothétique; mais elle est fondée sur la position originelle de la sphère attractive et sur le fait établi plus haut de la continuité organique entre les fibrilles achromatiques intranucléaires et les fibrilles moniliformes du protoplasme. A mon avis, l'apparition des sphères attractives, du corpuscule polaire et des rayons qui en partent, y compris les fibrilles achromatiques du fuseau sont le résultat de l'apparition

334 EDOUARD VAN BENEDËN. rition de deux centres d'attraction, comparables à deux pôles \ magnétiques dans le protoplasme ovulaire. Cette apparition entraîne un arrangement régulier des fibrilles treillissées du protoplasme et de la substance nucléaire aclii*omatique par rapport à ces centres, de la même manière qu'un aimant '.].^ provoque l'arrangement stellaire de la limaille de fer sur la feuille de papier, sous laquelle se trouve placé l'aimant Si la structure du protoplasme est celle que j'ai décrite, il est beaucoup plus admissible que les fibrilles radiées et celles du fuseau sont, comme dans le cas des figures pseudokaryokinétiques, des fibrilles moniliformes devenues plus apparentes et plus homogènes, que de supposer une émission de fibrilles achromatiques aux dépens d'un corpuscule polaire ou vers le coi-puscule. Le fait que la sphère attractive se forme et siège dans le corps cellulaire prouve que la portion terminale du fuseau ne peut être d'origine nucléaire et la continuité existant entre les éléments achromatiques du protoplasme et ceux des pronucleus enlève toute difficulté & l'hypothèse de l'origine nucléaire d'une portion de chacun de ces filaments. Une autre remarque que j'ai à faire ici c'est que, quand les sphères attractives ont fait leur apparition, les gros grains achromatiques de l'ancienne membrane achromatique des pronucleus, et probablement aussi les granules plus fins du contenu achromatique des pronucleus se rangent en lignes régulières, convergentes vers les centres de la figure dicentrique. Us constituent des lignes méridiennes à la snr&ce de la masse claire des pronucleus. Celle-ci est déprimée au contact des sphères attractives (pi. XIXfer, fig. 3 et 6). Un mot d'historique sur les éléments achromatiques que je viens de décrire. Le fuseau achromatique est très-apparent dans les œufs de beaucoup d'animaux et aussi dans les cellules végétales. Au début des recherches modernes sur la division cellulaire (Biitschli, Strasburger) l'on a cru que le fuseau constituait la partie essentielle du noyau en voie de division. Bûtschli et

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 335 Strasburger lui ont donné le nom de fuseau nucléaire¹ Kemspinddy et, à leurs yeux, cette dénomination était à peu près synonyme de noyau en voie de division. La figure chromatique est par contre, dans beaucoup de ces cas, moins apparente. Avant l'emploi des matières colorantes on considérait les éléments chromatiques comme des portions différenciées du fuseau nucléaire² et Strasburger donna à l'ensemble des éléments chromatiques, réunis en un disque équatorial, le nom de plaque nucléaire, Kemplatte. C'est Mayzel le premier qui découvrit le fuseau nucléaire dans les cellules constitutives des tissus des animaux supérieurs (Endothelium de la face postérieure de la cornée de la grenouille). Après l'avoir d'abord cherché en vain, Flemming finit par le trouver dans les cellules en division des tissus de la salamandre. Mais dans l'esprit de quelques histologistes modernes régnerent encore quelques doutes sur la généralité de son existence et, dans un travail récent, Pfitzner, en parlant du fuseau, s'exprime ainsi : " Dass sich nicht prinzipiell über die Existenz der Teilungsprocess wesentlichen Unterschieds geben lässt, ist wohl schon die Unvollständigkeit und die Konstanz der achromatischen Figuren. „ C'est avec raison, à mon avis, que Flemming s'élève contre cette manière de voir et qu'il soutient l'importance du fuseau chromatique et l'universalité de sa présence dans les noyaux en voie de division. Je ne puis que me rallier complètement à l'argumentation sur laquelle il fonde sa manière de voir. Mais les résultats de mes recherches diffèrent de celles de mes devanciers en ce que tous admettent l'existence d'un fuseau complet, c'est-à-dire de fibrilles chromatiques reliant entre eux les deux pôles de la figure dicentrique. Je pense, au contraire, que le fuseau est incomplet : il se constitue de deux moitiés coniques indépendantes, dont les bases répondent au disque équatorial; les fibrilles s'y insèrent aux éléments chromatiques, et, au lieu d'un fuseau proprement dit, je ne trouve, chez l'ascaride du cheval, que des cônes fibrillaires. Au stade caractérisé par la présence d'un disque équatorial

338 EDOUARD VAN BENEDEN. Tous les œufs montrent, au stade que nous considérons, des indices plus ou moins accusés de ces saillies superficielles qui paraissent résulter de ce que chaque centre d'attraction n'exerce son influence que sur une portion limitée du vitello; il reste, entre ces portions dites polaires, une zone intermédiaire que j'ai appelée la zone équatoriale. (Voir les fig. 3 à 7 de la pi. XIX^{ter}. Les contours ont été exactement dessinés à la chambre claire, au 1/12 Imm. homogène de Zeiss, et, autant que possible, les dimensions des détails ont été également prises à la chambre claire.) J'ai constaté des faits du même ordre dans l'étude que j'ai entreprise, il y a deux ans déjà, de la spermatogénèse chez l'ascaris du cheval. La planche XIX^{ter} (fig. 16 et 17) représente deux stades de la division d'une spermatogonie. Flemming distingue la phase stellaire de celle qui se caractérise par l'arrangement des anses en deux groupes parallèles, de façon à former ensemble une plaque équatoriale. Au stade stellaire il a observé, sur le vivant, des mouvements alternatifs d'écartement et de rapprochement des anses vers le plan équatorial de la figure. Il avait proposé de désigner ces expansions et ces rétractions alternatives de l'ensemble des anses sous le nom de diastoles et de systoles; mais dans son dernier ouvrage il abandonne ces dénominations. Ces mouvements Retzius ne les a pas observés chez les tritons. Il me paraît peu probable qu'ils se produisent dans le cas de l'ascaride du cheval, avec le caractère que Flemming leur a constaté chez la salamandre. Je ne pense donc pas que ces mouvements, en tant qu'alternativement diastoliques et systoliques, présentent aucune importance principielle. Le résultat à obtenir c'est un arrangement tel des anses que les entrecroisements et les superpositions soient évités, afin de rendre possible le cheminement ultérieur des anses secondaires vers les pôles. Le caractère des déplacements qui se produisent, pour amener cet arrangement varient probablement suivant les cas, et avant tout d'après le degré de complication de la figure et le nombre

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 339 des anses. Très souvent, chez l'ascaride du cheval, dès le moment où la fragmentation du cordon chromatique se produit dans chacun des pronucleus, les anses occupent la position voulue; elles se trouvent juxtaposées, sans se croiser, dans un même plan (pi. XIXbis, fig. 15). En même temps leur dédoublement commence, les disques sabéquatoriaux, formant encore ensemble la plaque équatoriale se constituent ; les sphères attractives ont fait leur apparition et bientôt l'écartement des anses secondaires commence. Le dédoublement et par conséquent la formation des deux disques sabéquatoriaux sont une seule et même chose et l'un et l'autre phénomène s'accomplissent dès que la disposition stellaire des anses primaires se trouve réalisée. Je suis loin de vouloir contester l'utilité des divisions établies par Flemming pour l'analyse de la succession des phénomènes dans certaines cellules, où le nombre des anses, comme chez la salamandre, par exemple, donne lieu à des figures très complexes. Mais il ne s'agit là que de coupes établies pour faciliter la description et fixer plus exactement la succession des phénomènes. L'avantage qu'il peut y avoir, dans certains cas, à établir un plus grand nombre de ces coupes peut devenir une difficulté dans d'autres conditions. Si je crois inutile d'adopter, en ce qui concerne l'ascaride du cheval, deux phases distinctes dans l'ensemble des phénomènes que je rattache à une seule et même période de l'histoire de la division, je n'en suis pas moins en complet accord avec Flemming, en ce qui concerne la succession des événements. C'est à lui que restera le mérite d'avoir analysé les phénomènes complexes dont il s'agit et d'avoir reconnu leur* filiation. Les coupes qu'il a établies, dans l'histoire de la division indirecte, n'ont pas été sans exercer une heureuse influence sur la clarté et la précision de l'admirable exposition qu'il en a faite.

Écartement des anses secondaires; forme étoilée des noyaux filles;
 Dyaster de Flemming. 1^{re} Figure chromatique. — Les disques
 subéquatoriaux formés par les anses secondaires s'écartent l'un de l'autre et
 en même temps chacun d'eux s'infléchit de façon à donner lieu à une lame
 incurvée tournant sa convexité vers le pôle, sa concavité vers le plan
 équatorial. Ceci résulte simplement de ce que, dans chacune des anciennes
 anses primaires, l'écartement des anses secondaires progresse moins
 rapidement aux extrémités des cordons, où les deux anses secondaires
 congénères restent encore unies, alors qu'elles sont déjà assez éloignées
 Tune de l'autre dans la plus grande partie de leur longueur et surtout à leur
 milieu. Mais on reconnaît que, pendant cet écartement, les anses
 secondaires jumelles sont encore reliées entre elles par la lame
 intermédiaire qui s'allonge progressivement. L'on remarque, en effet, dans
 toutes les images comme celles que j'ai figurées planche XIX, fig. 6, 7, 8
 et 9, que l'espace compris entre deux anses secondaires est occupé par une
 substance relativement sombre et chromophile, mais se colorant de moins
 en moins au fur et à mesure que l'écartement progresse. Cet espace, d'abord
 lenticulaire ou discoïde (fig. 6 et 7), devient bientôt ovoïde, ou, plus
 exactement, doliforme (fig. 8 et 9). L'ovoïde, à grand axe transversal, est
 aplati, suivant ses faces perpendiculairement à son petit axe (fig. 8 et 9). Cet
 aplatissement s'accuse davantage encore plus tard : les faces applaties
 deviennent même légèrement concaves (fig. 9 et surtout fig. 10). Il existe
 manifestement au début, dans chaque disque subéquatorial, quatre anses
 secondaires et par conséquent huit branches divergentes, chaque anse
 présentant deux de ces branches (fig. 7). Les convexités des anses sont
 dirigées vers l'axe de la figure et, par conséquent, vers les sphères
 attractives; les bouts, au contraire, inclinent vers l'équateur, où les deux
 anses jumelles adhèrent encore entre elles (fig. 6). De là le dyaster. Quand
 l'espace interposé entre les deux

REGUERCUES SIR LA FÉ(:0.NDAT10>. 341 plans

sabéqñatoriaux. de lenticulaire qu'il était devient doliforme, les extrémités des anses décrivent, suivant les faces latérales du tonneau, des sortes de méridiens et Ton consUite bientôt; suivant Téquateur, une discontinuité dans la substance chromatique de ces méridiens (fig. 8 et 9). Cette discontinuité s'établit, tantôt plus tôt, tantôt plus tanl. Les phénomènes de la division nucléaire s'accomplissent exactement suivant le même processus dans les sphères de segmentation. J'ai représenté (pi. XIXter, fig. 15) un œuf en voie de se diviser en quatre blastomères. Dans l'un des segments en voie de division Ton distingue nettement le tonnean : chacun des méridiens se constitue de deux demi anses jumelles; mais l'inteniption ne s'est pas encore faite suivant l'équateur de la figure. De là probablement la hauteur plus grande du tonneau et son peu de largeur (comparer les fig. 15, 8 et 9). La sépai*ation complète des anses jumelles est id retardée; mais elle s'ai^complit dans les blastomères exactement d'après le même processus que je vais décrire pour l'œuf en voie de division. La rupture entre les extrémités d'abord continues de deux anses jumelles ne se fait pas par une section réelle. Quand déjà il y a manifestement discontinuité chromatique entre les ^m^ secondaires, l'on peut constater positivement que les lltSmaT des anses chromatiques subéquatoriales sont encore reliées entre elles pas des filaments achromatiques moniliformes, plus tenus que les filaments chromatiques dont ils sont la continuation (fig. 8 et 9). Ces filaments doivent être bien distingués des fibrilles achromatiques qui partent des pôles. Gomme le montent les figures 8 et 9 elles ne se trouvent nullement dans la prolongation de ces dernières et elles présentent d'autres caractères. H s'agit encore une fois ici d'un stroma achromatique abandonné pai* la chromatine, d'après on processus en tout semblable à celui qui se produit quand, an stade de pelotonement, le cordon chromatique se divise en deux anses. Je donnerai à ces filaments achromatiques, que l'on a con

342 EDOUARD VAN BENEDEN. fondus avec les fibrilles achromatiques du fuseau, le nom de *iiameiits rmnissanU*. Plus le développement progresse, plus ces filaments s'allongent. Quand déjà les noyaux filles se trouvent constitués, on les voit toujours décrire des lignes méridiennes à la surface de la substance claire qui remplit l'espace intermédiaire et relier entre eux les deux noyaux filles (pi. XIXfer, fig. 10 et 11). Ces filaments constituent probablement des bordures aux lames intermédiaires, qui répondent à l'espace interposé entre les deux noyaux filles. Cet espace s'aggrandit graduellement et devient très étendu. Dans des sphères de segmentation j'ai observé parfois une répartition très inégale de la substance chromatique le long des méridiens de la figure doliforme. Les globules chromatiques qui constituent les cordons secondaires sont de volume éminemment variable et sont très inégalement distribués le long de ces méridiens (stades semblables à celui que j'ai représenté fig. 15). C'est au voisinage de l'équateur surtout que les filaments deviennent achromatiques et qu'ils engendrent les filaments réunissants ; mais en d'autres points, plus ou moins rapprochés des faces terminales du tonneau, s'observent aussi des interruptions dans la substance chromatique : si l'on suit un même méridien, d'un pôle à l'autre, on le voit dans le cours de sa longueur changer plusieurs fois de caractères. De chromatique il revient achromatique ; puis de nouveau se voit un segment vivement coloré, auquel succède encore une portion incolore. Ça et là il est impossible de dire si le cordon moniliforme est chromatique ou non ; les grains sont d'autant plus nettement chromatiques qu'ils sont plus gros. De même qu'il y a, dans un même méridien, de grandes variations dans les caractères du filament qui le constitue, de même le caractère chromatique des cordons voisins est plus ou moins accusé, suivant leur épaisseur qui est très sujette à variations (pi. XIXfer, fig. 15). Tous ces faits démontrent une fois de plus que les cordons chromatiques possèdent une charpente achromatique et que

RECUERCHES SIR LA FÉCONDATION. 343

ce stroma, momentanément imbibé d'une substance avide de cannin peut abandonner cette substance cliromophile. Celle-ci peut se déplacer de proche en proche le long d'un semblable filament achromatique. Il ressort de ce qui précède que le nombre des anses secondaires, dans chaque plan subéquatorial est de quatre; il ne devrait donc y avoir, dans la figure doliforme, que huit méridiens. Or, on constate fréquemment que le nombre des cordons chromatiques et des filaments réunissants à direction méridienne est plus considérable. Ce nombre est souvent difficile à déterminer; mais il m'a paru être, dans certains cas, double ou à peu près double de ce qu'il devinait être, si l'on s'en rapporte aux premiers stades : il est de seize environ. Je n'ai pu découvrir, d'une façon positive, la cause de cette multiplication des méridiens. Je soupçonne qu'ils peuvent se diviser longitudinalement en deux cordons parallèles. Je n'ai pu acquiescer une certitude complète à ce sujet; mais mon opinion se fonde sur deux faits : le premier c'est que, dans la plupart des œufs arrivés à un stade intermédiaire entre les figures 9 et 10, les filaments chromatiques méridiens sont beaucoup plus grêles qu'au début de la formation des disques subéquatoriaux. Us sont toujours, comme à tous les stades précédents, manifestement moniliformes; mais les grains sont plus petits. Le second, c'est que dans quelques tonneaux j'ai observé des couples de cordons adjacents, ou courant au voisinage l'un de l'autre, parfaitement identiques l'un à l'autre. Les variations dans la direction souvent un peu sinueuse des cordons, dans le volume des globules chromatiques, dans l'épaisseur du filament et dans son affinité pour les matières colorantes se reproduisent identiques dans les deux cordons accouplés.

2^e Figure d'attente, — Les sphères attractives, le double cône (fuseau) achromatique et les radiations polaires présentent les mêmes caractères qu'au stade précédent. L'ancienne limite de la masse achromatique des pronucleus tend à disparaître. Je n'en ai plus trouvé aucune trace au stade représenté

246 EDOUARD VAN BENEDEN. contoui- achromatique du noyau futur par la masse chromatique ; celle-ci gonfle, à la façon d'une éponge, au moment où elle s'imbibe. La membrane achromatique s'imprègne à la fin de substance chromatique et dès lors elle acquiert les propriétés chromatiques que manifestent les contours des noyaux des blastomères arrivés à leur complet développement. Ces noyaux se montrent constitués exactement comme les pronucleus anîvés à maturité. Les figures 10 à 13 montrent divers stades de cette édification des noyaux filles. Les gros globules chromatiques se résolvent en un grand nombre de filaments et de petits globules, smtout nombreux aux entrecroisements des filaments qui les réunissent entre eux; ceux-ci deviennent les côtés de polyèdres de plus en plus volumineux. Dans la figure 13 l'envahissement de l'espace achromatique par la charpente chromatique réticulée est encore incomplet. L'on constate fréquemment, aux stades représentés figures 12 et 13, que la charpente chromatique du jeune noyau se montre constituée d'une portion principale, centrale, et d'une portion accessoire^ formant un bourrelet marginal plus ou moins séparé de la première. Je pense que la masse principale provient de la transformation progï'essive du disque chromatique proprement dit, tandis que les restes des méridiens chromatiques donnent lieu à la formation du bourrelet marginal; celui-ci est peut-être constitué de plusieurs lobes. En certains points de ce bourrelet on observe un passage insensible de la charpente chromatique à la charpente achromatique du noyau, tandis que la masse centrale est toiqours délimitée par une couche cliromatique continue, (fig. 13) comme c'est aussi le cas lors de la maturation des pronucleus. Un fait important, qui ressort clairement de l'examen comparatif des figures 10 à 13, c'est que les sphères attractives ne prennent pas une part directe à la formation deai noyaux. Elles restent constamment en dehors du noyau, diminuent de volume et, au stade représenté figure 13, non-seulement elles sont devenues plus petites, mais aussi beaucoup

RECHERCHES . SI R LA FÉCONDATION. 347 moins

distinctes. Des fibrilles achromatiques du fuseau, seules les parties qui se trouvent en dehors des sphères attrac-^{tives} interviennent dans l'édification de la charpente achromatique des noyaux. Celle-ci se trouve souvent déprimée par la sphère attractive et cette dépression retentit souvent dans la forme de la cha[^]-pente chromatique. C'est là probablement la cause des éclfeiiicruefa/ polaires des jeunes noyaux, signalées par Retzius. Le corps du tonneau délimité extérieurement par les méridiens achromatiques, que j'ai appelés filaments rémiissants, augmente progressivement de volume ; il se développe surtout dans le sens transversal (fig. 10 et 11). En même temps la zone équatoriale s'étrangle à son milieu et donne lieu à la formation d'un sillon circulaire transversal qui, au début, s'accuse un peu plus d'un côté de l'œuf que de l'autre. Ce fait a déjà été constaté par Plemming, en ce qui concerne les cellules des tissus de la salamandre. Le sillon transversal gagne en profondeur; il atteint bientôt les limites de l'ancien espace intermédiaire développé en largeur. La formation du sillon équatorial commence donc bien avant que les jeunes noyaux soient complètement édifiés. Avant que le sillon se creuse et qu'un angle rentrant bien marqué se montre, à la coupe optique de l'œuf, trois lignes transversales, peu écartées l'une de l'autre et parallèles entre elles ont apparu dans toute la largeur de ToBof. La ligne moyenne se trouve dans la prolongation de l'angle rentrant qui répond au sillon dont nous avons signalé plus haut l'apparition (fig. 10). L'examen comparatif des figures 10, 11, 12 et 13 montre clairement que ces lignes marquent les limites optiques de deux plaques adjacentes qui deviennent de plus en plus distinctes. Le plan d'accolement des deux plaques, c'est le plan de séparation des deux blastomères. La division s'accomplit donc par un double processus : un phénomène d'éti-anglement progressif, qui n'atteint que la portion corticale du vitellus, et un processus de différenciation dans l'épaisseur de la masse d'origine nucléaire que j'ai appelée

348 EDOUARD VAN BEISEDEN. la substance intermédiaire.

Les deux plaques, qui dans leur ensemble répondent à la plaque celhdaire (ZeUplatte) de Strasburger, se font remarquer par leur homogénéité; elles sont un peu plus réfringentes que le reste du vitellus et se teintent un peu plus fortement en rose par le carmin. La masse intermédiaire et les filaments réunissants, qui se rendent aux plaques, se confondent peu à peu avec le protoplasme cellulaire. Les deux moitiés de la plaque cellulaire se continuent avec le contour externe du vitellus. La forme particulière que présentent les blastomères, pendant leur séparation, déjà bien accusée au stade représenté figure 11, est des plus intéressantes, en ce qu'elle reflète bien la composition si particulière de la cellule. Nous devons y distinguer une portion polaire, qui a son centre dans la sphère attractive, et une portion corticale, recouvrant la première à la façon d'une calotte, du côté dirigé vers l'équateur. Le noyau se trouve à la limite entre les deux parties de la cellule ; mais il proémine dans la portion polaire. Je ne puis m'empêcher de signaler la ressemblance qui existe alors entre un blastomère et un œuf ovarien, tel que je Tai décrit plus haut. L'on trouve la même constitution dans les spermatogonies en voie de division (pi. XIXfer, fig. 16 et 17) et même dans les zoospermes utérins. Il est clair, d'après cela, qu'un blastomère, qui n'est en définitive qu'une cellule ordinaire, présente un axe de structure comme un œuf et un zoosperme ; que les pôles de cet axe sont de valeur inégale et que le véritable centre dynamique de la cellule ne siège pas dans le noyau, mais dans la sphère attractive qui finit pas disparaître. Cela explique pourquoi les radiations du protoplasme ovulaû*e ne sont psus dirigées vers la vésicule germinative. D semble ressortir aussi de l'exposé que je viens de fsdre, que [les fibrilles du soit disant fuseau nucléaire ne sont que des rayons stellaires, qui se fixent aux anses chromatiques et tirent vers les sphères attractives les anses secondaires; ils se raccourcissent progressivement. J'ai cité dans le cours de ce

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 849 travail plusieurs faits qui tendent à prouver que les fibrilles protoplasmiques sont douées de contractilité (Voir, pi. XV, fig. 3 et 4, la déformation des zoospermes aux points d'insertion des filaments). Les phénomènes successifs de la division cellulaire peuvent à mon avis, être divisés en deux périodes. V Pendant la première il se produit, tant dans le corps protoplasmique que dans le noyau de la cellule, des modifications qui paraissent être préalables à l'apparition, dans la cellule-mère, de deux centres attractifs distincts. Ces changements ne sont pas déterminés par ces centres, mais, au contraire, déterminent leur formation. Le protoplasme montre des modifications dans sa réfringence, dans son aspect, dans son affinité pour les matières colorantes; peut-être, comme le pense Flemming, le protoplasme se divise-t-il en une couche corticale et une masse médullaire. Dans le noyau s'accomplissent tous les changements préalables & la formation de l'étoile équatoriale. Cette période se termine par l'apparition dans le protoplasme de deux centres dynamiques et, dans le noyau, de la plaque équatoriale. Dans la seconde période tous les phénomènes que l'on observe paraissent dépendre de l'action attractive des deux centres dynamiques. Le vitellus se décompose en deux sphères polaires et en une zone équatoriale; celle-ci se dédouble plus tard en deux calottes corticales. Les deux moitiés de la plaque cellulaire sont des produits de différenciation de ces calottes, dans les limites de l'ancien noyau. Les éléments du disque équatorial se dédoublent et donnent lieu à la formation de deux charpentes chromatiques distinctes. Toute la série des phénomènes qui se produisent lors de la division de la première cellule embryonnaire, pousse de deux pronucleus se reproduit identiquement la même et dans le même ordre, quand les deux blastomères se divisent en quatre (fig. 14 et 15) et quand leurs dérivés se segmentent à leur tour en huit cellules. Je n'ai pas étudié les segmentations

The text on this page is estimated to be only 14.91% accurate

\."frif*nr^. l j\ '*^'i> i:#:r ■:?.>• '!'-tsT zitr les phéiii>mèiies qui *
i^Virup-..'"<>tir^.: Lils Ir?» irtîu çr.Qaîlrâs. j<:>a^uit ehaciin le r'.i» -
J'iTi îrTT.i ::«.7^;i- ^ lâMtrîi*. -iiAziti il s'agit d'un blastôT;>r^.. ^^n> Tir*
ri'j^iu '■j:.'.i-r. ^^r:^^■,^K Xi'ij'^n i^nr;-!: r-iii.'saL.'ir à lai ^jù non pas à
denx xusiiA a rjrwfrr aniîT* 'tLr.niAaiTifrî. La ilivision des deux prerrii^rn
M-i.-r.ornrr*=:> ne :♦: tiî: pa.^ simultanément: on les trouve f>»TiJonn à
fl^ stades ■liff^renta de la division. Il en est de xuhuH rilf^riearfrment. J'ne
riemière obi^n'ation. Le set^ond globule polaire occape, r^rUf.ivHjnf!Tit à
l'axe de la figure «licentrique. des positions trf^M diverses. Ijh plos souvent
on le trouve au voisinage de Trine de?* extrémités de l'axe: (pi. XYS^ter,
fig. 1, 2, 3. 5, 6, 7, 1 Oj; quelquefoLs dans le plan équatorial (fig. 4 et 9);
d'autres foin dans une position intermédiaire (fig. 11, 13 et 14). (Thange\A\
activement ou [massivement de position, ou bien reste-t-il flxA an même
point de la surface du vitellus et la direction (Im Taxe des figures
karyokinétiques est elle indifférente relat.ivro supérieur. Auerbacli a
constaté que, chez .1. iwumimtUt et chez Strongyhis auriadaris, le premier
plan do si^^mtMitaton est t^oi^jours peii)endiculaire à Taxe de Fœof dont
lo globule polaire occupe un des pôles. Monnnin^ a distinfrné.dans
Thistoire de la division indirecte, on oxrinant la pha^' initiale et la phase
terminale, le noyan mutoriud raraot^Visé par son réseau chromatique et le
noyaa tillf^ oonstitm^ do la mome manière, les cinq phases suivantes :
NOYAU MATCRNCL NOYAUX FILLES I . Kormo ivloioniuv 5. Forme
peloionnee vSpuvnO Di>jMrom>. ^ Kivnio siolîair^^ 4. Forme siellairv

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 351 La série de stades de reconstitution des noyaux dérivés est la reproduction en sens inverse des phases de décomposition, si je puis ainsi m'exprimer, du noyau maternel. Flemming paraît attribuer à cette manière de formuler l'histoire de la karyokinèse une certaine importance et Retzius, tout en simplifiant l'ancien schéma de Flemming, se rallie en somme à cette formule. Je ne doute point qu'en ce qui concerne la division des noyaux dans les tissus de la salamandre et des Tritons les choses ne se passent comme ces éminents histologistes l'ont décrit, et que le noyau fille ne passe pas le stade de pelotonnement avant de devenir réticulé. Cependant personne n'a vu les anches chromatiques se souder deux à deux; on n'a pas vu non plus le peloton devenir de plus en plus délicat par suite de l'amincissement progressif du filament chromatique. Or, le raccourcissement accompagné d'épaississement et le dédoublement des anches chromatiques sont bien caractéristiques de la première période de l'évolution karyokinétique. Tant dans l'œuf que dans les blastomères, chez l'ascaride du cheval, le stade de pelotonnement manque totalement dans la régénération des cellules filles. Des divers stades par lesquels passe le noyau maternel, lorsqu'il va se diviser, il n'en est donc qu'un seul, le stade étoile, qui se retrouve dans la période d'édification des noyaux dérivés. Or celui-ci résulte nécessairement du dédoublement des anches primaires : aux dépens de l'étoile primaire se forment deux étoiles secondaires, nécessairement semblables entre elles et semblables à l'aster maternel. La charpente réticulée se développe directement aux dépens de ces anches, qui peuvent se diviser une seconde fois, au préalable, dans le sens longitudinal. La formule de Flemming n'est donc pas applicable ici; on ne peut lui attribuer aucune valeur principale. Il n'y a pas parallélisme entre les deux périodes de la karyokinèse; le phénomène ne suit pas une marche inverse dans les deux phases de son histoire. Le schéma incurvé de Flemming peut être parfaitement

352 EDOUARD VAN BENEDEN. exsuct dans certains cas; mais il n'est pas applicable à tous; le représenter par un U, c'est donner une idée inexacte de la marche essentielle du phénomène; je préfère le schématiser par un Y, le pied de la lettre représentant le stade initial, les terminaisons des branches divergentes répondant au stade final. CHAPITRE V. CONCLUSIONS ET RÉFLEXIONS. I. — De la symétrie de l'œuf, du zoosperme et des blastomères. L'étude minutieuse de l'œuf ovarien, chez *Ascaris megalocephala*, tout en révélant une structure très complexe, n'est pas de nature à ébranler la notion généralement admise aujourd'hui, d'après laquelle l'œuf n'est qu'une cellule constituée, comme toute cellule ordinaire, d'un corps cellulaire et d'un noyau. L'œuf présente pendant son passage à travers l'oviducte une symétrie monaxone; son axe organique se termine par deux pôles dissemblables et l'étude de la première période de la maturation démontre qu'il faut distinguer, dans le corps ovulaire, une sphère excentriquement placée que j'ai appelée la masse médullaire et une calotte corticale recouvrant l'hémisphère neutre de cette sphère. La limite entre les deux parties du corps ovulaire est marquée, à la surface, par un cercle transversal parallèle à l'équateur; je l'ai appelé le cercle parapolaire. Dans les limites de la région parapolaire la masse médullaire est à nu et son milieu, qui répond au pôle d'imprégnation, est occupé par une portion différenciée du protoplasme; je lui ai donné le nom de bouchon d'imprégnation. A quelque distance, en dehors du bouchon d'imprégnation, se voit un second cercle, inscrit dans le cercle parapolaire, et concentrique avec lui. H marque la limite du

Whitman a décrit, dans l'œuf de Clepsine, des cercles superficiels, coucentriques au pôle; il les appelle Polurrings. Le noyau n'occupe pas le centre géométrique de l'œuf; il se trouve cependant placé dans l'axe de l'organite; il siège dans la sphère excentrique, mais au voisinage de la calotte corticale. A certains moments de la première période de sa maturation, l'œuf révèle dans sa forme extérieure des indices manifestes d'une symétrie bilatérale (pi. X, fig. 8 et 4). Les stries radiées que l'on observe dans le vitellus ne convergent pas vers le noyau, mais plutôt vers le milieu de la sphère excentrique. Il est à peine nécessaire de dire que cette expression de " sphère excentrique „ employée pour désigner la masse médullaire est prise ici dans un sens idéal. La forme extérieure de l'œuf et de ses parties constitutives varie aux divers stades de sa maturation (1^{re} période). La masse médullaire, d'abord allongée, tend à prendre la forme d'une sphère, en même temps que la calotte corticale l'enveloppe graduellement. A part les indices d'une symétrie bilatérale, toutes les particularités de structure que je viens de signaler se retrouvent dans d'autres cellules de l'ascaride, dans les spermatozoïdes et dans les premiers blastomères. Les zoospermes et les blastomères présentent, comme l'œuf ovarien, un axe à pôles dissemblables. La calotte corticale des zoospermes utérins se transforme en une queue, dont la limite est marquée par un cercle transversal; le plan de ce cercle est perpendiculaire à l'axe de l'élément. La sphère excentrique, d'abord régulière, se déforme secondairement par le fait du soulèvement de la calotte corticale (voir la série des figures 1 à 29 de la pi. XI). Les blastomères, au moment où ils se séparent l'un de l'autre, se constituent d'une sphère polaire excentrique et d'une calotte corticale. La limite entre les deux parties est ■ marquée, à la surface de la cellule, par un cercle transversal, perpendiculaire à l'axe de l'élément. Le milieu de la région ^i3

354 EDOUARD VAN BENEDEN. circonscrite par ce cercle se soulève fréquemment en une saillie claire, formée d'un protoplasme plus sombre. La striation radiaire de la sphère polaire converge, non pas vers le noyau, mais vers un point qui répond au centre dynamique de la cellule en voie de formation. Dans les blastomères, qui sont en définitive des cellules ordinaires, toutes ces particularités ont leur raison d'être dans le processus de la karyokinèse. Il y aura lieu de rechercher si les analogies de structure que je signale entre les blastomères d'une part, l'œuf ovarien et le zoosperme de l'autre, sont simplement accidentelles, ou si elles ont leur raison d'être dans une seule et même cause se manifestant, dans les éléments les plus divers, par les mêmes particularités de structure. L'on distingue un axe organique non seulement dans l'œuf ovarien, mais aussi pendant la première et même pendant la seconde période de sa maturation ; sa structure monaxone est manifeste pendant la formation des globules polaires et aussi quand, après la fécondation, la première cellule embryonnaire se divise pour donner naissance aux deux premiers blastomères. Il serait de la plus haute importance de trancher la question de savoir si ces axes, que l'on distingue à trois périodes successives de l'évolution, se confondent; si le lieu qu'occupe la vésicule germinative pendant la genèse des globules polaires répond, soit au pôle d'imprégnation, soit au pôle neutre de l'œuf ovarien; si l'axe de la première figure dicentrique répond à l'axe de structure de l'œuf ovarien; si enfin cet axe se maintient dans le cours de l'évolution embryonnaire pour devenir l'axe principal de l'embryon. S'il en était ainsi, l'ancienne théorie de l'évolution ne serait pas aussi dénuée de tout fondement qu'on le croit aujourd'hui. Le fait que chez les Ascidiens et probablement aussi chez d'autres animaux à symétrie bilatérale, le plan médian du corps de l'animal futur se marque dès le début de la segmentation justifie pleinement l'hypothèse d'après laquelle les maté

RECnERCnES SUR LA FÉCONDATION. 355 riaux destinés à fournir à la moitié droite du corps siègeraient dans Tun des hémisphères latéraux de Tœuf, tandis que l'hémisphère ovulaire gauche engendrerait tous les organes de la moitié gauche du corps. H ne m'a pas été possible d'arriver, par l'étude de l'ascaride du cheval, à élucider ce problème. Les œufe de ce ver se prêtent mal à ce genre de recherches, non pas qu'ils ne soient très favorables à une étude minutieuse de la structure du corps ovulaire et à l'analyse des phénomènes qui s'y accomplissent, mais parceque tout point de repère, permettant de rapporter les détails successivement observés à un point fixe et invariable, fait absolument défaut. Le pôle d'imprégnation cesse d'être reconnaissable dès que le zoosperme a gagné le centre du vitellus et il n'est pas possible de dire si la figure ypsiliforme vient affleurer à la surface, au pôle d'imprégnation, au pôle neutre ou en un point indéterminé et variable d'un œuf à l'autre. Le second globule polaire ne se forme pas exactement au même point que le premier. Ce fait résulte de la rotation que subit la seconde figure psendokaryokinétique, immédiatement avant l'élimination du second globule. Si donc on admet, ce qui ne me paraît pas douteux, que l'axe de la seconde figure psendokaryokinétique se confond avec le rayon de l'œuf à l'extrémité duquel s'est formé le premier globule, il est clair que le second glnbule polaire n'est pas expulsé par le même point que le premier. Cependant il faut tenir compte de la réduction considérable que subit la figure antérieurement à l'élimination du globule. Cette réduction est telle, qu'il ne peut y avoir qu'un écart tout à fait insignifiant entre le rayon répondant à Taxe de la seconde figure psendokaryokinétique et celui qui passe par les centres du second globule polaire et du pronudeus femelle (pi. XYUIbis, fig. 5). Le second globule polaire reste adhérent à la surface du globe vitellin rétracté. S'il était certain qu'il ne change pas de place relativement au vitellus, l'on pourrait rapporter l'axe de la figure dicentrique aux axes distingués antérieurement.

356 EDOUARD VAN BENEDEN. Mais rien ne prouve que la position relative du globe vitellin et du second globule polaire reste la même. Quand donc nous constatons que la place qu'occupe le second globule polaire relativement au premier plan de segmentation varie d'un œuf à l'autre, nous ne pouvons en conclure que cette segmentation peut se faire dans n'importe quelle direction ; mais rien ne nous autorise non plus à dire qu'elle est déterminée par rapport au lieu de formation des globules polaires, et par conséquent nous ne pouvons rien affirmer quant aux rapports entre l'axe de la première figure dicentrique et les axes d'imprégnation et de maturation. Je dois donc me borner à soulever la question et reconnaître que les efforts que j'ai faits pour la résoudre n'ont abouti à aucun résultat. II. — Structure du protoplasme cellulaire. J'en arrive maintenant à la texture du corps cellulaire, & celle du noyau et aux rapports qui paraissent rattacher l'une à l'autre les deux parties constitutives de la cellule. J'ai distingué, dans le corps cellulaire de l'œuf, 1° un réseau auquel se rattache une couche limitante externe et 2° des éléments remplissant, soit les mailles du réseau, soit, ce qui revient probablement au même, de petites lacunes creusées dans la substance réticulée ou dans celle qui constitue la couche limitante. Ces éléments, qui n'ont qu'une existence éphémère, sont les sphères hyalines, les gouttelettes homogènes et les corpuscules réfringents. Le réseau, je l'ai appelé le réticulum protoplasmique ; il est formé par une substance à laquelle je crois devoir réserver le nom de protoplasme. Les éléments figurés qui remplissent les vacuoles creusées dans ce protoplasme forment ensemble le " deutoplasme. „ Dans mon opinion les éléments deutoplasmiques constituent des produits de l'activité formative de l'ovule primordial ; ils se forment secondairement dans le protoplasme qui, au début, constitue à lui seul le corps cellulaire. A ce point de vue ces

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 357 éléments sont comparables à l'ensemble des liquides qui s'accumulent dans les vacuoles des cellules végétales. Strasburger applique à ces liquides, le nom de CytochyUma. On peut encore comparer ces produits secondaires du protoplasme aux substances gélatineuses qui remplissent les mailles du réseau protoplasmique des cellules de la notocorde des vertébrés, des cellules axiales des tentacules des hydroïdes, ou de la cellule axiale d'un Dicyema; aux substances sécrétées qui s'accumulent dans beaucoup de cellules glandulaires, à la graisse qui se dépose dans les cellules adipeuses, etc. A la même catégorie d'éléments se rattache probablement le corps réfringent des zoospermes. Il ressort clairement de l'étude que j'ai faite tant du zoosperme que de l'œuf, aux différents moments de son évolution, que le protoplasme présente lui-même une structure : il se constitue de fibrilles moniliformes et d'une substance interposée entre ces fibrilles. A première vue l'on ne distingue, dans la substance réticulée ou dans la couche limitante de l'œuf, dans l'hémisphère céphalique et dans la couche superficielle de la queue du zoosperme, que des granules punctiformes plus ou moins brillants, souvent alignés en séries régulières. Handstein a donné à des éléments semblables, reconnus par lui dans le cytoplasme des cellules végétales, le nom de microsomes (Mikrosomaia, Mikrosomen). Mais si l'on examine soit le corps d'un zoosperme, soit la substance protoplasmique de l'œuf, au moyen des objectifs homogènes, en s'aidant d'un bon éclairage, on ne tarde pas à constater que ces microsomes sont reliés entre eux par des fibrilles d'une extrême ténuité. De là un treillis souvent très serré que je désigne sous le nom de treillis ou de treillage cytoplasmique et qu'il importe de distinguer des réticulations du protoplasme. Celles-ci sont dues à la présence de grands espaces dans la substance treillissée. Les microsomes sont les nœuds du treillis ; ces nœuds ne sont pas simplement les lieux d'entre-croisement ou de soudure des fibrilles, mais bien, comme l'indique le nom que Handstein leur a donné, de

358 EDOUARD VAN BENEDEN. petits amas de substance[^]
dont le diamètre est considérable relativement à celui des fibrilles qui les
relient entre eux. Les mailles du treillis sont occupées par une substance
hyaline, pour laquelle j'adopte le nom de substance interfibriUaire. Le nom
de hycdoplasma que Handstein a proposé peut également lui être appliqué.
Nos recherches nous ont montré qu'il existe, dans un même zoosperme, des
différences notables dans l'aspect du treillis suivant la région du corps que
l'on examine : le volume des grains, leur réfringence, la distance qui les
sépare les uns des autres, enfin leur arrangement varient, suivant qu'on
examine la couche périnucléaire, la couche corticale de Thémisphère
céphalique ou le protoplasme de la queue. Parfois les mailles du treillis ont
une forme géométrique régulière : dans l'hémisphère céphalique on
distingue une disposition à la fois radiaire et concentrique des grains ; dans
la queue leur groupement donne lieu à une double striation à la fois
longitudinale et transversale. On constate aussi, d'un zoosperme à l'autre,
des différences notables dans les caractères du treillis, quand on compare
une partie du corps protoplasmique d'un zoosperme à la partie homologue
d'un autre spermatozoïde : le volume des microsomes, leur réfringence, leur
écartement sont loin d'être constants ; la direction des stries auxquelles ils
donnent lieu est variable, et ces stries sont plus ou moins apparentes suivant
l'état des fibrilles. Parfois même on ne peut distinguer ni grains ni fibrilles
et le protoplasme paraît homogène. Ces différences ne peuvent être
attribuées au mode de préparation employé : on les observe quand on
compare entre eux des zoospermes d'une même préparation, traités par
conséquent de la même manière ; on les constate tout aussi bien sur les
éléments frais, où tous les détails de structure que je signale sont
parfaitement visibles. Il est donc éminemment probable que des variations
se produisent, d'un moment à l'autre, dans le caractère du treillage ; et peut-
être sont-elles en rapport avec l'état de contraction.

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 359 Dans les zoospermes, chez lesquels la portion céphalique présente une forme hémisphérique régulière, les microsomes sont le plus souvent alignés en séries radiées et concentriques; les mailles du treillis doivent avoir alors la forme de petits cubes, de prismes ou plus exactement de pyramides à quatre feules et à sommet largement tronqué. Les microsomes occupent les angles, les fibrilles unissant les cotés de ces solides. Mais il est probable que la forme et l'étendue de ces mailles sont sujettes à variations; car dans certains cas on ne distingue ni striation radiaire, ni striation concentrique; les microsomes paraissent disséminés sans ordre dans l'hyaloplasme. Comme le nombre et le volume de ces grains varient du reste considérablement, il me paraît probable que deux ou plusieurs microsomes, primitivement distincts, peuvent se confondre en un seul et que la substance des fibrilles qui relie entre eux ces microsomes, participe à la genèse du microsome résultant; enfin, qu'un microsome peut aussi se dédoubler en deux ou plusieurs grains à la suite d'une sorte d'étranglement et sans que jamais une discontinuité réelle puisse s'établir. Nous connaissons de ces concisions et de ces dédoublements alternatifs de microsomes dans la fibre musculaire striée; les fibrilles moniliformes ont une toute autre forme suivant qu'elles sont à l'état d'extension ou à l'état de contraction (pi. XI, fig. 30 et 81). Il est impossible de se rendre compte, sans cette hypothèse, des différences que l'on constate dans l'aspect du protoplasme tantôt finement ponctué (pi. XI, fig. 14), tantôt pourvu de microsomes relativement très gros (pi. XI, fig. 15, 16, et 17). L'hypothèse de la contractilité du treillis, résultant de cette faculté que possèdent les grains de se rapprocher et même de se fusionner, rend compte aussi des changements continuels de forme de l'hémisphère céphalique, pendant les mouvements amœboïdes qu'il exécute (pi. XI, fig. 22 à 25). Des changements dans la forme et l'étendue des mailles du treillis, des extensions et des réductions doivent être la conséquence nécessaire des fusions et des dédoublements des microsomes, \ i

The text on this page is estimated to be only 20.10% accurate

EDOI' AHD VAN BENEDEN. de leurs i-approctiement^ ou (le
leurs écartement. Ceux-

RÈGHERGHES SUR LA FÉCONDATION. 361 une simple ligne dépourvue de toute varicosité s'est formée aux dépens d'une fibrille moniliforme formée de microsomes rattachés les uns aux autres par des segments de fibrilles unissantes. On trouve toutes les transitions possibles entre les unes et les autres; tout aster jeune est formé de fibrilles moniliformes ; plus i tard seulement la substance des microsomes paraît se répandre uniformément le long du filament qui devient alors homogène. Ces filaments peuvent eux mêmes se fondre transversalement | entre eux, de façon à donner lieu à de gros cordons homogènes | (pi. XVI, flg. 9 et 11). Puis ces filaments et ces cordons ' peuvent se résoudre de nouveau en microsomes et en fibrilles, de façon à constituer un nouveau treillis. H ne reste pour ainsi dire rien des figures pseudokaryokinétiques au moment de l'élimination des globules polaires. H est probable que les propriétés de l'hyaloplasme sont variables; mais je n'ai à cet égard aucune donnée certaine. n m'est impossible aussi de rien dire quant à la genèse des éléments formés du protoplasme. Les sphères hyalines, les gouttelettes homogènes, les corpuscules réfringents du vitellus et le corps réfringent du spermatozoïde sont-ils d'origine interfibrillaire et occupent-ils des mailles du treillis protoplasmique énormément étendues? Sont-ils de la substance interfibrillaire modifiée ou bien constituent-ils des portions différenciées du treillis? Je ne puis répondre à ces questions. D est probable que les deux cas peuvent se présenter. Si la première hypothèse était vraie, il est clair que la structure réticulée ; du protoplasme, résultant de la présence de grandes vacuoles, j occupées soit par des liquides aqueux (cellules végétales) ou \ gélatineux, par des produits de sécrétion ou des éléments j formés, ne serait qu'une apparence particulière du treillis : les I vacuoles ne seraient que des mailles du treillis considérablement distendues. Mais les filaments ou les lames délimitant les vacuoles ne pourraient pas, pour ce motif, être identifiées aux fibrilles; elles présenteraient elles-mêmes une structure treillissée; elles seraient composées de fibrilles et de substance interfibrillaire; mais dans les filaments réticulés leij mailles du treillis seraient extrêmement réduites.

362 EDOUARD VAN BEINEDEN. Pour trancher ces questions il faudrait de nouvelles recherches sur la genèse des vacuoles et des produits de sécrétion dans leurs rapports avec le treillis. L'opinion que je viens de formuler sur la structure du protoplasme cellulaire se fonde sur l'étude que j'ai faite du zoosperme et de l'œuf, aux différents moments de sa maturation et aussi sur l'analyse des phénomènes de la division cellulaire, tels qu'ils s'accomplissent pendant la segmentation, chez *Ascaris megalocephala*. Il me resterait à comparer la conception que je me suis faite du protoplasme cellulaire aux idées formulées par Frommann, par Heitzmann, par Kupffer, par Klein, par Schwalbe, par Eimer, par Leydig et par Flemming à la suite de leurs recherches sur la structure des cellules qu'ils ont étudiées et à comparer les faits que révèle l'analyse du zoosperme et de l'œuf de notre ascaride à ceux qui ont été signalés par ces auteurs. Si je renonce à aborder ici l'historique et la critique des travaux modernes relatifs à la structure du protoplasme, c'est d'abord parce qu'un exposé complet de ces travaux et de ces idées a été fait tout récemment par Flemming dans son beau livre : "Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung". Je ne pourrais faire mieux que de reproduire l'analyse critique de Flemming ; je préfère renvoyer le lecteur à cet excellent ouvrage. Il serait difficile d'ailleurs, en s'en rapportant exclusivement aux figures et aux descriptions des auteurs, sans s'être attaché à revoir, en suivant les méthodes qu'ils renseignent et en s'adressant aux objets qu'ils ont étudiés, de comparer, entre elles les données actuellement existantes. A quels éléments du protoplasme ovulaire de l'ascaride faut-il rattacher le réseau de Heitzmann, les filaments que Kupffer a le premier signalés dans les cellules biliaires? Sont-ils comparables aux éléments du réseau protoplasmique de l'œuf, ou aux fibrilles constitutives du treillis? Que sont les filaments des cellules du cartilage, des cellules ganglionnaires, des œufs de mammifères décrits par Flemming? Il serait bien difficile de se prononcer sur ces rapports, sans avoir pris connaissance soi-même des objets dont il s'agit.

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 363 m. — structure du noyau; ses rapports avec le corps cellulaire; composition de la vésicule germinative. Les recherches modernes sur la structure des noyaux des cellules et sur les changements qui s'accomplissent dans ces éléments, lors de la division indirecte, ont fait accepter généralement l'expression de noyau au repos, pour désigner l'élément nucléaire des cellules qui ne sont pas en voie de division. J'ai étudié avec le plus grand soin la constitution des noyaux au repos, dans les blastomères de Tarsare du cheval; je les ai trouvés constitués exactement de la même manière que les pronucleus arrivés à maturité. La description des uns s'applique parfaitement aux autres. L'étude de la genèse des noyaux et celle des pronucleus m'a conduit à cette autre conclusion que les uns et les autres se développent, suivant les mêmes processus, aux dépens de deux parties, d'une portion chromatique et d'un corps achromatique. Seule l'origine de ces parties est différente, suivant qu'il s'agit de noyaux ou de pronucleus. Si donc il faut admettre, & raison du caractère unisexué des pronucleus, de l'hermaphrodisme des noyaux, une différence physiologique entre les uns et les autres, il est évident, d'autre part, qu'il n'y a entre noyaux et pronucleus aucune différence de structure. Cette conclusion ressort non- seulement de l'étude de la constitution de ces éléments, mais de celle de leur genèse et de l'examen des changements qu'ils subissent lorsque les cellules dont ils font partie se divisent. La description des noyaux au repos s'applique donc aux pronucleus et vice-versa. Les noyaux au repos présentent à considérer une membrane, une charpente réticulée et une substance renfermée dans les mailles du réticulum. J'ai créé, il y a quelques années, le nom de nucléoplasma pour désigner les filaments réticulés que j'avais observés dans la vésicule germinative, tant chez le lapin que chez l'étoile de mer de nos côtes, (*Asteracanthus rubens*). J'emploierai ce nom pour désigner l'ensemble de la substance, formant d'une part la charpente réticulée du noyau,

The text on this page is estimated to be only 20.44% accurate

«EDOCAR» VAK BENEDES. d'autre part la membrane nucléaire. Ces noyaux ne renferment pas de nucléoles, si l'on entend le mot nucléoles dans le sens que lui attribuent Flemming et Retzius. Pour ces auteurs les nucléoles sont des formations morphologiquement définies qui prennent naissance dans le réticulum, mais peuvent être confondues avec lui. Dans ce sens je ne trouve de nucléoles ni dans les noyaux des Mastomys, ni dans le pronucleus. Les éléments qui pourraient être imposés pour nucléoles sont de simples inclusions, plus ou moins volumineux, des éléments constitutifs du réseau nucléoplasmique. Aussi bien dans la charpente réticulée que dans la membrane nucléaire la substance nucléoplasmique se montre constituée de deux parties : l'une achromatique, l'autre chromatique. La substance achromatique se présente sous la forme de filaments, dont les dimensions sont éminemment variables, d'une substance interposée entre ces filaments. Ces filaments sont moniformes. Non seulement les grains que l'on pourrait appeler, avec Strasburger, les nucléomicrosomes, mais aussi les fibrilles qui les rattachent les uns aux autres et que l'on pourrait désigner sous le nom de nucléofibrilles (nucleofibrils) des dimensions très variables; ils sont tantôt volumineux tantôt d'une extrême ténuité; les nucléomicrosomes sont plus ou moins rapprochés les uns des autres; ils forment parfois ensemble des cordons noueux, des amas irréguliers de volume variable, des portions épaissies de la membrane. De même que l'on observe d'un point à un autre des variations considérables dans les caractères des filaments constitutifs de la charpente réticulée, de même la membrane, formée comme la charpente, de nucléomicrosomes, réunis entre eux par des nucléofibrilles. montre des différences considérables d'un point à un autre de son étendue. Je pense que dans la membrane les nucléomicrosomes sont d'habitude très rapprochés les uns des autres, et que les nucléofibrilles sont très courts. En effet, le plus souvent la membrane se montre constituée de granules très rapprochés ; là ils semblent se toucher; mais ailleurs, ils sont écartés les uns des autres et dans ce cas ils sont réunis entre eux par ces m

RECnERGHEES SIR LA FÉCONDATION. 365 lignes fines.

Quelque soit le volume de ces nucléomicrosomes, toujours ces éléments font plus fortement saillie dans la cavité nucléaire; il en résulte que le contour externe de la membrane est plus lisse que son contour interne. Le fait même de l'existence de ces saillies prouve que dans la membrane, comme dans la charpente réticulée, les grains sont réunis entre eux par des filaments plus grêles que le diamètre des grains et, s'il en est ainsi, il doit y avoir entre ces filaments des mailles, des solutions de continuité constituant des perforations de la membrane. Quoique je n'aie pas pu reconnaître directement ces perforations, elles me paraissent résulter nécessairement de l'apparence que présente, à la coupe optique, la membrane nucléaire. Frommann est arrivé, il y a plusieurs années déjà, à la même conclusion, à laquelle se sont ralliés d'autres histologistes et particulièrement Leydig. La substance chromatique se trouve abondamment répandue dans la charpente et dans la membrane nucléoplasmique. Elle ne forme pas à elle seule ces éléments, elle imbibe les nucléomicrosomes et les fibrilles du nucléoplasme ; elle se trouve surtout accumulée dans les microsomes et, à un moindre degré, dans les nucléofils. Elle est loin d'être uniformément répandue dans toute l'étendue du noyau : elle est surtout abondante à la périphérie, principalement dans la membrane et dans la couche corticale sous-jacente à cette membrane. Sa répartition est très inégale même dans la membrane et dans la couche corticale : certaines parties de la membrane sont fortement chargées de chromatine, tandis que d'autres parties en renferment peu ou en sont même privées. Il en est de même dans la partie corticale de la charpente nucléoplasmique. On y trouve çà et là des trabécules noueux, vivement colorés en rouge, des amas de globules chromatiques, voire même des globules isolés ou réunis en petit nombre, sur le trajet d'un filament incolore. Mais de même qu'une partie des microsomes et des nucléofils qui entrent dans la composition de la membrane sont achromatiques, de même une grande partie de la charpente nucléaire est dépourvue de chromatine. Partout où la chromatine imbibe

366 EDOUARD VAN BENEDEN. abondamment les filaments achromatiques, que ce soit dans la membrane ou dans la charpente, le nucléoplasme se trouve gonflé et les microsomes deviennent de gros globules parfois très rapprochés les uns des autres; ils forment alors des cordons noueux ou des portions d'une membrane chromatique, continue en apparence et relativement épaisse. D'autre fois ils sont plus écartés les uns des autres et ils sont alors reliés entre eux par des nucléofils peu ou point colorés. La chromatine peut cheminer le long d'un filament qui, d'achromatique qu'il était, peut devenir chromatique et vice versa. L'histoire de la maturation des noyaux et des pronucleus montre que la substance chromatique siège, au début, dans une portion restreinte du noyau, primitivement achromatique dans la plus grande partie de son étendue. Elle forme une ou plusieurs masses colorées occupant soit le centre, soit une portion de la périphérie du corps nucléaire achromatique. Celui-ci se trouve à ce moment délimité par une membrane achromatique treillissée, c'est-à-dire formée de nucléomicrosomes incolores, reliés entre eux par des nucléofils également dépourvus de matière chromophile. Mais bientôt tout le corps achromatique et la membrane elle-même sont envahis par la chromatine qui peu à peu abandonne de plus en plus complètement le milieu du noyau pour se localiser à sa périphérie. Lorsqu'il se prépare à la division le noyau se modifie en sens inverse : les éléments nucléoplasmiques de la membrane et de la charpente perdent de nouveau leur chromatine qui s'accumule exclusivement dans quelques cordons nucléoplasmiques. Bientôt une continuité s'établit entre ces cordons d'abord fragmentaires et toute la substance chromatique se trouve dès lors concentrée dans un cordon unique destiné à se segmenter en un petit nombre d'anses; deux s'il s'agit d'un pronucleus; quatre quand il s'agit d'un noyau. Les éléments achromatiques, abandonnés par la chromatine, subsistent sous la forme d'une membrane achromatique et d'une charpente réticulée intranucléaire. Dans les noyaux que j'ai étudiés la membrane et la char

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 367

penne sont donc des parties d'une seule et même formation. Elles passent successivement, dans le cours de révolution nucléaire par la phase chromatique ou par le stade achromatique, suivant qu'ils s'imbibent de chromatine ou qu'ils abandonnent cette substance chromophile. La membrane achromatique et la membrane chromatique sont une seule et même chose : c'est une partie du corps nucléoplasmique qui peut être alternativement imbibée de chromatine ou libérée de cette substance. La substance qui remplit les mailles du réticulum nucléaire, c'est le suc nucléaire (Kernsaft). Elle a été considérée d'abord par Flemming comme étant douée d'une certaine affinité pour le carmin et les matières colorantes en général, puis déclarée absolument achromophile par Pfitzner et par Eetzius. Flemming s'est rallié à la manière de voir de ces histologistes. Je ne puis pas partager cet avis. Dans les noyaux et dans les pronucleus mûrs, colorés au carmin boracique le suc nucléaire présente une légère teinte rosée, surtout marquée à la périphérie du noyau. Mais l'affinité de ce suc pour les matières colorantes est surtout bien manifeste au début de la période de maturation, alors que les masses chromatiques n'ont pas encore envahi tout le corps achromatique. La substance qui remplit les interstices de l'éponge chromatique, pendant sa période d'expansion, est nettement colorée en rose; mais la teinte devient de plus en plus pâle au fur et à mesure de l'expansion. C'est ce qui se voit encore très bien lors de la division de la plaque équatoriale : la substance intermédiaire, interposée entre les deux disques subéquatoriaux est un liquide chromophile, qui perd son affinité pour les matières colorantes, au fur et à mesure que les disques s'écartent l'un de l'autre. Je ne voudrais pas conclure du fait que le suc nucléaire retient le carmin avec une certaine énergie, à la présence, dans ce suc, d'une substance chimiquement identique à la chromatine. L'affinité pour les matières colorantes n'est pas tellement caractéristique de la substance qui imbibe certaines parties du nucléoplasme, de cette substance que Flemming appelle

368 EDOUARD VAN BENEDEN. chromatine, et qui est probablement identique à la nucléine ou tout au moins contient de la nucléine (Zaccharias), que Ton puisse conclure du fait qu'une partie de la cellule se colore à la présence de la chromatine dans cette partie. La plupart des substances cellulaires jouissent de la faculté de fixer les matières colorantes, mais à des degrés très divers. De toutes les substances celle qui retient le plus énergiquement ces matières c'est la chromatine. Mais il n'y a cependant entre la chromatine et le protoplasme cellulaire par exemple, au point de vue de leur affinité pour le carmin, que des différences de degré. De même que Ton ne peut conclure du fait que le protoplasme peut être coloré la conclusion qu'il renferme de la chromatine, de même on ne peut conclure à la présence de cette substance dans le suc nucléaire du fait qu'elle retient avec une certaine énergie les matières carminées. Cependant rien ne prouve qu'il n'en soit pas ainsi. Il se présente, non-seulement d'une cellule à l'autre, mais aussi dans une même cellule, d'un moment à un autre, des variations dans la faculté que possède le protoplasme cellulaire de fixer les matières colorantes. Pendant la karyokinèse le protoplasme devient beaucoup plus chromophile; au moment de la copulation des éléments sexuels et après sa pénétration dans le vitellus, le corps cellulaire du zoosperme fixe le carmin assez énergiquement, tandis qu'il ne se colore pas, tant qu'il est libre. J'ai constaté, en ce qui concerne les spermatozoïdes, que ces changements dans les propriétés du protoplasme coïncident avec des modifications que subit, au moment de la copulation, le noyau chromatique. Cet élément devient moins réfringent et il perd de son affinité pour le carmin. Ceci tendrait à établir qu'une partie de la substance chromatique du noyau peut, à certains moments, se disséminer dans le corps protoplasmique. Si les rapports entre le corps cellulaire et le noyau chromatique sont tels, que la chromatine nucléaire peut se répandre partiellement dans le protoplasme, l'on est en droit de supposer aussi que le même fait peut se produire pour le suc nucléaire. Rien ne

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION 369 s'oppose non plus à l'hypothèse d'après laquelle le phénomène inverse pourrait se produire. Peut-être la matière chromophile qui se trouve à certains moments disséminée dans le protoplasme ou dans le suc nucléaire peut-elle être ensuite soustraite à ces parties et fixée dans les éléments formés du noyau. Il est certain que les cellules produisent de la chromatine. Deux noyaux filles renferment l'un et l'autre, quand ils sont arrivés à leur complet développement, autant de chromatine que le noyau maternel dont ils proviennent. Où se forme cette chromatine? Est-ce dans le nucléoplasme? Est-ce dans le suc nucléaire? Est-ce dans le protoplasme cellulaire? Nous n'en savons rien. Le fait que j'ai signalé plus haut, en ce qui concerne les changements presque instantanés qui se produisent dans les propriétés du corps protoplasmique du zoosperme, au moment de la copulation, tend à prouver que de la chromatine peut se répandre dans le corps cellulaire et que des échanges rapides de chromatine peuvent s'opérer entre protoplasme et noyau. L'avenir nous apprendra si la substance chromophile que l'on constate à certains moments de l'évolution de la cellule soit dans le protoplasme, soit dans le suc nucléaire est ou non identique à la chromatine nucléoplasmique. La quantité de suc nucléaire renfermée dans l'éponge chromatique croît rapidement pendant l'expansion progressive de la masse chromatique : les mailles du réseau d'abord très petites s'agrandissent et dans le noyau mûr il existe, surtout vers son milieu, de grands espaces remplis de suc nucléaire. En ce qui concerne l'état sous lequel la chromatine existe dans le nucléoplasme, j'ai exprimé plus haut mon opinion. Je ne pense pas qu'elle s'y trouve à l'état d'éléments observables au microscope, de granules par exemple, mais bien sous la forme d'une substance chimique imbibant d'autres éléments formés. Je tiens à faire observer encore que je ne considère pas les trabécules du réseau nucléoplasmique comme formés chacun d'un filament moniliforme unique; souvent il s'agit de fais

370 EDOUARD VAN RENEDEN. ceux de fibrilles. Il me paraît certain aussi que des fusions peuvent se produire entre microsomes et fils adjacents, de sorte que, dans de gros cordons nucléaires par exemple, il n'existe pas de structure ultérieure, quoique ces cordons puissent représenter, par leur origine, des faisceaux fibrillaires et être capables de se résoudre ultérieurement en microsomes et en fibrilles fasciculées. J'ai signalé une série de faits qui prouvent que des cordons homogènes, tout au moins en apparence, et même des globules chromatiques peuvent se dédoubler ou même se résoudre en un grand nombre de parties qui (voir la genèse et la maturation du pronucleus), lorsqu'ils s'imprègnent de suc nucléaire, peuvent donner lieu à la formation d'un réticulum. Flemming pense que toute la charpente réticulée du noyau peut être formée de chromatine, sans nier toutefois qu'il puisse y exister un substratum non chromatique. Je pense avec Schmitz que la charpente réticulée n'est pas formée exclusivement de chromatine et j'ai signalé, dans le cours de ce travail, assez de faits qui justifient cette manière de voir pour considérer ce que Flemming appelle une possibilité comme un fait complètement démontré. L'opinion que j'ai émise plus haut, en ce qui concerne la discontinuité chromatique dans le réseau nucléoplasmique, n'est pas conforme aux observations de Flemming sur les nombreuses cellules animales et végétales qu'il a étudiées : il ne trouve aucun fait qui parle en faveur de cette discontinuité soutenue, en ce qui concerne les cellules végétales, par Schmitz et par Strasburger. L'étude que j'ai faite des pronucleus et des noyaux des blastomères, chez l'ascaride du cheval, m'a conduit à des conclusions conformes aux idées de ces botanistes. J'ai décrit antérieurement dans les noyaux des cellules de l'ectoderme du lapin un espace central plus clair que j'ai appelé le corps médullaire du noyau (il vaudrait mieux l'appeler " l'espace médullaire ") et une couche corticale plus colorée, traversée par des filaments. Ces filaments ne sont autre chose

RECUERCUES SIR LA FÉCONDATION. 371 que les éléments les plus apparents de la charpente nucléophismique. L'étude des pronucleus et des noyaux des blastomères de Pascaris m'a conduit, en ce qui concerne les dîAisions à établir dans le corps nucléaire, à des conclusions ti-ès semblables à celles que j'ai formulées à la suite de mes recherches sur le blastoderme du lapin. Ici aussi se voit d'habitude un espace plus clair occupant le milieu du noyau. Est-ce que, comme je Fai cru d'abord, il s'agit là de rhj^aloïde de Eimer? En labsence de tout élément comparable à un nucléole, au milieu de cet espace, je n'oserais plus aigourd'hui soutenir cette manière de voir. J'ai décrit plus haut la constitution de la vésicule germinative de l'œuf. La conclusion qui ressort de cette étude c'est que la vésicule germinative est un noyau dont les caractères diffèrent notablement de ceux des noyaux ordinaires. Ce qui la distingue avant tout, c'est que toute la substance chi*omatique de la vésicule germinative s'est concentrée en un corps sphéroïdal unique, le corpuscule germinatif, généralement appelé le nucléole de l'œuf. En traitant par le carmin boracique il est facile de s'assurer que la membrane, les pseudonucléoles et tout le contenu de la vésicule germinative, abstraction faite du nucléole, n'ont aucune affinité pour le carmin : les préparations bien traitées n'y montrent qu'un seul élément coloré, c'est le nucléole. Quant à la substance achromatique de la vésicule germinative elle se montre constituée de deux parties : une zone bien différenciée entourant le corpuscule germinatif, qui se maintient autour de lui pendant tous les stades ultérieurs de la maturation de l'œuf. Je lui ai donné le nom de prothyalosome. L'autre partie, dans laquelle on distingue manifestement une structure treUlissée, je l'ai appelée la portion accessoire. Ces mêmes particularités se rencontrent dans la vésicule germinative d'autres animaux : Cli. Julin a fait récemment d'excellentes préparations d'œufs de Clavelline {ClaveUina Rissoayia). Là aussi nous constatons que de toutes

372 EDOUARD VAN BENEDEN.. les parties du noyau de l'œuf le nucléole fixe seul la matière colorante; la membrane et le réticulum nucléoplasmique sont totalement dépourvus de chromatine et il en est de même du suc nucléaire. Ici aussi un prothylosome bien délimité, marginalement placé, entoure le nucléole adhérent à la membrane achromatique de la vésicule. Comment faut-il considérer ce corpuscule qui aussi bien chez la Clavelline que chez V Ascaris megalocephala concentre en lui toute la chromatine nucléaire ? Doit-on le considérer comme un nucléole et dire alors que la chromatine manque dans le noyau de l'œuf? ou bien faut-il le considérer comme un globule chromatique d'un caractère spécial, propre à l'œuf, équivalent à l'ensemble de la charpente chromatique des noyaux ordinaires et ayant par conséquent une toute autre valeur qu'un nucléole? Après la découverte de la charpente réticulée des noyaux, après que l'on eut constaté que les nucléoles disparaissent dans les filaments chromatiques lors de la division cellulaire, qu'ils interviennent dans la constitution de ces filaments, on en est venu à dénier aux nucléoles toute importance morphologique et Klein est allé si loin dans cette voie qu'il les a considérés comme de simples accidents du réseau, comme de simples amas nodaux de la charpente chromatique. Les études minutieuses auxquelles se sont livrés divers histologistes, parmi lesquels il faut citer en première ligne Retzius et Flemming, ont amené une réaction contre cette tendance. Voici comment Flemming définit les nucléoles : Substanzportionen im Kern von besonderer Beschaffenheit gegenüber dem Oerist und dem Kernsaft, fast immer von starkerem Lichtbrechungsvermögen als beide, mit glatter Oberfläche, in einer Umfassung abgesetzt, stets von abgegrenzter Oberflächenform, meist in den Oeristbalken suspendiert, in manchen Fällen axisserhalb derselben gelagert. Tous ces caractères s'appliqueraient au corpuscule germinatif de l'œuf, n'était que, dans la vésicule germinative, le corpuscule nucléoliforme est adhérent à la membrane nucléaire

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 373 s et que,
contrairement à ce que Ton observe dans tous les autres noyaux, il n'existe pas, dans la vésicule germinative, de réticulum chromatique. La charpente nucléoplasmique est achromatique. Or, c'est dans le réticulum chromatique que les nucléoles apparaissent, doués de propriétés spéciales, dans les cellules ordinaires. Diverses considérations me portent à considérer comme plus probable l'hypothèse d'après laquelle le corpuscule germinatif ne serait pas équivalent à un nucléole de cellule ordinaire, mais qu'il représenterait à lui seul tout le réticulum chromatique, y compris la membrane chromatique et les nucléoles des cellules ordinaires. Il faut se rappeler qu'il existe des cellules dépourvues de nucléoles. Je ne trouve de semblables éléments ni dans les pronucleus, ni dans les noyaux des blastomères; les nucléoles manquent constamment, en tant qu'éléments morphologiquement distincts, lors de la division karyokinétique et dans de jeunes noyaux en voie de maturation. Si l'on en juge par le rôle qu'il joue dans la constitution des figures karyokinétiques, l'on peut affirmer que le réticulum chromatique constitue un élément essentiel et par conséquent constant du noyau, tandis que l'absence du nucléole, dans certaines cellules et à certains stades de l'évolution nucléaire, paraît devoir le faire considérer comme un élément d'importance secondaire. Enfin, et c'est là l'argument principal et à mon avis décisif, toute la substance chromatique que l'on trouve dans les figures pseudo-karyokinétiques, dans les globules polaires et dans le pronucleus femelle dérive du corpuscule nucléoliforme de l'œuf. Tout le réticulum chromatique du pronucleus femelle et par conséquent deux des quatre anses de la première figure karyokinétique dérivent du soi-disant nucléole. Or, les anses chromatiques d'un noyau en voie de division se forment aux dépens de la charpente chromatique du noyau maternel. Il est donc rationnel de considérer le corpuscule nucléoliforme de la vésicule germinative comme l'équivalent

374 EDOUARD VAN RENEDEN. d'une charpente chromatique, alors surtout que nous ne trouvons nulle part ailleurs de chromatine dans la vésicule genninative de l'œuf. L'on pourrait encore invoquer la constitution même de Télémont, formé de deux disques dans chacun desquels on distingue quatre globules chromatiques agglutinés entre eux au moyen d'un ciment moins chromophile. Une semblable structure n'est connue pour aucun nucléole; elle fait du corpuscule nucléoliforme de l'œuf un élément d'un caractère tout spécial. Il y a lieu de faire remarquer ici que, dans la genèse des pronucleus, les dérivés du soi-disant nucléole de l'œuf se comportent exactement comme le petit noyau chromatique du zoosperme. Or rien ne peut nous faire supposer que cet élément soit l'équivalent d'un nucléole, quoiqu'il en ait l'apparence. D n'est pas probable que ce petit noyau spermatique soit un noyau de cellule ordinaire; pour se prononcer sur sa valeur, en connaissance de cause, il faudrait avoir étudié à fond la spermatogénèse; mais il me paraît naturel de le considérer, par analogie, comme représentant lui aussi la charpente chromatique du noyau du spermatozoïde. L'on a désigné anciennement sous le nom de membrane nucléaire le contour net qui sépare un noyau du protoplasme cellulaire. Le caractère vésiculeux du noyau était universellement admis. Flemming a le premier démontré que la couche limitante externe du noyau peut être colorée et qu'elle se rattache à la charpente réticulée du noyau dont elle forme la limite périphérique. L'emploi des forts grossissements lui fit reconnaître que, dans certains noyaux, la couche chromatique corticale est discontinue, qu'elle présente de petites interruptions; mais pour être perforée cette couche n'en mérite pas moins le nom de membrane. Cependant la question suivante l'essortait de ces premiers résultats de Flemming : n'existe-t-il pas, en dehors de cette couche limitante du réticulum chromatique, une autre membrane, contre la face interne de

REGIIERCnES SIR LA FÉCONDATION. 375 laquelle se trouverait appliquée la couche chromatique? Pfitzner et Retzius se sont prononcés contre cette hypothèse ; mais Flemming, dans son dernier ouvrage arrive à une conclusion opposée. Il admet qu'il existe, dans certains noyaux, indépendamment d'une couche chromatique marginale une membrane achromatique qui, pour être très fine dans beaucoup de cas, n'en est pas moins une couche particulière. Je suis loin de vouloir émettre le moindre doute sur la réalité de l'existence d'une semblable membrane dans les cellules étudiées par Flemming. Mais pas plus dans les pronucleus que dans les noyaux des blastomères de l'*Ascaris* du cheval, je n'ai pu me convaincre de l'existence simultanée de deux couches distinctes, l'une achromatique, l'autre chromatique, quand ces éléments nucléaires sont arrivés à leur complet développement. La membrane achromatique primitive de ces noyaux peut s'imprégner de chromatine et puis abandonner de nouveau cette substance ; membrane achromatique et couche corticale chromatique sont une seule et même formation. Quant à la membrane manifestement achromatique de la vésicule germinative, je la considère comme équivalente à ce que j'ai appelé la membrane achromatique des pronucleus et des noyaux des blastomères. Cette membrane paraît, il est vrai, plus régulière, assez résistante pour présenter, à un moment donné, des plis; son double contour est continu et ininterrompu. A mon avis, il s'agit ici d'une fusion des microsomes et des interfils analogue à celle qui se produit lorsqu'un filament moniliforme du protoplasme se transforme en un filament homogène ou lorsque plusieurs filaments semblables se soudent entre eux en un cordon homogène. Ce qui me porte à croire qu'il en est ainsi, c'est le fait positivement établi que lors de la disparition de la vésicule germinative cette membrane se résout en granulations reliées entre elles; c'est aux dépens de ces granules réimisés entre eux que se constituent en partie les fibrilles de la figure ypsiliforme. Quels sont les rapports morphologiques entre noyau et pro

376 EDOUARD VAN BENEDEN. toplasme? constituent-ils des formations indépendantes l'une de l'autre ou bien, comme Ta soutenu Heitzmann, comme le pensent Frommann et Klein y a-t-il continuité entre les filaments du noyau et ceux de protoplasme? Déjà dans son premier travail Frommann affirme avoir vu des cordons sortir du noyau pour se continuer dans le protoplasme. Klein est arrivé à la même conclusion. Parmi les Mts que j'ai eu l'occasion d'observer j'en ai signalé plusieurs qui plaident en faveur de la notion d'une continuité organique entre les éléments du réticulum nucléoplasmique et les fibrilles constitutives du protoplasme. 1

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 377 6^ La structure du réseau nucléoplasmique, avant son envahissement par la chromatine, comme après le retrait de cette substance, est très semblable, voire même identique à celle du protoplasme. De part et d'autre nous trouvons des microsomes reliés entre eux par des interlacs, et formant un treillage dont les mailles sont remplies par une substance interfilamenteuse. La membrane achromatique a aussi une structure treillagée. Elle constitue une limite au delà de laquelle le treillage n'est pas susceptible d'être envahi par la chromatine nucléaire. Cette membrane est d'habitude perforée et par ces orifices s'établit une continuité entre le suc nucléaire et la substance interfilamenteuse du protoplasme. Ceci s'observe aussi bien avant qu'après l'imbibition des éléments de la membrane achromatique par la chromatine. Les microsomes sont de dimensions très inégales aussi bien dans la membrane que dans les réticulum protoplasmique et nucléaire. C'est en examinant avec attention de gros microsomes de la membrane que Ton peut observer directement la continuité avec les fibrilles du protoplasme d'un part, du noyau de l'autre ; car il y a, dans beaucoup de cas, un rapport entre le volume du microsome et l'épaisseur des fibrilles qui le rattachent aux éléments voisins. Quand, par suite de la fusion de ses éléments constitutifs, la membrane a perdu sa porosité, quand on ne peut plus y distinguer les microsomes, il n'est plus possible de constater la continuité entre le réseau nucléoplasmique et le treillage du protoplasme cellulaire. IV. De la division indirecte des cellules. Mes recherches sur la segmentation et l'étude que j'ai faite des phases successives par lesquelles passe le noyau, lors de la division, jettent quelque lumière sur diverses questions restées obscures jusqu'ici; elles contribueront, je l'espère, à concilier les divergences qui existent encore entre les opinions des cytologues qui ont le plus contribué à fonder l'histoire de la karyokinèse,

378 EDOUARD VAN BENEDEN. A Flemming revient le mérite d'avoir démontré l'identité essentielle des phénomènes qui s'accomplissent pendant la segmentation et la division indirecte, telle qu'elle se passe dans les tissus. Mes recherches sur Tarsacride du cheval confirment entièrement cette conclusion que Flemming avait tirée de ses études sur la segmentation chez les Echinides. Si Ton tient compte des faits actuellement connus relatifs à la karyokinèse des cellules végétales, nul ne pourra douter que le processus ne soit au fond le même partout, que les différences portent seulement sur des détails sans importance principielle et que, si Strasburger et Flemming soutiennent sur certains points essentiels des thèses bien différentes, cela tient en partie à des défauts d'observation, en partie à des erreurs d'interprétation. Nous avons vu la substance chromatique se concentrer au début, dans des fragments de cordons qui se réunissent entre eux bout à bout, de façon à donner naissance à un cordon unique, contourné, pelotonné, siégeant exclusivement à la périphérie du noyau ; ce cordon se raccourcit et s'épaissit progressivement; puis il quitte la surface du noyau et nous le retrouvons alors, vivement coloré, à l'intérieur du corps nucléaire devenu achromatique, toujours bien délimité par une membrane composée de granules incolores (Kernwandung de Strasburger, chromatische Kernmembran de Flemming). Ce cordon nouveau est composé de globules plus ou moins écartés les uns des autres; (Chromatinkugeln de Pfitzner); ses grains sont de volume très variable. Il est bien certainement formé d'un substratum achromatique imbibé de chromatine. Strasburger donne à ce stroma le nom de Nukleohyaloplasma et il admet que cette substance est chargée de granules chromatiques (Nukleomikrosomen); il pense que le cordon se constitue à la fin de disques alternativement plus pâles et plus foncés, les premiers étant formés d'hyaloplasme, les seconds de substance microsomique. Je n'ai jamais pu observer, dans le cordon nouveau, que les globules chromatiques fussent formés de granules et j'ai trouvé (comme les étranglements comme les nœuds se colorent; ils le font

RECUERCHES SUR LA FÉCONDATION. 379 seulement à un moindre degré. Puis survient le phénomène de la segmentation transversale du cordon, d'où résulte la formation des anses chromatiques. Ce phénomène s'accomplit partout, dans les blastomères de notre ascaride, comme dans les cellules des tissus animaux et végétaux. Si, pour les phénomènes qui caractérisent le début de la karyokinèse, il n'y a guère de divergences d'opinions, tout au moins en ce qui concerne les faits les plus apparents, il n'en est plus de même pour la suite. Strasburger admet une seconde division transversale des premiers segments et il cherche à étendre aux cellules animales les résultats de ses observations sur les cellules des plantes. Les segments secondaires Strasburger les appelle les éléments de la plaque nucléaire ; il leur décrit une forme de J ou de U. Ils peuvent être très courts et ont alors l'apparence de grains. Flemming nie positivement, en ce qui concerne la plupart des cellules animales, la seconde segmentation transversale de Strasburger et sur ce point je ne puis que me rallier aux affirmations de Flemming. Chez l'ascaride du cheval le doute n'est pas possible, à raison du petit nombre des anses. Dans chaque pronucleus le cordon chromatique se divise directement en deux anses d'égale longueur; dans les blastomères le cordon se segmente directement en quatre portions et ces anses ne subissent aucune segmentation transversale ultérieure. La plaque nucléaire de Strasburger se constitue, avant son dédoublement, de segments secondaires {Kernplatteelemente) réunis deux à deux de façon à constituer des couples. (Cellules mères du pollen chez *Fritularia*). Chaque couple, composé de deux segments secondaires, se divise par une seconde segmentation transversale; des deux éléments constitutifs d'un couple, l'un est destiné à l'un des noyaux filles, l'autre au second noyau dérivé. Flemming soutient au contraire que chaque anse primaire se subdivise en se fendant suivant sa longueur en deux anses secondaires et rien dans ses observations ne l'autorise à affirmer que de ces deux anses l'une se rend à l'un des noyaux filles,

82 EDOUARD VAN BENEDEN. petit nombre des anses
 chromatiques, le volume de ces éléments et leur groupement si régulier en
 un seul et même plan équatorial. Il ressort clairement des observations que
 nous avons faites qu'il faut admettre dans l'histoire de la karyokinèse une
 plaque nucléaire simple d'abord, double ensuite et que, comme Strasburger
 l'a soutenu, chaque anse primaire fournit une de ses moitiés à chacun des
 noyaux dérivés. Le processus essentiel d'où résulte le dédoublement de la
 plaque, Strasburger ne l'a pas compris : au lieu d'une segmentation
 transversale des anses, c'est un dédoublement longitudinal qui se produit et
 c'est avant tout, aux admirables recherches de Flemming que nous devons la
 connaissance de ce phénomène. Le présent mémoire renferme la
 démonstration de ce fait capital que les pronucleus mâle et femelle
 interviennent à égalité de titres, en fournissant chacun deux anses
 chromatiques à la plaque nucléaire, dans la constitution de cette plaque :
 chaque noyau fille reçoit du disque équatorial deux anses secondaires mâles
 et deux anses secondaires femelles. Delà la notion de l'hermaphrodisme
 nucléaire et par conséquent cellulaire. Une particularité qui ne paraît guère
 avoir attiré l'attention, c'est que les extrémités des anses primaires
 présentent des caractères spéciaux : elles sont presque toujours renflées en
 massues. Les anses secondaires, complètement séparées et écartées l'une de
 l'autre dans toute leur longueur, restent encore en continuité l'une avec
 l'autre à leurs extrémités qui répondent aux bouts renflés des anses
 primaires. La rupture, à ces extrémités, se fait tantôt plus tôt, tantôt plus
 tard, mais toujours en dernier lieu. Quand elle se fait tardivement se produit
 la figure doliforme et l'on voit alors les méridiens du tonneau, formés
 chacun de deux demi-anses secondaires, établir une continuité chromatique
 plus ou moins complète entre les deux noyaux filles en voie de formation.
 La rupture finit toujours par se faire dans le plan équatorial du tonneau et
 cette rupture n'est que le dernier stade de la division longitudinale des anses
 primaires.

RFXIIERCIIIES SUR LA FÉCONDATION. 383 Je pense que les particularités signalées par Flemming en ce qui concerne la division des cellules spermatogènes de la salamandre, particularités qui se retrouvent dans beaucoup de cellules végétales trouvent leur explication dans ce qui précède. Il ne s'agit probablement pas là d'un processus particulier de division indirecte : l'interruption équatoriale des cordons chromatiques méridiens n'est plus une segmentation transversale retardée, mais bien la fin de la division longitudinale et les méridiens ne sont pas des cordons primaires, mais des cordons secondaires encore unis bout à bout. On ne se produit, dans les blastomères de l'ascaride, rien de comparable aux changements de position du point d'inflexion dans les anses secondaires, lors de leur cheminement vers les pôles de la figure dicentrique. Je ne songe pas à contester que ces changements très compliqués[^] minutieusement décrits par Strasburger, ne puissent se produire dans certaines cellules. Mais chez l'ascaride le fait que dans les disques subéquatoriaux les anses secondaires tournent leur coude vers les pôles est une conséquence nécessaire de l'arrangement des anses primaires, de leur division longitudinale et de l'écartement progressif des disques subéquatoriaux. J'ai indiqué plus haut les faits qui m'ont conduit à soupçonner que, pendant l'écartement des disques subéquatoriaux, les anses secondaires peuvent subir un nouveau dédoublement dans le sens longitudinal. Les observations de Flemming sur les cellules spermatogènes de la salamandre me confirment dans cette manière de voir (page 258, fig. 4, 5 et 6 du livre de Flemming, Zeitschrift etc.) Ce que Flemming a pris pour une segmentation longitudinale retardée, s'accomplissent dans les noyaux filles (stades stellaires) est à mon avis un second dédoublement longitudinal. S'il en était autrement, si la division longitudinale représentée par Flemming (page 258, fig. 4, 5 et 6) répondait à la division des anses primaires, celle-ci perdrait complètement la portée que nous lui attribuons : à notre avis elle trouve sa raison d'être dans la circonstance que les noyaux filles doivent recevoir leur

384 EDOUARD VAN BENEDEN. substance chromatique de
 cJutctine des parties constitutives des cordons chromatiques primaires, d'où
 résulte une symétrie parfaite entre la charpente chromatique des deux
 noyaux dérivés. C'est cette nécessité qui détermine le dédoublement
 longitudinal deaxordons primaires, et l'écartement progressif des anses
 jumeUes!i- Le dédoublement qui se produit au stade stellaire des cellules
 filles ne peut avoir cette signification. Les anses secondaires ou jumelles
 sont manifestement destinées ici à un même noyau fille. Mes observations
 me portent à interpréter, dans le sens que je viens d'indiquer, les figures de
 Flemming. La division des cordons pîmaires dans les cellules
 spermatogènes de la salamandre a probablement échappé à Flemming et les
 méridiens des figures doliformes ne sont pas des cordons primaires, mais
 des anses secondaires unies bout à bout. La division longitudinale n'est pas
 encore terminée. En ce qui concerne l'origine et l'histoire des éléments
 achromatiques des figures karyokinétiques il existe aussi entre Flemming et
 Strasburger des divergences d'opinions sur des points essentiels. Tandis que
 Strasburger assigne aux fibrilles achromatiques du fuseau une origine
 protoplasmique, qu'il les fait pénétrer secondairement dans le noyau en voie
 de division, Flemming soutient la thèse qu'ils sont d'origine nucléaire.
 D'après mes recherches la vérité se trouverait entre les deux, tout au moins
 en ce qui concerne les cellules de l'ascaride où j'ai étudié la division. Avant
 que les fibrilles dont il s'agit ne soient bien apparentes deux masses
 sphéroïdales, que j'ai appelées les sphères attractives, ont fait leur apparition
 dans le protoplasme cellulaire. Ces corps doués de propriétés particulières,
 plus homogènes et plus avides de carmin que le reste du protoplasme,
 présentent à leur centre un corpuscule ou un amas de corpuscules d'où
 partent, en rayonnant, des fibrilles très ténues. Bientôt on reconnaît
 manifestement, tant par la structure du protoplasme que par la forme du
 blastomère, que le corps de

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 385 la cellule s'est divisé en deux portions polaires, dont les sphères attractives occupent les centres et une zone équatoriale dans laquelle siège la plaque nucléaire (disque équatorial chromatique). Si Ton examine avec attention les éléments achromatiques de l'ancien noyau, on reconnaît que les microsomes achromatiques sont allignés, à la périphérie, suivant des lignes méridiennes convergeant vers les sphères attractives. Parmi les rayons divergents, qui partent des sphères attractives, il en est qui sont dirigés vers la plaque équatoriale; ceux-là sont plus distincts que tous les autres ; ils constituent une sorte d'éventail ayant pour centre le corpuscule polaire. On distingue en même temps, dans l'axe de l'ancien noyau, des fibrilles bien nettes formant avec les éventails une figure qui paraît être un fuseau achromatique. Néanmoins on distingue, sur le trajet de chacune des fibrilles, suivant la limite de la sphère attractive, un granule plus volumineux divisant la fibrille en une portion faisant partie de la sphère et une partie engagée dans l'ancien noyau. L'origine en partie protoplasmique, en partie nucléoplasmique de chaque fibrille paraît donc éminemment probable : il semble que la portion achromatique de l'ancien noyau complète les portions polaires de la cellule en voie de division et que la structure radiaire qui se manifeste dans le protoplasme cellulaire se dessine en même temps dans le corps achromatique de l'ancien noyau. De même que les lignes méridiennes achromatiques les fibrilles du fuseau sont des rayons différenciés de l'étoile, dont le centre répond au milieu de la sphère attractive. Tout se passe comme si la partie achromatique de l'ancien noyau se trouvait confondue avec le protoplasme et comme si elle subissait, en même temps que le protoplasme, l'influence des deux centres dynamiques dont l'action s'étend jusqu'à la zone équatoriale. Les fibrilles constitutives du fuseau se forment en partie dans les sphères attractives, en partie dans le corps nucléaire, aux dépens des filaments achromatiques du nucléoplasme. Un autre point sur lequel je ne puis partager l'opinion de mes devanciers, est relatif à la constitution du fuseau. Je ne puis

386 EDOUARD VAN BENEDEN. pense pas qu'il s'agisse là d'une fuseau complet, mais bien de deux cônes, dont les ôbiilles contractiles se fixent aux anses chromatiques secondaires et les tirent véritablement vers les sphères attractives. Il ne peut donc être question, comme le pensent Flemming et Strasburger, d'un cheminement des éléments chromatiques le long de fibrilles achromatiques. Ce qui a donné lieu à l'illusion du fuseau, c'est l'existence de ce que j'ai appelé les filaments réunissants. Mais ces éléments ne sont qu'une trame achromatique que laisse derrière elle la chromatine au moment où s'établit la discontinuité chromatique entre les anses secondaires jumelles, suivant l'équateur de la figure. Les sphères attractives ne prennent aucune part directe à la reconstitution des noyaux; elles finissent par disparaître dans le corps protoplasmique de la cellule. Le noyau se reconstitue aux dépens des anses secondaires chromatiques et d'une charpente achromatique de mieux en mieux délimitée, qui se trouve interposée entre la masse chromatique du noyau en voie d'édification et la sphère attractive correspondante. J'ai décrit le processus de cette reconstitution que l'on peut appeler la maturation du noyau; je n'ai pu observer entre la phase stellaire et le stade réticulé des cellules filles rien qui réponde au stade pèlbtoniïé de Flemming. Le parallélisme que Flemming et Retzius ont voulu établir, entre la série des phénomènes de reconstitution des noyaux filles et les phases d'évolution progressive du noyau maternel en voie de division n'a, dans mon opinion, aucune valeur principielle. En ce qui concerne la division du corps cellulaire mes études sur l'*Ascaris* m'ont conduit à cette conclusion que les choses se passent ici non pas comme on l'admet pour les cellules animales, mais au contraire conformément aux observations des botanistes et de Strasburger en particulier chez les cellules végétales. La formation d'une plaque cellulaire, dans les limites de l'espace circonscrit par les filaments de réunion, est on ne peut plus claire. Cette plaque se dédouble

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 387 et ce n'est que la portion périphérique de la zone cellulaire équatoriale qui se scinde par la formation d'un étranglement circulaire transversal. V. — Formation et signification des globules polaires. Il est généralement admis aujourd'hui que les globules polaires se forment à la suite d'une division cellulaire indirecte et que ces globules ne sont rien autre chose que des cellules réduites. L'on a bien signalé quelques différences entre les figures karyokinétiques et celles que j'ai appelées pseudokaiyokinétiques; mais la formation aux dépens de la vésicule germinative d'un fuseau {Bichtungsspindel des auteurs, Amphiasma de Rebut de Fol) comparé et identifié à un fuseau de division, la circonstance que l'on a vu le corps cellulaire se diviser en deux parties inégales (le globule polaire d'une part, l'œuf de l'autre) ont fait passer légèrement sur ces différences. Pour O. Hertwig, pour Fol, pour Selenka, pour Flemming, pour Mark, pour Trinchese et pour plusieurs autres auteurs la formation des globules polaires est une division cellulaire incomplète et asymétrique. Les deux cellules résultant de la division sont de dimensions fort inégales, tandis que les noyaux qui proviennent du fuseau ont des dimensions similaires dans les globules et dans l'œuf. A raison de la présence du fuseau, le mode suivant lequel s'opère la genèse des globules polaires, serait une division karyokinétique. L'une des questions que j'ai eu en vue de résoudre, quand j'ai commencé mes recherches sur l'*Ascaris*, c'est celle du mode de formation des globules polaires. La division cellulaire indirecte est aujourd'hui bien mieux connue, grâce aux beaux travaux de plusieurs cytologues et avant tout aux brillantes recherches de Flemming, qu'à l'époque où les recherches sur lesquelles se fondent les idées actuelles sur la signification des globules polaires ont été entreprises. La distinction entre les éléments chromatiques et achromatiques des figures kaiyoki

388 EDOUARD VAN BENEDEN. nétiques, les transformations successives de la charpente chromatique, son intervention dans la genèse des noyaux filles sont autant de découvertes de date récente. Flemming a démontré le premier que lors de la segmentation de l'œuf les noyaux se comportent comme dans la division des cellules des tissus animaux et végétaux; mais aucune recherche n'a été faite jusqu'ici en vue de décider si tous ces phénomènes s'accomplissent lors de la genèse des globules polaires. La conclusion de mes études c'est que, dans la formation des globules polaires, il ne s'agit pas d'une division karyokinétique. Je résumerai rapidement les faits qui justifient cette opinion; mais auparavant je tiens à répondre à une objection que l'on pourrait être tenté de faire. Les figures complexes qui se produisent dans le vitellus et que j'ai longuement décrites sont fort différentes des images caractéristiques de la division karyokinétique. L'on pourrait croire que les différences peuvent être attribuées aux méthodes employées. Il ne peut en être ainsi et voici pour quels motifs. En traitant un utérus entier, pai* l'alcool au tiers, en colorant par le carmin boracique et en montant ensuite dans la glycérine des œufs des diverses parties de cet utérus, tous les œufs en segmentation montrent, avec une netteté admirable, les figures karyokinétiques vraiment typiques que j'ai décrites plus haut, tandis que les œufs dans lesquels les globules polaires sont en voie de formation montrent des images bien différentes de toutes celles que l'on connaît comme caractéristiques de la kaiyokinèse. Si la méthode employée est convenable dans un cas eUe doit l'être aussi dans l'autre et puisqu'il s'agit d'œufe traités tous en même temps, les différences ne peuvent être mises sur le compte du mode de préparation. Je ne me suis pas borné du reste à un procédé unique; j'ai eu recours & des méthodes diverses et toutes m'ont donné des résultats identiques, en ce qui concerne les points essentiels. Les raisons qui me déterminent à affirmer que la genèse des globules polaires ne peut pas êti'e assimilée à une division karyokinétique sont les suivantes :

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 389 1« Dans toute division cellulaire indirecte le plan suivant lequel s'opère la division est perpendiculaire à l'axe de la figure dicentrique; il répond au plan équatorial de cette figure. Au contraire, quand il s'agit de la formation des globules polaires le plan suivant lequel s'opère la division passe par l'axe de la figure dicentrique; il est par conséquent normal à l'équateur. Cette considération est décisive; elle suffirait & elle seule à justifier l'opinion que j'ai exprimée.

2® Lorsqu'un noyau se prépare à la division karyokinétique sa substance chromatique se réunit dans un cordon pelotonné; im[^]wvn-' ^n[^] ce cordon se raccourcit progressivement et devient de plus en ^ plus épais; puis il subit une segmentation transversale; les anses chromatiques qui en résultent se dédoublent; elles se disposent en une plaque équatoriale occupant le milieu de l'ancien noyau; les anses secondaires se disposent en deux groupes ou disques subéquatoriaux, de telle manière que, dans chaque disque, on trouve un nombre d'anses secondaires égal au nombre des anses primaires; des deux anses jumelles l'une se porte invariablement dans l'un des disques secondaires, l'autre dans l'autre disque. Aussi bien dans le disque équatorial que dans les disques subéquatoriaux les anses affectent une disposition stellaire. Grâce à la contractilité des fibrilles achromatiques formant ce que l'on a appelé le fuseau nucléaire les deux groupes d'anses secondaires s'écartent progressivement de l'équateur et se rapprochent des pôles. Au voisinage de ces pôles chaque groupe chromatique, uni à une masse achromatique différenciée au préalable, donne naissance à une nouvelle[^] Uarpente nucléaire, à un nouveau noyau. Avant rrrfff?WSieSk des noyaux le corps cellulaire se divise ; à cet effet il se produit dans le plan équatorial un étranglement circulaire; la formation d'une plaque cellulaire et le dédoublement de cette dernière achèvent la séparation des deux cellules filles. Tous ces phénomènes font défaut, quand il s'agit de la formation des globules polaires; et l'on constate dans la gènes[^] de ces éléments des phénomènes qui ne se rencontrent pas Wh de la division karyokinétique.

390 EDOUARD VAN BENEDEN. Les éléments chromatiques des figures pseudokaryokinétiques dérivent d'un globule splanchnique, le corpuscule genninatif. Ce corpuscule se constitue de deux plaques qui se disposent symétriquement par rapport à l'équateur de la figure dicentrique. Il n'y a ici rien de comparable ni au stade de pelotonnement, ni au stade stellaire, ni au stade équatorial. Au moment de l'apparition de la figure dicentrique, et même avant ce moment, les deux disques nucléolaires sont déjà séparés l'un de l'autre et ils occupent déjà les positions relatives que l'on retrouve à toutes les phases de révolution de la figure ypsiloniforme. Ces deux disques ne s'écartent pas de l'équateur; ils ne se rapprochent pas des pôles. Lors de la formation du premier globule polaire chaque disque se divise en deux moitiés dont l'une s'engage dans le globule polaire, tandis que l'autre reste dans l'œuf. Les éléments chromatiques des globules polaires et du deuthyalosome ne donnent pas naissance à une charpente chromatique. Il ne se produit pas, lors de la libération du globule, d'étranglement protoplasmique équatorial; les globules polaires paraissent être expulsés du corps protoplasmique de l'œuf à la suite de l'apparition d'une solution de continuité dans la couche superficielle du vitellus. D'autre part nous ne trouvons, lors de la division karyokinétique, rien qui rappelle la désagrégation d'une portion étendue du noyau, comme on l'observe quand la vésicule germinative se détache et que son hyalosome seul reste distinct du protoplasme. Rien de semblable à l'hyalosome dans les figures karyokinétiques. L'on pourrait objecter que si l'on ne voit pas dans l'histoire de la pseudokaryokinèse les images chromatiques caractéristiques de la division indirecte cela tient à la petitesse des figures auxquelles donne lieu la masse chromatique peu considérable du noyau ovulaire. Les deux disques nucléolaires ne sont-ils pas deux plaques subéquatoriales formées très tôt et à des stades très réduites? S'il en était ainsi il faudrait admettre en tous cas que les stades préalables à la formation des disques subéquatoriaux précèdent ici l'apparition de la figure dicentrique

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 391 et qu'à la suite de la formation des éléments achromatiques si complexes, qui entrent dans la composition de cette figure, les disques subéquatoriaux ne subissent aucune modification ultérieure; ils se maintiennent identiques pendant toute l'évolution de la figure ypsiliforme. Il y aurait déjà là des différences importantes avec ce qui se produit dans la karyokinèse. Mais il y a plus : il est absolument certain que dans la formation de la seconde figure pseudo-karyokinétique les éléments chromatiques ne passent par aucun des stades caractéristiques de la kaiyokinèse, et les éléments chromatiques sont assez volumineux, leur composition assez facilement reconnaissable pour que l'on puisse affirmer qu'il ne se produit ni charpente nucléaire réticulée, ni cordons pelotonnés, ni anses, ni figures stellaires chromatiques. Il en est de même en ce qui concerne la première figure pseudokaryokinétique. Il n'y a aucune analogie, à n'importe quel stade de l'évolution, entre les éléments chromatiques globulaires des figures pseudokaryokinétiques et les filaments imbibés de chromatine d'un noyau ordinaire en voie de division. 8® Les figures achromatiques auxquelles on a donné le nom de fuseaux de direction ou d'amphiasters de rebut ne sont nullement équivalentes aux fuseaux nucléaires. J'ai exprimé l'opinion que les fuseaux nucléaires ne sont pas constitués, comme on les a décrits jusqu'ici, par un faisceau de fibrilles reliant entre eux les pôles de la figure dicentrique. Le fuseau nucléaire est formé, dans les blastomères de l'*Ascaris* du cheval, de deux cônes se regardant par leurs bases ; ces deux cônes sont séparés l'un de l'autre par le disque équatorial, aux éléments chromatiques duquel s'insèrent les fibrilles achromatiques de ces cônes. Ces fibrilles ne sont, comme Fol l'avait supposé, que des rayons polaires insérés aux éléments chromatiques plus apparents que les autres rayons des asters. C'est là ce qui distingue les éléments achromatiques du soi-disant fuseau nucléaire : les fibrilles du fuseau se fixent toutes aux éléments du disque équatorial. Il est incontestable que les images que j'ai décrites sous les noms de figure ypsili-

392 EDOUARD VAN BENEDEN. forme et de seconde figure pseudokaryokinétique répondent au premier et au second fuseaux à direction des anteurs. L'on a comparé l'ensemble de ces images aux fuseaux nucléaires. C'est là notamment ce qu'a fait Bütschli. Le fuseau de direction du Citrion répond à l'un de nos figures pseudokaryokinétiques. Mais il est incontestable, si l'on s'en rapporte à l'analyse que j'ai faite de ces figures, qu'une figure pseudokaryokinétique se distingue essentiellement d'un fuseau nucléaire en ce qu'elle est principalement formée de fibrilles qui n'ont aucun rapport avec les éléments chromatiques. Ces fibrilles seraient bien plutôt comparables aux rayons polaires des asters qu'aux fibrilles du fuseau nucléaire. Toutes les fibrilles périphériques des figures pseudokaryokinétiques sont dans ce cas. Seules les fibrilles axiales, à raison de leurs rapports avec les éléments chromatiques des disques nucléolaires, pourraient être comparées aux fibrilles achromatiques des fuseaux nucléaires. Mais il y a, entre les figures pseudokaryokinétiques et les amphiasters de division des différences importantes, en ce qui concerne les autres éléments achromatiques de ces figures. Je ne sais pas que l'on ait observé, dans la karyokinèse, l'entrecroisement équatorial des fibrilles tel que je l'ai décrit; je ne connais rien non plus, dans la division indirecte, qui puisse être comparé aux plaques stellaires. Je ne pense pas que les asters des figures karyokinétiques puissent devenir superficiels ou même être placés superficiellement dès leur origine, comme c'est le cas pour l'un des asters de la seconde figure pseudokaryokinétique. Les diverses raisons que je viens de faire valoir démontrent clairement que la seule analogie qui existe entre les figures pseudokaryokinétiques et les images successives qui se produisent lors d'une division cellulaire indirecte consiste dans l'apparition, au voisinage du noyau, de deux centres d'attraction. Nous entrevoyons la raison d'être de ces centres dynamiques dans la karyokinèse; leur présence dans la pseudokaryokinèse est inexplicable, à l'heure qu'il est; mais étant donné que l'influence exercée par ces centres est toute

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 893

différente dans les deux cas, que les images qu'ils déterminent sont très différentes, l'on est autorisé à affirmer que leur fonction n'est pas la même. Les phénomènes de la pseudokaryokinèse, qui amènent la formation des globules polaires, ne peuvent donc être assimilés à ceux qui accompagnent la division cellulaire indirecte. Mais il n'en résulte pas que les globules polaires ne sont pas des cellules. La pseudokinèse n'est-elle pas un mode particulier de multiplication, différent de la karyokinèse proprement dite ? Je ne le pense pas et il y a de nombreuses raisons à faire valoir à l'appui de cette opinion négative. Remarquons d'abord que la série des phénomènes préalables à la formation des globules polaires ne se présente dans aucune division cellulaire actuellement connue. Si, dans la genèse de ces globules, il s'agissait d'une multiplication cellulaire, le mode suivant lequel s'accomplit le phénomène serait particulier à ce cas spécial. De plus si nous recherchons l'origine de l'opinion actuellement reçue quant à la valeur cellulaire des globules polaires nous la trouvons dans la découverte du Aiseau de direction, identifié à tort à un fuseau nucléaire. S'il est démontré que ce rapprochement n'est pas justifié, que les phénomènes qui amènent l'élimination de ces globules ne peuvent être assimilés à ceux qui caractérisent la karyokinèse, l'argument sur lequel reposait la notion de la cellularité des globules se trouve par là même dépourvue de fondement. Il est évidemment impossible de prouver que la pseudokaryokinèse n'est pas un mode spécial de multiplication cellulaire; mais, tant que l'on ne connaîtra pas de cellules ordinaires se multipliant suivant ce procédé, l'on ne pourra admettre qu'il s'agit ici d'un mode spécial de division cellulaire que s'il est prouvé, d'autre part, que les globules polaires sont des cellules. Si l'on trouvait dans les globules polaires les diverses parties constitutives de la cellule, si ces globules étaient formés dans tous les cas d'un corps protoplasmique et d'un élément nucléaire, l'on pourrait hésiter à se prononcer; mais il n'en est pas ainsi.

394 EDOUARD VAN BENEDEN. n ressort clairement de tout l'exposé qui précède (chapitre m), que le premier globule polaire est l'équivalent du deuthyalosome, que le second globule est l'équivalent du pronucleus femelle, enfin que l'un et l'autre se constituent exclusivement d'éléments dérivés de la vésicule germinative de l'œuf; ils sont donc d'origine nucléaire. Le corps clair achromatique des globules dérive de la substance du prothyalosome. On ne peut donc le considérer comme représentant le corps cellulaire des globules. Beste leur contour. N'a-t-il pas la valeur d'une couche proioplasmique très-mince? H suffit de jeter un coup d'œil sur les figures pour ce convaincre de ce fait que le contour du premier globule polaire se continue, sans aucune interruption, dans le contour du deuthyalosome. Or celui-ci se comporte non comme une cellule, mais comme un élément nucléaire. Quant au second globule, sa constitution est identique à celle du pronucleus femelle, au moment de la naissance de cet élément. De part et d'autre le corps clair est délimité par une couche achromatique différenciée; l'histoire du pronucleus femelle démontre que ce contour achromatique devient plus tard chromatique, qu'il est par conséquent une membrane nucléaire. Si le pronucleus femelle est un noyau, le second globule polaire est aussi un élément nucléaire. L'équivalence et l'identité de constitution des deux éléments ressort avec évidence de l'examen des figui-es représentées planches XVni et XVin&w (remarquer en particulier la fig. 5 de la pi. XVUIbis). H n'y a pas de doute sur la valeur exclusivement nucléaire des deux globules polaires chez V *Ascaris megadocepJiala*; ces corpuscules rejetés par le vitellus ne sont pas des cellules. Je suis loin de vouloir nier, que dans beaucoup de cas, les globules polaires ne se constituent d'une couche protoplasmique et d'éléments nucléaires. Les descriptions et les figures publiées par divei-s auteurs, par Hertwig, par Fol, par Blochmann, par Mark et par Trinchese ne justifieraient pas ce doute. Mais il ne suffit pas de la présence d'un revêtement

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 395 protoplasmique, à la périphérie de ces éléments, pour que leur valeur cellulaire soit établie. Si Ton fournit la preuve que dans un cas la genèse des globules polaires ne peut être assimilée à une division cellulaire, que ces globules sont d'origine exclusivement nucléaire, l'on sera justifié à douter de la vérité de l'opinion actuellement reçue quant à la valeur morphologique de ces éléments. J'ajoute qu'il est éminemment probable que chez les vertébrés, pas plus que chez les Ascaris, les globules polaires ne sont le résultat d'une karyokinèse. Même chez les mammifères, où ces éléments rappellent ceux de beaucoup d'animaux inférieurs, je n'ai jamais pu rien découvrir des phénomènes décrits chez les invertébrés, comme se produisant préalablement à la formation des globules polaires. J'ai formulé plus haut mon opinion sur la valeur physiologique des globules polaires. Us se constituent de l'ensemble des éléments mâles de noyau ovulaire : l'œuf, avant sa maturation, est hermaphrodite comme toute cellule; pendant sa maturation il rejette ses éléments mâles. J'ai fourni la preuve de l'hermaphrodisme des noyaux des deux premiers blastomères et fait valoir diverses considérations qui justifient l'opinion d'après laquelle il en serait de même pour toutes les cellules qui en dérivent. Rien ne nous autorise à admettre que les deux premiers blastomères soient constitués autrement que les cellules qu'ils engendrent et le fait que les phénomènes de leur genèse sont identiques à ceux qui amènent leur division est un puissant argument en faveur de cette manière de voir. Si les cellules des tissus sont hermaphrodites, les œufs doivent être dans le même cas; ils sont de par toute leur histoire et surtout de par leur origine de simples cellules. Le caractère sexuel femelle de l'œuf prend naissance seulement après l'expulsion des globules polaires; dans la fécondation les éléments mâles de l'œuf sont remplacés par des éléments nouveaux apportés par le zoosperme. D y a longtemps déjà que j'ai exprimé l'idée qu'il feut

396 EDOUARD VAN BENEDEN. rattacher le phénomène du retrait à l'élimination des globules polaires. Voici comment j'ai formulé cette opinion dans mon mémoire sur la formation des feuilletés chez le Lapin. „ Au moment où commence le retrait du vitellus il existe, sous la zone pellucide, une membrane mince qui s'est formée aux dépens de la couche corticale du jaune et qui est la vraie membrane vitelline. Cette membrane j'ai pu l'isoler en écartant la zone pellucide, et les préparations que j'ai obtenues ne laissent aucun doute quant à l'existence de cette membrane, qui est tout à fait indépendante de la zone pellucide. J'ai démontré son existence, il y a dix ans, dans des œufs en voie de segmentation. Je pense que cette membrane se forme tout à la fin de la période de maturation. Il est absolument certain qu'elle apparaît avant la fécondation; mais je n'ai jamais pu l'isoler sur des œufs ovariens avant que le vitellus ait commencé à se rétracter. Ces trois phénomènes, le retrait du vitellus ou plutôt l'expulsion du liquide périvitellin, la formation de la membrane vitelline et le rejet des corps directeurs paraissent être concomitants, inséparables l'un de l'autre, déterminés par une seule et même cause et requérir par conséquent une même explication. Le rajeunissement de la cellule s'accomplit en deux phases; dans la première la cellule se débarrasse à la fois d'une partie déterminée de son noyau (corps directeurs) et de certains éléments protoplasmiques (liquide périvitellin et membrane vitelline) ; dans la seconde phase les parties expulsées sont remplacées, grâce à la coïncidence qui se fait entre la partie femelle de l'œuf et le ou les spermatozoïdes. „ L'étude de l'ascaride du cheval m'a confirmé dans ma manière de voir* sur la nécessité de rattacher le retrait du vitellus ou plus exactement la formation des couches périvitellines à la genèse des globules polaires. Nous voyons, en effet, la substance périvitelline constituer deux formations successives et distinctes, à chacune desquelles se rattache un globule polaire. Le premier globule polaire est expulsé quand la première couche a atteint son complet développement II

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. S97 reste adhérent à la face interne de cette coque. Et pendant que le second globule polaire se forme la seconde couche périyitelline se constitue. Le second globule polaire qui reste adhérent au globe vitellin retractor affecte, vis-à-vis de la seconde formation, les mêmes rapports que le premier par rapport à la première couche. Les mêmes phénomènes pour être moins nettement séparés chez le lapin, ne paraissent pas moins s'effectuer chez ce mammifère, comme chez Tascaris, en deux périodes. La première s'accomplit à l'ovaire; elle comprend la formation d'un globule, d'une membrane et d'une petite quantité de liquide ; la seconde se passe probablement dans l'oviducte; le liquide périvitellin augmente et un second globule est expulsé. J'ai donné à cette membrane isolable, après durcissement de l'œuf, le nom de membrane vitelline. Je crois cette dénomination défectueuse : je pense, en effet, que cette membrane n'est que la portion corticale plus consistante de la première formation périvitelline et il vaudrait mieux, pour indiquer ces rapports, la désigner sous le nom de membrane périvitelline. La portion corticale de la seconde formation périvitelline paraît douée aussi, chez l'ascaride du cheval, de propriétés particulières : sur l'œuf frais, elle semble constituer une membrane distincte, d'un aspect tout particulier que j'ai décrit plus haut. Le fait qu'une partie du protoplasme ovulaire est expulsée, en même temps que les résidus nucléaires que nous appelons globules polaires, permet de supposer que le spermatozoïde fournit, lors de la fécondation de l'œuf, non seulement un élément nucléaire, le pronucleus mâle, mais aussi des éléments protoplasmiques destinés à remplacer les substances périvitellines. Il est certain que le zoosperme apporte dans le vitellus non seulement un noyau, mais aussi du protoplasme. Rien n'autorise à affirmer que le rôle du protoplasme spermatique est secondaire dans la fécondation; mais j'ai signalé quelques faits qui permettent de douter de l'importance de l'apport protoplasmique. Cette question reste entièrement ouverte.

398 EDOUARD VAN BENEDEN. VI. — Copulation des produits sexuels. (Tai décrit plus haut avec beaucoup de détails le phénomène de la pénétration du zoospenne. Je puis me dispenser de revenir ici sur les motifs qui m'ont déterminé à distinguer le fait de la pénétration du phénomène de la fécondation proprement dite. J'ai consacré un chapitre spécial de mon mémoire à l'histoire de la copulation et j'ai formulé en tête des divers paragraphes les faits essentiels que révèle l'étude de ce phénomène. V Dans l'immense majorité des cas il ne pénètre dans un œuf qu'un seul zoosperme. Un seul spermatozoïde suffit donc à la fécondation. Des dispositions toutes particulières empêchent l'entrée successive de deux ou de plusieurs zoospermes, n y a donc lieu de supposer que la pénétration de plusieurs gonocytes mâles constitue une condition désavantageuse pour le développement ultérieur de l'embryon. Dans un petit nombre de cas deux spermatozoïdes réussissent à s'introduire simultanément. Je ne puis rien affirmer quant aux conséquences qui en découlent; mais certaines observations semblent indiquer que chaque zoosperme peut donner naissance à un pronucleus auquel cas l'aster chromatique primaire de la première figure karyokinétique se constituerait non de quatre mais de six anses. Si le phénomène décrit par Kupffer sous le nom de ^ fécondation complémentaire, se produit chez certains animaux^ il ne constitue certainement pas un fait essentiel à toute fécondation. Rien de semblable ne se produit chez nos ascarides. 2^ Le zoosperme pénètre dans l'œuf par un point déterminé de sa surface. Ce point répond au pôle d'imprégnation. Le protoplasme ovulaire y est à nu dans les limites de cette portion de la surface du vitellus qui répond au bouchon d'imprégnation. Un vrai micropyle existe chez l'ascaride du cheval ; mais son existence est de très courte durée. Il n'existe pas plus que la membrane vitelline, au moment où l'œuf devient libre dans la partie inférieure de l'ovaire. Il se forme dans l'oviducte.

RECHERCHES SVK LA FÉCONDATION. 399 3® Le
zoosperme et Tœof s'accolent run à l'autre par les points correspondants de
leurs corps protoplasmiques; leurs axes se trouvent, au moment de la
copulation, dans une même direction. 4

400 EDOUARD VAN BENEDEN. tozoïde attire à lui une partie du corps ovulaire, tandis qu'une autre partie se rattache plus particulièrement à la vésicule germinative. IO** Pendant la maturation de l'œuf le zoosperme subit des modifications importantes que j'ai indiquées plus haut; mais son petit noyau chromatique et sa couche périnucléaire conservent les mêmes caractères jusqu'au moment où le second globule polaire est expulsé. VII. — La fécondation. L'œuf ovarien fouwiit au gonocyte ovulaire un corps protoplasmique réduit par la soustraction des substances qui constituent les couches périvitellines et un noyau réduit par suite du rejet des éléments, en partie chromatiques, en partie achromatiques, qui entrent dans la composition des globules polaires. La vésicule germinative subit une première réduction lors de sa disparition apparente : une partie de sa substance se confond à ce moment avec le protoplasme ovulaire. L*œuf ovarien réduit je l'appelle gonocyte femelle; le noyau réduit c'est le pronucleus femelle. J'ai créé précédemment le nom de gonocyte pour désigner un corps cellulaire pourvu de deux éléments nucléaires à caractères sexuels différents. J'ai appliqué ce nom à l'organisme des infusoires, pourvus d'un endoplasme et d'un endoplastule et aussi au corps ovulaire pourvu de deux pronucleus. Mais il ressort clairement de l'étude de la fécondation, chez l'ascaris du cheval, qu'un œuf pourvu de ses deux pronucleus est exactement l'équivalent d'une cellule ordinaire. J'ai démontré que dans les noyaux de chacun des deux premiers blastomères l'on trouve l'équivalent d'un demi-pronucleus mâle et d'un demi-pronucleus femelle ; il est probable qu'il en est de même dans les cellules qui en dérivent. Dès lors une cellule à un noyau unique ne se distingue en rien d'essentiel d'une cellule à deux pronucleus séparés. L'étude de la division d'une cellule à deux pronucleus montre qu'elle se conduit

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 401

identiquement comme une cellule unique. Il n'y a donc pas lieu de désigner sous une dénomination spéciale une cellule à deux pronucleus; il est inutile d'employer le mot gonocyte pour désigner cet élément hermaphroditique comme toute autre cellule. Mais au lieu d'expulser ce nom du vocabulaire cytologique il y aurait utilité, ce me semble, à le conserver, en modifiant le sens que je lui ai d'abord donné. Je propose de l'employer en y joignant les qualificatifs femelle ou mâle pour désigner l'œuf réduit, à la suite de sa maturation, et le spermatocyte après le rejet de sa portion cytoplasmique et devenu spermatozoïde. Si, au point de vue de morphologique et de par leur structure, les pronucleus ne diffèrent en rien de noyaux ordinaires, il est évident qu'au point de vue physiologique ils ne sont nullement l'équivalent de noyaux. Chaque pronucleus équivaut à un demi-noyau présentant, de par son origine, un caractère unisexué. Telle est la justification du terme ;pr(mvr de u8 que j'ai créé pour désigner ces éléments et qui est généralement accepté aujourd'hui. Mais si le pronucleus femelle n'est pas l'équivalent d'un noyau ordinaire, il est clair que le globe vitellin, pourvu de son pronucleus, n'est pas une cellule. Si une dénomination spéciale est justifiée pour l'élément nucléaire elle l'est aussi pour le corps cellulaire. C'est pourquoi je propose de désigner, sous le nom de gonocyte femelle le globe vitellin pourvu de son pronucleus. Quant au spermatozoïde, il se distingue de tout élément cellulaire proprement dit par bien des caractères; jamais on n'observe de division d'un zoosperme. L'élément nucléaire qu'il renferme devient un pronucleus; il n'est donc pas équivalent à un noyau; dès lors le corps du spermatozoïde n'est pas une cellule et le nom de gonocyte mâle pourrait lui être utilement appliqué. De par son origine cet élément se distingue de toute autre cellule en ce que le spermatocyte dont il dérive ne devient un spermatozoïde, qu'après s'être débarrassé d'une partie de sa substance; cette partie rejetée par le

402 EDOUARD VAN BENEDEN. spermatocyte c'est le cytophore ou plus exactement la portion cytophorale. Je n'ai pas à revenir ici sur l'opinion que j'ai exprimée plus haut, en ce qui concerne l'interprétation du phénomène de la fécondation. Je pense que la fécondation consiste essentiellement dans l'achèvement du gonocyte femelle et sa transformation en une cellule, c'est-à-dire dans le remplacement des éléments expulsés par des éléments nouveaux apportés par le zoosperme. Les éléments nucléaires éliminés (globules polaires) sont remplacés par le pronucleus mâle ; et de même que les globules polaires confondus avec le pronucleus femelle constituaient un noyau de cellule, la vésicule germinative, de même le pronucleus mâle et le pronucleus femelle réunis représentent à eux deux un noyau de cellule unique. Il est indifférent que ces deux pronucleus soient soudés en un élément unique en apparence, ou qu'ils restent séparés. Il y a des raisons de croire que même dans les noyaux ordinaires la chromatine mâle reste distincte de la chromatine femelle. Le protoplasme gonocytique mâle se confond avec le corps du gonocyte femelle. Mais ce fait constitue-t-il une substitution? est-il essentiel au même titre que le remplacement d'une paille du noyau? C'est là une question discutable, mais difficile à résoudre pour le moment. Après avoir exposé, dans son beau livre sur la génération, l'opinion que Hertwig a formulée sur la nature de la fécondation Hensen ajoute : " Es sind dies die Ansichten welche sich eröffnen; eine theoretische Aisarbeitung derselben hat bisher nicht stattgefunden, flieUs weil ifwdi dos Verhalten der Kernfaden resp. der färbaren Kernsiibstam nicht erfarscht isty theOs tveil iherhaxipt die TlmtsacJie, dass der Kopf des Samenhörperchens zum Kern werde noch bestritten ist „ D'autre part Flemming, après avoir montré que la chromatine du noyau spermatique se confond avec le pronucleus femelle et contribue à augmenter la quantité de chromatine de ce dernier élément, ajoute qu'il ignore ce qu'il advient de l'espace clair qui entoure la chromatine du noyau spermatique : " Was mit dem hellen

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 403 Hofe tvirdy der
dos CentràUcorperchen des Spermakems atich dann noch umgiebt wenn die
Verschmelzung heider Keme beffinnt, habe ich nicht enmtteln können. „ Je
crois avoir fait faire un pas à la connaissance des phénomènes de la
fécondation en montrant : V Qae non seulement le noyau chromatique du
zoosperme, mais aussi la couche achromatique qui l'entoure (couche
périnucléaire) interviennent dans la formation du pronucleus mâle. 2[^] Que
la vésicule germinative fournit au pronucleus femelle non seulement des
éléments chromatiques, mais aussi un corps achromatique. 8[^] Que les deitx
pronucleus, sans se confondre, peuvent acquérir, par le fait de leur
maturation progressive, la constitution de noyaux ordinaires. 4[^] Que chez
l'ascaride du cheval il ne se produit pas un noyau unique aux dépens des
deux pronucleus ; qu'il n'existe pas un " Furchungskem „ dans le sens que
O. Hertwig a attaché à ce mot. L'essence de la fécondation ne réside donc
pas dans la conjugaison de deux éléments nucléaires, mais dans la
formation de ces éléments dans le gonocyte femelle. Unn de ces noyaux
dérive de Fœuf, l'autre du zoosperme. Les éléments nucléaires expulsés
sous forme de globules polaires sont remplacés par le pronucleus mâle et
dès que deux deminoyaux l'un mâle, l'autre femelle se sont constitués, la
fécondation est accomplie. 5

404 EDOUARD VAN BENEDEN. Il ne se produit donc de fusion entre la chromatine mâle et la chromatine femelle à aucun stade de la division. Si une confusion se produit jamais, ce ne peut être que dans les noyaux des deux premiers blastomères. Il y a des raisons de croire que même dans ces noyaux la chromatine mâle reste distincte de la chromatine femelle. Ce qui est certain, c'est que la chromatine mâle ne se confond jamais avec la chromatine femelle en un premier noyau embryonnaire. L'on ne peut donc pas dire avec Hertwig que la fécondation consiste dans la conjugaison de deux noyaux l'un mâle l'autre femelle. Cette conjugaison ne se produit pas chez l'*Ascaris*. Si elle s'opère chez d'autres êtres vivants, elle n'est probablement qu'apparente et, en tous cas, elle n'est pas essentielle au phénomène. La fécondation implique essentiellement une substitution, c'est-à-dire le remplacement d'une partie de la vésicule germinative par des éléments nucléaires provenant du zoosperme, et peut être aussi d'une portion du protoplasme ovulaire (substances périvitellines) par du protoplasme spermatique. Les éléments d'origine mâle et femelle ne se confondent pas en un noyau de segmentation et peut-être restent-ils distincts dans tous les noyaux dérivés. L'étude de la maturation de l'œuf, de la fécondation et de la division cellulaire m'a confirmé dans l'idée que les noyaux cellulaires sont hermaphrodites et cela d'autant plus que la chromatine mâle ne se confond pas avec la chromatine femelle. Si le pronucleus mâle et le pronucleus femelle méritent ces dénominations, qui impliquent leur sexualité, les noyaux cellulaires sont manifestement hermaphrodites. Les cellules des tissus partagent ce caractère avec les protozoaires et les protophytes. Je ne considère pas la fécondation comme une génération. Ce phénomène caractéristique de la vie cellulaire consiste en un échange, et non pas dans la genèse d'une individualité cellulaire nouvelle. Ces déplacements de certains éléments d'une cellule par des parties similaires fournies par une autre cellule ont pour conséquence la constitution indéfinie

REGUERCUËS SIR LA FÉCOÛS DATION. 405 de la vie; ils rendent possibles des multiplications ultériem-es. L'on ne peut concevoir une génération que comme une multiplication d'individualités. Il est probable qu'il n'existe en réalité qu'un seul procédé de multiplication, c'est la division. Dans la fécondation il n'y a pas augmentation du nombre des individualités : cela est bien évident quand la fécondation se présente sous la forme de conjugaison, ou même dans le caractère qu'elle aflfecte chez les Vorticelles. Une Vortîcelle A se résoud en une macrospore M (gonocyto femelle) et une microspore m (gonocyte mâle); une autre B subit le même dédoublement en M' et en m'. Puis M se confond avec m'; M' avec m. H en résulte deux individus rajeunis A' et B'; mais il n'y a pas eu augmentation du nombre des individualités. Avant comme après la fécondation il n'y a que deux Vorticelles. La fécondation telle qu'elle s'accomplit dans les métazoaires s'opère suivant le même schéma. Un œuf A se dédouble en un gonocyte femelle (G) et en globules polaires (g) un spermatocyte se résoud en une portion cytophorale (C), et un spermatozoïde (s). Puis nous voyons G s'unir à s pour donner naissance à une cellule rajeunie qui est la première cellule embryonnaire. Théoriquement C et g devraient pouvoir engendrer une seconde cellule ; en réalité ces éléments s'atrophient; de sorte que, après la fécondation, au lieu de deux cellules capables de divisions ultérieures il ne s'en produit qu'une. Il est clair qu'ici pas plus que dans l'exemple des Vorticelles il n'y a eu multiplication. H semble que la faculté que possèdent les cellules de se multiplier par division soit limitée : il arrive un moment où elles ne sont plus capables de se diviser ultérieu-ement, à moins qu'elles ne subissent le phénomène du rajeunissement par le fait de la fécondation. Chez les animaux et les plantes les seules cellules capables d'être rajeunies sont les œufs; les seules capables de rajeunir sont les spermatocytes. Toutes les autres parties de l'individu sont vouées à la mort. La fécondation est la condition de la continuité de la vie. Par elle le générateur échappe à la mort. Telle est l'hypothèse que j'enseigne depuis 1876 et à

406 EDOUARD VAN BENEDEN Tappui de laquelle je trouve dans l'étude de l'ascaride du cheval de nouveaux arguments. Il serait fort intéressant de rechercher si l'on peut reproduire indéfiniment par bouture une forme végétale, sans qu'il se produise un dépérissement lent, sans que les individus se rabougrissent; si l'espèce peut se maintenir, dans les cas où la fécondation n'intervient pas pour interrompre de loin en loin la série des multiplications par voie agame. Dans l'hypothèse de l'hermaphrodisme des cellules la parthénogenèse s'expliquerait si la formation des globules polaires faisait défaut ou bien si ces éléments, après avoir pris naissance, s'unissaient de nouveau au gonocyte femelle. C'est dans l'espoir de vérifier cette déduction que, en 1876, j'ai proposé à la classe des sciences de l'Académie royale de Belgique de mettre au concours la question de savoir si, dans les cas de parthénogenèse, l'œuf produit des globes polaires. Il est certain que dans la plupart des cas où la parthénogenèse a été observée, la fécondation alterne avec la parthénogenèse; il est probable qu'il en est ainsi dans tous les cas.

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 407 POST-SCRIPTUM. Pendant l'impression de ce mémoire a paru le travail de A. Schneider sur l'œuf et la fécondation. (Dos M und seine Befruchtung, i*» Breslau 1883). L'auteur y rend compte des recherches qu'il a faites, chez diverses formes animales, sur les phénomènes qui se rattachent à la fécondation. Parmi les espèces étudiées par lui se trouve *Ascaris megahceplala*. Les conclusions qu'il tire de ses observations sont, sur un grand nombre de points, le contre-pied de mes propres résultats. Schneider conteste notamment, et c'est là le fait capital de sa publication, l'existence d'un pronucleus mâle; il nie que le zoosperme fournisse à l'œuf un élément nucléaire. Les deux pronucleus il les prend pour deux noyaux résultant de la division de la vésicule germinative; quant au zoosperme il disparaîtrait totalement dans le vitellus. Le travail de Schneider porte, dans toutes ses parties, la preuve évidente de la précipitation avec laquelle les recherches ont été exécutées. Les méthodes employées sont une autre cause des erreurs qu'il renferme. Je trouve inutile de relever ici une à une les divergences d'opinions qui existent entre Schneider et moi sur presque tous les points. On a peine à croire que ce mémoire ait été écrit par l'auteur de la monographie des nématodes, et qu'il émane de l'observateur consciencieux auquel la cytologie est redevable des premières recherches sur les transformations que subissent les éléments chromatiques des noyaux, au moment de la division. Schneider n'a pas même vu qu'il se forme successivement deux globules polaires. Il consacre un chapitre de son travail

408 EDOIAAD VAIN BENEDEN. à la spermatogénèse ; il ne sait pas que les spermatogonies donnent naissance à des spermatogonies invanablement composés de quatre spermatocytes, alors qu'il y a vingt-cinq ans Munk avait parfaitement reconnu, décrit et figuré ces spermatogonies constitués de quatre spermatocytes. H n'a aucune connaissance des cytophores que l'on trouve au milieu des spermatogonies et à la formation desquels contribuent les quatre spermatocytes (pi. XIXfer, fig. 18 à 20). Il admet que dans Tutérus les zoospermes peuvent se transformer complètement en substance réfringente, alors que l'examen le plus superficiel suffit pour montrer que les corps réfringents, que Ton trouve parfois dans les préparations, proviennent invariablement de zoospermes conoïdes brisés et chez lesquels l'hémisphère céphalique s'est accidentellement détaché. Il est vraiment inconcevable qu'avec un matériel aussi lavonible Schneider n'ait pas reconnu qu'il avait fait feiusse route quand, à la suite de ses recherches sur la fécondation de YAitteracanthion riibefis, il a révoqué en doute les fetits les mieux établis par les beaux travaux de Heitwig, de Fol et de Selenka. J'abandonne à ceux qui voudront prendre la peine d aborder le sujet de soin de juger la valeur du mémoire de Schneider et le degré d'exactitude des observations qu'il renfeiTiie.

REGUËRGHES SUR LA FÉCONDATION. 400 EXPLICATION
DES PLANCHES. Je n'ai pas cru devoir évalaer et indiquer en chif&^s le
grossissement des figures. Elles ont été tontes dessinées à la chambre claire.
Je me borne donc à renseigner, pour chacune d'elles, l'objectif employé et
cela par un simple chiffi:*e ou par une lettre msguscne, placés entre
parenthèses à la fin de l'explication de la figure. (4) = Obj. 4 de Hartnack
combiné à la chambre claire d'Oberhauser; (5) = Obj. 5 de Hartnack; (8) =
Obj. 8 du même; (10) = Oly. 10, à Immersion, du même; (D) = Obj. D de
Zeiss; (F) = Obj. F du même constructeur; (1/12) =» Obj, 1/12« à
Immersion homogène, du même; (1/18) » OYj^ 1/18® à Immersion
homogène, du même. PIJINCHK X. Fig. 1 à 6. Œufs de l'oviducte, pour
montrer les changements de forme et de constitution de l'œuf aux divers
moments de la première période de la maturation. Ces œufs ont été traités
par l'acide osmique, colorés par le picrocarmin et montés dans la glycérine
picrocarminatée. La figure 1 représente l'aspect de la surface; les figures 2 à
6 sont des coupes optiques. (8) Fig. 7, 8 et 0. Trois stades de la genèse du
disque polaire et du bouchon d'imprégnation, d'après le vivant. (8) Fig. 10.
Pointillé superficiel d'un œuf traité par l'acide osmique et Je picrocarmin.
(8) Fig. 11. Éléments accidentels du vitellus désignés sous le nom do
plaques à bâtonnets. (10) Fig. 12, 13 et 14. Œufs de l'oviducte d'une femelle
non fécondée, d'après le vivant. (8) Fig. 15. Disque polaire d'un œuf de la
même femelle, montrant les deux couches et les gros globules réfringents
caractéristiques de la région micropylaire dans les femelles non fécondées.
(8)

410 EDOUARD VAN BENEDËN. Fig. IG à 20. Œufs de Toviducte d'une femelle stérile, montrant les changements de forme qui se produisent pendant la première période de la maturation. (4) Planche XI. Fig. 1 à 19. Diverses formes qu'affectent les zoospermies utérins. Toutes ces figures sont dessinées d'après des préparations colorées soit par le carmin boracique, soit par le picrocarmin. (8) Fig. 20 et 21. Zoospermies altérées, dessinées d'après une préparation au sérum artificiel. (8) Fig. 22 à 25. Diverses formes qu'affectent les spermatozoïdes dans la région moyenne de l'utérus. Ils ont été isolés en secouant, dans la glycérine, une portion de la paroi de l'utérus d'une femelle bien vivante, plongé tout entier dans l'acide osmique à 1 o/° (10) Fig. 26 à 29. Zoospermies conoïdes traités par l'acide nitrique, colorés par le carmin boracique et montés dans la glycérine. Fig. SOa. Un faisceau de fibrilles musculaires de Passale, obtenu par dilacération d'une fibre à l'état d'extension; b. deux fibrilles isolées de la même fibre. (10) Dessins de M. le D^r Alex. Fœttinger. Fig. 31a. Fragment de fibre musculaire contractée du même animal; b. deux fibrilles isolées de la même fibre. (10) Dessins de M. le D^r Alex. Fœttinger. Fig. 32. Région micropylaire d'un œuf de la portion inférieure de l'oviducte. Le bouchon d'imprégnation fait saillie en dehors. Ac. osm., picrocarmin, glycérine. (10) Fig. 33 à 42 dessinées d'après des préparations d'œufs traités par l'acide osmique, colorés par le picrocarmin et montés dans la glycérine picrocarminatée. La figure 8 est dessinée au 8 de Hartnack; toutes les autres au 10 du même constructeur. Elles montrent les phénomènes qui se produisent, au moment où le zoosperme est venu se fixer au bouchon. Fig. 43 et 44 ont été fait

REGUERCUES SLR LA FECONDATION. 411 Planche XII. Fig. 45 a, 5 et c et figure 46, a et 6 ont été dessinées d'après une seule et même préparation. Les œufs traités par Tacide osmique, ont été montés dans la glycérine, sans coloration préalable. (1/ 12») Fig. 47 à 56. Ces figures destinées à montrer les stades successifs de la pénétration ont été dessinées d'après dt»s préparations d'oeufs traités par Tacide osmique, colorés par le picrocarmin et montés dans la glycérine. (1/12®) Fig. 57. Région micropylaire d'un œuf frais montrant un zoosperme récemment fixé sur un bouchon déjà altéré. Fig. 58. Image normale ou à peine altérée, d'après le vivant. Fig. 59 à 61. Altérations produites par un séjour prolongé dans le sérum artificiel de Kronecker. (10) Fig. 62. La membrane du spermatozoïde s'est considérablement distendue autour de l'extrémité caudale du zoospeime. Ac. osm. picrocarmin. (1/12«) Fig. 63. Zoosperme complètement entré, mais encore fixé par un épatement terminal de sa queue. (1/12*) Fig. 64, 65 et (>6. Zoospermes récemment fixés, dessinés d'après des préparations alcooliques. Fig. 64. Le zoosperme est encore en dehors de la chambre périspermatique artificiellement produite par l'action de l'alcool. Fig. 65 et 66 la soudure entre la membrane du zoosperme et la membrane vitelline s'était déjà produite; aussi voit on les spermatozoïdes dans l'espace artificiellement produit, délimité par le^ membranes. (10) Planche XIII. Fig. 68 à 74 dessinées d'après des préparations alcooliques, colorées par le carmin boracique, montrent les phénomènes qui se produisent au moment de la pénétration et les altérations qu'anièn(i le traitement par l'alcool faible. (10) Fig. 75. Œuf entier d'après une préparation alcoolique. Chambre périspermatique artificielle considérablement étendue. Réseau protoplasmique du vitellus. Vésicule germinative

^12 EDOUARD VAN BENEDEN. montrant son prothyalosome avec le nucléole fragmenté et sa portion accessoire avec un pseudonucléole. Ce dernier élément est trop vivement coloré. (1/12«) Fig. 76. Portion d'un œuf traité par Talcool, montrant le spermatozoïde à peu près complètement entré et la vésicule germinative transformée. La figure ypsiliforme est en voie de formation. (1/12«) Fig. 77. Portion d'un œuf moins avancé, traité par l'acide nitrique à 8 o/o et coloré par le carmin boracique. Vésicule germinative normalement déformée. Fig. 78. Un œuf entier traité par la même méthode. Les globules réfringents du vitellus sont dissimulés dans toute l'étendue du réticulum. (1/12«) Fig. 79 à 81. Œufs traités par Talcool et colorés par le carmin au borax. On distingue nettement Thyalosome renfermant toute la chromatine du noyau ovulaire. La portion accessoire de la vésicule se résout en substance granuleuse qui se confond avec le protoplasme (fig. 80). La structure radiaire du vitellus est bien marquée (fig. 79). (8) Planche XIV. Fig. 1 y 2, 4 et 5. Déformations de la vésicule germinative antérieures à la pénétration. (Alcool, carmin boracique.) (8) Fig. 3. Vésicule germinative isolée. Même stade. Les pseudonucléoles se voient dans la portion accessoire, tandis que dans le prothyalosome on distingue le nucléole composé de plusieurs globules. (8) Fig. G. Vésicules germinatives déformées antérieurement à la pénétration du zoosperme. (Ac. nitrique 3 o/o. carmin boracique.) (8) Fig. 7. Vésicules germinatives d'œufs traités par l'acide osmique et le picrocarmin, antérieurement à la copulation, n. corpuscule germinatif. pp. prothyalosome. cr. portion accessoire, ps^n. pseudonucléoles. Fig. 8. Vésicule germinative montrant les deux disques nucléolaires dans le prothyalosome. La portion accessoire paraît homogène. (Ac. nitr., carmin borac.) Cette vésicule provient d'un œuf non copulé. (1/12«)

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 413 Fig. 9. Œuf traité par Tac. nitrique et le picrocarmîn. La figure ypsiliforme est en voie de formation. On reconnaît encore la limite de l'espace qu'occupait l'ancienne vésicule germinative. L'hyalosome montre le corpuscule germinatif composé de ses deux disques chromatiques et les fibrilles axiales partant des deux asters qui ont fait leur apparition. Il n'y a plus de corpuscules réfringents qu'à la périphérie et au voisinage de la vésicule. (1/12«) Fig. 10. D'après une préparation alcoolique. La figure ypsiliforme apparaît; Ton voit qu'elle se constitue aux dépens des résidus de la portion accessoire de la vésicule. (8) Fig. 11. Apparition des asters au contact de l'hyalosome. La portion accessoire refoulée et réduite à une plaque se projette, sous la forme d'une bande transversale en travers de l'hyalosome. (1/12«) Fig. 12. Vésicule germinative montrant le début des asters et la masse granuleuse équatoriale résultant de la résolution de la portion accessoire. (1/12«). Fig. 14 à 16. Œuf montrant la figure ypsiliforme à son début d'après des préparations alcooliques. (8) Fig. 17. Idem d'après une préparation à l'acide nitrique et au carmin boracique. La première couche périvitelline a commencé à se former. Les corpuscules réfringents du vitellus ont totalement disparu. (1/12«). Planche XV. Les figures 1, 2, 3, A, 5, 6, 7 et 23 ont été dessinées d'après des préparations à l'acide nitrique, colorées par le carmin au borax et montées dans la glycérine. Les figures 8 à 22 ont été dessinées d'après des préparations d'oeufs traités par l'alcool au tiers et colorés par le carmin boracique. Les figures 1, 2, 5, G, 7 et suivantes jusqu'à 23 ont été dessinées au 8 de Hartnack. Les figures 3 et 4 au 1/12® de Zeiss. Cette planche a pour objet d'illustrer les transformations de la figure ypsiliforme, préalablement à la genèse du premier globule polaire et d'indiquer en même temps les modifications successives que subit le vitellus d'une part, le zoosperme de l'autre pendant cette période de la maturation.

414 EDOUARD VAN BENEDEN. Planche XVI. Cette planche a pour but de montrer les dernières modifications que subit la figure ypsiliforme et la formation du premier globule polaire. Les figures 1, 2, 4, 5, 6 et 20 d'après des préparations alcooliques; 3, 7 et suivantes jusques 19, enfin la figure 21 ont été dessinées d'après des préparations à l'acide nitrique, et colorées soit par le carmin boracique, soit par la fuclisine. 1 à 6 ont été dessinées au 8 de Hartnack; 7 à 21 au 1/12« de Zeiss. « Planche XVII. Formation, constitution et transformations de la seconde figure pseudokaryokinétique. 1 à 14 d'après des préparations à l'acide nitrique. Toutes ces figures ont été dessinées au 1/12« de Zeiss, sauf les figures 9 et 10. (8) Les figures 15 à 18 sont faites d'après des préparations alcooliques. (8) Planche XVIII. Formation du second globule polaire et de la seconde couche périvitelline. 1 à 7 d'après des préparations à l'alcool. 8 d'après une préparation à l'acide acétique glacial. (8) Planche XIX. Formation du second globule polaire, du pronucléus femelle et du pronucléus mâle, d'après des préparations à l'alcool. Planche XIX. Fig. 1, 2 et 3. La seconde figure pseudokaryokinétique en voie de formation, d'après des préparations alcooliques. (1/12«) Fig. 4 à 7. Formation du second globule polaire, du pronucléus femelle et du pronucléus mâle. Séparation et isolement de l'aurole. Préparations à l'acide acétique glacial; montage dans la glycérine, sans coloration préalable'. (1/12*)

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 415 Fig. 8 et 9.

D'après des œufs ti*aités et montés de la même manière. Les pronncleus sont constitués. À côté da pronncleus mâle se voit l'auréole. L'œuf dessiné en 9 montrait très distinctement une structure radiaire. (1/12«) Fig. 10.

D'après le vivant. Œuf vaginal. (8) Planche XWbis, Toutes les figures sont dessinées d'après des préparations à l'alcool, colorées par le carmin

boracique. Les figures 2 à 15 sont faites au 1/12« de Zeiss; les figures 15 à 26 au D. du même constructeur. Fig. 1 à 8. Maturation des pronucleus. Fig.

9 à 13. Stade de pelotonnement. Fig. 14 et 15. Formation des quatre anses chromatiques primaires. Fig. 16 à 26. Dispositions diverses des anses

chromatiques primaires dans le plan équatorial. Fig. 24. Le disque montre un long cordon chromatique supplémentaire. Fig. 26. Les anses

chromatiques se sont dédoublées. Planche \l\er. Tous les œufs représentés sur cette planche avaient été traités par l'alcool et colorés par le carmin

boracique, puis montés dans la glycérine. Fig. 1. Les quatre anses primaires sont en grande partie dédoublées. Fig. 2. Disque équatorial vu obliquement.

Les sphères attractives ont fait leur apparition. Fig. 3 à 13. Les diverses phases de la division cellulaire. Fig. 14. Stade à deux blastomères. Dans l'un

d'eux le noyau montre les quatre anses chromatiques secondaires; dans

l'autre le cordon chromatique est encore au stade de pelotonnement. Fig. 15.

La division est plus avancée. La figure karyokinétique a été dessinée

seulement pour l'un des blastomères en voie de division. L'autre blastomère était complètement divisé.

416 EDOUARD VAN BENEDEN. Fig. 10 et 17. Deux phases de la division d'une spennatogonie. Ac. osm. picrocarmin, baume. (8) Fig. 18. Deux speimatocytes encore réunis; chacun d'eux donne naissance à une portion cytophorale. (Ac. osm. picrocarmin, baume.) (D) Fig. 19 et 20. Deux spermatogemmes, constitués chacun de quatre spermatocytes et montrant au milieu le cytophore composé de quatre parties. Chaque portion cytophorale renferme un corps vivement coloré en rouge. (Ac. osm. picrocarmin baume.) (D)

The text on this page is estimated to be only 26.35% accurate

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 417

BIBLIOGRAPHIE. (I) BÜTSCHLI. — Beiträge zur Kenntniss der freilebenden Nematoden, (Nova Acta Leop. Carol, 1873, Bd. 3G.) (3) L. AUERBACH. — Organologische Studien. 3. Abschnitt. (Breslau, 1874.) (3) BQtschm. — Vorläufige Mittheilung über die Entw. am Ei von Nematoden und Schnecken, (Z. f. w. Z. 1875, Bd. 10.) Vorläufige Mittheilung einiger Resultate von Studien über die Conjugation der Infusorien und die Zelltheilung. (Z. f. w. Z. 1875, Bd. 25.) Studien über die ersten Entwicklungsstadien der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien, 1870. (4) Warnck. — Ueber die Bildung und Entwicklung des Embryos bei den Gasleropoden. (Bull. de la soc. imp. des Naturalistes de Moscou, 1830, T. 13, n° 1.) (3) Edouard Van Beneden. — Recherches sur la composition et la signification de Cœuf, (Mém. cour. de l'Acad. roy. des Se. de Belgique, 1870. (6) Edouard Van Beneden. - La maturation de l'œuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonnaire des Mammifères. (Bull. Acad. roy. de Belgique, 1875, n° de Décembre.) (7) F. M. Balfour. - A treatise of comparative Embryology. (Vol. I. Londres, 1880.) (8) E. L. Mark. — Maturation, fecundation and segmentation of Limax Campestris, (Bull. of the Museum of Comp. Zoology at Harvard College, Vol. VI, no 12.) (9) O. Hertwig. - Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des Thierischen Eies {V^{te} partie. Morphol. Jahrb. Bd. I. fasc. 4, 1873.) (10) Edouard Van Beneden — Contribution à l'histoire de la vésicule germinative et du premier noyau embryonnaire. (Bull. Acad. roy. de Belgique, 1876. Janvier.) (II) O. Hertwig — Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des Thierischen Eies. {I^{re} partie. Morph. Jahrb. Bd. 111, 1877, 3^{te} partie. Ibid. Bd. IV, 1878.) (12) H. Fol. — Sur les phénomènes intimes de la fécondation. (Comptes rendus, Fév. 1877, t. 84) Sur les phénomènes intimes de la division cellulaire. (Comptes rendus, Oct. 1876, t. 83.) Sur le commencement de l'hénogénie chez divers animaux. (Archives des Se. phys. et nat. 1877.) Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux. (Mém. de la Soc. de phys. et d'hist. nat. de Genève, 1879.) (13) Selenka. - Zoologische Studien. Befruchtung der Eier von Toxopneustes variegatus. /

The text on this page is estimated to be only 21.52% accurate

418 EDOUARD VAN BENEDEN. (i4) Flemhing — • Beirrage zur Kennlniss der Zelte vnd ihrer Lebenserscheinungm. (IIDE' Th. Archiv. f. m. Anal. 1882, Bd. 20.) (15) A. Schneider. - Ueber die Auflösong der Eier und Spermalozoeti in den Gesdilechlsorgane, und ueber Befruchlung. (Zool. Anz. 12 Janv. et 29 Mai, 1880.) (16) Brûckë. — Die Eletnefilarorganismei. (Siiz. d. K. Acad. der Wiss. Wicn. Bd.44, 1861.) (17) W. Flëmminc. — Zellsubslanz, Kern und ZelUheilung. {Leipzig, 1882.) (18) Rabl. — Ueber die Enlwicklungsgesch, d, Maleimuschel. (JenaTsche Zcil. Bd. X.) Entwick. d. TeUerscfmecke. (Morph. Jahrb. Bd. V.) (19) Hatscheck. — Ueber EntwicketungsgeschidUe von Teredo. (Arbeilen des Zool. Insl. zu Wicu. T. 111.) (20) Roux. - Ueber die Zeil der Bestimmung der Hauptriclilungen des Froschembryos. (Leipzig, 1883.) (21) Rauber. — Furchung mid Achsenbildung bel Wir bellhieren, {Züol. Anz. 1883, n" 147.) (22) EschHRicHT. — Om Ifidvoidsormenes Oprindclse lidsskrifi for populaere FremslilUinger of Naturvideiukaben. (2. Bd. 2. Hefte.) (23) AUG. Müller. — BeobachCungeti überdie Befruchlungsercheinungen im Ei der Neuuaugen. (Kôni^sberg, 1864.) (24) Galberiji. — Der BefrudUungsvorgang beim Ei von Pelromyzon Planeri, (Z. f. wiss. Z. Bd. XXX.) (25) Kupffer und Benecke. — Der Vorgang der Befruchlung am Ei der Neunaugen. (Konigsberg, 1878.) (26) Meissner. — BeHriige zur Anat. und Pliys. von Mennis albicans. ^Z. f. wiss. Z. Bd. V, 1833.) Beobachiungefi iiber das Eindringen der Saineneietnte in den DoUer, (Z. f. wiss. Z. Bd. VI, 1854.) (27) Bagge. — Disserlaliu inauguralis de evolulione Slrongyli auricularis et Ascaridis acuminale. (Erlangen, 1841) (28) Reichert. — Beitrag zur Enlwickcl. der Samenkôrperchen beiden Nematoden. (MùUer's Archiv . , 1847.) (29) A. Schneider. — Monographie der Nematoden. (30) Nelson. — Ttie reproduction of the Ascaris Mystax. (PhiL Trans , 1852, Part. H.) 131) A. Thompson. — Ueber die Satnetikôrperchen, die Eier und die Befruchtung der Ascaris Mystax. (Z. f. wiss. Z. 1856.) (M) BiscHOFF. — Widerlegung der von D^ Keber bei den Najaden und iX Xcisi'n bei den Ascariden behaupteten Eindringais der Spermaioz&iden in das Ei. ^Giessen, 1853.) Ueber Ei und SamcnbiUiujtg und Befruchtung bei Ascaris Mystax. (Z. f. w. Z. 1855.) ^33} Mi^NK. — Ueber Ei und Sanwibitung und Befruchtung bei den yenwtihien. (i.. f. w.

Z. 1838.) ^31) r.i.\rARËi)K. — De In formation et de la fécondation des œufs chez les ver a Stuiatodes. (lîouO\o, 1859.)

RECHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 419 (35) Leuckart. - Die metis Mücken Parasiten. (36) Nelson. - The reproduction of the *Ascaris* Mysis. (Phil. Transact. 1852, Part II.) (37) Van Bambeke. - Sur les trous vitellins que présentent les œufs fécondés des Amphibiens, (Bull. Acad. roy. Belg. 1^{re} Série. T. XXX.) (38) KUPFFER. — Ueber aktive Betheiligung des Dotters am Befruchtungsakte bei *Bufo variabilis* und *vulgaris*, (Tiré à pari.) (39) Barry. - Researches in Embryology. (Phil. Transact. 1840 et 1843.) (40) BISHOP. — Bestäubung des vorderen D^ Newport bei den Balanchien und IX Barry bei den Kaninchen behaupteten Eindringen der Spermatozoen in das Ei (Giessen, 185-.) (41) Meissner. — Beobachtungen über das Eindringen der Samenelemente in den Dotter. (Z. f. wiss. Z. Bd. VI.) (42) Veil. — Beiträge zur Kenntniss d. Befruchtung u. Entwicklung d. Kaninchen-Eies. (Med. Jahrbücher, 1873.) (43) Hensen. ~ Beobachtungen über die Befruchtung und Entwick. des Kaninchens und Meerschweinchens. (Ztsch. f. Anat. Bd. 1.) (44) KUPFFER. — Ueber Laichen und Entwicklung des Ostsee-Eisbaars. (Berlin, 1878.) (45) DE LA VAILLÉE S^G. — Studien über die Entwicklung d. Amphipoden. (Halle, 1860.) (46) Keber. — Ueber den Eintritt der Samenzellen in das Ei. (Königsberg, 1853.) (47) J. Müller. — Monatsbericht d. Berliner Académie, 1851. (48) Cailberla. — Der Befruchtungsvorgang beim Ei von *Petromyzon fluviatilis*. (Z. f. w. Z. Bd. XXX.) (49) AUG. MÜLLER. — Beobachtungen über die Befruchtungsvorgänge im Ei der Neunatigef. (Königsberg, 1864.) (50) Kuppfer et Benecke. — Der Vorgang der Befruchtung am Ei der Neunaugen, (Königsberg, 1878.) (51) Edouard Van Beneden et Ch. Julin. — Observations sur la maturation, la fécondation et la segmentation de l'œuf chez les Chéiroptères. (Archives de Biologie, vol. 1, 1880.) (52) Edouard Van Beneden. — Recherches sur l'embryologie des Mammifères. La formation des feuillettes chez le Lapin. (Archives de Biologie, vol. I, 1880.) (53) VON BAER. — Die Metamorphose des Eies der Batrachier. (Müller's Archiv., 1834.) (54) Max Schultze. — Observations nonnulles de ovorum ranarum stigmatisatione. Bonn. 1863. (55) Ch. Van Bambeke. — Recherches sur l'embryologie des Batraciens. (Bull. Acad. roy. de Belgique, 1876.) (56) Hensen. — Physiologie der Zeugung. (Handbuch der Physiologie herausgegeben von Dr. Hermann, 1881.) (57) Hoffmann. — Zur Ontogenie der Knochenfische. (Naturk. Verh. der Koninkl. Akad. Deel

XXI.) (58) Ransom. ' Observations of the Ovum of Osseous Fishes. (Phil.
Trans. Vol. 157, 1867.) I

The text on this page is estimated to be only 24.83% accurate

420 EDOUARD VAN BENEDEN. (59) E. Strasbirger. Zellbitditng iind ZetUh^ilung, (!*« Aufl. Jena, 1857, 2»«f Aufl. 1876.) (60) ORllacher. — Beilriige zur Geschichte des Keimbläschens im Wirbelthierei. (Arch. f. micr. Anal. 1872, Bd. VIII.) (61) O. Hertwig. — Beilràge zur Kenn/niss der Bildung^ Befruchtwig xind Theilung des thierischeii Etes in*f Theil. (Morph. Jahrbuch, Bd III, 1877. (62) A. ffiARD. — Note sur les premiers phéiiométies du développemenl de C Oursin. (Comptes rendus. T. LXXXIV, n» 15.) (63) Trinchese. — / primi monienli deWevolaziom tiei MoUuschi. (Mcm. R. Acad. dei Lincei. T. 7.) (64) Blochmann. — Ueàer die Enlwick. der Nerilina fluvioHlis. (Z. f. w. Z. Bd. XXXVI) (65) W. Flemming. — Beitrage zur Keiinlniss der Zeiie und ihrer Lebeiiserscheinungen. (Archiv. fur Mikr. Anat. 1878 à 1882) (66) E. Strasburger. — Zetlbildung und ZelUheiiung. (3 Aufl. 1880.) Ueber den Theilungsvorgng der Zeilkeme und dos Verhàitniss der Kerntheilung zur ZelUheilung ('Arch. f. Mikr. Anal. Bd. 21. 1882.) (67) WoLFSON. — Die embryonale Enlwick, des Limnæus sUigtMtis. (Mél. biolog. de PAcad. Imp. des Sciences de S*-Péter8b. Tome X.) (68) Fol. — Compte rendu sur ce travail de Wolfson, (Zoologischer Jahresbericht fur 1880. I. Page 118.) (WVRAGES CITÉS DANS LA PARTIE GÉNÉRALE. Whitman. - The Embryology of Clepsine. (QuarU Journ. of Micr. ScieDCC 1878. Vol. 18.) Strasburger. — Ueber den Theilungsvorgang der Zeilkeme. (Archiv. f. Micr. Anal. Bd. XXI.) Hanstein. — Bas Protoplasma. Frommann. - Central blall f. d. med. Wiss. 1863, no6). Untersuchungen iiber die normale und pathol. Anatomie des Rückenmarks. (Jena, 1867.) Zur Lehre von der Slruelur der Zellen. (Jenaïsche Z. f. N. 1875.) Ueber Bildung der Stärkekdmmer und Zusammefiseizung der ZeUenmem" bran, 1879. Ueber die Slructur d. Knorpelzellen, v. Satamandra maculosa, 1879. Zur Lehre von der Slructur der Zellen. (Jen. Z. f. N. Bd. 14, 1880.) Diffcrenürungen und Umbildungen im Protoplasma. (Sitz. d. Jen. Ces. 1880.) Beobachtungen iiber Slructur und Bewegungsersdi. der Pflanzefizellen, (Jcna, 1880.)

REGHERCHES SUR LA FÉCONDATION. 421 Heitzmann. —
 Untersuchungen über das Protoplasma. (Sitz. d. K. A. d. W. Wien. «875)
 Das Verhältniss zwischen Protoplasma und Grundsubstanz im Thierkörper.
 (Ibid.) KUPFFER. — Ueber Differenzirung des Protoplasma in den Zellen
 thierischer Oewebe, 1875. (Tiré à pari.) Klein. — Observations on the
 structure of Cells and nuclei, (I^{re} partie. Quart. Journ. of Microsc. Se. Vol. 19.)
 Atlas of Histology, (London, 1881.) On the lymphatic System and the
 minute structure of the salivary Glands and Pancreas. (Quart. Journ. of Microsc.
 Se. 1882.) G. SCHWALBE. — Bemerkungen über die Keme der
 Gangenzellen. (Jen. Z. f. N. Bd. X.) EIMER. — Untersuchungen über die
 Eier der Reptilien. (Arch. f. m. A. Bd. VIII.) Ed. Van Beneden. — Contribution à
 la connaissance de l'ovaire des Mammifères. (Arch. de Biol. Vol. I. 1880.)
 SCHÄFER. — On the structure of the immature ovarian ovum in the
 common fowl and in the rabbit. (Proc. of the R. Soc. London, 1880)
 Flemming. — Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer
 Lebenserscheinungen. (Th. I. Arch. f. m. A. Bd. XVI, 1878. Th. II. Ibidem,
 1880. Th. III. Ibidem, 1881.) Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. (Leipzig,
 1882.) Leydig. — Vom Bau d. thierischen Körpers. Tübingen, 1864.
 Lehrbuch der Histologie, 1857. Unters. zur Anatomie und Histologie der
 Thiere, 1883. Ed. Van Beneden. — Contribution à l'histoire de la vésicule
 germinative et du premier noyau embryonnaire. (Bull. Acad. roy. Belg.
 1876.) E. Zacharias. — Ueber die chemische Beschaffenheit des Zellkerns.
 (Bot. Zeit. Année, 39.) Soltwedel. — Freie Zellbildung im Embryosack der
 Angiospermen. (Jen. Z. f. N. 1881.) E. Strasburger. > Zellbildung und
 Zelltheilung. (3^{te} édit. 1880.) Studien über das Protoplasma. (Jen. Z. f. N.
 1876. Bd. X.) Mayzel a publié sur la division cellulaire une série de notes
 dans : Centralblatt f. d. med. Wiss. et en polonais dans Gazeta Lekarska. Il a
 été rendu compte de ses résultats dans Hoffmann-Schwalbe's Jahresber.
 (Voir les titres de ces communications dans Flemming. Zellsubstanz[^] etc.
 page 417) SCHMITZ. — Untersuchungen über die Structur des
 Protoplasmas und der Zellkeme der Pflanzenzellen, 1880. EIMER. — Zur
 Kenntniss vom Baue des Zellkerns. (Arch. f. m. A. 1872. Bd. VII.)
 Weitere Nachrichten über den Bau des Zellkerns. (Bd. XIV, 1877.) Klein.
 — Ein Beitrag zur Kenntniss der Structur des Zellkerns. (Centralblatt für
 die med. Wiss. n^o 17, 1879.) Observations on the glandular epithelium and
 division of nuclei. (Quart. Journ. of Microsc. Se. Vol. 19, 1879.)

The text on this page is estimated to be only 10.81% accurate

422 EDOUARD VAN BENEDEN. Ed. VALENTIN. —
Recherches sur l'embryogénie du Lapin, 1880, V. I. | G. RETZIUS. — Studien
über die Zelltheilung. Biol. Vniers, (Stockholm, 1881.) PANTZKER. —
Veber den feineren Bau der M der Zelltheilung auftretenden fadenförmigen
Differenzirungen des Zellkerns, 1884. (Morphol. Jahrbuch. Bd. VII.) Voir en
outre les travaux de A. SCHIEFFER, Bütschli, O. Hertwig, Fol,
Seligman, etc., cités plus haut. . . ^.. .1-. ' / e:w> Jî. V ,H /ji-. r i'

The text on this page is estimated to be only 6.24% accurate

• .. '■ r.^' ..!" ■ '/' \r(" . /J. /O. f 4 ■ i I '* 1 -■ « /. ' y. • •■ ■.V

The text on this page is estimated to be only 4.11% accurate

o. i.v. '!.•^•A^7^^^/■..'J!^yyyi•'.^•^•^i?'■^^'■■ii: K
If\\..^>..^v^.^,..>i:«i}^.■.j.^vy^U> âi.'.;....-ii4J(^4M' •& 9 «> ■ç» #^ ^ u .9
// /^. . è o \'. • k A m à?' K ■ * 1. /. ci' ;. I ■ < .1. il* IV. \ •. \ -■*■ V ,v î f v^
:■ V ^. ^#r-. V. 4 « » fï «tS5 ■* Il 4» ® 1» ■^ . i. » i » ,« 1^ Ifc %

The text on this page is estimated to be only 5.08% accurate

.. . , f ■ >...■■ ;.••,•'• • ■ t /J. i-* ih ^' A-' . • • t .-•< 0' ■■■■% 0 'J •
•• > % 'il • V // i".. - . . .: \ . • ^ ..S r-V . :^-" /.7. .-^ /A \ • f * « / \ V. ■ ^ / ■ L
.1 i* fi -« y^ .0. '<. :i="" s="" />

The text on this page is estimated to be only 3.56% accurate

o. ■'■r ' ^rA^l^y-'^^h-^^i^hJy^^^^ ^. n mrlfc ///. ■■■■ ^ VA ■• .
». ■)i\j.^ : . V.. ĩ V ^ »é ••. tt> <» // w v. c. * < /^. -?> ■f % # .» #]i A» #
4«> V. t^'. »(

The text on this page is estimated to be only 2.35% accurate

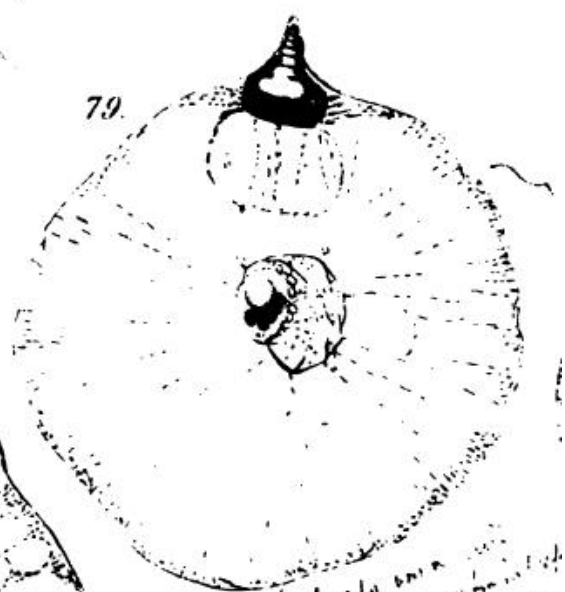
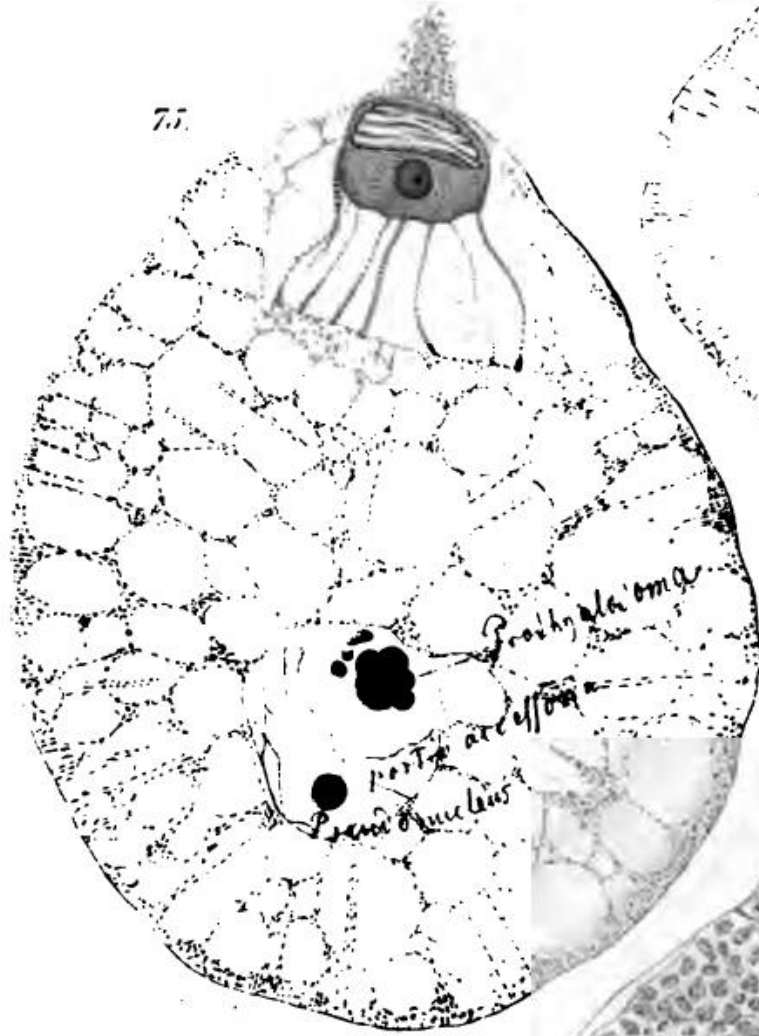
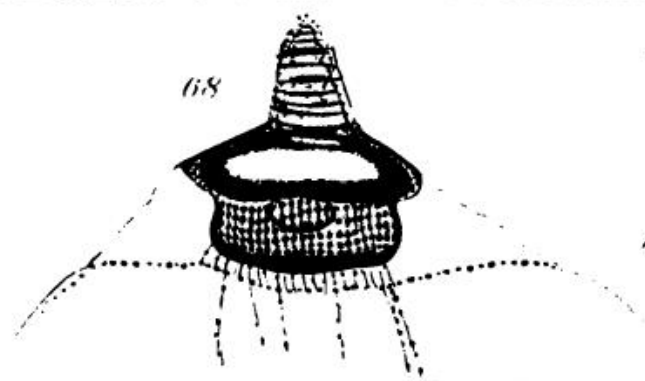
Archives de Biologie. Tome F h ^lô \ r^J a / M -•--- -V ^'y .y n s
u. >: ãî-î, '^..^J>J'^.^ ^-' / X / / 6? ,f.7. y /\ v,^ ■V 67.

The text on this page is estimated to be only 0.33% accurate

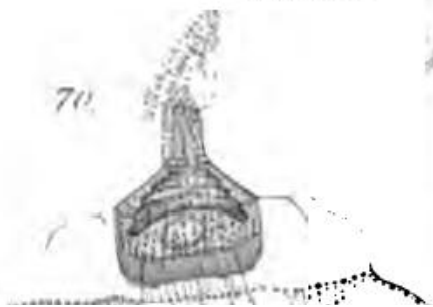
'■^?À ^^>4'-'1""^ ■—' ■io. V ■:V^f^p ■_ '••t^, ^ /

The text on this page is estimated to be only 12.80% accurate

Arxiiiviv de Bro/offir Tome H'.



Hyala area
 with blackish band
 Post. areolae are
 magnified 100 times
 81

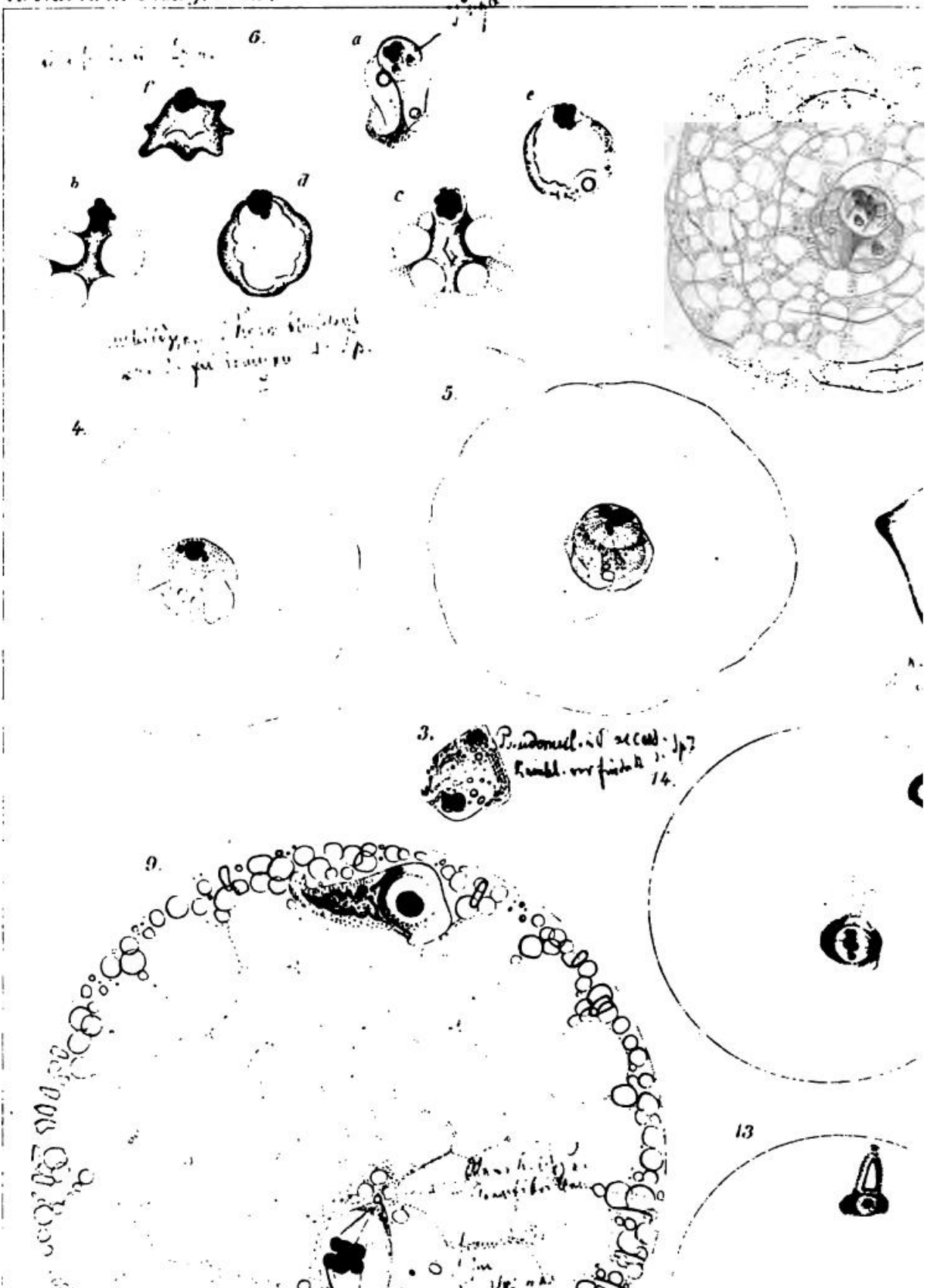


The text on this page is estimated to be only 3.05% accurate

■A k r 'A v _ ^#î C^' ix " ■> -" -İÖ. V, \ âs. ■ ' '>"•■'< ÈÎSi*^r

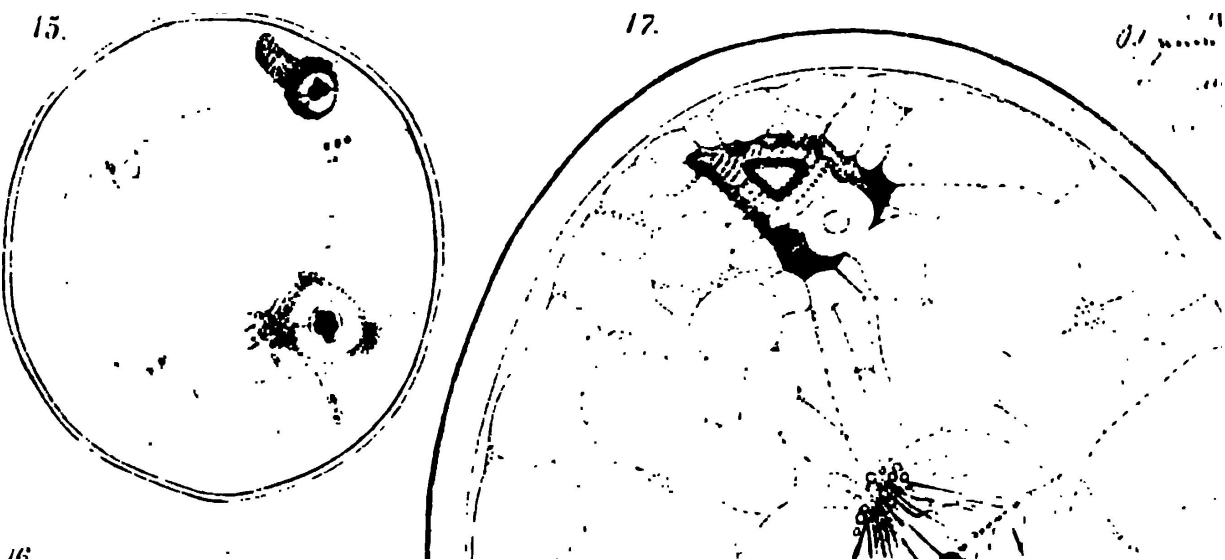
The text on this page is estimated to be only 3.75% accurate

Arrhii'i:-! /le liioh'ie V'/LI'



The text on this page is estimated to be only 4.46% accurate

y.u{^h^H^^'^*'^ *• r '*^**' •■ "^^' -^.;A7///r'.17/.' ^*. \. ... »: .
".-'•)'• ^ ;■ • i.ï/i -•■• J ■■■■'■ I -. /•■/' r/■"/■■' *^/V '^ ■»**^ . " •■T . ' , /' .I
-• ^-w .■/•ta/" iV. ' • ■■.' ' M' ^ • '■ .4tli. ')■■■■■ k. 1 • .« . \ \ \ Jù' . / \ Z' / . ^



The text on this page is estimated to be only 6.96% accurate

. //•. /// f I .) ,ii !lui!t >•/ /'i / « V /l ■ ' ' ■ ■ ■ » » HiM •M 'i. t i
^'>. r I! I / . . ■ ^■. m ■ ^W" V •, y^

The text on this page is estimated to be only 4.55% accurate

Plamh* XV 'L. . ^ ; «» V ^' .y. ■V »* « */■ :^, ! .^' K /'.. \\\ : ' I
t.*.f î> • • H ■ ^ »1 ^ 6*. ■..;-■..•■' •■ '*■♦ i'^ ■ ■j ^ \ 16. \ .. 'U ,N «. • . •■
» /;. ^ ""ll\ .' - >i 1 v./ »

The text on this page is estimated to be only 3.29% accurate

Jrc/im:-.- (U Ilwl/xfif. lu!. IF. /.: "*4>' I i V 'Wk '%< w \ I»

The text on this page is estimated to be only 0.00% accurate

$^1) m r^{\wedge}: ' \blacksquare:^4L^{\wedge} / ::\acute{e}^k. "$

The text on this page is estimated to be only 3.51% accurate

Archives de Bioliufie. Voliï. J 1^ * 11- I '*■! '•'-.îl "t >i J V»-i ' /
■ C: ^•.'IV^' Ml '. »■. ' . ^" / . ■: '-: ' ^» ^v. •■ ■■-•'" . . «■■• ■ • . ■ •. ■
■■.' ■ • ■ • ,; : " : ■ .4"V ■ ." 2 .) ' -!« 7 S. » r A. : • . - / ^ ■ l - . ' - ^ ?(t ^
«9'>»>' / V / . ' ' / • , . ' » / ^ . % ^ / . ; / ô ô ! . / * * %

The text on this page is estimated to be only 4.44% accurate

n.fUr/uM .) ' .■-■*'• V O' /r/ ./ ■<<<■ ^rf>> <>: i: _1 I ^ // rj. ••§
Π> •r^*fe'^ // i- • ■* j ~ . A.' /A É. 'i -". '•' >> 'î ^ ^ "" .1 . <■ • .■■■■\ . -? ■ S
v* ^ . 1 • ■,

The text on this page is estimated to be only 4.55% accurate

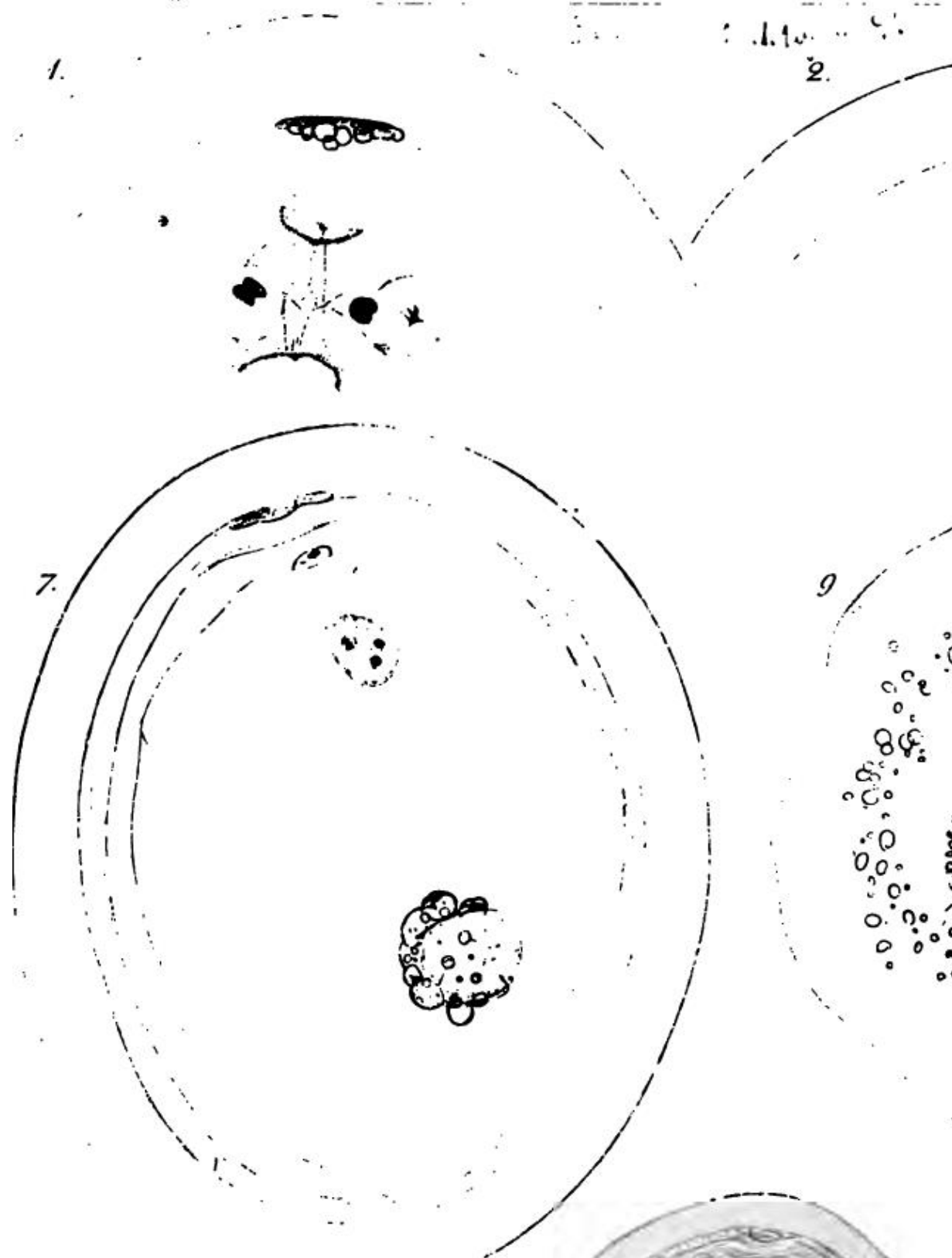
^■,v.,'. ^VA,,.i:/,',,,,, s^f~ fMii,...^:!!- M,,;.1, ,,,■,. .),,,,, A/,.,,,,
Airhiirs d,' Hiatogie. Vol II' l'imchc .Yl'H \ S '^'^i «If*^ ■;;:!!^Ss^ ■I !5^;"

The text on this page is estimated to be only 5.56% accurate

X,' » i » AnhîviS de Hiolotfic Tome H' PiXl'III "■'" J o .r ■^ .?.

The text on this page is estimated to be only 0.25% accurate

/Jrc/iiirs de Huilogic Ibl/i. ■y^ "'-^S) .%, '■ %-:-^^z



The text on this page is estimated to be only 3.94% accurate

..■,-.,..(. -i;... *. ,<. j="" x="" s="" :=""/>

The text on this page is estimated to be only 2.30% accurate

Archires de Hiologic Tome A' / I c«■>. a d ji. CO y^ . c^ J5 JZ JV
/^ . /Q 20 • r

The text on this page is estimated to be only 1.17% accurate

Y -^ ^>. 3. PlancheXlX^ l^ -TT •■.●\ J 9. à o A-*.. ^ JO ^3 .♦ ●
y^ o, ■.) r> " ^ J5. 16 A^ oo OT O m S-i: m,W % ■^ 25 -^

The text on this page is estimated to be only 6.00% accurate

I

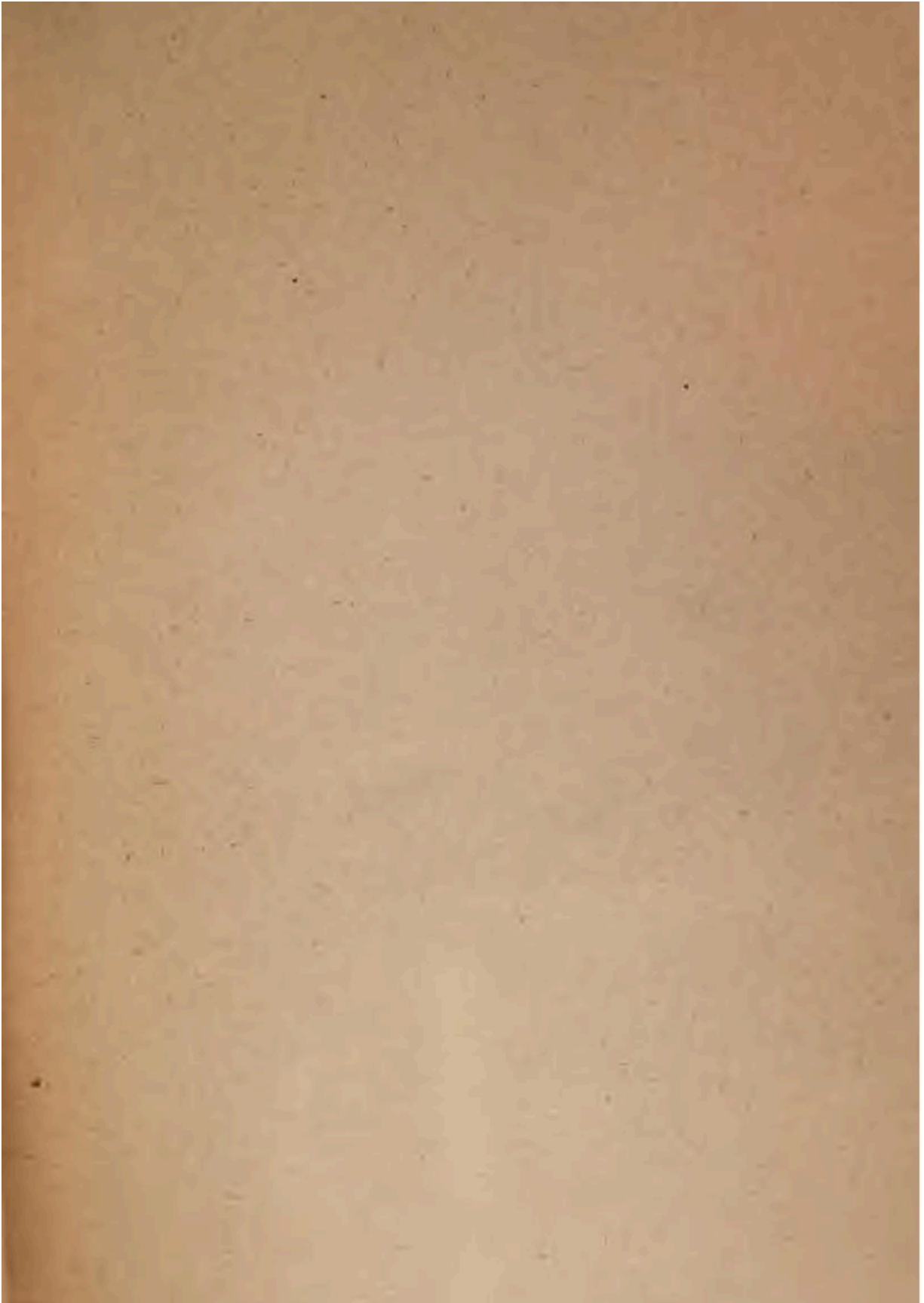
The text on this page is estimated to be only 1.09% accurate

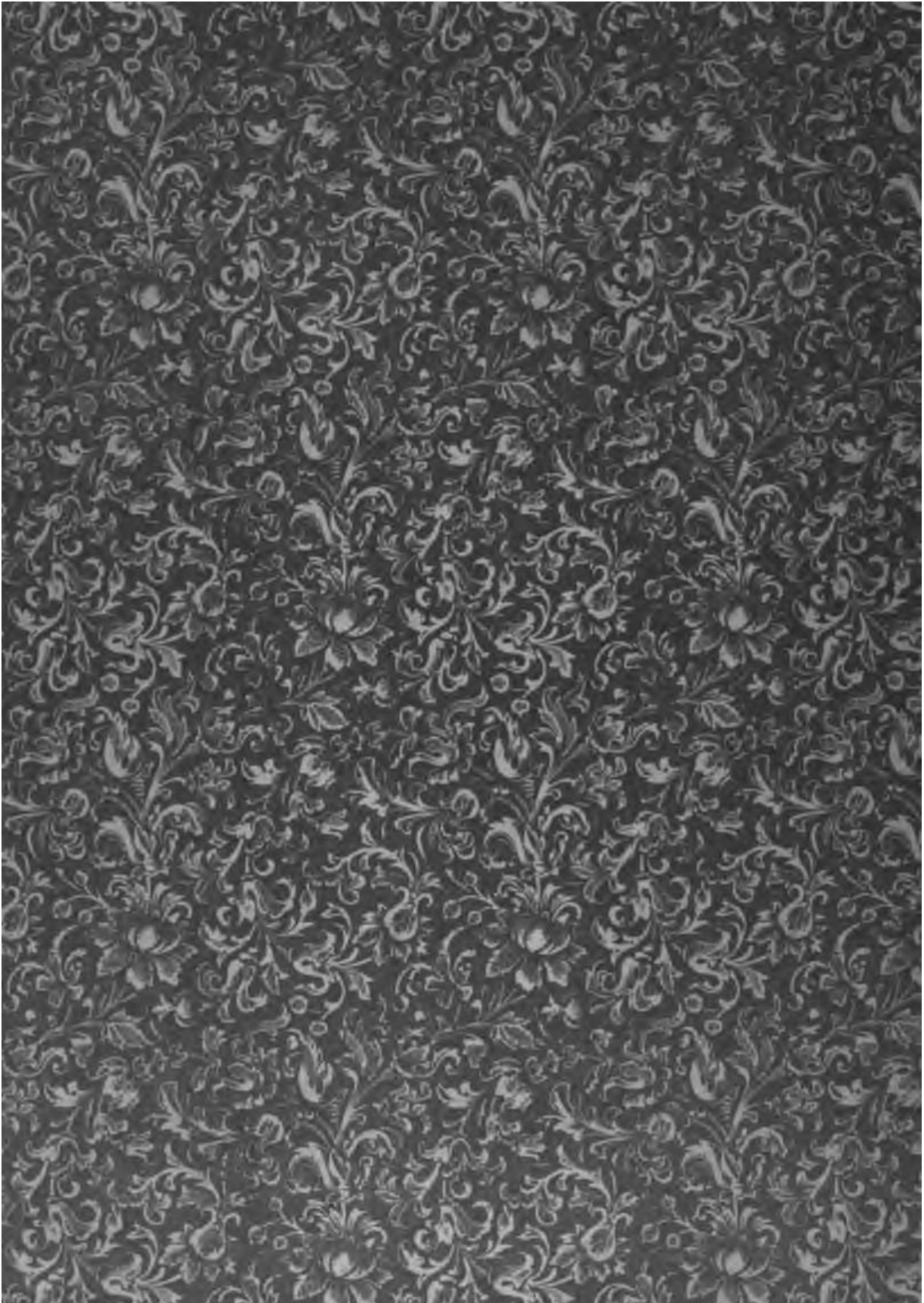
^iaW^*,-^..y»,^V'*">^'" AifhJyesdfBieïi^ie. TbmelV. r> ^\ - ffc
^^^0% *>, %> ■kJ >

The text on this page is estimated to be only 5.07% accurate

Hanchem^' ^ H o 1 I . 1 ■ :k j'ir" 5. e* H ,9 / ^ . / ^) ^ yj ^ . t i*'iW**
•• V1 ^o< >^^ 4> ' »/ ^a ■ ./ y 'VnfeLMf' ;» /5. • • ' . s '^ ' A* . * . • . / ■ • ...—
r* • 'ril '■- •' f Itîr.y . '■ # ■■ - '









3 6105 019 969 810

STANFORD UNIVERSITY LIBRARIES
STANFORD AUXILIARY LIBRARY
STANFORD, CALIFORNIA 94305-6004
(650) 723-9201
salcirc@sulmail.stanford.edu
All books are subject to recall.
DATE DUE

JUN 30 2000

SEP 03 2000